



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



FUNCIÓN ECOLÓGICA DE TIBURONES Y RAYAS EN UN ECOSISTEMA COSTERO TROPICAL DEL PACÍFICO COLOMBIANO

TESIS

PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS MARINAS

PRESENTA
ANDRÉS FELIPE NAVIA LÓPEZ

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



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S. siendo las 12:00 horas del día 18 del mes de Abril del 2013 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

**"FUNCIÓN ECOLÓGICA DE TIBURONES Y RAYAS EN
UN SISTEMA COSTERO TROPICAL DEL PACÍFICO COLOMBIANO"**

Presentada por el alumno:

NAVIA
Apellido paterno

LÓPEZ
materno

ANDRÉS FELIPE
nombre(s)

Con registro:

B	0	9	1	4	1	5
---	---	---	---	---	---	---


Aspirante de:

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

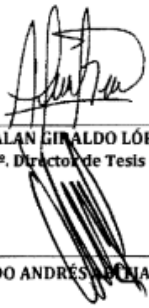
Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA DEFENSA DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Directores de Tesis



DR. VÍCTOR HUGO CRUZ ESCALONA
Director de Tesis



DR. ALAN GIRALDO LÓPEZ
2º Director de Tesis



DR. DANIEL LLUCH BELDA



DR. LEONARDO ANDRÉS GALICIA CÁRDENAS



DR. DAVID AURIÓLES GAMBOA

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES DE ESTUDIOS DE POSGRADO E INVESTIGACIÓN



DRA. MARÍA MARGARITA CASAS VALENZUELA, D.F.



I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN



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

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 03 del mes Mayo del año 2013
el (la) que suscribe MC. ANDRÉS FELIPE NAVIA LÓPEZ alumno(a) del
Programa de DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS
con número de registro B091415 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:
DR. VÍCTOR HUGO CRUZ ESCALONA y DR. ALAN GIRALDO LÓPEZ
y cede los derechos del trabajo titulado:

"FUNCIÓN ECOLÓGICA DE TIBURONES Y RAYAS EN
UN SISTEMA COSTERO TROPICAL DEL PACÍFICO COLOMBIANO"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: anavia@squalus.org – vicreshu@gmail.com - alan.giraldo@correounivalle.edu.co
Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

MC. ANDRÉS FELIPE NAVIA LÓPEZ

nombre y firma

A Dios... por permitirme lograr esta meta,
A mi madre... por su amor y paciencia infinita,
A mi padre... por sus enseñanzas y presencia eterna,
A Pao... por su apoyo y amor incondicional.

AGRADECIMIENTOS

Después de varios años, son bastantes las personas e instituciones a las cuales deseo agradecer por su apoyo para llevar a buen término esta importante etapa de mi vida.

En primer lugar, a lo más importante que nos da Dios en la vida, la familia, pues son ellos, además de los más sacrificados en estos procesos, los principales cómplices de todos estos sueños que a veces parecen utópicos. A mi madre por el amor, el cariño y la voz de aliento incondicional, pues sin ellos sería casi imposible alcanzar los logros que he cultivado hasta ahora. A mis hermanas Cata y Triny por tener siempre una palabra amable para mí y para mis ideas y alentarme siempre en lo que he querido hacer. Finalmente, y aunque ya no está con nosotros, a mi padre, pues él me enseñó que el éxito no es un destino sino un camino que se recorre día a día con entrega, dedicación y pasión por lo que se hace.

A Pao, pues sin su amor, apoyo, paciencia y consejos, habría sido muy difícil culminar esta etapa; gracias por darle sentido a mis sueños y a mi vida. También por su gran aporte en los aspectos científicos y técnicos de esta tesis, pues las discusiones académicas, revisiones críticas y asesoría estadística contribuyeron de manera invaluable al documento que hoy presento.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por otorgarme la beca para el desarrollo de mis estudios y al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-IPN- por abrirme las puertas y ofrecerme la oportunidad para adelantar los estudios doctorales. Al Departamento Administrativo de Ciencia, Tecnología e Innovación de Colombia (COLCIENCIAS) por la financiación del proyecto de investigación que sirvió de base para mi proyecto de tesis. Igualmente a la Universidad del Valle por la infraestructura facilitada para el procesamiento de las muestras en Colombia.

De manera especial quiero agradecer a Victor Cruz por aceptar la dirección de este trabajo, confiar en mí, darme total libertad académica, ofrecerme su amistad y tener siempre la mejor disposición para ayudarme en todo. A Alan Giraldo por la co-dirección del trabajo, por su amistad, la confianza depositada en mí y su apoyo incondicional a lo largo de los años. A Enric Cortés, quien aunque no hace parte del comité de esta tesis ha sido un apoyo fundamental en mi desarrollo académico y profesional durante los últimos siete años. A Humberto Ceseña, Cesar Casas y María Magdalena Mendoza por su gran apoyo en los trámites académicos a lo largo de estos 4 años.

Al comité evaluador de este trabajo, el cual está integrado por los doctores Daniel Lluch, David Auriolés y Leonardo Andrés Abitia por la revisión crítica de este trabajo, ya que sus valiosas sugerencias ayudaron a mejorar la versión final de esta tesis.

A la Fundación SQUALUS porque es una ilusión hecha realidad que día a día me da fuerza y motivación para seguir adelante, a todos los miembros de la misma por su amistad, apoyo y entrega para sacar adelante este proyecto de vida. En especial por su apoyo en la identificación de las presas en los contenidos estomacales a Juliana López, Esteban Galindo y José Gabriel Pérez.

Al Doctor Ferenc Jordan por su asesoría y por el envío de literatura y software necesarios para los análisis topológicos de este trabajo. También agradezco de manera especial a Jimena Bohórquez quien se constituyó en un invaluable apoyo durante estos años. Por último, y no menos importante a los amigos que gané en estos años y que hicieron más afable mi permanencia en La Paz, Andrés, Sheley, Gil, Jean y Fabian.

ÍNDICE DE CONTENIDO

LISTA DE FIGURAS.....	IX
LISTA DE TABLAS	XI
GLOSARIO.....	XIV
RESUMEN	XVI
ABSTRACT	XVII
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES	5
2.1. HÁBITOS ALIMENTARIOS	5
2.2 RELACIONES TRÓFICAS.....	8
2.3. IMPORTANCIA COMUNITARIA Y FUNCIÓN ECOLÓGICA	10
2.4. IMPORTANCIA ESTRUCTURAL DE LAS REDES TRÓFICAS	13
3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	15
4. HIPÓTESIS.....	16
5. OBJETIVOS	17
5.1. OBJETIVO GENERAL	17
5.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	17
6. MÉTODOS	18
6.1. ÁREA DE ESTUDIO	18
6.2. TRABAJO DE CAMPO Y COLECTA DE INFORMACIÓN.....	19
6.2.1. Información secundaria	20
6.3. ANÁLISIS DE MUESTRAS Y DATOS	20
6.3.1. Estrategia alimentaria de elasmobranquios	20
6.3.2. Grupos funcionales (de carácter trófico)	25
6.3.3. Construcción y análisis de la estructura de la red trófica	28
6.3.4. Análisis topológico de la función ecológica de los elasmobranquios en la red trófica	31
7. RESULTADOS.....	39
7.1. INFORMACIÓN SECUNDARIA.....	39
7.2. ESTRATEGIA ALIMENTARIA DE ELASMOBRANQUIOS	40

7.2.1. Curvas de acumulación de presas	41
7.2.2. Índices numéricos de la dieta de las especies	43
7.2.3. Tipificación de la dieta de las especies	49
7.2.4. Cambios ontogénicos y diferencias sexuales en la dieta	53
7.2.5. Nivel trófico de las especies	57
7.3. GRUPOS FUNCIONALES	60
7.3.1. Análisis de similitud trófica	60
7.3.2. Análisis por trofoespecies	63
7.3.3. Análisis de equivalencia regular (REGE)	64
7.4. ANÁLISIS DE LA RED TRÓFICA GENERAL	67
7.4.1. Red trófica completa	67
7.4.2. Red trófica sin camarones.....	70
7.5. ANÁLISIS TOPOLÓGICO DE LA FUNCIÓN ECOLÓGICA DE LOS ELASMOBRANQUIOS EN LA RED TRÓFICA.....	73
7.5.1. Elasmobranquios como especies taxonomicas.....	74
7.5.2. Elasmobranquios como trofoespecies.....	84
7.5.3. Elasmobranquios como especies de equivalencia regular	95
8. DISCUSIÓN	105
8.1. ECOLOGÍA TRÓFICA Y SU IMPORTANCIA EN LA DETERMINACIÓN DE LOS ROLES ESTRUCTURALES Y FUNCIONALES DE LOS ELASMOBRANQUIOS	105
8.2. RED TRÓFICA, PATRONES ESTRUCTURALES DE GRAN ESCALA	110
8.3. IMPORTANCIA ECOLÓGICA DE LOS ELASMOBRANQUIOS (en todos los niveles)	115
9. CONCLUSIONES	127
10. BIBLIOGRAFÍA.....	130
11. ANEXOS.....	154

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio en el Pacífico central de Colombia.	18
Figura 2. Esquema ilustrativo del proceso para análisis de importancia topológica con las tres bases de datos construidas: 1. Elasmobranquios identificados con base en su clasificación taxonómica; 2. Elasmobranquios como trofoespecies; 3. Elasmobranquios como especies de equivalencia regular.	33
Figura 3. Curvas de acumulación de presas para las especies de tiburones analizados en el estudio.	41
Figura 4. Curvas de acumulación de presas para las especies de rayas analizadas en el estudio.	42
Figura 5. Análisis de escalamiento métrico no dimensional (nMDS) para datos de porcentaje en peso (%P) de la dieta de cuatro especies de tiburones, con base en tallas y sexos.	54
Figura 6. Análisis de escalamiento métrico no dimensional (nMDS) para datos de porcentaje en peso (%P) de la dieta de cinco especies de rayas con base en tallas y sexos.	56
Figura 7. Niveles tróficos calculados para ocho especies de tiburones (♦) y siete de rayas (o).	58
Figura 8. Niveles tróficos calculados para especies de tiburones (●), rayas (○) y sus presas en la zona central del Pacífico colombiano.	59
Figura 9. Dendrograma de similitudes de dietas mostrando posibles redundancias tróficas entre los 24 estados analizados para tiburones y rayas y los tipos de presas que potencian estas similitudes.	61
Figura 10. Dendrograma de similitudes de dietas para identificar trofoespecies en el ensamblaje de elasmobranquios analizados.	63
Figura 11. Esquema general de la red trófica del área de estudio organizada por grupos de equivalencia regular.	65
Figura 12. Representación adimensional de la red trófica del área de estudio, donde cada nodo representa un depredador o una presa y cada línea una interacción trófica. (a) Red trófica completa, con nodos de camarones a eliminar de la red	

marcados (1,2,3,4). (b) Red trófica sin camarones y nuevas especies de mayor D marcadas (1,2,3,4). (c) Red trófica aleatoria.	68
Figura 13. Distribución de frecuencias del grado del nodo de la red trófica del área de estudio, completa (a) y sin camarones (b).....	69
Figura 14. Histograma de 1000 valores simulados para una red aleatoria del coeficiente de agrupamiento (CC) y de la longitud del camino promedio (PL).....	70
Figura 15. Índices de centralidad de la red trófica del área de estudio con elasmobranquios como especies taxonómicas, incluyendo redes con y sin depredadores tope.	77
Figura 16. Índice de redundancia topológica ($T0^3$) de la red trófica del área de estudio con elasmobranquios como especies taxonómicas, incluyendo redes con y sin depredadores tope.....	82
Figura 17. Índices de centralidad de la red trófica del área de estudio con elasmobranquios como trofoespecies, incluyendo redes con y sin depredadores tope.	88
Figura 18. Índice de redundancia topológica ($T0^3$) de la red trófica del área de estudio con elasmobranquios como trofoespecies, incluyendo redes con y sin depredadores tope.	93
Figura 19. Índices de centralidad de la red trófica del área de estudio, con elasmobranquios como nodos de equivalencia regular, incluyendo redes con y sin depredadores tope. D.....	96
Figura 20. Distribución de frecuencias del grado del nodo en la red trófica del área de estudio analizada con elasmobranquios como nodos de equivalencia regular. ...	97
Figura 21. Índice de redundancia topológica ($T0^3$) de la red trófica del área de estudio con elasmobranquios como nodos de equivalencia regular, incluyendo redes con y sin depredadores tope.	103

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Categorías de presas utilizadas para calcular los niveles tróficos de las especies de elasmobranquios en este estudio.....	25
Tabla 2. Especies con información de dieta obtenidas de la literatura y utilizadas para la construcción de la red trófica de la zona de estudio.....	39
Tabla 3. Especies de elasmobranquios cuyos contenidos estomacales fueron procesados directamente en este trabajo.	40
Tabla 4. Valores de t-student para la media (m) y el error estándar (ES) de cuatro puntos finales de cada curva de acumulación de presas, así como su respectivo valor del coeficiente de variación (CV).....	43
Tabla 5. Índices numéricos que describen la dieta de las especies de tiburones analizadas en el estudio.....	47
Tabla 6. Índices numéricos que describen la dieta de cuatro especies de rayas analizadas en el estudio.....	48
Tabla 7. Índices numéricos que describen la dieta de tres especies de rayas analizadas en el estudio.....	49
Tabla 8. Categorías de presas seleccionadas con el análisis de similitud porcentual (SIMPER) para tipificar la composición de la dieta de las especies de tiburones estudiadas.....	51
Tabla 9. Categorías de presas seleccionadas con el análisis de similitud porcentual (SIMPER) para tipificar la composición de la dieta de las especies de rayas estudiadas.....	52
Tabla 10. Valores de R y significancia estadística P para los análisis de similitud de dietas (ANOSIM) entre tallas y sexos de las especies de tiburones estudiadas.	53
Tabla 11. Valores de R y significancia estadística P para los análisis de similitud de dieta (ANOSIM) entre tallas y sexos de las especies de rayas estudiadas.....	55
Tabla 12. Resultados del análisis de similitud porcentual (SIMPER) para establecer la contribución de las categorías alimentarias en la diferencia de las dietas entre tallas y sexos de las especies de rayas estudiadas.	57

Tabla 13. Grupos de equivalencia regular (REGE) de la red trófica del área de estudio, los cuales incluyen elasmobranquios, resaltados en color gris y los depredadores tope resaltados en negrilla.	66
Tabla 14. Resumen de los análisis estadísticos comparando la red trófica observada del área de estudio y una red aleatoria de las mismas características.	69
Tabla 15. Resultados de los índices de centralidad de la red trófica del Golfo del área de estudio completa y sin camarones.	71
Tabla. 16. Lista de las 20 especies con mayor coeficiente de agrupamiento individual (CC) tanto para la red trófica completa y su respectiva red aleatoria, como para la red trófica sin camarones y su respectiva red aleatoria.....	73
Tabla 17. Resultados de los índices de centralidad de la red trófica del área de estudio con elasmobranquios analizados como especies taxonómicas.....	76
Tabla 18. Índices para cuantificar la importancia topológica de los elasmobranquios como especies taxonómicas en el área de estudio.	79
Tabla 19. Especies clave identificadas en la red trófica del área de estudio, con y sin depredadores tope.	80
Tabla 20. Resumen de los análisis estadísticos de la red trófica observada del área de estudio versus una red aleatoria de las mismas características, en cuatro escenarios diferentes, y considerando los elasmobranquios como especies taxonómicas.	84
Tabla 21. Resultados de los índices de centralidad de la red trófica del área de estudio con elasmobranquios analizados como trofoespecies. ecen completos la primera vez que se escriben en la tabla.	87
Tabla 22. Índices para cuantificar la importancia topológica de los elasmobranquios como trofoespecies en el área de estudio.	90
Tabla 23. Especies clave identificadas en la red trófica del área de estudio, con y sin depredadores tope.	91
Tabla 24. Resumen de los análisis estadísticos de la red trófica observada del área de estudio y de una red aleatoria de las mismas características, en cuatro escenarios diferentes, y considerando los elasmobranquios como trofoespecies.....	94

Tabla 25. Resultados de los índices de centralidad de la red trófica del área de estudio con elasmobranquios analizados como especies de equivalencia regular. 98

Tabla 26. Índices para cuantificar la importancia topológica de los elasmobranquios como especies de equivalencia regular en el área de estudio..... 100

Tabla 27. Especies clave identificadas en la red trófica del área de estudio, con y sin depredadores tope. 102

Tabla 28. Resumen de los análisis estadísticos de la red trófica observada del área de estudio y de una red aleatoria de las mismas características, en dos escenarios diferentes, y considerando los elasmobranquios como nodos de equivalencia regular. 104

GLOSARIO

Bottom-up: Mecanismo de control ecosistémico en el cual la estructura y función de la red trófica están dominadas por los productores primarios.

Cambio de estado: Es la modificación de la estructura de una red trófica y por tanto de los procesos dentro de la misma, tales como interacciones tróficas, fuerzas de interacción, proporciones entre depredadores y presas, etc.

Cascada trófica: Efecto trófico indirecto en el cual la reducción poblacional de un depredador tope produce un efecto de reducción poblacional dos niveles tróficos hacia abajo, o sea en las presas de sus presas.

Conectancia: Número real de interacciones dentro de una red, dividido por el número posible de interacciones.

Control ecosistémico: Mecanismos a través de los cuales se determinan la estructura y la función de las redes tróficas.

Depredador tope: Especie que no tiene depredador en la red trófica.

Efectos directos: Efecto que produce un depredador sobre el tamaño poblacional de sus presas por interacción directa (alimentación)

Efectos indirectos: Efecto que produce un depredador sobre el tamaño poblacional de una especie a través de la depredación de las poblaciones de sus depredadores.

Efecto de riesgo: Influencia que ejerce un depredador en el comportamiento de sus presas a través de su presencia, obligándolas a desplazarse de su hábitat óptimo a hábitats marginales para las necesidades de la especie.

Escala libre: Estructura teórica que presentan las redes tróficas y en la cual la mayoría de las especies tienen baja conectividad y muy pocas alta conectividad.

Especie clave: Especie cuyo efecto sobre la red trófica es desproporcionado con respecto a su abundancia dentro de la misma.

Índices de centralidad: Son algoritmos matemáticos que han sido diseñados para medir que tan centrales son las especies en una red trófica, los cuales se basan en el número de veces que una especie o nodo participa en las rutas de dispersión de los efectos directos o indirectos dentro de la red.

Ley de escala invariante: Concepto que propone que las redes tróficas presentan propiedades estructurales que son permanentes, e independientes del tamaño de la misma.

Ley de las proporciones constantes: Concepto que propone que las redes tróficas presentan proporciones constantes entre el número de depredadores y presas en todos los niveles tróficos de la red.

Mesodepredadores: Se llama así a las presas de los depredadores tope, las cuales a su vez son depredadores de especies más pequeñas dentro de la red. También se podría llamar así a los consumidores terciarios.

Mundo-pequeño: Es una patrón teórico que hace referencia a la forma en que se organizan los componentes de una red, y en el cual se espera que algunos nodos estén más fuertemente conectados entre sí que con el resto de la red, generando pequeñas agrupaciones dentro de la red trófica.

Redundancia ecológica: Concepto teórico que propone que los gremios tróficos están compuestos por especies que desempeñan funciones ecológicas similares y por tanto son redundantes entre sí.

Resiliencia: Capacidad de un ecosistema para recuperarse de los cambios o presiones antrópicas que afectan su estado inicial.

Seguro biológico de los ecosistemas: Concepto relacionado con la redundancia funcional y en el cual se asume que aquellos ecosistemas con altos niveles de redundancia funcional son más resistentes que aquellos más simples.

Simplificación estructural: Se conoce así a la pérdida o modificación de las propiedades relacionadas con la estructura de las redes, entre ellas las leyes de escala invariante y la ley de las proporciones constantes.

Sumidero poblacional: Se conoce así a los lugares en los cuales las tasas de mortalidad y emigración de una especie son mayores a las de natalidad e inmigración y por tanto la dinámica de la población tiende siempre a la reducción de la misma.

Top-down: Mecanismo de control ecosistémico en el cual la estructura y función de la red trófica están dominadas por los depredadores tope.

Trofoespecies: Grupos de organismos que tienen idénticos depredadores y presas.

RESUMEN

Numerosos estudios mencionan la importancia de los depredadores tope en el control y estabilidad de las redes tróficas; sin embargo, es poco lo que se conoce sobre cómo desarrollan este control o cómo su disminución afecta las relaciones tróficas y la estabilidad de los ecosistemas en que habitan. Así, el objetivo de este trabajo fue evaluar la función ecológica de tiburones y rayas en un ecosistema costero tropical, a partir de su participación en la estructura de la comunidad, con base en la propagación de efectos tróficos directos e indirectos. Esta evaluación se realizó considerando tres niveles de agrupación en la red: elasmobranquios como especies, con cambios ontogénicos y como equivalentes regulares. A estas bases de datos se les aplicaron índices que miden la importancia estructural de las especies a escala local (grado del nodo), intermedia (intermediación, cercanía, importancia y redundancia topológica) y global (mundo-pequeño). En la red trófica del área de estudio, construida a partir de 16.401 estómagos, los depredadores tope no presentaron los valores de centralidad más altos, pero sí ocuparon los primeros lugares de importancia estructural dentro del ecosistema (importancia y redundancia topológica). Asimismo, la estructura intermedia de la red (mesoescala) se altera significativamente cuando se eliminan los depredadores tope, pero no se produce la llamada liberación de los mesodepredadores. A nivel de estructura global de la red, la presencia de los tiburones que ejercen la función de depredadores tope es fundamental para mantener la organización estructural de mundo-pequeño que presenta esta red trófica, incluso por encima de especies de alto valor comercial como los camarones o los pargos. Los análisis en diferentes escalas de agrupación indican que la redundancia de los elasmobranquios según sus estados de desarrollo ontogénico, reducen la importancia estructural de las especies y fortalece el seguro biológico del ecosistema. Así, se concluye que los tiburones de alto nivel trófico son fundamentales en la estructura y estabilidad de las redes tróficas marinas, y su pérdida altera significativamente los patrones estructurales de las mismas, al no poder ser reemplazados por ninguna otra especie.

Palabras clave: Elasmobranquios, redes tróficas, interacciones tróficas, mundo-pequeño, control ecosistémico.

ABSTRACT

Numerous studies indicate the importance of top predators in the control and stability of food webs; however, little is known about how they develop this control or how their decline affects trophic relationships and stability of ecosystems where they inhabit. Therefore, the aim of this study was to evaluate the ecological role of sharks and batoids in a tropical coastal ecosystem, from their participation in community structure, based on the propagation of direct and indirect trophic effects. This evaluation was performed considering three levels of aggregation in the food web: elasmobranch as species, with ontogenetic changes and as regular equivalents. To these databases were applied indices that measure the structural importance of species to local (degree), intermediate (betweenness centrality, closeness, topological importance and redundancy) and global (small-world). In the food web of the study area, constructed from 16,401 stomachs, top predators no showed the higher centrality values, but they took the first places in structural importance of the ecosystem (topological importance and redundancy). Also, the intermediate structure of the food web (mesoscale) is significantly altered when top predators are removed, but the event known as “mesopredator release” is not presented. In terms of global structure of the food web, the presence of sharks that play the role of top predators is essential to maintain the structural organization of small-world that presents this food web, even above species of high commercial value as shrimps or snappers. Analyses of clustering at different scales indicate that the redundancy of elasmobranchs according their ontogenetic development stages, reduce the structural importance of the species, and strengthens the biological insurance of the ecosystem. Thus, we conclude that sharks of high trophic level are essential to the structure and stability of the marine food webs and their loss significantly alter the structural patterns of those webs, since they cannot be replaced by any other species.

Key words: Elasmobranchs, food webs, trophic interactions, small-world, ecosystem control.

1. INTRODUCCIÓN

Diferentes presiones antrópicas como la contaminación, la degradación de hábitats, la eutroficación y más recientemente la pesca, se han acumulado sobre los ecosistemas marinos, al menos durante los dos últimos siglos, generando cambios estructurales y funcionales que quizás sean irreversibles (Lotze & Milewski, 2004). En especial, la creciente actividad pesquera durante los últimos 50 años y la continua degradación de hábitats, tienen un amplio rango de impactos sobre los ecosistemas a nivel mundial, los cuales se reflejan en cambios en la abundancia, distribución espacial, productividad y en la estructura de las comunidades explotadas (Hall, 1999; Blaber *et al.*, 2000; Jackson *et al.*, 2001; Myers & Worm, 2005; Lotze *et al.*, 2006). Dichos impactos sobre la estructura y las funciones de las comunidades han sido ampliamente documentados y cuantificados en numerosos ecosistemas marinos (Haedrich & Barnes, 1997; Pauly *et al.*, 1998; Jennings & Kaiser, 1998; Sala *et al.*, 2004; Yemane *et al.*, 2005; Worm *et al.*, 2006; Navia *et al.*, 2012).

Recientes publicaciones que evalúan la relación entre la pesca y posibles alteraciones de las relaciones tróficas directas e indirectas dentro de los ecosistemas impactados, documentan fuertes efectos ecológicos como cascadas tróficas y alteraciones en el equilibrio del control ecosistémico, ya sea éste “top-down” (arriba-abajo) o “bottom-up” (abajo-arriba) (Baum & Worm, 2009; Barausse *et al.*, 2009; Ferretti *et al.*, 2010). Con ello, se ha estimulado un interés particular en el papel de los depredadores tope en estos trabajos, dado su rol como reguladores de poblaciones de depredadores intermedios o mesodepredadores, llevando a proponer que la remoción de estos depredadores tope puede resultar en cambios de las relaciones intragremiales, que afectan la biodiversidad y el equilibrio de los ecosistemas estudiados (Baum & Worm 2009; Ritchie & Johnson, 2009).

Asimismo, se ha desarrollado un extenso trabajo sobre la relación entre la pérdida de especies y las extinciones secundarias generadas por las interacciones depredador-presa (Dunne *et al.*, 2002a; Dunne *et al.*, 2004; Dunne & Williams, 2009), encontrando en muchos casos que el incremento de la capacidad de respuesta de

las redes tróficas está relacionado con el incremento de la diversidad (expresada como la riqueza de las especies) y el número de interacciones que se establecen entre dichas especies en la red (conectancia). Así mismo y de manera sorprendente, se ha encontrado mayor sensibilidad de las redes tróficas a la pérdida de especies con bajos niveles de conectividad (Dunne *et al.*, 2004).

De manera específica, los tiburones y las rayas han sido considerados tradicionalmente como depredadores en o cercanos al tope de las redes tróficas, los cuales regulan poblaciones y estructuran comunidades marinas a través de la depredación y contribuyen sustancialmente a la estabilidad de las mismas (Cortés, 1999; Stevens *et al.*, 2000). Además, han sido explotados en diferentes pesquerías a nivel mundial, pasando de ser capturados incidentalmente a ser objeto de pesquerías dirigidas de gran volumen, llevando a muchas especies a niveles poblacionales críticos o insostenibles en términos pesqueros. Sin embargo, hasta hace pocos años era poco lo que se conocía sobre cómo su disminución podría afectar las relaciones tróficas de los ecosistemas en que habitan y qué efectos secundarios se producían por estas alteraciones (Stevens *et al.*, 2000; Kitchell *et al.*, 2002; Schindler *et al.*, 2002).

Por ello, la información sobre la importancia ecológica de estas especies se basó principalmente en suposiciones más que en datos (Heithaus, 2004). Este panorama cambió sustancialmente en la última década, cuando se publicaron documentos que sugieren grandes efectos ecosistémicos por la reducción o pérdida de estas especies (Myers *et al.*, 2007; Ferretti *et al.*, 2010) o de otros estudios que puntualizan que los efectos no son tan verticales como se planteaban (Navia *et al.*, 2010; Sandin *et al.*, 2010) o incluso que la principal amenaza de la pérdida de estas especies no son los efectos indirectos dentro de la red, sino la pérdida de la estructura de la misma (Navia *et al.*, 2012).

Para aproximarse al conocimiento de estas relaciones tróficas, se ha definido como método estándar de trabajo a través del tiempo, los análisis de los contenidos

estomacales, los cuales permiten conocer la dieta y hábitos alimentarios de las especies (e.g. Hyslop, 1980; Cortés, 1997). En elasmobranchios, la mayoría de estos estudios se han limitado a una interpretación cualitativa y/o cuantitativa de las presas en las dietas de las especies, pero temas como patrones alimentarios, relaciones tróficas, tasas de consumo, entre otros, permanecieron poco estudiados hasta hace poco (Wetherbee & Cortés, 2004).

La generación de conocimiento más profundo de la dieta y ecología trófica de tiburones y rayas, incluyendo temas como cambios ontogénicos, variación espacial, efecto del sexo, amplitud y sobreposición alimentaria, estructura gremial, entre otros, tiene un papel relevante en el desarrollo de modelos predictivos del impacto de la pesca sobre las relaciones predador-presa en ambientes marinos (Schindler *et al.*, 2002), y en modelos de control ecosistémico de arriba-abajo o *top-down*, que asumen la depredación como fuerza principal en la estructura comunitaria (Estrada *et al.*, 2003). Asimismo, la información detallada sobre estos tópicos permite: fortalecer los diseños y análisis de efectos directos e indirectos en comunidades marinas a través de modelos de balance de masas (e.g. Stevens *et al.*, 2000; Kitchell *et al.*, 2002; Carlson, 2007), servir de base para construcción y análisis de redes tróficas (Goldwasser & Roughgarden, 1993; Menge, 1995; Pimm, 2002), facilitar la determinación topológica de especies clave (Jordán *et al.*, 2006), e incluso enriquecer los análisis de estructura de redes, con relación a la pérdida de biodiversidad y robustez de las redes tróficas (Dunne *et al.*, 2002b; Dunne *et al.*, 2004).

Toda esta información converge en el hecho que el manejo sostenible de las pesquerías y la conservación de especies vulnerables, dependen de la habilidad para predecir las consecuencias de diferentes niveles de pesca sobre sus dinámicas poblacionales y entender cómo el papel ecológico de estas especies cambia a medida que las poblaciones son explotadas (Schindler *et al.*, 2002). Estas funciones están relacionadas con el nicho ocupado por las especies a través de su desarrollo ontogénico, así como con el tipo y número de interacciones mantenidas entre ellas.

Dichas relaciones han sido difíciles de cuantificar e incluso no se han identificado claramente en muchos ecosistemas tropicales, desconociendo casi por completo los mecanismos que estructuran sus comunidades y, en particular, el papel de las relaciones tróficas en mantener o modelar dicha estructura (Arreguín-Sánchez, 2011).

En este contexto, el objetivo del presente estudio fue investigar el rol que desempeñan las diferentes especies de tiburones y rayas en un ecosistema marino costero de aguas tropicales, con base en las interacciones tróficas directas e indirectas que establecen estas especies dentro de la red, con la finalidad de identificar los posibles efectos que sobre dicha función pueden producir ciertas características de las especies como son el sexo y la talla. Para ello, se realizaron modelos tróficos que simulaban la ausencia o presencia de los depredadores tope, y la agrupación o segregación de las especies de elasmobranquios en sus diferentes estados de desarrollo, incluyendo así la redundancia funcional intra e intergremial entre las especies de la red.

2. ANTECEDENTES

2.1. HÁBITOS ALIMENTARIOS

Los hábitos alimentarios y los mecanismos de alimentación de tiburones y rayas, son uno de los temas de investigación en este grupo taxonómico que han sido abordados desde mucho tiempo atrás, pero debido a la diversidad de estas especies y su distribución geográfica, todavía queda mucho por conocer. En este contexto, la investigación sobre las dietas en las diferentes especies ha pasado por varias transformaciones en la forma de producir dicho conocimiento, que va desde la evaluación cualitativa de las presas identificadas en los estómagos, pasando por la cuantificación de la dieta, hasta la reciente técnica de isótopos estables (Wetherbee & Cortés, 2004).

En este sentido, solo hasta los años 70 se introduce el uso de métodos cuantitativos para la caracterización de dietas, entre los que se destacan los métodos numéricos como el porcentaje en número ($%N$), porcentaje en peso ($%P$) y frecuencia de aparición ($%F$), que han sido los más ampliamente extendidos (Hyslop, 1980; Cortés, 1997). Posteriormente, y para tratar de suplir las limitaciones de los análisis que suponía tener los aportes de cada presa en términos de número, peso y frecuencia por separado, y que subestimaban o sobreestimaban la importancia de cada presa en la dieta, se introdujo el uso de índices que combinaran todas las fuentes de información y que ya habían sido aplicados a peces óseos, siendo los más comunes el coeficiente alimentario (Q) y el índice de importancia relativa (IIR) (Pinkas *et al.*, 1971).

La literatura generada a través del tiempo en este tema sugiere que los elasmobranquios son animales carnívoros con un amplio espectro trófico, que va desde plancton hasta mamíferos marinos, pero cuya amplitud de dieta es ampliamente superada por los peces óseos que también incluyen animales omnívoros y herbívoros (Wetherbee & Cortés, 2004).

Los representantes más grandes de este grupo como son el tiburón ballena (*Rhyncodon typus*), el tiburón peregrino (*Cethorhinus maximus*), el tiburón boquiancho (*Megachasma pelagios*) y la mantaraya (*Manta birostris*), se alimentan de diminutos animales planctónicos (Compagno, 1984). Consecuentemente, los invertebrados marinos son un importante ítem de presa en muchas especies de tiburones y rayas, como lo demuestran diferentes estudios que dan cuenta incluso de gran preferencia por algunas de estas especies.

En este sentido, las presas están condicionadas por el estilo de vida del depredador, pues generalmente los tiburones oceánicos depredan principalmente sobre cefalópodos (Stilwell & Casey, 1976; Smale, 1991; Acevedo, 1996; Tapiero, 1997; Vaske-Junior & Rincón-Filho, 1998; Anislado, 2000; Aguilar-Castro, 2003; Cabrera, 2003; Castañeda & Sandoval, 2007; Estupiñán-Montaña *et al.*, 2009; Vaske-Junior *et al.*, 2009; Markaida & Sosa, 2010; Preti *et al.*, 2012), mientras que tiburones de hábitos bénticos, costeros y demersales de las familias Triakidae, Heterodontidae y Squalidae, así como las rayas de las familias Dasyatidae, Rhinobatidae, Urotrygonidae, Rajidae, entre otras y algunos géneros de Carcharhinidae o especies pequeñas de Sphyrnidae, se alimentan en gran parte de crustáceos y/o moluscos (Lyle, 1983, 1987; Menni, 1985; Pedersen, 1995; Ellis *et al.*, 1996; Orlov, 1998; Muto *et al.*, 2001; Valadez-González, 2001; Koen-Alonso *et al.*, 2002; Kyne & Bennett, 2002; Navia, 2002, 2009; Gómez *et al.*, 2003; Mejía-Falla *et al.*, 2006; Navia *et al.*, 2006, 2007; Mabragaña & Giberto, 2007; Cabrera-Chávez-Costa *et al.*, 2010; Bornatowski *et al.*, 2010; 2012 Barbini *et al.*, 2011; Bethea *et al.*, 2011; Drymon *et al.*, 2011; Marion *et al.*, 2011; Molina & Cazorla, 2011; Payán *et al.*, 2011; Valls *et al.*, 2011; Bellegia *et al.*, 2012; Espinoza *et al.*, 2012, 2013) e incluso de poliquetos (Brickle *et al.*, 2003; Ebert & Cowley, 2003; Mabragaña & Giberto, 2007; Flóres-Ortega *et al.*, 2011; Navia *et al.*, 2011).

Una pequeña excepción a este supuesto es la dieta del tiburón zorro (*Alopias vulpinus*), el cual, a pesar de tener hábitos claramente oceánicos, se alimenta

principalmente de peces pelágicos costeros de tamaño pequeño, pertenecientes al orden de los clupeiformes (Preti *et al.*, 2012).

Por otra parte, los peces óseos aparecen como las presas preferenciales de distintas especies de tiburones, principalmente de los géneros *Hexanchus*, *Etmopterus*, *Scyliorhinus*, *Squalus*, *Carcharhinus*, *Negaprion*, *Rhizoprionodon* y *Sphyrna* (Stevens & Wiley, 1986; Wetherbee *et al.*, 1990, Simpfendorfer, 1992; Castro, 1993; Lessa & Almeida, 1997; Lima da Silva & da Silva de Almeida, 2001; Bethea *et al.*, 2006, 2011; Torres-Rojas *et al.*, 2006, 2010; Bornatowski *et al.*, 2007a; Barnett *et al.*, 2012; Martinho *et al.*, 2012; Mnasri *et al.*, 2012; Xavier *et al.*, 2012), así como de la familia Lamnidae (Vaske-Junior & Rincón-Filho, 1998).

De igual manera, algunas especies de batoideos de los géneros *Amblyraja*, *Bathyraja*, *Dasyatis* y *Raja* también se alimentan principalmente de peces (Orlov, 1998; Koen-Alonso *et al.*, 2001; Dolgov, 2005; Scenna *et al.*, 2006, Navia *et al.*, 2007; Barbini & Lucifora, 2011; Main & Collins, 2011; Pasquino *et al.*, 2011; Santic *et al.*, 2011; López-García *et al.*, 2012; Lipej *et al.*, 2013), llegando incluso pequeños elasmobranquios a ser parte de la dieta de grandes tiburones Carcharhinidos (Wetherbee *et al.*, 1996; Cortés & Gruber, 1990), Sphyrnidos (Galván-Magaña *et al.*, 1989), Hexanchiformes (Ebert, 1991, 1994; Barnett *et al.*, 2012) y del tiburón tigre (*Galeocerdo cuvier*) y tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*) (Lowe *et al.*, 1996). Así mismo, aves, reptiles y mamíferos marinos también se incluyen en las particulares dietas de tres de los más grandes tiburones como son el tiburón toro (*Carcharhinus leucas*), el tiburón tigre y el tiburón blanco, las cuales han sido documentadas ampliamente (Bell & Nichols, 1921; Lyle, 1987; Lyle & Timms, 1987; Lowe *et al.*, 1996; Heithaus & Dill, 2002; Bornatowski *et al.*, 2007b).

Otro tema relacionado con los hábitos alimentarios y que se ha presentado como un fenómeno generalizado de peces, y que ocurre con frecuencia en elasmobranquios, es el cambio ontogénico en las preferencias alimentarias. Con el pasar del tiempo muchas de las especies de elasmobranquios cambian su tamaño

considerablemente por lo que también modifican sus hábitos, velocidad de desplazamiento y tamaño de las mandíbulas, lo que se traduce en un cambio sustancial de su alimentación. Algunos cambios ontogénicos documentados son de anfípodos a grandes crustáceos (Pedersen, 1995; Orlov, 1998), de poliquetos a crustáceos (Flores-Ortega *et al.*, 2011; Navia *et al.*, 2011), de crustáceos, moluscos o peces pequeños a peces o cefalópodos grandes (Capapé, 1974, 1975; Capapé & Zaouali, 1976; Orlov, 1998; Koen-Alonso *et al.*, 2001; Muto *et al.*, 2001; Valadez-González, 2001; Bethea *et al.*, 2006; Lipej *et al.*, 2011; Forman & Dunn, 2012; López-García *et al.*, 2012; Espinoza *et al.*, 2013), de pequeños crustáceos (anfípodos) a poliquetos (Brickle *et al.*, 2003) o a camarones y crustáceos (Baeck *et al.*, 2011), de cefalópodos a peces (Wetherbee *et al.*, 1997) y crustáceos (Matallanas, 1982) y de cefalópodos y peces óseos a peces cartilagosos (Smale, 1991; Wetherbee *et al.*, 1996; Lessa & Almeida, 1997), a tortugas y mamíferos marinos (Lowe *et al.*, 1996; Ebert, 1994, 2002). Con respecto al cambio ontogénico de la dieta, también se ha documentado que dicha variación puede darse no solo por la modificación sustancial de presas, sino también, por el cambio en las tasas de consumo de las mismas presas en diferentes estados de desarrollo (Dale *et al.*, 2011; Marion *et al.*, 2011; Jacobsen & Bennett, 2012; López-García *et al.*, 2012).

Existe también evidencia de que los cambios en las dietas de los elasmobranquios pueden estar condicionados por variables ambientales, cómo variaciones estacionales de temperatura y varios autores plantean que dichas variaciones son presumiblemente el reflejo del carácter migratorio o la segregación espacial de los elasmobranquios o de sus presas (Morato *et al.*, 2003; Rinewalt *et al.*, 2007; Abrantes & Barnett, 2011).

2.2 RELACIONES TRÓFICAS

Las relaciones alimenticias entre especies simpátricas de elasmobranquios también han sido incluidas en muchos estudios de ecología trófica en las últimas décadas, los cuales documentan diferentes resultados en términos de la cuantificación de las sobreposiciones alimenticias de las especies comparadas.

Autores como Macpherson (1981), Carrassón *et al.* (1992) y Brickle *et al.* (2003), encontraron en sus trabajos bajos niveles de sobreposición de recursos entre especies, sugiriendo repartición de recursos como estrategia de coexistencia.

Orlov (1998) consideró la interacción como moderada, mientras que Bethea *et al.* (2004) sugieren que la sobreposición es moderada entre estados de historia de vida similares. Por su parte Macpherson (1980) y Ellis *et al.* (1996) argumentan que la sobreposición de dietas entre especies simpátricas de elasmobranquios es sustancial, mientras que Petri *et al.* (2012) proponen que, incluso especies con historias de vida similares, mismos tipos de hábitat e igual distribución espacial y temporal, pueden tener valores de sobreposición de dieta baja.

Otra forma de enfocar este tema ha sido de autores que consideran que la significancia de la sobreposición depende del tipo de hábitats analizados, de las especies comparadas y de los estadios de vida que sean analizados (e.g. Euzen, 1987; Bethea *et al.*, 2004, 2011; Navia *et al.*, 2007; Flores-Ortega *et al.*, 2011; Sommerville *et al.*, 2011; Yick *et al.*, 2011, 2012; Navarro *et al.*, 2012). En términos de la sobreposición de dietas a nivel intraespecífico, se ha encontrado que el traslape puede aumentar entre tamaños de clase sucesivos (Wetherbee *et al.*, 1996, 1997; Aguilar-Castro, 2003; Cabrera Chávez-Costa, 2003; Bethea *et al.*, 2004; Escobar-Sánchez, 2004, Navia *et al.*, 2011; López-García *et al.*, 2012) o entre tamaños de clase similares (Ellis *et al.*, 1996; Platell *et al.*, 1998; Jacobsen & Bennett, 2012).

Estos análisis de sobreposición y similitud de dietas, relacionados con variables de las especies como la talla o el sexo y con variables como la temperatura, profundidad, horario de actividad entre otros, han permitido determinar que las especies de elasmobranquios simpátricas coexisten a través de mecanismos de repartición de nicho tales como depredación sobre diferentes tipos de presas, tasas de consumo diferencial, cambios ontogénicos de la dieta, diferentes horarios o profundidades de alimentación, entre otros (Platell *et al.*, 1998; Navia *et al.*, 2007; Bethea *et al.*, 2011; Sommerville *et al.*, 2011; Espinoza *et al.*, 2012).

Aunque es comúnmente aceptado que muchos tiburones y algunas rayas son depredadores tope en numerosas comunidades marinas (Cortés, 1999; Stevens *et al.*, 2000; Wetherbee & Cortés, 2004; Ebert & Bizarro, 2007), las cuantificaciones del nivel trófico al que pertenecen en un hábitat determinado son escasas. Cortés (1999) realizó un importante aporte en el tema a partir de literatura disponible sobre las dietas de las especies y los niveles tróficos de sus presas. De manera reciente se introdujo en estos estudios el análisis de fracciones isotópicas de carbono y nitrógeno para determinar con mayor precisión la asimilación de las presas ingeridas, la fuente o el origen de las mismas y la posición trófica ocupada, ya sea por sexos, tallas o la especie como un todo (*e.g.* Fisk *et al.*, 2002; Aguilar-Castro, 2003; Cabrera, 2003; Estrada *et al.*, 2003; Escobar-Sánchez, 2004; Borrell *et al.*, 2011; Escobar-Sánchez *et al.*, 2011; Carlisle *et al.*, 2012; Polo-Silva *et al.*, 2012; Speed *et al.*, 2012), así como dilucidar cuál es el aporte de las mismas en la estructuración de la comunidad en que habitan (Davenport & Bax, 2002; Jennings *et al.*, 2002).

Con base en los niveles de isótopos de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) y carbono ($\delta^{13}\text{C}$), recientes estudios han aportado información referente a cambios de dieta intrapoblacionales por segregación espacial (Abrantes & Barnett, 2011), por movimiento entre ambientes costeros y oceánicos (Borrell *et al.*, 2011), así como coexistencia de especies simpátricas por depredación sobre niveles tróficos diferentes (Bethea *et al.*, 2011).

2.3. IMPORTANCIA COMUNITARIA Y FUNCIÓN ECOLÓGICA

A pesar de la mencionada importancia de los elasmobranquios en las interacciones alimentarias de las redes tróficas marinas (Stevens *et al.*, 2000; Wetherbee & Cortés, 2004, Myers *et al.*, 2007) son muy pocos los trabajos que han medido o investigado el efecto de la depredación de estas especies sobre las poblaciones de sus presas, restringiéndose en su mayoría a interacciones con mamíferos marinos. Lucas & Stobo (2000) y Bowen *et al.* (2003) sugieren que los tiburones han jugado un papel importante en la disminución de la población de leones marinos en la isla Sable y McCosker (1985) propuso control de arriba hacia

abajo (*top-down*) de tiburones sobre pinnípedos. García-Gómez (2000) sugiere que las especies de tiburones tope son importantes denso-reguladores pues al disminuir la biomasa de estos, se incrementa significativamente la de algunas presas.

En cuanto al efecto de depredación sobre presas bénticas se ha planteado que las rayas pueden tener fuerte impacto sobre sus presas (Thrush *et al.*, 1994; Myers *et al.*, 2007), llegando incluso a la creación de sumideros poblacionales en sitios determinados (Peterson *et al.*, 2001). Aunque por otra parte también se plantea que estas especies no regulan el equilibrio de los tamaños poblacionales pero sí son un factor importante en la dinámica poblacional de sus presas (Heithaus, 2004).

Interacciones indirectas de elasmobranquios y presas mediadas por comportamiento también han sido sugeridas como mecanismos para entender las dinámicas de las comunidades, proponiendo que la presencia o ausencia temporal de éstos condiciona los comportamientos y usos de hábitat de las presas (efecto de riesgo) y por tanto regulan o condicionan las poblaciones de estas especies (Heithaus & Dill, 2002; Dill *et al.*, 2003; Heithaus, 2004; Heithaus *et al.*, 2008, 2012).

Algunas aproximaciones sobre la función ecológica de elasmobranquios, especialmente de tiburones se han realizado con modelos ecosistémicos, principalmente de balance de masas (Ecopath con Ecosim), por lo general basados en la evaluación de efectos directos denso-dependientes ligados a la pesca, en los cuales se han obtenido resultados contradictorios entre algunos de los estudios. Manichchand-Heileman *et al.* (1988) proponen que aunque los tiburones ocupan los niveles tróficos más altos en el Golfo de México, el efecto de su incremento poblacional sobre el resto de la comunidad es poco. Kitchell *et al.* (2002) encontraron que los tiburones oceánicos no son especies clave en el Pacífico centro-norte, Carlson (2007) sugiere que la reducción poblacional de tiburones en la Bahía de Apalachicola en el Golfo de México no produce fuertes efectos de arriba-abajo o *top-down* como cascadas tróficas, mientras que Arreguín-Sánchez (2011) documenta que varias propiedades emergentes de los ecosistemas permiten amortiguar la

reducción de las poblaciones de tiburones. Por otra parte, Stevens *et al.* (2000) García-Gómez (2000) y Fernández *et al.* (2001) encontraron que modificaciones en la abundancia de diferentes especies de tiburones en diversos ecosistemas, sí generan cambios o efectos de distinta magnitud y de amplia distribución en las comunidades.

Stevens *et al.* (2000) realizaron una propuesta interesante a partir de sus modelos en cuanto a que las respuestas más fuertes a la eliminación de tiburones no se producen siempre en las poblaciones de sus principales presas y que por tanto el papel de regulación de estas especies no está necesariamente relacionado a la contribución relativa de una presa a la dieta de un elasmobranquio (efectos directos). De la misma manera estos autores reconocen la necesidad de investigar las interacciones tróficas de estas especies y su importancia como mecanismos de dispersión de efectos indirectos y por tanto de regulación en comunidades marinas. Myers *et al.* (2007) registran una importante participación de batoideos en efectos tróficos indirectos (cascada trófica) en un ecosistema marino del Atlántico que fue considerablemente desbalanceado por efecto de pesca sobre depredadores tope, y proponen un importante rol de estas especies como mesodepredadores.

Casi todos los análisis antes mencionados se enfocan en relaciones y efectos de tipo directo de un depredador sobre el tamaño de población de sus presas o en casos muy específicos en efectos de cascada trófica, dejando de lado que existen otros tipos de efectos indirectos (competencia aparente, exclusión por competencia, etc) los cuales han sido mencionados como grandes fuerzas que estructuran comunidades (Menge, 1995).

De manera reciente, el termino mesodepredador ha cobrado importancia en la literatura científica, haciendo mención a aquellos elasmobranquios de tamaño intermedio que son depredados por los grandes tiburones (Myers *et al.*, 2007, Heithaus *et al.*, 2008, Ferretti *et al.*, 2010), y a los cuales se les atribuye una

importante función ecológica una vez que los grandes depredadores han sido eliminados de los diferentes sistemas estudiados.

Al respecto, Navia *et al.*, (2010, 2012) documentaron que en efecto los depredadores tope (*e.g. Carcharhinus leucas* y *Sphyrna lewini*) son las especies de mayor conectividad y menor redundancia topológica en las redes tróficas y por tanto su eliminación produce un fuerte efecto estructural en la red trófica estudiada. De igual forma, estos autores encontraron que una vez eliminados de la red los depredadores tope, los elasmobranquios llamados mesodepredadores no juegan un papel tan importante como el que ha sido sugerido por otros estudios (Myers *et al.*, 2007; Heithaus *et al.*, 2008, 2012; Ferretti *et al.*, 2010). En este sentido, Coll *et al.* (2013) aplicaron modelos de balance de masas para evaluar el efecto directo de la pesca sobre una especie de raya, y conocer los procesos que se podrían desencadenar en la red a partir de dicha pesca. Estos autores encontraron que la importancia ecológica de esta especie fue moderadamente baja debido a su escasa abundancia, pero que la potencial recuperación de la especie estaría acompañada de la recuperación de otras especies demersales y que por tanto, la especie de raya estudiada (*Raja asterias*) podría ser utilizada como especie indicadora de la salud de los ecosistemas costeros mediterráneos.

2.4. IMPORTANCIA ESTRUCTURAL DE LAS REDES TRÓFICAS

Aunque los análisis de extinción secundaria han sido ampliamente utilizados como mecanismos para evaluar la resistencia de las redes tróficas a la pérdida de especies (Dunne *et al.*, 2004, Solé & Montoya, 2001), se considera que el supuesto que rige dichos análisis es una simplificación extrema de las dinámicas naturales de las redes tróficas, pues un depredador que pierda una o varias presas, podría adaptarse a usar otro recurso disponible. En contraste, si una extinción local de una especie llega a presentarse, es muy probable que se dé algún grado de fragmentación de la red y, dependiendo de la conectividad y de la importancia topológica de la especie eliminada, se podría llevar la red a un nuevo estado de organización.

Así, partiendo del supuesto que la forma en que se organizan e interactúan las especies de una red son importantes para su estabilidad, se ha planteado que las consecuencias de los patrones estructurales de mundo-pequeño y de escala libre, pueden ser de gran importancia en el reconocimiento de la sensibilidad a las perturbaciones en las redes biológicas (Montoya & Solé, 2002). Asimismo, se ha demostrado que una red regular puede ser transformada en una red de mundo-pequeño si una pequeña fracción de los nodos son reconectados a algunos nodos elegidos al azar.

El patrón estructural de mundo-pequeño (que se basa en agrupamiento de nodos) ha mostrado ser útil para dar respuestas rápidas a diferentes perturbaciones en algunas redes tróficas teóricas, sugiriendo que este arreglo estructural puede traer beneficios para la resiliencia de las redes. Al respecto, Solé y Montoya (2001) y Montoya y Solé (2002) determinaron que las redes tróficas con arreglo estructural de mundo-pequeño fueron más resistentes a las extinciones secundarias de especies que las de estructura aleatoria.

A la fecha, Navia *et al.* (2012) evaluaron la importancia de tiburones y rayas en la estructura de gran escala de las redes tróficas, encontrando que aquellas especies que desempeñan la función de depredadores tope son incluso más importantes para la red, que las que presentan mayor conectividad o especies con altos intereses económicos como los camarones peneidos, y sobre las cuales se enfocan en principio las medidas de manejo y conservación, desconociendo así la organización natural de la red. Este resultado puede tener profundas implicaciones en la manera como las herramientas de análisis de gráficos aportarán en un futuro cercano a las medidas de manejo basadas en enfoques ecosistémicos.

3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

La estructura de las comunidades se basa en las diferentes funciones que cumplen los organismos presentes en ella, las cuales están relacionadas con el nicho ocupado por dichas especies a través de su desarrollo ontogénico, así como con el tipo y número de interacciones mantenidas entre ellas.

Estas relaciones inter-específicas han sido difíciles de cuantificar, e incluso no se han identificado claramente en muchos ecosistemas. Así entonces, se mantiene como tema central de investigación, el papel de las relaciones tróficas en regular o modelar dicha estructura, teniendo como eje central de trabajo la propagación de efectos directos e indirectos a través de las redes tróficas y su implicación en la dinámica de las comunidades.

De manera complementaria, la importancia de un depredador en un ecosistema puede depender de su tasa de consumo comparada a la de otros depredadores, del grado de sobreposición entre ellos y de la extensión en la cual las poblaciones de sus presas son reguladas por la depredación; así pues, conociendo este tipo de información, se podría evaluar si una especie es o no clave en el equilibrio de un ecosistema.

A partir de lo anterior, resulta entonces relevante abordar este tema desde un enfoque de arriba-abajo o *top-down* ya que, siendo la depredación la principal fuerza estructurante de la comunidad, y teniendo los tiburones y rayas niveles tróficos intermedios y altos, se podría indagar cuál es el papel de estas especies en la estructura y dinámica de las comunidades costeras y cómo se propagan sus efectos desde los niveles altos hacia los niveles más bajos de la red trófica. Finalmente, la pregunta principal a resolver con esta investigación es: ¿Son las especies de tiburones y rayas de ambientes costeros tropicales, claves para la estructura y el equilibrio de estos ecosistemas?

4. HIPÓTESIS

Los tiburones y las rayas de ambientes costeros tropicales pertenecen a diferentes niveles tróficos y por tanto a distintos gremios ecológicos, los cuales en muchos casos incorporan numerosas especies de peces óseos, aumentando así la redundancia funcional de los mismos. Esta característica podría indicar que la mencionada función de control y equilibrio atribuida por depredación a elasmobranquios, puede llegar a ser compartida con otras especies. Así, y según la teoría ecológica, la disminución o eliminación de una especie del gremio generará el incremento de otra para suplir la función ecológica disminuida y mantener la estabilidad de la comunidad. En este sentido, se plantea que las diferentes especies de tiburones y rayas tienen menor importancia comunitaria que algunos peces óseos, debido a su reducida amplitud de dieta, a los bajos niveles de conectividad que presentan dentro de la red y por tanto, a que sus efectos directos e indirectos son menores y se propagan más débilmente en la red trófica.

5. OBJETIVOS

5.1. OBJETIVO GENERAL

Evaluar la función ecológica de tiburones y rayas en un ecosistema costero tropical, en el Pacífico colombiano, a partir de su participación en la estructura de la comunidad y en la propagación de efectos tróficos directos e indirectos en la misma.

5.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Documentar los hábitos alimentarios de las principales especies de elasmobranquios del área de estudio, identificando las categorías alimentarias que tipifican la dieta de cada depredador.

Cuantificar la variación de la dieta entre etapas de desarrollo y entre sexos de las especies estudiadas.

Estimar los niveles tróficos de la especies de elasmobranquios.

Identificar la conformación de grupos funcionales en el área de estudio.

Construir una red topológica del ecosistema estudiado, identificando los efectos directos e indirectos entre las diferentes especies.

Evaluar la importancia topológica de las especies de elasmobranquios a partir de su participación en la dispersión de efectos, su rol en el control ecosistémico de arriba-abajo, la participación en los conjuntos de especies clave y la determinación de su redundancia topológica.

6. MÉTODOS

6.1. ÁREA DE ESTUDIO

La Costa Pacífica de Colombia, Panamá y Ecuador forma parte de la zona denominada ensenada de Panamá, que comprende desde el Istmo de Panamá (cerca de los 9°N) hasta punta Santa Helena, Ecuador (2°S) y entre los 77° y 81° de longitud Oeste (Wooster, 1959). Esta zona climática tropical se encuentra dentro de la región de bajas presiones atmosféricas conocidas como “Concavidad Ecuatorial de Bajas Presiones”, donde convergen los vientos alisios de cada hemisferio, para formar la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT).

Esta investigación se desarrolló en la zona centro-sur del Pacífico colombiano, la cual comprende desde la desembocadura del río San Juan (4°N, 77°O) hasta el límite sur del Parque Nacional Natural Sanquianga (2°30'N, 78°10'O) (Fig. 1).

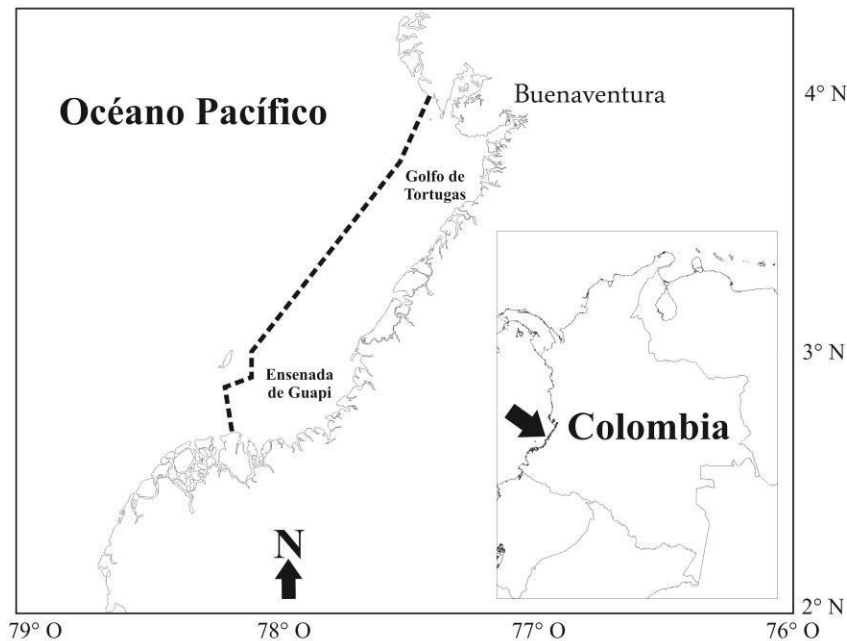


Figura 1. Área de estudio en el Pacífico central de Colombia.

Esta zona presenta una plataforma continental de pendiente baja hasta las 40 brazas de profundidad (72 m), siendo más estrecha al norte, cerca de las bahías de

Málaga y Buenaventura, y ampliándose en un triángulo hacia el sur alcanzando su máxima amplitud cerca de la Isla Gorgona. Las zonas cercanas a la costa se encuentran bajo la influencia de estuarios, manglares y desembocaduras de ríos, y sus fondos son principalmente arenas limpias o arena fangosas (Pineda, 1990). En esta zona se realizan diversas actividades de extracción sobre recursos marinos como la piangua (*Anadara tuberculosa*), pequeños y medianos pelágicos, y siendo la de mayor importancia económica la que se ejerce sobre el denominado "camarón de aguas someras" (*Farfantapennaeus occidentalis*, *Lytopennaeus vannamei*, *L. stylirostris*) y su respectiva fauna acompañante (Pineda, 1992).

6.2. TRABAJO DE CAMPO Y COLECTA DE INFORMACIÓN

Los muestreos se llevaron a cabo a bordo de embarcaciones camaroneras pertenecientes a la flota pesquera de Buenaventura, principal puerto del Pacífico colombiano. La frecuencia de muestreo fue trimestral, con una duración aproximada de 12 días durante un año. Estos buques concentraron su esfuerzo de captura sobre el camarón, utilizando redes con ojo de malla promedio de 2 a ¼ pulgadas y longitudes entre 50 y 60 pies (16.5 y 19.8 m), realizando arrastres con duración de tres horas en el día y seis horas en la noche.

El manejo de la captura una vez extendida sobre cubierta se efectuó tomando como base la metodología propuesta por Pauly (1983). Todos los individuos de las diferentes especies de elasmobranchios que hicieron parte de la fauna acompañante, fueron separados del resto de la captura para determinarles el sexo, la longitud total (Lt), la longitud estándar (Ls), el peso total (Pt) y el peso eviscerado (Pe). Después de pesar y medir los individuos, se extrajeron y fijaron en formol al 10% los estómagos para su análisis en el laboratorio.

Para cubrir un mayor espectro de los ambientes de la zona de estudio, se incluyó en este trabajo el muestreo de embarcaciones artesanales, las cuales utilizaron redes de deriva y líneas de anzuelo para la captura de peces. Estos muestreos se realizaron en algunas comunidades de pescadores de la zona de

estudio, de acuerdo a las temporadas del año en las cuales se captura el recurso tiburón. Una vez que las embarcaciones arribaron a la costa se procedió a indagar sobre el área en la cual faenaron y posteriormente a separar e identificar las especies de elasmobranquios capturados, los cuales fueron sexados, medidos (Lt y Ls), pesados (Pt y Pe) y eviscerados para extraer los estómagos, los cuales se fijaron en formol al 10% para su análisis en laboratorio.

6.2.1. INFORMACIÓN SECUNDARIA

Información sobre la dieta de otras especies que habitan en la zona de estudio fue colectada de artículos publicados, trabajos de grado e informes técnicos que han sido realizados en dicha zona desde hace más de 20 años. Esta búsqueda incluyó invertebrados marinos, peces óseos, elasmobranquios (de los cuales no se obtuvo información primaria), reptiles, aves y mamíferos marinos.

Cuando no fue posible encontrar información sobre la dieta de alguna especie del área, se procedió a la búsqueda de información de zonas cercanas como por ejemplo Ecuador o Panamá, o en su defecto, se utilizó la información de especies que sirven como equivalentes ecológicos en otros ecosistemas tropicales de condiciones similares.

6.3. ANÁLISIS DE MUESTRAS Y DATOS

6.3.1. ESTRATEGIA ALIMENTARIA DE ELASMOBRANQUIOS

Una vez separados y determinados los estados de digestión de las presas, se procedió a identificar cada uno de los grupos hasta el nivel taxonómico más bajo posible, utilizando las claves de identificación de Allen & Robertson (1994, 1998), Fischer *et al.*, (1995b, c) y Robertson & Allen (2002). Para la identificación de los invertebrados se usaron las estructuras duras como el exoesqueleto de los crustáceos, la concha de los bivalvos y las mandíbulas de calamar. Para estos grupos se dispuso de las claves de Brusca (1980) y Fischer *et al.*, (1995a). Las presas separadas e identificadas se colocaron en papel absorbente para eliminar

residuos de formol o agua que pudieran sesgar el peso. El peso de las presas se midió con precisión de 0.01g.

6.3.1.1. Curvas de acumulación de presas

Para determinar si el tamaño de la muestra fue suficiente para describir con precisión la dieta de un depredador, se usó la medida de diversidad trófica acumulada o curva de acumulación de presas, la cual ha sido sugerida como una forma de estimar la precisión en la descripción de la dieta (Huturbia, 1973; Ferry & Cailliet, 1996). Cortés (1997) sugiere que la construcción de esta curva sea un proceso aleatorizado, por lo cual se usó la rutina Sample-based rarefaction (species accumulation curves) del programa EstimateS 7.5 (Colwell, 2005), aplicando 500 iteraciones a los valores de riqueza de especies de los estómagos analizados. Este procedimiento permitió estimar la media y la varianza de cada muestra y, con base en ello, graficar el número acumulado de presas promedio en cada muestra versus el grupo de estómagos analizados.

Debido a que el uso de criterios subjetivos o cualitativos para la interpretación de estas curvas de acumulación de presas limita la utilidad de las mismas para obtener resultados definitivos, se aplicaron métodos cuantitativos para probar la asíntota de las curvas obtenidas. Para esto, se comparó la pendiente generada por los puntos finales de la curva versus una línea de pendiente cero (Bizarro *et al.*, 2009); específicamente, se realizó una regresión lineal usando los últimos cuatro puntos, para probar si la pendiente de la línea de mejor ajuste fue significativamente diferente de una línea de pendiente cero ($H_0: m = 0$ y $H_A: m \neq 0$). Las pendientes fueron comparadas usando la prueba estadística de t-student, donde $t = (b-0)/S_b$, $b =$ pendiente de la línea de mejor ajuste (coeficiente de regresión) y $S_b =$ error estándar de la pendiente (Zar, 1999). Las pendientes no fueron diferentes si $P > 0.05$, indicando que la curva alcanzó la asíntota. La selección de cuatro puntos y no de tres o cinco obedece a criterios de poder estadístico de la prueba y representación del final de las curvas (Bizarro *et al.*, 2009). Para evaluar la precisión de las curvas de acumulación, la pendiente de la línea generada con los errores estándar de los cuatro puntos

finales fue probada de manera similar, evaluando con ello si la variación alrededor de la media se estabiliza ($P > 0.05$). Finalmente, para tener una medida estándar de la precisión, se calculó el coeficiente medio de la variación de los puntos finales ($CV = \text{desviación estándar}/\text{media} \times 100$) (Bizarro *et al.*, 2009).

6.3.1.2. Índices numéricos

En el cálculo de los hábitos alimentarios de elasmobranquios se emplearon los índices numéricos discutidos y revisados por Hyslop (1980) y Cortés (1997), a saber: índices simples (frecuencia, porcentaje en número y porcentaje en peso) y compuestos (índice de importancia relativa su versión estandarizada a porcentaje).

El índice de frecuencia de una presa ($\%F$) relaciona el número de peces cuyo estómago contiene dicha presa (n) y el número de estómagos analizados (N), de la forma:

$$\%F = \frac{n}{N} \times 100$$

El índice de porcentaje en número ($\%N$) relaciona el número total de una presa (Nn) y el número total de todas las presas (Np), así:

$$\%N = \frac{Nn}{Np} \times 100$$

El índice de porcentaje en peso ($\%P$) relaciona el peso de una presa (Pp) con respecto al peso total de todas las presas (Pt), de la forma:

$$\%P = \frac{Pp}{Pt} \times 100$$

El índice de importancia relativa (IIR), propuesto por Pinkas *et al.*, (1971), determina la importancia de una presa en la dieta (Hyslop, 1980), a partir de la combinación de otros índices como número ($\%N$), peso ($\%P$) y frecuencia ($\%F$), mediante la fórmula:

$$IIR = (\%N + \%P) \times \%O$$

Según Windell (1971; citado por Hyslop, 1980), este tipo de índices que combinan valores de diferentes fuentes son más representativos. Asimismo, el valor obtenido de *IIR* se estandarizó de tal manera que la importancia de las categorías pudo ser comparada (Cortés, 1997), a saber:

$$\%IIR = \frac{100 \times IIRi}{\sum IIRi}$$

donde *IIRi* es el valor de *IIR* para cada categoría de presa *i*.

6.3.1.3. Tipificación de las dietas de las especies

Debido a que en la mayoría de las dietas de las especies existen numerosas categorías alimentarias que realizan aportes poco significativos, se procedió a realizar un análisis de similitud porcentual (SIMPER), con el fin de identificar aquellas categorías que se pueden considerar como tipificadoras o representativas de la dieta de cada especie (Clarke, 1993; Sommerville *et al.*, 2011). Como criterio de tipificación se escogió las presas que, al sumarlas, aportan al menos el 90% de la dieta de cada depredador. Este análisis fue realizado para cada especie y en seis de ellas (*M. lunulatus*, *S. lewini*, *D. longa*, *R. leucorhynchus*, *U. rogersi* y *R. velezii*), el análisis se realizó considerando variaciones ontogénicas (juveniles y adultos).

6.3.1.4. Cambios ontogénicos y diferencias sexuales en la dieta

Para evaluar los posibles efectos del sexo y la talla en la dieta de las especies se utilizó un análisis de escalamiento métrico no dimensional (nMDS), cuyo patrón de dispersión fue puesto a prueba con un análisis de similitud (ANOSIM), con miras a probar diferencias significativas en la dieta de acuerdo a las variables estudiadas (Dale *et al.*, 2011). El estadístico resultante *R* ($-1 > R < 1$) describe la similitud entre grupos, con valores cercanos a cero indicando que no hay diferencias y valores cercanos a 1 o -1 indicando separación significativa entre los grupos analizados. Los valores de *P* generados del estadístico *R* se consideraron significativos cuando

$P < 0.05$. El análisis de similitud de porcentajes (SIMPER) se usó para determinar las categorías alimentarias que contribuyen en mayor medida a la disimilitud de dietas entre tallas y sexos en la dieta de cada especie (Clarke, 1993).

Para la realización de los análisis multivariados los datos fueron preparados de la siguiente manera. Los estómagos fueron agrupados de manera aleatoria en grupos de 4 a 8, dependiendo de cada una de las variables estudiadas (sexo o talla), y un valor medio de abundancia (en este caso porcentaje en peso, %P) fue calculado para cada una de las categorías alimentarias utilizadas. Este procedimiento fue realizado con el fin de reducir el número de categorías de presas con valores de cero, y así incrementar la efectividad de los análisis multivariados (White *et al.*, 2004; Marshall *et al.*, 2008). Los valores medios de %P calculados para cada categoría de presa en los datos agrupados fueron transformados con una raíz cuadrada y utilizados para calcular la matriz de similitud con la medida de Bray-Curtis (Platell & Potter, 2001).

6.3.1.5. Nivel trófico de las especies

El nivel trófico de cada una de las especies, y si fuera el caso, de los sexos o tallas por especie, fue determinado siguiendo el método propuesto por Cortés (1999), esto es:

$$TL_i = 1 + \left(\sum_{j=1}^n P_j \times TL_j \right)$$

donde P_j es la proporción que cada categoría de presa tiene en la dieta del depredador y TL_j es el nivel trófico de cada categoría de presa j . Los niveles tróficos de las categorías de presas fueron tomados de Sea Around Us Project Data Base (www.seaaroundus.org; Cortés (1999) y López-García *et al.* (2012)), y se reflejan en la Tabla 1. Para aquellas especies de las que no se dispuso información de dieta de primera mano, se utilizó la información ya publicada de los índices cuantitativos, según disponibilidad en el siguiente orden, %IIR, %P, %N y %F (Cortés, 1999).

Tabla 1. Categorías de presas utilizadas para calcular los niveles tróficos de las especies de elasmobranquios en este estudio.

Grupo	Sigla	Organismos clasificados en cada grupo	NT
Amphipoda	AMP	Crustáceos malacostracos	3.18
Anomura	ANO	Crustáceos decápodos llamados falsos cangrejos	2.50
Aves	AVE	Aves marinas como pelícanos y fragatas	3.87
Bivalvia	BIV	Todos los moluscos bivalvos	2.10
Brachyura	BRA	Cangrejos	2.60
Cephalopoda	CEPH	Calamares del orden Teuthoidea, familia Loliginidae	4.01
Clupeomorpha	CLU	Peces óseos de las familias Clupeidae y Engraulidae	3.20
Dendrobrachiata	DEND	Camarones decápodos	2.43
Elasmobranchii	ELAS	Tiburones y rayas	3.65
Elomorpha	ELOM	Peces óseos de tipo anguilliforme y albuliforme	3.70
Euteleostei	EUT	Peces óseos no elomorphos o clupeomorfos	3.51
Gastropoda	GAS	Todos los caracoles	2.10
Isopoda	ISO	Crustaceos peracáridos	3.18
Mamíferos	MAM	Mamíferos marinos	4.02
Pleocyemata	PLE	Langostas	2.87
Polychaeta	POL	Gusanos marinos segmentados	2.65
Reptiles	REP	Serpientes y tortugas marinas	2.40
Schyphozoa	SCH	Cnidarios	3.46
Sipunculida	SIP	Gusanos marinos no segmentados	2.90
Stomatopoda	SQU	Squillidae	3.50
Teleostei	TEL	Peces óseos no identificados	3.51

6.3.2. GRUPOS FUNCIONALES (DE CARÁCTER TRÓFICO)

Con el fin de poner a prueba la hipótesis de que el alto número de especies de tiburones y rayas presentes en la zona de estudio aumenta la redundancia funcional de las mismas y reduce su importancia ecológica, se utilizaron tres aproximaciones para determinar la similitud de dietas entre especies, y por tanto identificar la redundancia funcional de las mismas, a saber: análisis de similitud trófica, análisis por trofoespecies, y análisis de equivalencia regular. Teniendo en cuenta el posible efecto de la talla en la dieta de las especies, aquellas que presentaron cambios ontogénicos en la misma fueron analizadas como grupos separados (juveniles y adultos).

6.3.2.1. Análisis de similitud trófica

Para determinar la conformación de grupos funcionales entre los depredadores estudiados, se construyó una matriz de similitud alimentaria entre las especies, con base en el índice de similitud de Bray Curtis. Dicha matriz fue sometida a la técnica de agrupamiento UPGMA para generar el fenograma de similitud entre especies. Para determinar el nivel de similitud alimentaria (definición objetiva de un grupo funcional), se usó el método propuesto por Strauss (1982) y adaptado por Jaksic & Medel (1987, 1990), el cual incluye la reasignación aleatoria de los valores de uso de recursos y la re-estimación de los valores de sobreposición tantas veces como sea deseado.

El algoritmo usado para este procedimiento fue el RA 4 (Jaksic, 2002), el cual retiene la máxima estructura de la matriz original. Así, valores de cero fueron mantenidos en su posición original y sólo los valores remanentes se reasignaron aleatoriamente dentro de las columnas. Con este algoritmo se mantuvo la selectividad y la amplitud de dietas de cada especie. Usando el programa Bootclus, los datos se resignaron 1000 veces y todos los valores de similitud generados entre grupos de especies se visualizaron en un histograma, con su respectivo valor de significancia (McKenna, 2003).

6.3.2.2. Análisis por trofoespecies

Esta aproximación ha sido usada en anteriores estudios de redes tróficas (e.g. Martinez, 1991; Dunne *et al.*, 2004) y es una forma de evaluar cuáles especies presentan los mismos depredadores y presas, y por tanto pueden ser consideradas como un solo punto dentro de la red, el cual es conocido como trofoespecie (Briand & Cohen, 1984). Este análisis fue realizado utilizando el índice de similitud trófica de Jaccard, el cual expresa la sobreposición trófica entre dos especies y se define como:

$$I = \frac{c}{a+b+c}$$

donde, c es el número de presas y depredadores comunes a las dos especies, a es el número de presas y depredadores únicos de una especie y b el número de presas y depredadores únicos de la otra especie. Cuando las dos especies tienen el mismo grupo de presas y depredadores $l = 1$, cuando no tienen presas y depredadores en común, entonces $l = 0$. La matriz de similitudes de este índice fue sometida a la técnica de agrupamiento UPGMA para generar el fenograma de similitud entre especies.

6.3.2.3. Análisis de equivalencia regular (REGE)

La simplificación de redes tróficas de gran cantidad de especies a un número pequeño de grupos, puede ser realizada con numerosos algoritmos de agrupación. Para este trabajo, y como punto de partida para el análisis de la importancia estructural de los elasmobranquios en la red, se empleó el algoritmo de equivalencia regular (REGE por sus siglas en inglés), el cual fue desarrollado en teoría de redes sociales (Boyd, 2002; Everett & Borgatti, 2002). Este algoritmo fue aplicado para definir la similitud de los roles tróficos de especies dentro de una red, siguiendo la propuesta de Luczkovich *et al.* (2003).

Este análisis difiere de las tradicionales medidas de similitud en que considera la topología completa de la red, ya que el rol de un organismo en su comunidad está definido no sólo por sus presas sino también por sus depredadores, esto siguiendo la definición de nicho de Elton (1927). Metcalf *et al.* (2008) compararon la efectividad de modelos ecosistémicos construidos con el uso del algoritmo REGE versus modelos del mismo sistema basados sobre agregaciones tróficas, calculadas con base en las medidas tradicionales de similitud de dietas, encontrando que el uso de REGE minimizó los errores de predicción de estos modelos ecosistémicos. Este análisis fue realizado utilizando el software de redes sociales UCINET IV.

El cálculo del algoritmo de equivalencia regular se realizó con base en una matriz cuadrada de especie x especie ($S \times S$), a partir de la cual se obtuvo una matriz R con los coeficientes (0 a 1) que indican el valor de equivalencia entre cada par de

especies. Para la interpretación gráfica de los patrones emergentes de este índice, se tomó la matriz de similitudes (R) y se sometió a un algoritmo de agrupamiento jerárquico para obtener el dendrograma de equivalencia regular (Luczkovich *et al.*, 2003).

6.3.3. CONSTRUCCIÓN Y ANÁLISIS DE LA ESTRUCTURA DE LA RED TRÓFICA

A partir de la información sobre la dieta de los depredadores se construyó una matriz binaria de interacciones tróficas, donde 1 representa la presencia de una presa i en la dieta del depredador j y 0 la ausencia de la misma. Así, el número de interacciones fue determinado para todas las especies (depredadores y presas) en la red. De esta forma, este análisis se enfocó en las interacciones tróficas entre las especies, más no en la fuerza o dirección de dichas interacciones, por lo cual presenta información específica sobre las propiedades topológicas de la red del área de estudio.

Para construir la red trófica, la información de los contenidos estomacales fue compilada a nivel taxonómico de especie cuando fue posible, y cuando no, género, familia u orden fueron usados, en su orden. Algunos grupos de identificación particularmente difícil como fitoplancton o zooplancton y categorías como Teleostei, Pennaeidae, Brachyura o Cephalopoda, fueron mantenidas para reflejar las presas no identificadas en niveles taxonómicos más detallados, pero que representan interacciones tróficas en la dieta de algunas especies.

Para describir las propiedades estructurales de la red se siguió el trabajo de Gaichas & Francis (2008). Se calculó la conectancia directa (C), la cual es la fracción de todas las posibles interacciones y representa una medida estándar de la red; esta fue calculada como L/S^2 , donde L es el número de interacciones y S es el número de nodos de la red (Martinez, 1992). Asimismo, se calculó el diámetro (Dm), el cual se mide como el camino más corto (en número de interacciones) entre los dos nodos más distantes de la red, y la longitud del camino promedio (PL) calculada como la distancia promedio en número de interacciones entre cualquier par de nodos (Albert

& Barabási, 2002). Se calculó también el coeficiente de agrupamiento (CC), el cual permite determinar en qué extensión algunos grupos de especies están más conectados entre sí que con otros grupos de especies. Este índice fue calculado siguiendo a Albert & Barabási (2002) y Newman (2003), como la tasa entre el número máximo de interacciones identificadas entre nodos (E_i) y el número máximo de interacciones posibles entre nodos k_i , esto es:

$$CC = \frac{2E_i}{k_i(k_i - 1)}$$

Para probar si la red trófica del área de estudio presenta organización estructural de mundo-pequeño, los índices longitud del camino promedio (PL) y coeficiente de agrupamiento (CC) de la red observada fueron comparados con aquellos generados con base en una red trófica aleatoria construida con el mismo número de nodos (256) e interacciones (647), usando la rutina de redes aleatorias del software Pajek. El criterio de decisión indica que las redes tróficas con estructura de mundo-pequeño tienen valores de CC más altos y PL más pequeños que las redes aleatorias. Para probar estadísticamente si la red trófica observada fue diferente de una red trófica aleatoria, se construyeron 1000 redes aleatorias y se compararon los valores observados de la media y la varianza de CC y PL con los valores de la media y la varianza de CC y PL de las redes aleatorias.

Para determinar si la red trófica del área de estudio cumple con el patrón de escala libre se calculó el grado del nodo (D), el cual tiene en cuenta el número de otros nodos que están conectados al nodo i . Así el grado de un nodo i (D_i) es la suma de sus presas (in-degree, $D_{in,i}$) y sus depredadores (out-degree, $D_{out,i}$), el cual fue calculado usando el software NetDraw como:

$$D_i = D_{in,i} + D_{out,i}$$

Una vez calculado el grado del nodo para todas las especies de la red, se analizó su distribución de frecuencias con respecto al número de interacciones que

establece cada nodo de la red. Para establecer la función lineal que mejor describe la relación de estos datos, se graficó el logaritmo de la distribución de frecuencias de los nodos versus el logaritmo del grado del nodo. La participación de los nodos en las interacciones de la red fue medida aplicando dos índices de mesoescala o también conocidos como índices de centralidad:

El índice de intermediación “*betweenness centrality*” (BC), el cual se basa en cuantificar qué tan frecuente un nodo i es la vía más corta entre cada par de nodos j y k . Este valor se calculó usando el software UCINET IV (Borgatti *et al.*, 1996). El índice estandarizado para el nodo i (BC_i) es:

$$BC_i = \frac{2 \times \sum_{j \leq k} g_{jk}(i) / g_{jk}}{(N-1)(N-2)}$$

donde $i \neq j$ y k , g_{jk} es el número de pasos más cortos e iguales entre nodos j y k , y $g_{jk}(i)$ es el número de estos pasos en los cuales el nodo i es incidente (g_{jk} podría ser igual a uno). El denominador es dos veces el número de pares de nodos sin el nodo i . Este índice mide qué tan central es un nodo en el sentido de ser incidente en muchos de los pasos más cortos en la red. Si el BC_i es grande para un grupo trófico i , indica que la pérdida de este nodo podría afectar de manera rápida y dispersarse ampliamente en la red.

El segundo índice de centralidad usado fue el de cercanía “*closeness centrality*” (CC), el cual se basa en el principio de cercanía, y sirve para cuantificar qué tan cortos son los pasos mínimos de un nodo dado a todos los otros (Wassermann & Faust, 1994). Este índice se calculó usando UCINET IV (Borgatti *et al.*, 1996), siendo su versión estandarizada (CC_i):

$$CC_i = \frac{N-1}{\sum_{j=1}^N d_{ij}}$$

donde $i \neq j$, d_{ij} es la longitud de los pasos más cortos entre los nodos i y j en la red. Este índice mide qué tan cercano es un nodo a los demás. El mayor valor de CC_i será para aquel grupo trófico que, al ser eliminado, afecte a la mayoría de los otros grupos. Todos los análisis descritos en esta sección fueron desarrollados en software de análisis de redes, UCINET VI y/o Pajek, este último disponible en <http://vlado.fmf.uni-lj.si/pub/networks/pajek/>.

Para poner a prueba la hipótesis que esta red trófica es altamente resistente a las presiones antrópicas se realizó una simulación de pérdida de las especies de mayor importancia comercial de la zona de estudio, los camarones. Así, todos los análisis antes descritos fueron realizados con la red trófica completa y con una red trófica sin camarones y los resultados comparados entre sí.

6.3.4. ANÁLISIS TOPOLÓGICO DE LA FUNCIÓN ECOLÓGICA DE LOS ELASMOBRANQUIOS EN LA RED TRÓFICA

Para evaluar la importancia posicional de los diferentes nodos de tiburones y rayas, con base en la hipótesis de que altos niveles de redundancia trófica reducen la importancia de una especie en las redes, se utilizaron tres bases de datos, las cuales fueron homogenizadas antes de su análisis de la siguiente forma: todas las presas identificadas a nivel de especie y que pertenecían al mismo género fueron sumadas en un solo nodo; aquellas presas identificadas en niveles superiores se mantuvieron en grupos taxonómicos de familia u orden, excepto en aquellos casos en donde, aunque no se conozca la identidad exacta de la presas, se puede inferir el menor nivel taxonómico de la misma, por ejemplo géneros monoespecíficos o familias de un solo género. Finalmente, categorías de presas muy amplias y que en principio pueden ser redundantes (e.g. camarones y Penaeidae), se mantuvieron en la medida que éstas expresan relaciones tróficas que, aunque no se identificaron en alto nivel de resolución, están presentes y cuentan en la medición de los índices topológicos de las especies y la red en general.

Las tres bases de datos analizadas fueron:

1. Elasmobranchios identificados con base en su clasificación taxonómica: En esta base de datos, cada especie de tiburón o raya representa un nodo independiente de todos los demás, sin tener en cuenta la talla de los depredadores.

2. Elasmobranchios como trofoespecies: En esta base de datos se utilizaron los resultados de los análisis de contenidos estomacales que demostraron cambios ontogénicos, dividiendo estas especies en juveniles y adultos. Con estas modificaciones se realizaron los análisis para identificar la presencia de trofoespecies entre elasmobranchios (ver sección 6.3.2.2) y así determinar la posible redundancia en la función depredadora de estas especies.

3. Elasmobranchios como especies de equivalencia regular: En esta base de datos, al igual que la anterior, se tuvieron en cuenta las diferencias ontogénicas en la dieta de las especies. En este caso, la evaluación de la redundancia trófica se realizó con el algoritmo de equivalencia regular REGE (ver sección 6.3.2.3), el cual incluyó además de elasmobranchios, todas las especies de la red. Así, se amplía la posible formación de grupos redundantes entre elasmobranchios y peces óseos.

A las tres bases de datos descritas anteriormente le fueron aplicados todos los índices de análisis topológicos (centralidad, importancia topológica, conjunto de especies clave y redundancia topológica); proceso que se resume en la Figura 2.

6.3.4.1. Índices de centralidad:

El primer análisis de importancia topológica se enfocó sobre los puntos de la red, los cuales son llamados nodos. Así, se utilizó un índice de alcance local “grado del nodo” y dos índices de alcance intermedio o “mesoescala”, cuya aplicación en análisis topológicos de redes tróficas ha sido presentada y discutida en diferentes publicaciones (Jordán, 2001; Jordán & Scheuring, 2002; Jordán *et al.*, 1999, 2006; Abarca-Arenas *et al.*, 2007). Estos índices fueron descritos en la sección anterior y corresponden al grado del nodo (D), intermediación (BC) y cercanía (CC_i). Además de éstos, se emplearon índices que miden la importancia topológica de las especies y que son descritos a continuación.

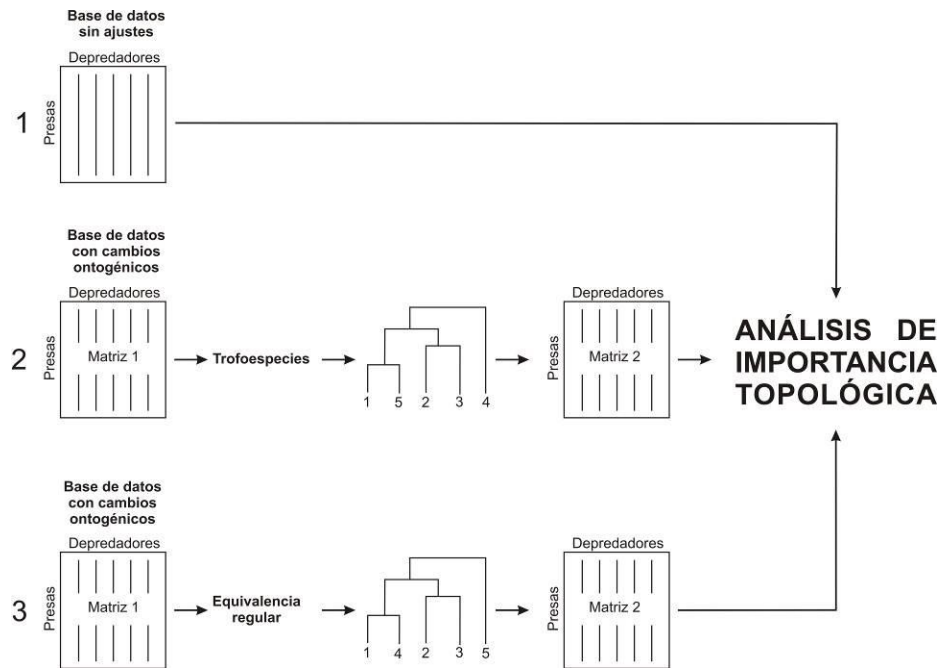


Figura 2. Esquema ilustrativo del proceso para análisis de importancia topológica con las tres bases de datos construidas: 1. Elasmobranquios identificados con base en su clasificación taxonómica; 2. Elasmobranquios como trofoespecies; 3. Elasmobranquios como especies de equivalencia regular.

6.3.4.2. Índice de importancia topológica (K_i)

Usado para caracterizar la importancia de especies en ecosistemas, de acuerdo a su posición en la red trófica. Este índice considera información adicional a los nodos directamente conectados entre sí, y fue definido con detalle por Jordán (2001) y Jordán *et al.* (2006), de la forma:

$$K_j = \sum_{c=1}^n \frac{1}{d_c} (1 + K_{bc}) + \sum_{e=1}^m \frac{1}{f_e} (1 + K_{te})$$

donde n es el número de depredadores de la especie i , d_c es el número de presas de este depredador c^{th} y K_{bc} es el índice de importancia de abajo-arriba (*bottom-up*) del depredador c^{th} . Simétricamente m es el número de presas de la especie i , f_e es el número de depredadores de la presa e^{th} y K_{te} es el índice de importancia de arriba-abajo (*top-down*) de la presa e^{th} . Para el nodo i , la primera suma cuantifica los

efectos de abajo-arriba (K_{bu}) mientras que la segunda lo hace con los efectos de arriba-abajo (K_{td}).

Los productos que contienen los valores de K ($\sum K_{bc}/d_c + \sum K_{te}/f_e$) se refieren a los efectos indirectos (K_{ind}) y aquellos que no contienen K ($\sum 1/d_c + \sum 1/f_e$) se refieren a los efectos directos (K_{dir}). Las sumas de estos valores de efectos ($K_{bu} + K_{td}$) y ($K_{ind} + K_{dir}$) es igual a K .

$$K_i = K_{bu,i} + K_{td,i} = K_{dir,i} + K_{ind,i}$$

Este índice además de dar información sobre el número de conexiones entre nodos, informa sobre cómo estos vecinos se conectan entre sí (Jordán *et al.*, 2006), enfatizando en interacciones verticales sobre interacciones horizontales (e.g. cascadas tróficas vs competencia aparente); asimismo, caracteriza la importancia posicional, separando efectos directos e indirectos, así como efectos de abajo-arriba de efectos de arriba-abajo en la red trófica (Jordán, 2001). Este índice se estimó usando el software FLKS 1.1 suministrado directamente por Ferenc Jordán.

Estos índices de alcance intermedio o “mesoescala” fueron preferidos sobre otras opciones más globales como conectancia dentro de redes tróficas (Martínez, 1992) e incluso más locales como la distribución de conexiones tróficas (Montoya & Solé, 2002; Dunne *et al.*, 2002b), ya que estos últimos reflejan la topología global de la red, pero no dan información sobre la posición específica de los nodos ni de sus interacciones más distantes, impidiendo el análisis de importantes efectos indirectos como competencia aparente y cascadas tróficas (Menge, 1995). Además, los índices de “mesoescala” son recomendados si el interés del estudio es comprender las relaciones dentro de una comunidad (Jordan & Scheuring, 2002) y más aún, si se quiere cuantificar la importancia relativa de una especie dentro de un sistema dado, con respecto a las demás (Jordán *et al.*, 2006).

6.3.4.3. Conjunto de especies clave (Key Player Problem)

Para determinar si las especies de elasmobranchios pertenecen al conjunto de especies clave del ecosistema estudiado (definido como “*topological keystone species complexes*” por Jordán *et al.*, 1999, 2006 y Libralato *et al.*, 2006) se aplicó la aproximación “*Key Player Problem-KPP*” en análisis de redes ecológicas (Borgatti, 2003a). Este enfoque es usado para determinar la importancia de diferentes combinaciones de especies para mantener la integridad de una red y fue desarrollado bajo dos aproximaciones.

La primera de ellas, de “Fragmentación” (*KPP-1*), en la cual se mide la participación de cada uno de los nodos en el mantenimiento de la cohesión de la red, teniendo como criterio de identificación de especie clave los tres nodos cuya eliminación causaron la máxima fragmentación de la red. El segundo método conocido como de “Expansión” (*KPP-2*), trabaja bajo el supuesto de, “si se dispersa información desde un nodo n , ¿cuáles nodos han de ser seleccionados para alcanzar a los demás de la manera más rápida en una red intacta?”. En este caso se determinó como especies clave a los tres nodos que alcanzaron la mayoría de los demás nodos en tan solo dos pasos (Benedek *et al.*, 2007; Dambacher *et al.*, 2010). Este análisis fue realizado con la rutina Key Player 1.1 (Borgatti, 2003b), disponible con el software UCINET (www.analytictech.com/ucinet).

6.3.4.4. Índice de redundancia topológica ($T0^3$)

El efecto de la especie j sobre la especie i , cuando i puede ser alcanzado desde j en n pasos, se define como $a_{n,ij}$. El caso más simple de calcular es cuando $n=1$, (es decir, el efecto de j sobre i es directo): $a_{1,ij} = 1/D_i$, donde D_i es el grado del nodo i (es decir, el número de sus vecinos directos, incluyendo presas o depredadores). Se asume que los efectos indirectos de la red trófica son multiplicativos y aditivos. Cuando el efecto del paso n es considerado, se define el efecto recibido por la especie i de todas las especies (N) de la red como:

$$\psi_{n,i} = \sum_{j=1}^N a_{n,ij}$$

Lo cual es igual a 1 (cada especie es afectada por el mismo valor del efecto). Por otra parte, el efecto de n pasos originado desde la especie i se define como:

$$\sigma_{n,i} = \sum_{j=1}^N a_{n,ji}$$

El cual podría variar entre especies diferentes (*i.e.* los efectos originados desde especies diferentes, pueden ser diferentes). Entonces, la importancia topológica de la especie i , cuando los efectos hasta n pasos son considerados, se define como:

$$TI_i^n = \frac{\sum_{m=1}^n \sigma_{m,i}}{n} = \frac{\sum_{m=1}^n \sum_{j=1}^N a_{m,ji}}{n}$$

Lo cual corresponde a la suma de los efectos originados de la especie i hasta n pasos, promediado sobre el número máximo de pasos considerados (n). Así, TI^n cuantifica las relaciones entre cada par de nodos en una red, incluso si n es muy grande.

Para medir qué tan única puede ser la posición de un nodo dentro de la red, es decir, en qué medida se sobrepone con la posición de sus vecinos, se definió un umbral del efecto (t), determinando el rango efectivo de la interacción estructural del nodo i . Los nodos ubicados dentro de este rango se determinan como “interactuantes fuertes” (los efectos que ellos reciben del nodo i es mayor que t), mientras que los nodos fuera de este rango son “interactuantes débiles”. La sobreposición topológica (TO^3 entre los nodos i y j corresponde al número de interactuantes fuertes que aparecen en los rangos efectivos de los dos nodos, como una función del número máximo de pasos $n=3$ y el umbral $t=0.001$. La suma de todos los valores de TO entre el nodo i y otros nodos ($\sum TO_{ij}$ entre todos los nodos j con $i \neq j$) provee la sobreposición topológica de la especie i (TO^3).

Con el fin de evaluar la importancia estructural de los elasmobranchios considerados depredadores tope en el área de estudio (*i.e.* *Galeocerdo cuvier*, *Carcharhinus leucas*, *Carcharhinus limbatus* y *Sphyrna lewini*), se realizaron todos

los análisis topológicos a las tres bases de datos descritas en el inicio de esta sección, considerando la presencia y la ausencia de estos depredadores.

Finalmente, y para estimar el efecto de la resolución taxonómica utilizada en los resultados obtenidos con el grado del nodo y los índices de centralidad (cercanía e intermediación), se aplicó un análisis de sensibilidad, el cual consistió en realizar los cálculos de cada índice con dos diferentes niveles de agregación de nodos. El primero de ellos con la mayor resolución taxonómica posible y el segundo, agrupando especies y géneros en familias, con excepción de elasmobranquios que fueron el grupo de interés en este estudio.

6.3.4.5. Evaluación de mundo-pequeño

Para evaluar el efecto de la pérdida de los depredadores tope sobre la estructura de la red trófica del área de estudio, se realizó la comparación de los valores del coeficiente de agrupación (*CC*) y la longitud del camino promedio (*PL*) de las redes originales versus sus respectivas redes aleatorias en diferentes escenarios. Estos escenarios representan la eliminación secuencial de las especies identificadas como depredadores tope dentro de las redes tróficas. La supresión de las especies en las redes simula el potencial efecto de remoción casi total que la extracción pesquera puede causar a las especies. Los escenarios analizados fueron los siguientes:

Escenario 1. Las redes tróficas se mantuvieron completas, sin eliminar ningún nodo (red inicial), y se calcularon los valores de *CC* y *PL* para estas redes y sus respectivas redes simuladas. Dado los análisis mencionados al principio de esta sección (distribución de escala libre) y los resultados de *CC* y *PL*, se establece que la red del área de estudio presenta estructura de mundo-pequeño.

Escenario 2. Se eliminó el nodo de menor redundancia topológica en las redes tróficas y se calcularon los valores de *CC* y *PL* para estas redes y sus respectivas redes simuladas.

Escenario 3. Además del nodo anterior, se eliminó el segundo nodo con menor redundancia topológica y se calcularon los valores de *CC* y *PL* para estas redes y sus respectivas redes simuladas.

Escenario 4. A los dos nodos anteriores se sumó la eliminación del tercer nodo con menor redundancia topológica, se calcularon los valores de *CC* y *PL* para las redes y sus respectivas redes simuladas.

Los resultados de los índices *CC* y *PL* fueron tabulados para observar el comportamiento de los resultados a través de las redes y los escenarios analizados.

7. RESULTADOS

7.1. INFORMACIÓN SECUNDARIA

La búsqueda de información sobre hábitos alimentarios de especies de peces e invertebrados que habitan en la zona de estudio, o en su defecto, dietas de especies confirmadas para la zona pero que han sido estudiadas en ecosistemas aledaños, dio como resultado la obtención de 60 referencias bibliográficas que se detallan en el Anexo 1. De estas referencias se extrajo información de 16.401 contenidos estomacales de 61 depredadores de diferentes niveles tróficos (Tabla 2). De los 16.401, 3.986 pertenecieron a 18 especies de elasmobranquios y fueron usados en los análisis de niveles, gremios y redes tróficas.

Tabla 2. Especies con información de dieta obtenidas de la literatura y utilizadas para la construcción de la red trófica de la zona de estudio.

INVERTEBRADOS	<i>Caranx caninus</i>	<i>Mugil curema</i>
<i>Callinectes arcuatus</i>	<i>Centropomus unionensis</i>	<i>Opisthopterus dovii</i>
<i>Farfantepenaeus californiensis</i>	<i>Cetengraulis mysticetus</i>	<i>Oligoplites refulgens</i>
<i>Litopenaeus occidentalis</i>	<i>Cyclopsetta querna</i>	<i>Ophichthus frontalis</i>
<i>Litopenaeus stylirostris</i>	<i>Cynoscion phoxocephalus</i>	<i>Opisthonema libertate</i>
<i>Litopenaeus vannamei</i>	<i>Diapterus peruvianus</i>	<i>Opisthonema spp.</i>
	<i>Echiopsis brunneus</i>	<i>Polydactylus approximans</i>
ELASMOBRANQUIOS	<i>Epinephelus sp.</i>	<i>Polydactylus opercularis</i>
<i>Aetobatus narinari</i>	<i>Etropus crossotus</i>	<i>Pomadasys panamensis</i>
<i>Carcharhinus leucas</i>	<i>Eucinostomus currani</i>	<i>Pseudupeneus grandisquamis</i>
<i>Carcharhinus limbatus</i>	<i>Eugerres periche</i>	<i>Scomberomorus sierra</i>
<i>Galeocerdo cuvier</i>	<i>Gerres cinereus</i>	<i>Selene peruviana</i>
<i>Raja velezi</i>	<i>Gymnothorax equatorialis</i>	<i>Sphoeroides annulatus</i>
<i>Sphyrna lewini</i>	<i>Haemulopsis leuciscus</i>	<i>Sphyaena ensis</i>
<i>Sphyrna tiburo</i>	<i>Harengula thrissina</i>	<i>Stellifer oscitans</i>
<i>Zapteryx xyster</i>	<i>Katsuwonus pelamis</i>	<i>Stellifer ericimba</i>
	<i>Larimus pacificus</i>	<i>Thunnus albacares</i>
PECES ÓSEOS	<i>Lutjanus guttatus</i>	
<i>Ariopsis seemani</i>	<i>Lutjanus peru</i>	OTROS
<i>Ariopsis kessleri</i>	<i>Menticirrhus nasus</i>	<i>Tursiops truncatus</i>
<i>Anchoa spinifer</i>	<i>Nebris occidentalis</i>	Tortugas marinas
<i>Bagre panamensis</i>	<i>Mugil cephalus</i>	Aves marinas
<i>Brotula clarkae</i>		

7.2. ESTRATEGIA ALIMENTARIA DE ELASMOBRANQUIOS

En este trabajo se analizaron de manera directa 1699 estómagos pertenecientes a 13 especies de elasmobranquios, 6 de tiburones y 7 de rayas (Tabla 3).

Tabla 3. Especies de elasmobranquios cuyos contenidos estomacales fueron procesados directamente en este trabajo.

Clase	Subdivision	Orden	Familia	Especie		
Chondrichthyes	Selachii	Carcharhiniformes	Triakidae	<i>Mustelus henlei</i> <i>Mustelus lunulatus</i>		
			Sphyrnidae	<i>Sphyrna corona</i> <i>Sphyrna lewini</i> <i>Sphyrna media</i> <i>Sphyrna tiburo</i>		
			Batoidea	Torpediniformes	Narcinidae	<i>Narcine leoparda</i>
				Rajiformes	Rhinobatidae	<i>Rhinobatos leucorhynchus</i> <i>Zapteryx xyster</i>
					Myliobatiformes	Dasyatidae
			Urotrygonidae	<i>Urotrygon aspidura</i> <i>Urotrygon rogersi</i> <i>Urotrygon sp.</i>		

Debido a la dificultad de obtener el mismo nivel de identificación taxonómica de todas las presas encontradas en los estómagos de las diferentes especies de elasmobranquios analizadas, fue necesario estandarizar los ítems de presa en categorías alimentarias amplias, que permitieran hacer comparaciones intra e inter-específicas de las dietas y las estrategias alimentarias. Los más de 60 ítems de presa identificados en las 13 especies analizadas fueron agrupados en 18 categorías alimentarias, 13 de invertebrados: Amphipoda, Anomura, Bivalvia, Brachyura, Cephalopoda, Dendrobrachiata, Gastropoda, Isopoda, Pleocyemata, Polychaeta, Sipunculida, Schyphozoa y Stomatopoda; 4 de peces óseos: Elomorpha, Clupeomorpha, Euteleostei y Teleostei y una de elasmobranquio: Batoidea. La división de peces óseos en cuatro grupos obedece a que estas especies presentan niveles tróficos que van desde 3 hasta 4.5, y por tanto, el consumo diferencial de estos grupos condiciona significativamente el nivel trófico, la redundancia funcional y la función ecológica de los elasmobranquios. Este no es el caso de los invertebrados, para los cuales cada grupo definido en este estudio se mantiene en un mismo nivel

tráfico sin importar la identidad taxonómica de sus componentes (ver López-García *et al.*, 2012). Así, los resultados presentados a continuación se basan en las 18 categorías alimentarias descritas anteriormente.

7.2.1. CURVAS DE ACUMULACIÓN DE PRESAS

De las 13 especies analizadas, se construyeron curvas de acumulación de presas para aquellas cuyo número mínimo de estómagos fue 30, con lo cual se excluyó a los tiburones martillo *Sphyrna corona* y *Sphyrna tiburo*. Ocho de las once curvas de acumulación de presas analizadas cumplieron con los criterios para ser consideradas como suficientes para describir con precisión la dieta de las respectivas especies; esto es, una asíntota visual de la curva y aceptación de la hipótesis nula de que la pendiente de los últimos cuatro puntos de cada curva es igual a cero ($H_0: m=0$ y $H_A: m \neq 0$). En las figuras 3 y 4 se presentan las curvas obtenidas para las especies de tiburones y rayas respectivamente.

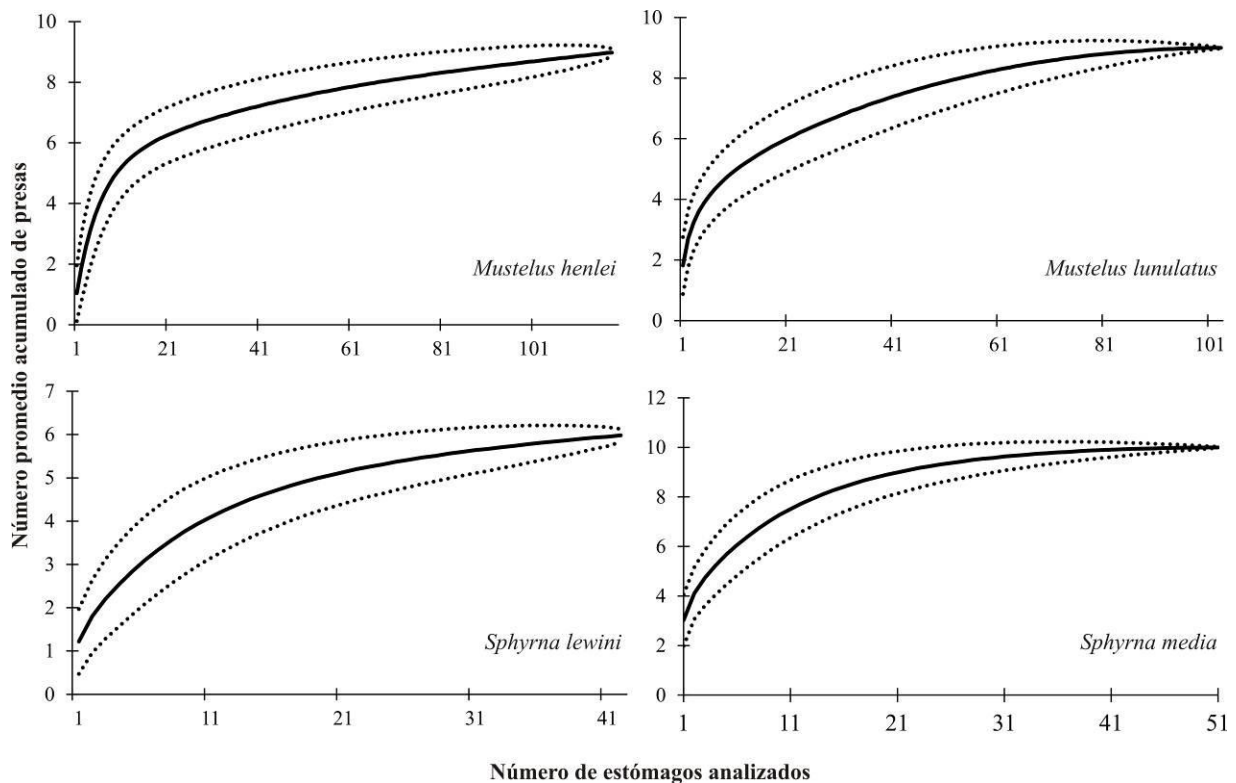


Figura 3. Curvas de acumulación de presas para las especies de tiburones analizados en el estudio.

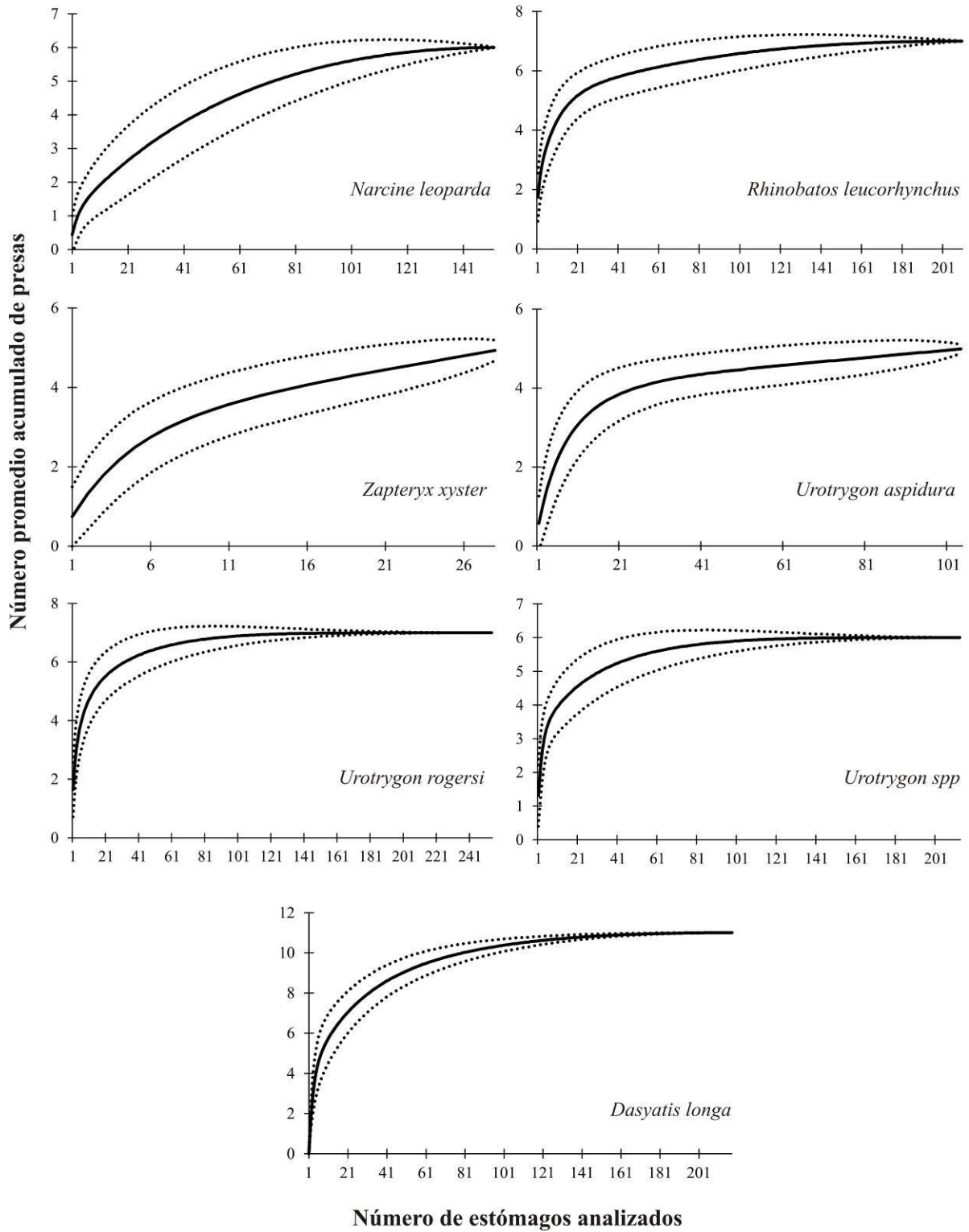


Figura 4. Curvas de acumulación de presas para las especies de rayas analizadas en el estudio.

Las pruebas estadísticas de t-student que se realizaron a las curvas soportaron la asíntota de ocho de ellas ($P>0.05$), mientras otras tres muestran tamaños de muestra insuficientes ($P<0.05$) (Tabla 4). Los análisis de precisión de estas curvas sugieren que cinco de ellas no presentan variabilidad en torno a la media de los puntos finales ($P>0.05$), mientras seis más no cumplen con el supuesto de pendiente cero para el error estándar; sin embargo, los coeficientes de variación de todas las curvas oscilaron entre 0.00% y 1.87%, lo que ratificó la baja variación de los errores estándar en la parte final de la recta y soporta alta precisión en los análisis (Tabla 4).

Tabla 4. Valores de t-student para la media (m) y el error estándar (ES) de cuatro puntos finales de cada curva de acumulación de presas, así como su respectivo valor del coeficiente de variación (CV). Valores de $P>0.05$ indican pendientes iguales a cero.

Especie	n	t-student m	P	t-student ES	P	CV
<i>Mustelus henlei</i>	119	9.81	<0.05	-12.64	<0.05	0.24
<i>Mustelus lunulatus</i>	104	1.73	>0.05	-4.04	>0.05	0.05
<i>Sphyrna lewini</i>	50	18.38	<0.05	9.43	<0.05	0.56
<i>Sphyrna media</i>	52	2.82	>0.05	-15.18	<0.05	0.05
<i>Narcine leoparda</i>	155	1.35	>0.05	-7.50	<0.05	0.00
<i>Rhinobatos leucorhynchus</i>	211	0.24	>0.05	-4.24	>0.05	0.00
<i>Zapteryx xyster</i>	55	39.67	<0.05	-11.72	<0.05	1.87
<i>Dasyatis longa</i>	289	0.17	>0.05	-2.43	>0.05	0.00
<i>Urotrygon aspidura</i>	102	1.35	>0.05	-9.48	<0.05	0.25
<i>Urotrygon rogersi</i>	324	0.32	>0.05	-1.34	>0.05	0.00
<i>Urotrygon sp.</i>	215	0.23	>0.05	-2.06	>0.05	0.00

7.2.2. ÍNDICES NUMÉRICOS DE LA DIETA DE LAS ESPECIES

Con base en los 1699 estómagos de las 13 especies de elasmobranquios mencionadas en la sección anterior se realizaron los cálculos de los índices numéricos simples y compuestos:

7.2.2.1. Tiburones

Para *M. henlei* se encontró que la frecuencia de consumo de presas tales como Brachyura, Cephalopoda, Dendrobrachiata y Stomatopoda es similar (Tabla 5); sin embargo, los aportes en número y peso son bajos en comparación con Teleostei. Por ello, y considerando el porcentaje del índice de importancia relativa (%IIR= 78.10%) se observa que esta especie basa su dieta principalmente en peces, sugiriendo una dieta especializada en este recurso (Tabla 5).

Para *M. lunulatus* los índices de frecuencia, número y peso muestran a Brachyura, Stomatopoda y Dendrobrachiata como las presas dominantes. Sin embargo, la combinación de éstos en el índice de importancia relativa, sugiere que Brachyura (%IIR= 64.4%) y Stomatopoda (%IIR= 30.8%) fueron las categorías alimentarias más importantes en la dieta de la especie (Tabla 5).

Por su parte, *S. corona* pareciera tener una dieta más heterogénea, pues de cinco categorías alimentarias, tres conforman un poco más del 85% del %IIR (Tabla 5), así como aportes balanceados en frecuencia, número y peso (Tabla 5). Caso contrario fue el observado en *S. lewini*, donde Teleostei ocupó siempre el primer puesto en todos los índices simples y representó más del 90% de la dieta (%IIR= 94.8%), siendo así una especie casi completamente especializada en este recurso (Tabla 5).

La especie de tiburón con mayor cantidad de categorías de presa fue *S. media*, la cual presentó 10 grupos dietarios diferentes, entre los cuales se destacaron Dendrobrachiata, Cephalopoda y Teleostei. Estas categorías realizaron los mayores aportes en frecuencia, número y peso, y por tanto obtuvieron los mayores valores del porcentaje del índice de importancia relativa (Tabla 5).

7.2.2.2. Rayas

En cuanto a la dieta de las rayas se encontró que *N. leoparda* fue la especie de mayor especialización alimentaria pues una sola categoría de presa de las seis

identificadas, Polychaeta, representó el 98.2% del %IIR (Tabla 6). Por su parte, *R. leucorhynchus* también presentó un comportamiento especializado sobre un tipo de presa principal de las siete identificadas, en este caso Dendrobrachiata, la cual representó el 86.0% del %IIR. Al igual que en *N. leoparda*, las otras categorías de presa restantes tienen aportes de frecuencia, número y peso muy bajos (Tabla 6).

Zapteryx xyster mostró una dieta más heterogénea que las dos especies anteriores, con aportes porcentuales significativos en frecuencia, número y peso de 3 de las 5 categorías de presas identificadas en su dieta (Tabla 6). En esta especie, Euteleostei (%IIR= 52.0%), Dendrobrachiata (%IIR= 33.5%) y Stomatopoda (%IIR= 13.7%) fueron las categorías de mayor importancia alimentaria.

Dasyatis longa es una especie que aunque consumió 11 categorías de presa, se alimentó preferencialmente de Dendrobrachiata, la cual representó el 59.6% de %IIR de todas las presas. Stomatopoda, Brachyura y Teleostei fueron las categorías sucesivas en términos de frecuencia, número y peso, y por lo tanto en %IIR (Tabla 6).

Aunque significativamente más pequeña que *D. longa*, *U. aspidura* también basó su dieta principalmente en Dendrobrachiata (%IIR= 63.9%), seguida de Teleostei (%IIR= 21.2%). Las demás categorías alimentarias tuvieron aportes poco significativos (Tabla 7).

Siguiendo la tendencia de los batoideos anteriores, *U. rogersi* basó su dieta principalmente en Dendrobrachiata, con un %IIR cercano al 80.0%, seguido por Polychaeta, la cual representó el 18.1% en este mismo índice (Tabla 7). Las otras cinco categorías de presa presentaron aportes menores al 2.0% del %IIR.

Urotrygon sp., una especie de la familia Urotrygonidae que aún está por describir (Torres, 2010), presentó un comportamiento alimentario heterogéneo, con tres categorías dietarias dominantes en frecuencia, número y peso, y por tanto,

siendo éstas las de mayor importancia relativa en la dieta de la especie (Tabla 7). Estas tres categorías de presas fueron en su orden, Stomatopoda, Dendrobrachiata y Teleostei, con aportes en %*IIR* de 36.2, 33.0 y 30.6%, respectivamente.

Tabla 5. Índices numéricos que describen la dieta de las especies de tiburones analizadas en el estudio. %F= frecuencia, %N= porcentaje en número, %P= porcentaje en peso, %IIR= porcentaje del índice de importancia relativa de cada presa.

Presas	<i>Mustelus henlei</i>				<i>Mustelus lunulatus</i>				<i>Sphyrna lewini</i>				<i>Sphyrna media</i>				<i>Sphyrna corona</i>			
	%F	%N	%P	%IIR	%F	%N	%P	%IIR	%F	%N	%P	%IIR	%F	%N	%P	%IIR	%F	%N	%P	%IIR
Anomura	3.4	1.3	4.4	0.2	2.9	1.4	1.4	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Batoidea	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5.8	1.8	5.2	0.4	-	-	-	-
Bivalvia	-	-	-	-	1.9	0.7	0.1	0.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Brachyura	35.3	12.2	8.3	7.8	71.2	42.8	59.1	64.4	-	-	-	-	7.7	1.4	1.4	0.2	28.6	5.1	23.3	9.4
Cephalopoda	16.8	5.3	7.8	2.4	1.9	0.7	0.0	0.0	4.7	2.4	7.3	0.5	51.9	26.2	2.4	13.1	35.7	37.2	16.9	22.4
Clupeomorpha	-	-	-	-	-	-	-	-	4.7	8.3	18.3	1.3	11.5	2.2	13.2	1.6	-	-	-	-
Dendrobrachiata	21.8	8.0	5.1	3.1	20.2	11.6	10.1	3.9	9.3	4.8	12.0	1.7	90.4	26.9	51.1	62.4	71.4	20.5	29.8	41.8
Euteleostei	16.0	6.7	28.9	6.1	-	-	-	-	2.3	1.2	16.5	0.4	13.5	3.9	17.6	2.6	-	-	-	-
Gastropoda	-	-	-	-	1.9	0.7	0.1	0.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pleocyemata	0.8	0.2	1.3	0.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Polychaeta	2.5	0.7	0.0	0.0	1.9	0.7	0.0	0.0	-	-	-	-	3.8	0.7	0.0	0.0	-	-	-	-
Schyphozoa	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.9	0.7	0.7	0.0	-	-	-	-
Stomatopoda	18.5	5.1	7.0	2.4	53.8	35.5	28.9	30.8	11.6	7.1	3.1	1.3	9.6	2.2	0.1	0.2	14.3	2.6	27.9	5.1
Teleostei	74.8	60.4	37.3	78.1	13.5	5.8	0.4	0.7	74.4	76.2	42.8	94.8	51.9	34.1	8.4	19.5	50.0	34.6	2.0	21.3

Tabla 6. Índices numéricos que describen la dieta de cuatro especies de rayas analizadas en el estudio. %F= frecuencia, %N= porcentaje en número, %P= porcentaje en peso, %IIR= porcentaje del índice de importancia relativa de cada presa.

Presas	<i>Narcine leoparda</i>				<i>Rhinobatos leucorhynchus</i>				<i>Zapteryx xyster</i>				<i>Dasyatis longa</i>			
	%F	%N	%P	%IIR	%F	%N	%P	%IIR	%F	%N	%P	%IIR	%F	%N	%P	%IIR
Anomura	-	-	-	-	1.4	0.4	0.1	0.0	3.4	4.2	2.4	0.5	-	-	-	-
Bivalvia	-	-	-	-	0.5	0.3	0.0	0.0	-	-	-	-	0.7	0.2	0.0	0.0
Brachyura	1.3	2.5	1.7	0.1	30.3	21.8	10.8	10.4	3.4	4.2	0.7	0.4	34.9	15.3	8.0	12.5
Cephalopoda	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.5	1.1	0.5	0.1
Clupeomorpha	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.0	0.3	1.0	0.0
Dendrobrachiata	3.2	6.3	3.6	0.7	65.9	67.4	56.9	86.0	24.1	29.2	35.5	33.5	57.4	41.2	26.2	59.6
Elomorpha	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.8	1.0	11.0	0.5
Euteleostei	-	-	-	-	7.1	2.7	14.9	1.3	31.0	45.8	32.1	52.0	9.7	9.1	32.3	6.2
Gastropoda	1.3	2.5	1.7	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Polychaeta	25.8	82.5	80.5	98.2	-	-	-	-	-	-	-	-	2.4	1.7	0.0	0.1
Sipunculida	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.4	0.3	1.4	0.0
Stomatopoda	1.9	3.8	10.9	0.7	7.1	3.7	7.1	0.8	13.8	16.7	29.4	13.7	32.2	17.6	7.2	12.3
Teleostei	1.3	2.5	1.7	0.1	10.0	3.6	10.1	1.4	-	-	-	-	22.8	12.4	12.3	8.7

Tabla 7. Índices numéricos que describen la dieta de tres especies de rayas analizadas en el estudio. %F= frecuencia, %N= porcentaje en número, %P= porcentaje en peso, %IIR= porcentaje del índice de importancia relativa de cada presa.

Presas	<i>Urotrygon aspidura</i>				<i>Urotrygon rogersi</i>				<i>Urotrygon spp</i>			
	%F	%N	%P	%IIR	%F	%N	%P	%IIR	%F	%N	%P	%IIR
Amphipoda	-	-	-	-	6.2	6.1	4.1	0.7	-	-	-	-
Bivalvia	0.9	1.5	1.3	0.1	2.8	1.3	0.0	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0
Brachyura	8.4	15.2	12.1	8.9	2.2	0.9	0.2	0.0	2.8	1.1	0.2	0.0
Dendrobrachiata	16.8	47.0	51.1	63.9	52.2	49.9	79.5	79.3	51.9	25.1	39.1	33.0
Isopoda	-	-	-	-	2.5	2.2	3.8	0.2	-	-	-	-
Polychaeta	-	-	-	-	40.7	30.9	6.9	18.1	6.5	2.6	0.1	0.2
Stomatopoda	6.5	10.6	12.4	5.8	9.9	8.7	5.5	1.6	54.2	48.8	18.6	36.2
Teleostei	11.2	25.8	23.1	21.2	-	-	-	-	48.1	22.4	41.8	30.6

7.2.3. TIPIFICACIÓN DE LA DIETA DE LAS ESPECIES

Aunque algunas especies presentaron en sus contenidos estomacales hasta 11 categorías alimentarias, el número máximo de categorías tipificantes o características para una especie fue cinco (*M. henlei* y adultos de *D. longa*).

Juveniles y adultos de *M. lunulatus* presentaron a Stomatopoda como presas principales, seguidas por Brachyura (Tabla 8). Para los tiburones martillo, familia Sphyrnidae, Cephalopoda y Teleostei fueron presas tipificantes, en especial para *S. lewini*; para las dos especies más pequeñas (*S. corona* y *S. media*) Dendrobrachiata fue alimento característico (Tabla 8).

Caso particular se presentó en *G. cuvier*, especie que incluyó la categoría alimentaria Aves como presa tipificante o característica de su dieta en segundo lugar. Por su parte, *C. limbatus* presentó una dieta basada en peces (Tabla 8). Debido a la disponibilidad de sólo un estudio sobre la dieta de *S. tiburo* y *C. leucas* no fue posible realizar el análisis de similitud porcentual para la caracterización de las dietas de estas especies. Sin embargo, de la composición porcentual en número, peso y

frecuencia de los trabajos estudiados, se infiere que Brachyura en el primer caso y Teleostei en el segundo, son las presas tipificantes para estas especies.

De manera general para tiburones, Teleostei fue la categoría más importante, siendo el principal alimento característico para tres especies y el segundo en tres más, siendo estas seis especies, representantes de hábitos bentónicos y pelágicos (Tabla 8).

En el caso de las rayas, *N. leoparda* presentó una dieta tipificada sólo por Polychaeta, presa importante también para adultos y juveniles de *U. rogersi*. Asimismo, para *D. longa*, *R. leucorhynchus* y *U. rogersi* los adultos presentaron al menos una presa característica más que los juveniles (Tabla 9).

Para este grupo (batoideos), Dendrobrachiata fue la categoría alimentaria más recurrente como primer alimento tipificante de las dietas (excepto para adultos de *D. longa* y para *N. leoparda*; Tabla 9). En este grupo de especies se presentó mayor diversidad en las categorías alimentarias que caracterizan las dietas, pues además de las ya mencionadas, Euteleostei, Teleostei y Stomatopoda también figuran como presas importantes en las dietas de algunas de las especie estudiadas.

La principal diferencia entre la tipificación de las dietas de tiburones y rayas radica en la importancia de Teleostei para los primeros, mientras que dicha categoría no fue de alta significancia para las rayas. Por su parte, Dendrobrachiata, que tipificó la dieta de la mayoría de las rayas, solo aparece como presa importante en 2 de las 9 especies de tiburones.

Tabla 8. Categorías de presas seleccionadas con el análisis de similitud porcentual (SIMPER) para tipificar la composición de la dieta de las especies de tiburones estudiadas. Categorías de presas tipificantes y su respectivo valor de aporte porcentual están señalados en gris. Presas inferidas a ser tipificantes en *S. tiburo* y *C. leucas* están marcadas con líneas oblicuas.

<i>Mustelus henlei</i>	<i>Mustelus lunulatus</i>		<i>Sphyrna lewini</i>		<i>Sphyrna media</i>	<i>Sphyrna corona</i>	<i>Sphyrna tiburo</i>	<i>Carcharhinus limbatus</i>	<i>Galeocerdo cuvier</i>	<i>Carcharhinus leucas</i>
	juveniles	adultos	juveniles	adultos						
-	-	-	-	-	-	-	Angioespermas	-	-	-
Anomura	Anomura	-	-	Anomura	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	Aves marinas (26.5%)	-
-	Bivalvia	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Brachyura (15.2%)	Brachyura (36.0%)	Brachyura (45.4%)	-	Brachyura	Brachyura	Brachyura (19.4%)	Brachyura	-	Brachyura (9.2%)	-
Cephalopoda	Cephalopoda	Cephalopoda	Cephalopoda (32.8%)	Cephalopoda (55.1%)	Cephalopoda (12.8%)	Cephalopoda (11.9%)	Cephalopoda	-	Cephalopoda (8.1%)	-
-	-	-	Clupeomorpha	-	Clupeomorpha (12.1%)	-	-	Clupeomorpha (56.2%)	-	-
Dendrobrachiata (10.4%)	Dendrobrachiata (20.3%)	Dendrobrachiata	Dendrobrachiata	Dendrobrachiata	Dendrobrachiata (42.8%)	Dendrobrachiata (56.3%)	Dendrobrachiata	Dendrobrachiata	-	-
-	-	-	-	-	Elasmobranchii	-	-	-	Elasmobranchii	Elasmobranchii
Euteleostei (21.6%)	-	-	Euteleostei	-	Euteleostei	-	-	-	-	-
-	Gastropoda	-	-	-	-	-	-	-	-	Gastropoda
-	-	-	-	-	-	-	-	-	Mammalia (6.55%)	-
Pleocyemata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Polychaeta	Polychaeta	-	-	-	Polychaeta	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	Schyphozoa	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	Reptiles	Reptiles
Stomatopoda (12.3%)	Stomatopoda (41.6%)	Stomatopoda (51.6%)	Stomatopoda	-	Stomatopoda	Stomatopoda	Stomatopoda	-	-	-
Teleostei (35.6%)	Teleostei	Teleostei	Teleostei (58.5%)	Teleostei (42.1%)	Teleostei (28.1%)	Teleostei (8.6%)	-	Teleostei (41.4%)	Teleostei (44.5%)	Teleostei

Tabla 9. Categorías de presas seleccionadas con el análisis de similitud porcentual (SIMPER) para tipificar la composición de la dieta de las especies de rayas estudiadas. Categorías de presas tipificantes y su respectivo valor de aporte porcentual están señalados en gris. Presas inferidas a ser tipificantes en *R. velezi* están marcadas con líneas oblicuas.

<i>Dasyatis longa</i>		<i>Narcine leoparda</i>	<i>Rhinobatos leucorhynchus</i>		<i>Urotrygon aspidura</i>	<i>Urotrygon rogersi</i>		<i>Urotrygon spp</i>	<i>Zapteryx xyster</i>	<i>Raja velezi</i>	
juveniles	adultos		juveniles	adultos		juveniles	adultos			juveniles	adultos
-	-	-	-	-	-	Amphipoda	Amphipoda	-	-	-	-
-	-	-	-	Anomura	-	-	-	-	Anomura	Anomura	-
Bivalvia	-	-	-	Bivalvia	Bivalvia	Bivalvia	Bivalvia	Bivalvia	-	-	-
Brachyura (18.7%)	Brachyura (24.0%)	Brachyura	Brachyura (21.0%)	Brachyura (21.5%)	Brachyura (27.5%)	Brachyura	Brachyura	Brachyura	Brachyura	Brachyura	Brachyura
Cephalopoda	Cephalopoda	-	-	-	-	-	-	-	-	Cephalopoda	Cephalopoda
Clupeomorpha	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Dendrobrachiata (42.1%)	Dendrobrachiata (15.9%)	Dendrobrachiata	Dendrobrachiata (78.9%)	Dendrobrachiata (42.38%)	Dendrobrachiata (47.4%)	Dendrobrachiata (48.9%)	Dendrobrachiata (59.4%)	Dendrobrachiata (43.3%)	Dendrobrachiata (38.9%)	Dendrobrachiata	Dendrobrachiata
Elomorpha	Elomorpha	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Euteleostei	Euteleostei (21.3%)	-	-	Euteleostei (16.6%)	-	-	-	-	Euteleostei (45.6%)	-	Euteleostei
-	-	Gastropoda	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	Isopoda	Isopoda	-	-	-	Isopoda
Polychaeta	-	Polychaeta (99.0%)	-	-	-	Polychaeta (44.9%)	Polychaeta (24.2%)	Polychaeta	-	-	-
Sipunculida	Sipunculida	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Stomatopoda (17.0%)	Stomatopoda (19.2%)	Stomatopoda	Stomatopoda	Stomatopoda	Stomatopoda	Stomatopoda	Stomatopoda (9.1%)	Stomatopoda (27.5%)	Stomatopoda (15.6%)	Stomatopoda	Stomatopoda
Teleostei (18.6%)	Teleostei (15.5%)	Teleostei	-	Teleostei (14.8%)	Teleostei (19.9%)	-	-	Teleostei (27.8%)	-	Teleostei	Teleostei

7.2.4. CAMBIOS ONTOGÉNICOS Y DIFERENCIAS SEXUALES EN LA DIETA

7.2.4.1. Tiburones

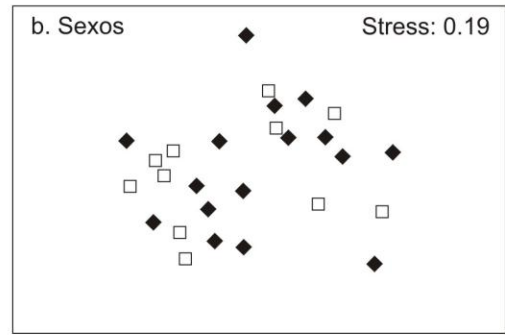
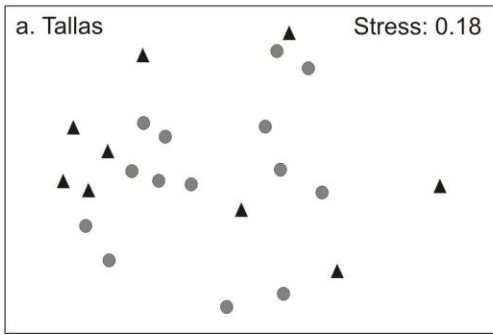
Los análisis de escalamiento métrico no dimensional mostraron que tan sólo entre juveniles y adultos de *M. lunulatus* se presentó diferencia en la composición de la dieta, lo que se aprecia en la formación de grupos diferenciables (Fig.5c), y se corroboró con el análisis de similitud (ANOSIM: R global= 0.338, $P=0.004$; Tabla 10). La dieta de las otras especies no mostró dependencia con respecto al estado de desarrollo ontogénico (Fig. 5a, e; Tabla 10). Ninguna de las especies presentó dependencia de la dieta con respecto al sexo (Fig. 5b, c, d, g; Tabla 10).

La diferencia en la dieta de juveniles y adultos de *M. lunulatus* estuvo influenciada principalmente por el consumo exclusivo de Dendrobrachiata por parte de juveniles (contribución porcentual a la diferencia, SIMPER= 30.7%), mientras que Brachyura y Stomatopoda aportaron el 26.4% y 20.1%, respectivamente a la diferencia. Estas tres categorías suman 77.2% de la diferencia entre estados de desarrollo.

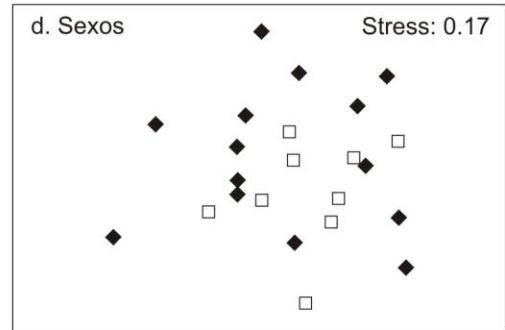
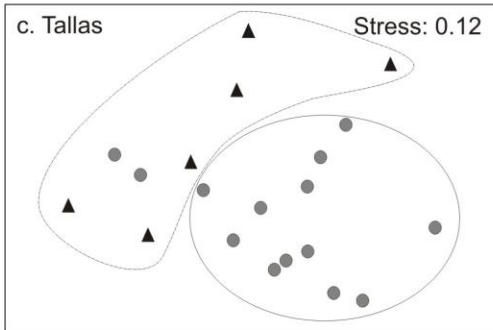
Tabla 10. Valores de R y significancia estadística P para los análisis de similitud de dietas (ANOSIM) entre tallas y sexos de las especies de tiburones estudiadas.

Especie	Tallas		Sexos	
	R	P	R	P
<i>Mustelus henlei</i>	0.051	0.271	-0.023	0.575
<i>Mustelus lunulatus</i>	0.338	0.004	0.036	0.282
<i>Sphyrna lewini</i>	-	-	-0.064	0.846
<i>Sphyrna media</i>	0.065	0.189	0.099	0.128

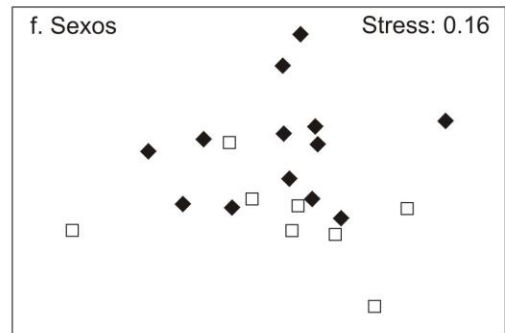
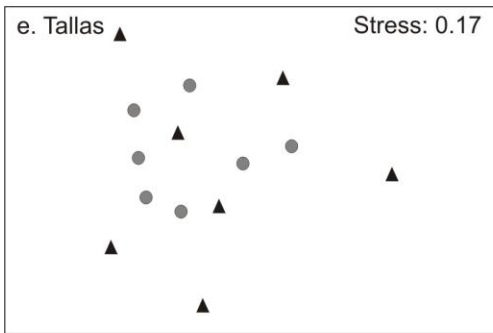
Mustelus henlei



Mustelus lunulatus



Sphyrna media



Sphyrna lewini

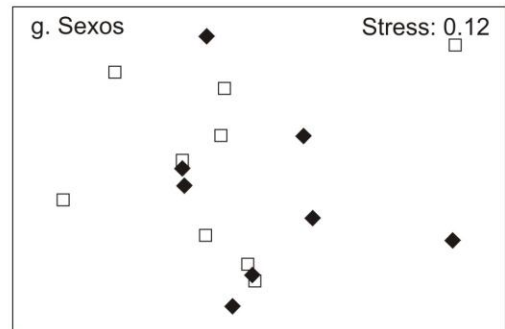


Figura 5. Análisis de escalamiento métrico no dimensional (nMDS) para datos de porcentaje en peso (%P) de la dieta de cuatro especies de tiburones, con base en tallas (▲ = adultos, ● = juveniles; a, c, e) y sexos (□ = machos, ◆ = hembras; b, d, f, g).

7.2.4.2. Rayas

Por su parte, 3 de las 6 especies de rayas presentaron dependencia de la dieta con respecto a la talla. *R. leucorhynchus*, *D. longa* y *U. rogersi* mostraron patrones de diferenciación en la composición de la dieta entre juveniles y adultos (Fig. 6a, c, g), siendo corroborada dicha tendencia con los valores del estadístico *R* y su respectiva significancia de los análisis de similitud (Tabla 11). Con respecto al sexo, tan solo la dieta de *R. leucorhynchus* se vio afectada por dicha variable (Fig. 6b, Tabla 11). Especies como *U. aspidura* y *N. leoparda* no mostraron efectos significativos de la talla o el sexo sobre la dieta (Fig. 6e, Tabla 11).

Tabla 11. Valores de *R* y significancia estadística *P* para los análisis de similitud de dieta (ANOSIM) entre tallas y sexos de las especies de rayas estudiadas.

Especie	Tallas		Sexos	
	<i>R</i>	<i>P</i>	<i>R</i>	<i>P</i>
<i>Narcine leoparda</i>	0.033	0.229	-0.068	0.980
<i>Rhinobatos leucorhynchus</i>	0.533	0.001	0.247	0.004
<i>Dasyatis longa</i>	0.418	0.001	-0.019	0.570
<i>Urotrygon aspidura</i>	0.169	0.054	-0.124	0.752
<i>Urotrygon rogersi</i>	0.206	0.042	0.032	0.232
<i>Urotrygon sp.</i>	-	-	-0.093	0.895

Los análisis de similitud porcentual (SIMPER), sugieren que las diferencias en las dietas entre estados de desarrollo y sexo de las especies de rayas ya descritas, se basan principalmente en el consumo de Teleostei y Euteleostei, seguidas por Dendrobrachiata (Tabla 12). Por ejemplo, en *D. longa*, las dos primeras categorías aportan el 42.3% del total de la diferencia entre estados de desarrollo; mientras que para *R. leucorhynchus* representan el 55.3% de diferencia entre estados de desarrollo; para esta especie, Euteleostei y Dendrobrachiata aportan el 50.4% del total de la diferencia entre sexos. Para el caso de *U. rogersi* fueron Dendrobrachiata y Stomatopoda las categorías que marcaron mayor diferencia en la dieta de los juveniles y los adultos.

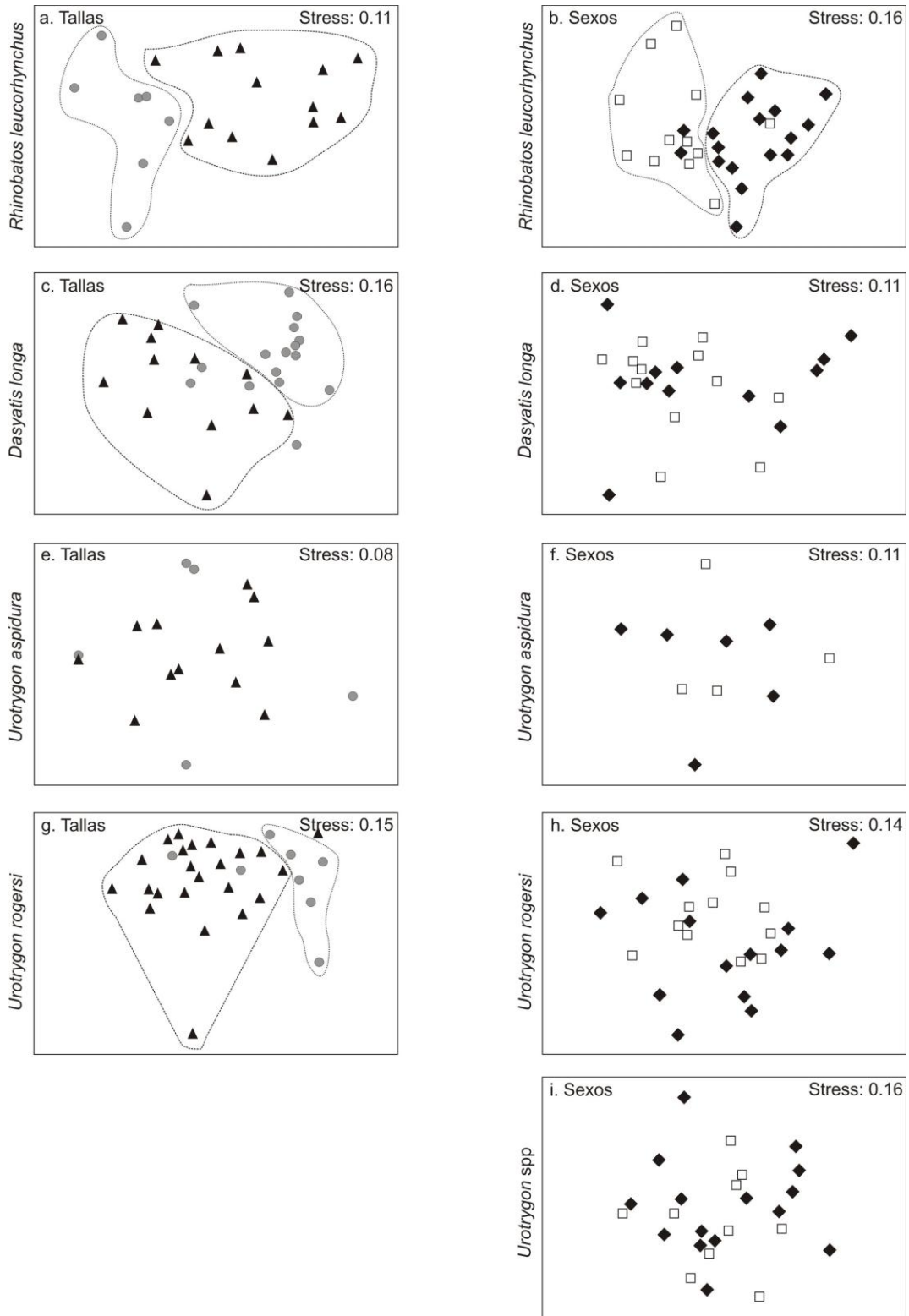


Figura 6. Análisis de escalamiento métrico no dimensional (nMDS) para datos de porcentaje en peso (%P) de la dieta de cinco especies de rayas con base en tallas (▲ = adultos, ● = juveniles; a, c, e, g) y sexos (□ = machos ◆ = hembras; b, d, h, f, i).

Tabla 12. Resultados del análisis de similitud porcentual (SIMPER) para establecer la contribución de las categorías alimentarias en la diferencia de las dietas entre tallas y sexos de las especies de rayas estudiadas.

Variable	Especies	Categorías alimentarias	Contribución a la diferencia (%)	Contribución acumulada (%)
Talla (juveniles y adultos)	<i>Dasyatis longa</i>	Euteleostei	28.0	30.0
		Teleostei	14.3	42.3
		Elomorpha	13.2	55.5
		Dendrobrachiata	11.9	67.4
		Stomatopoda	10.3	77.7
		Brachyura	9.3	87.0
		Sipunculida	6.6	93.6
	<i>Rhinobatos leucorhynchus</i>	Euteleostei	30.7	30.7
		Teleostei	24.6	55.3
		Dendrobrachiata	15.6	70.9
		Brachyura	14.5	85.4
		Stomatopoda	11.6	97.0
	<i>Urotrygon rogersi</i>	Dendrobrachiata	42.4	42.4
		Stomatopoda	17.2	59.6
		Amphipoda	15.3	74.9
Polychaeta		9.3	84.2	
Isopoda		7.3	91.5	
Sexo (machos y hembras)	<i>Rhinobatos leucorhynchus</i>	Euteleostei	29.1	29.1
		Dendrobrachiata	21.2	50.3
		Teleostei	20.4	70.7
		Brachyura	16.9	87.6
		Stomatopoda	10.0	97.6

7.2.5. NIVEL TRÓFICO DE LAS ESPECIES

Los niveles tróficos de las especies de tiburones y rayas fueron calculados con base en los resultados de cambios ontogénicos en la dieta, tanto de las especies analizadas directamente en el trabajo, como de aquellas para las que se recopiló información secundaria (ver Tablas 2 y 3). Así, para *M. lunulatus*, *S. lewini*, *D. longa*, *R. leucorhynchus*, *Raja velezi*, *Z. xyster* y *U. rogersi* se calculó un valor para juveniles

y otro para adultos; para las demás especies se calculó un único valor de nivel trófico.

De acuerdo a lo anterior, las especies de tiburones analizadas presentaron niveles tróficos entre 3.26 y 4.60, ocupando tanto niveles tróficos medios ($NT < 4$) como niveles tróficos altos ($NT > 4$) (Fig. 7). Los resultados no soportan una relación directa entre la talla de las especies y su nivel trófico, pues, juveniles de *S. lewini*, de tallas pequeñas, tienen niveles tróficos > 4 y especies medianas como *M. lunulatus*, *S. media* y *S. tiburo* presentaron niveles tróficos < 4 .

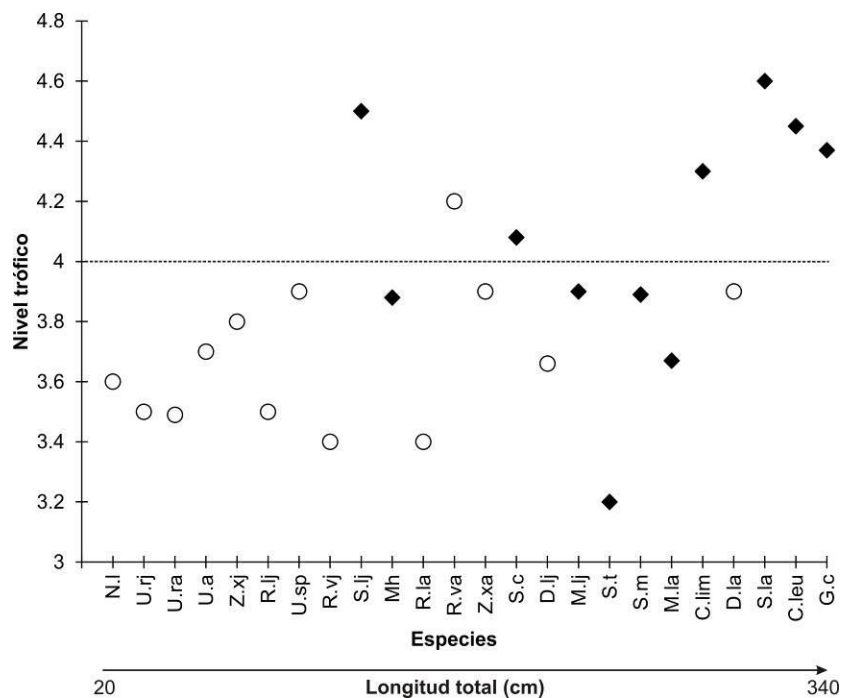


Figura 7. Niveles tróficos calculados para ocho especies de tiburones (◆) y siete de rayas (○). Los estados de desarrollo de las especies con cambios ontogénicos en la dieta, se indican con las letras j= juveniles y a= adultos.

Contrario a lo observado en los tiburones, las rayas presentaron valores de nivel trófico más estables, con límites entre 3.4 y 3.9, con excepción de los adultos de *R. velezi* los cuales presentaron un valor de 4.2, dado el alto consumo de peces

en su dieta (73.6%). En general, se observó un leve incremento del nivel trófico de las especies de rayas en la medida que aumenta el tamaño de las mismas (Fig. 7).

Teniendo en cuenta el nivel trófico tanto de los elasmobranquios como de las presas que conforman su dieta, se encontró que los tiburones y las rayas ocupan en su mayoría (58.3%) niveles tróficos medio-altos, específicamente en la posición trófica conocida como mesodepredadores (Fig. 8).

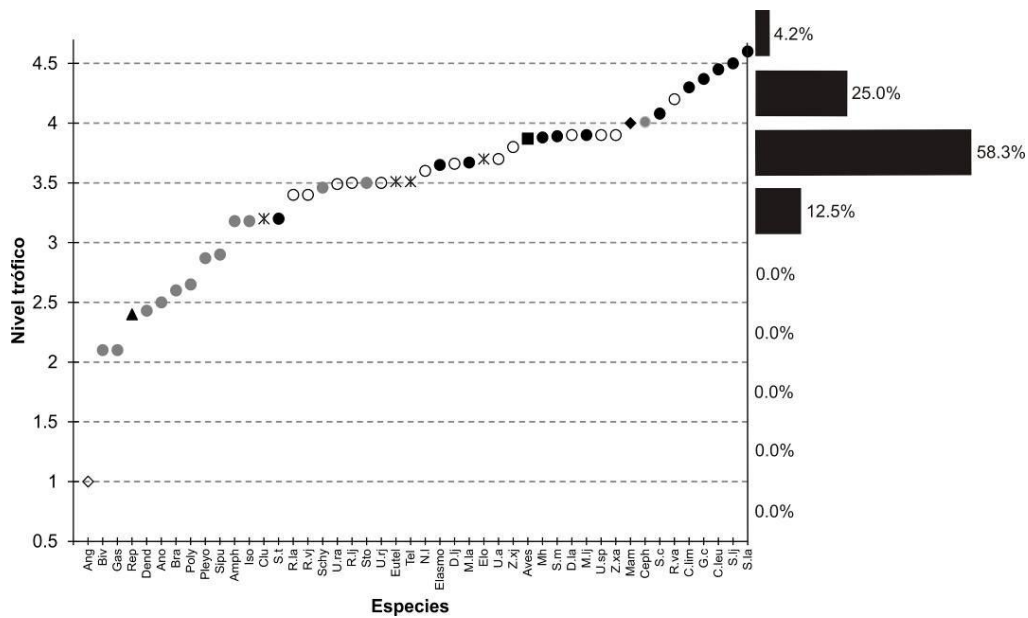


Figura 8. Niveles tróficos calculados para especies de tiburones (●), rayas (○) y sus presas (◆= mamíferos, ■= aves, ▲= reptiles, ✕= peces, ●= invertebrados, ◇= angiospermas) en la zona central del Pacífico colombiano. Porcentaje de participación por nivel trófico para elasmobranquios son ilustrados por barras negras.

También se destaca que de los 24 puntos de elasmobranquios analizados (incluyendo los cambios ontogénicos), siete (29.2%) se encuentran en los niveles tróficos superiores de la red, lo que resalta la importante función de control ecosistémico de arriba-abajo (*top-down*) que podrían desempeñar estas especies, más aún, cuando dentro de los datos de esta red trófica, solo mamíferos, y cefalópodos comparten este nivel trófico. Finalmente, un número muy bajo de estas especies aparecen en los niveles tróficos medio-bajos (<3.5), indicando con esto que

el aporte al control ecosistémico de abajo-arriba (*bottom-up*) de los elasmobranquios es reducido.

Estos resultados muestran que los elasmobranquios analizados ejercen su función depredadora en al menos dos niveles tróficos de la red, siendo consumidores secundarios de presas de niveles tróficos bajos ($NT < 3$) como Bivalvia, Sipunculida, Polychaeta, Dendrobrachiata y Brachyura, presas con niveles tróficos intermedios ($3 \leq NT < 4$) como Amphipoda, Clupeomorpha, Quelonidae, Stomatopoda, y consumidores terciarios ($NT \geq 4$) que depredan presas de niveles tróficos altos tales como Cephalopoda, Mammalia y Elasmobranchii. Así, se infiere que tiburones y rayas tienen diferentes roles funcionales dentro de la red trófica, entre los cuales se destacan depredadores tope y mesodepredadores, siendo estos últimos un indicador de su importante rol en la conectividad y transferencia de energía entre los niveles tróficos bajos y altos de la red.

7.3. GRUPOS FUNCIONALES

Debido a que la mayoría de los estudios presentaron diferentes niveles de identificación taxonómica de las presas, fue necesario hacer un ajuste de la base de datos, con miras a homogenizar las categorías alimentarias. Así, ítems de presa fueron agrupados utilizando el siguiente criterio, en su orden: género, familia y orden. Finalmente, después de este proceso y teniendo en cuenta los resultados de cambios ontogénicos, se analizó una base de datos de 24 estados de elasmobranquios (juveniles, adultos) y especies sin cambios ontogénicos, y 86 tipos de presas.

7.3.1. ANÁLISIS DE SIMILITUD TRÓFICA

El análisis de agrupamiento por similitudes de dietas (cluster) mostró la existencia de nueve grupos tróficos estadísticamente significativos ($P > 0.05$), los cuales se establecen en su mayoría con valores de similitud superiores a 0.7, e incorporan 18 de los 24 estados analizados (especies y variaciones ontogénicas), sugiriendo alto grado de redundancia funcional entre las especies (Fig. 9).

En un nivel menor de similitud, con valores entre 0.62 y 0.45, las nueve agrupaciones anteriores se reducen a cinco grandes grupos, los cuales se conforman con base en el consumo preferencial de cuatro tipos de presas, Teleostei, Dendrobrachiata, Brachyura y Polychaeta, todas ellas concordantes con las categorías tipificantes de las especies dentro de cada grupo (Tablas 8 y 9). Bajo estos niveles de agrupación, diferentes especies de presas producen las diferencias observables en el dendrograma (Fig. 9, presas en círculos grises). Aunque inicialmente nueve similitudes significativas sugieren alta redundancia, el análisis detallado del dendrograma, en especial los cinco grandes grupos, no soporta esta predicción.

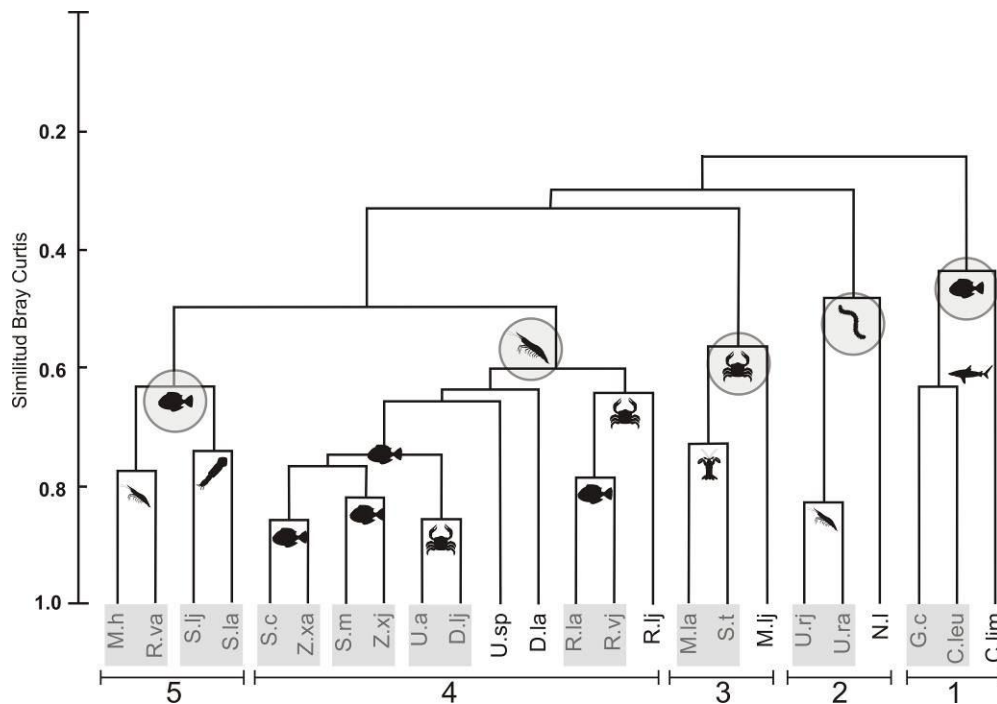


Figura 9. Dendrograma de similitudes de dietas mostrando posibles redundancias tróficas entre los 24 estados analizados para tiburones y rayas y los tipos de presas que potencian estas similitudes. Similitudes significativas están resaltadas en cuadros grises.

El grupo trófico 1, conformado por tres especies, basa su distancia del resto de grupos en el consumo de aves, mamíferos, reptiles, peces clupeomorfos y

elasmobranquios; así, solo tres especies para efectuar y mantener la depredación sobre estas presas es un número muy bajo y con poca redundancia funcional.

Igual situación se presenta en el grupo trófico 2, el cual también está conformado por dos especies, una en estado juvenil y adulto (*U. rogersi*) y cuya principal función trófica es la depredación sobre Polychaeta y Dendrobrachiata. En este grupo, *N. leoparda* es especialista en Polychaeta (99.0% de la dieta), mientras *U. rogersi* consume el 44.9 y el 24.1% de dicha presa, en su estado juvenil y adulto, respectivamente. Así, solo tres de los 24 estados de elasmobranquios analizados ejercen control significativo sobre Polychaeta. El último de estos grupos con similitudes significativas pero baja redundancia es el número 5, conformado por *M. henlei*, *R. velezi* en estado adulto y *S. lewini* en sus dos estados de desarrollo. Para estos dos últimos, Cephalopoda es la presa más significativa, mientras que *M. henlei* y *R. velezi* no incorporan esta presa de forma preferencial, dejando así a *S. lewini* sin especies redundantes para la depredación de Cephalopoda en este grupo.

El grupo 4 no presenta la situación descrita anteriormente, pues además de reunir a la mayoría de las especies estudiadas (11 de 24), es caracterizado por el consumo de Dendrobrachiata, presa característica en la dieta de muchas de ellas, así como altas similitudes en presas importantes como Teleostei, Brachyura y Stomatopoda. Este grupo si cumple con el supuesto de redundancia trófica esperado a partir de los altos valores de similitud encontrados.

De este resultado se destaca que, de las especies con cambios ontogénicos de la dieta, solo *R. velezi* registró pertenencia a agrupaciones diferentes según sus estados de desarrollo (juveniles grupo 4, adultos grupo 5), mientras que en *D. longa*, *Z. xyster* y *R. leucorhynchus* los estados de desarrollo mantuvieron similitudes superiores a 0.6.

Lo anterior sugiere que los cambios ontogénicos de estas especies se deben principalmente a cambios en las proporciones de consumo de las presas, y no a cambios en el tipo de las presas consumidas.

7.3.2. ANÁLISIS POR TROFOESPECIES

Contrario a lo encontrado en el análisis de similitud trófica, el índice de Jaccard no mostró la presencia de agrupaciones significativas, en este caso especies tróficas o trofoespecies (Fig. 10). Este resultado sugiere que los elasmobranquios analizados no tienen altos valores de similitud en el tipo de presas consumidas y por tanto, están ejerciendo control ecosistémico de tipo arriba-abajo (*top down*) sobre un amplio rango de presas dentro de la red. Igualmente, los bajos valores de similitud sugieren que no existen muchos depredadores en común para estas especies.

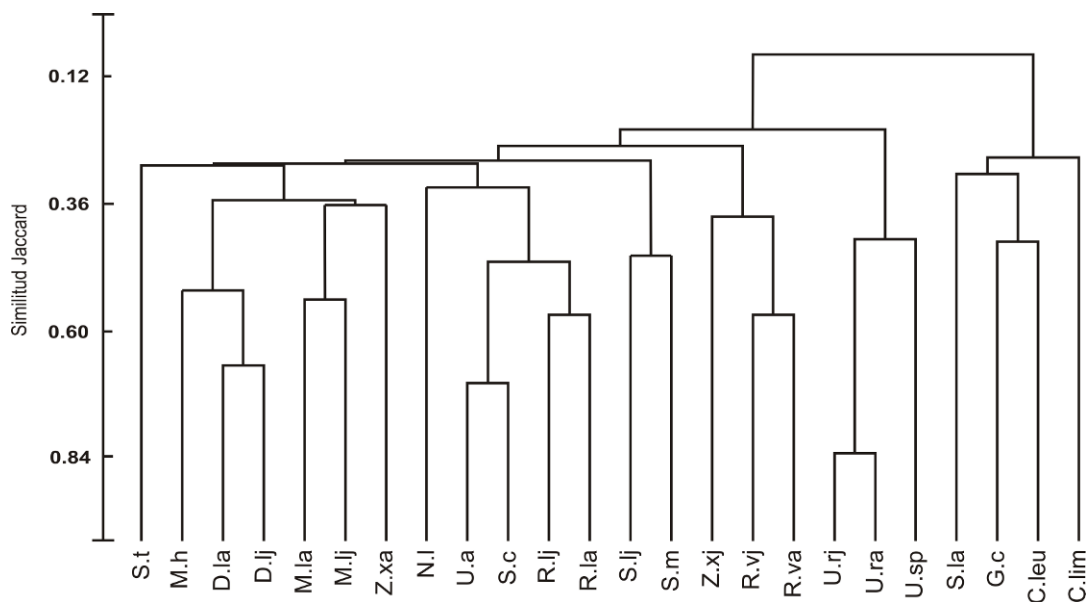


Figura 10. Dendrograma de similitudes de dietas para identificar trofoespecies en el ensamblaje de elasmobranquios analizados.

En este análisis, la tendencia general fue la agrupación de los estados de desarrollo de especies con cambios ontogénicos, como por ejemplo *U. rogersi* (U.rj-U.ra), *D. longa* (D.lj-D.la) y *M. lunulatus* (M.lj-M.la). Este resultado es coherente por el hecho que los cambios ontogénicos identificados obedecen más a modificaciones en

las tasas de consumo de las presas, que al cambio del tipo de presas. Asimismo, una especie en diferentes estados de desarrollo presenta los mismos depredadores.

Lo encontrado en este análisis de trofoespecies coincide parcialmente con el análisis de similitudes tróficas, en el cual, a pesar de tener nueve similitudes significativas, se identificó que la redundancia trófica no es tan alta como pareciera, lo cual está siendo sustentado con la ausencia de trofoespecies en el ensamblaje de los elasmobranquios. Sin embargo, se debe tener presente que por el tipo de datos utilizados y el fundamento mismo de los índices, cada prueba mide diferentes tipos de similitud, por lo que los resultados deben ser tomados como complementarios entre sí, y no extrapolarlos.

7.3.3. ANÁLISIS DE EQUIVALENCIA REGULAR (REGE)

El resultado de este análisis, el cual se expresa con una matriz de similitud y un dendrograma, mostró valores superiores a 90% en muchos de los cluster identificados; sin embargo, debido al tamaño del dendrograma, dicha imagen no es presentada. El criterio de agrupación utilizado en este caso se basó en el resultado gráfico, tomando como referencia valores de equivalencia de 100%. Con base en lo anterior, la red original de 254 nodos fue agrupada en 32 componentes, distribuidos en todos los niveles de la red (Fig. 11).

De estos 32 nuevos nodos, 11 contienen al menos un estado de desarrollo o especie de elasmobranquio y uno más es conformado exclusivamente por dos depredadores tope, *G. cuvier* y *C. leucas* (nodo 32). La lista completa de cada uno de los nodos se presenta en el Anexo 3. Sin embargo, y siendo los elasmobranquios el grupo de interés de este estudio, en la Tabla 13 se presenta la lista detallada de las agrupaciones que incluyen estas especies.

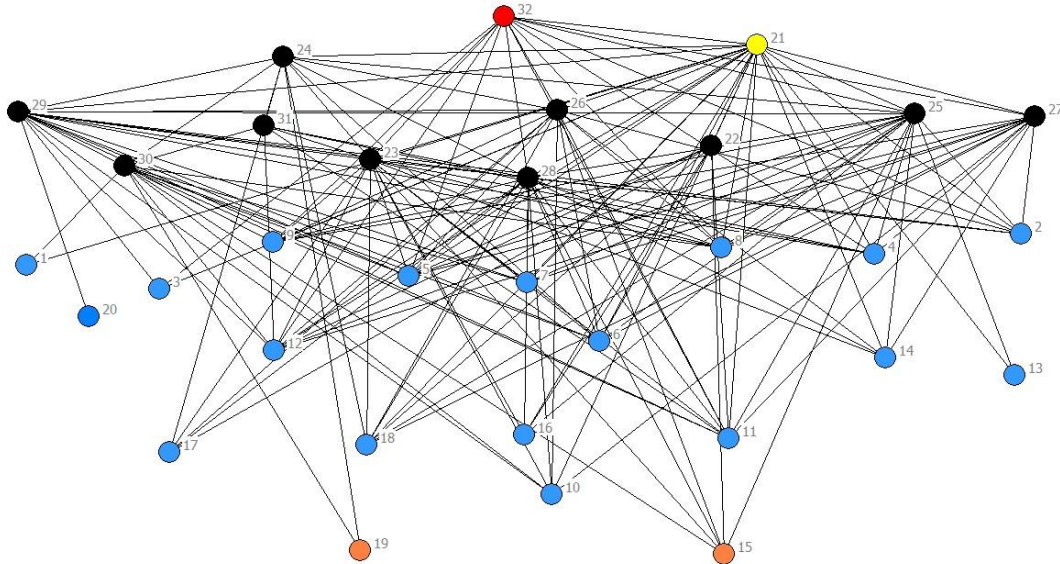


Figura 11. Esquema general de la red trófica del área de estudio organizada por grupos de equivalencia regular. Los nodos negros incluyen elasmobranquios; el nodo amarillo incluye además de elasmobranquios mamíferos marinos y aves marinas; el nodo rojo es exclusivo de elasmobranquios; los nodos azules incluyen peces e invertebrados; y los nodos naranjas incluyen especies basales y de nivel trófico muy bajo (plancton, algas, entre otros).

Como ya se mencionó, un solo nodo es exclusivo de tiburones considerados depredadores tope (nodo 32), mientras que los otros 22 estados de estas especies se distribuyeron en 11 agrupaciones más, con un mínimo de un estado y un máximo de tres. En orden ascendente, se encontró que el primer nodo con elasmobranquios (número 21) está conformado por especies de alto nivel trófico como aves marinas, delfines, *C. limbatus* y *S. lewini* en estado adulto. Los nodos 22, 25, 27 y 29 son conformados por peces óseos de tallas medianas y elasmobranquios de niveles tróficos medio-altos, como adultos de *D. longa*, *S. media* y *Urotrygon* sp.; mientras que el nodo 31 incluye peces y elasmobranquios de niveles tróficos más bajos como *N. leoparda* y *S. tiburo*. Por el contrario, los nodos 23, 24, 26, 28 y 30 están conformados de manera más variada, pues incluyen peces óseos, invertebrados y elasmobranquios, y no presentan un patrón homogéneo en cuanto al nivel trófico de las especies que los componen (Tabla 13).

Tabla 13. Grupos de equivalencia regular (REGE) de la red trófica del área de estudio, los cuales incluyen elasmobranquios, resaltados en color gris y los depredadores tope resaltados en negrilla.

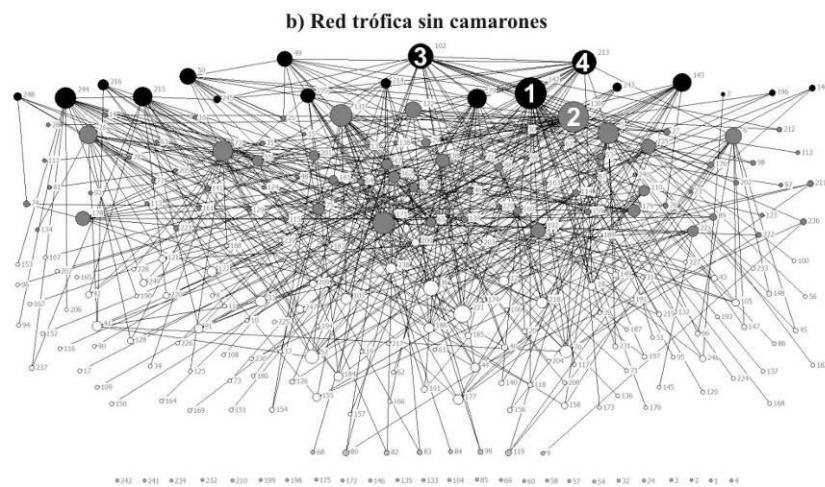
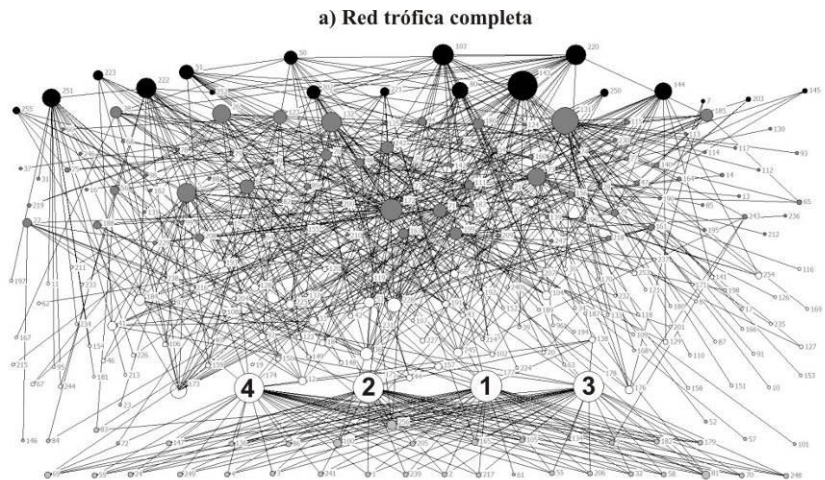
Nodo 21	Nodo 22	Nodo 23
Aves marinas	<i>Sphoeroides annulatus</i>	<i>Larimus pacificus</i>
<i>Carcharhinus limbatus</i>	<i>Urotrygon rogersi</i> (a)	<i>Mustelus lunulatus</i> (a)
Coryphaenidae		<i>Opisthonema libertate</i>
<i>Cynoscion phoxocephalus</i>		<i>Farfantepenaeus californiensis</i>
<i>Tursiops truncatus</i>		<i>Polydactylus opecularis</i>
<i>Katsuwonus pelamis</i>		<i>Pomadasyss panamensis</i>
<i>Lutjanus guttatus</i>		<i>Pseudupeneus grandisquamis</i>
<i>Lutjanus peru</i>		<i>R. leucorhynchus</i> (j)
<i>Sphyrna lewini</i> (a)		<i>Selene peruviana</i>
		<i>Sphyrna lewini</i> (j)
		<i>Thunnus albacares</i>
		Tortugas marinas
Nodo 24	Nodo 25	Nodo 26
<i>Mustelus henlei</i>	<i>Achirus klunzingeri</i>	<i>Eugerres periche</i>
<i>Ophichthus frontalis</i>	<i>Achirus mazatlanus</i>	<i>Mustelus lunulatus</i> (j)
<i>Litopenaeus stylirostris</i>	<i>R. leucorhynchus</i> (a)	<i>Opisthonema</i> sp.
<i>Polydactylus approximans</i>	<i>Scomberomorus sierra</i>	<i>Litopenaeus occidentalis</i>
	<i>Urotrygon</i> sp.	
Nodo 27	Nodo 28	Nodo 29
<i>Dasyatis longa</i> (a)	<i>Brotula clarkae</i>	<i>Bagre panamensis</i>
<i>Diapterus</i> sp.	<i>Callinectes arcuatus</i>	<i>Cyclopsetta querna</i>
<i>Echiopsis brunneus</i>	<i>Cetengraulis mysticetus</i>	<i>Sphyrna media</i>
<i>Eucinostomus</i> sp.	<i>Dasyatis longa</i> (j)	<i>Zapteryx xyster</i> (a)
	<i>Urotrygon aspidura</i>	
	<i>Urotrygon rogersi</i> (j)	
Nodo 30	Nodo 31	Nodo 32
<i>Caranx caninus</i>	<i>Aetobatus narinari</i>	<i>Carcharhinus leucas</i>
<i>Centropomus unionensis</i>	<i>Ariopsis seemani</i>	<i>Galeocerdo cuvier</i>
<i>Gymnothorax equatorialis</i>	<i>Haemulopsis leuciscus</i>	
<i>Harengula thrissina</i>	<i>Mugil curema</i>	
<i>Litopenaeus vannamei</i>	<i>Narcine leoparda</i>	
<i>Raja velezi</i> (j)	<i>Oligoplites refulgens</i>	
<i>Raja velezi</i> (a)	<i>Sphyrna tiburo</i>	
<i>Sphyrna corona</i>	<i>Stellifer oscitans</i>	
	<i>Zapteryx xyster</i> (j)	

7.4. ANÁLISIS DE LA RED TRÓFICA GENERAL

7.4.1. RED TRÓFICA COMPLETA

La red trófica del área de estudio analizada se conformó de 256 nodos que representan tanto depredadores como presas con un total de 647 interacciones tróficas. El valor de conectancia (C) fue de 0.0098, y la distribución de frecuencias del grado del nodo (D), muestra una clara tendencia de distribución potencial, lo cual permite definir que esta red presenta características de “escala libre” (Fig. 12a). En esta figura se observa que pocos nodos de la red tienen altos valores de interacción ($D > 30$) y la mayoría de los nodos son pobremente conectados ($D < 5$), con cuatro nodos de alta centralidad que se conectan a otros grupos de nodos y a la red principal. La estructura gráfica de la red construida con datos observados, contrasta con la estructura observada en la red aleatoria, la cual fue construida con el mismo número de nodos y de interacciones entre nodos (Fig. 12c). El coeficiente de determinación establecido para la regresión lineal de la distribución de frecuencia del número de interacciones por especie (nodo), transformados logarítmicamente, fue alto ($R^2 = 0.81$), confirmando la estructuración de una red de escala libre (Fig. 13a).

En términos de la estadística descriptiva de la red, se encontró que el número promedio de interacciones de un nodo de la red trófica del área de estudio (256 nodos y 647 interacciones) fue de 2.53, el diámetro de la red (D_m , número mínimo de pasos entre los dos nodos más distantes de la red) se estimó en 4 interacciones, y la longitud del camino promedio (PL) se calculó en 1.65 interacciones. En contraste, una red aleatoria de las mismas características presentó un D_m de 14 pasos y PL de 5.68 (Tabla 14).



c) Estructura típica de una red trófica aleatoria

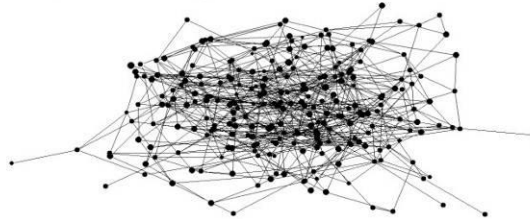


Figura 12. Representación adimensional de la red trófica del área de estudio, donde cada nodo representa un depredador o una presa y cada línea una interacción trófica. (a) Red trófica completa, con nodos de camarones a eliminar de la red marcados (1,2,3,4). (b) Red trófica sin camarones y nuevas especies de mayor D marcadas (1,2,3,4). (c) Red trófica aleatoria. El tamaño de los nodos es proporcional al grado del nodo (D).

Tabla 14. Resumen de los análisis estadísticos comparando la red trófica observada del área de estudio y una red aleatoria de las mismas características.

Estadísticas	Sigla	Red completa	Red aleatoria 1	Red sin camarones	Red aleatoria 2
Número de nodos	<i>S</i>	256	256	249	249
Número de interacciones	<i>L</i>	647	647	473	473
Número de interacciones promedio por especie	<i>L/S</i>	2.53	2.53	1.90	1.90
Diámetro	<i>Dm</i>	4	16	4	16
Longitud del camino promedio	<i>PL</i>	1.65	5.68	1.62	7.37
Coefficiente de agrupación	<i>CC</i>	0.022	0.009	0.021	0.008

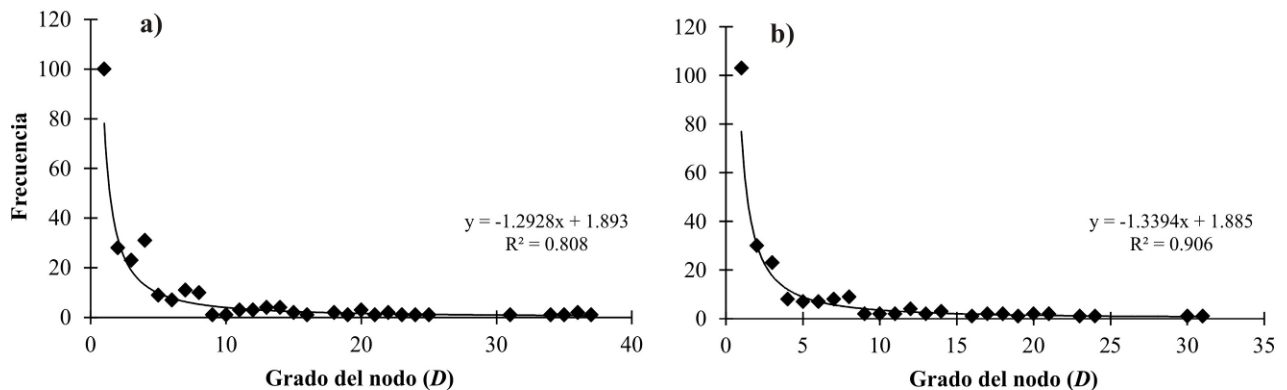


Figura 13. Distribución de frecuencias del grado del nodo de la red trófica del área de estudio, completa (a) y sin camarones (b). La línea muestra la distribución potencial y la ecuación potencial incluye el coeficiente de determinación.

Los resultados de la estadística descriptiva y de los valores del coeficiente de agrupación (*CC*) confirman que la red trófica del área de estudio se ajustó a una estructura del tipo mundo-pequeño, condición validada por un mayor valor de *CC* para la red observada en comparación al de la red aleatoria (Montoya & Solé, 2002). También se encontró diferencia estadística entre la media y la varianza de *CC* y *PL* de la red observada y de las redes aleatorias; para *CC* los resultados fueron $F= 12.881$, $P<0.001$ y $t\text{-student}= 2.477$, $P= 0.013$ (Fig. 14) y para *PL*, $F= 1.130e^{09}$, $P<0.0001$ y $t\text{-student}= -87.72$, $P<0.0001$ (Fig. 14).

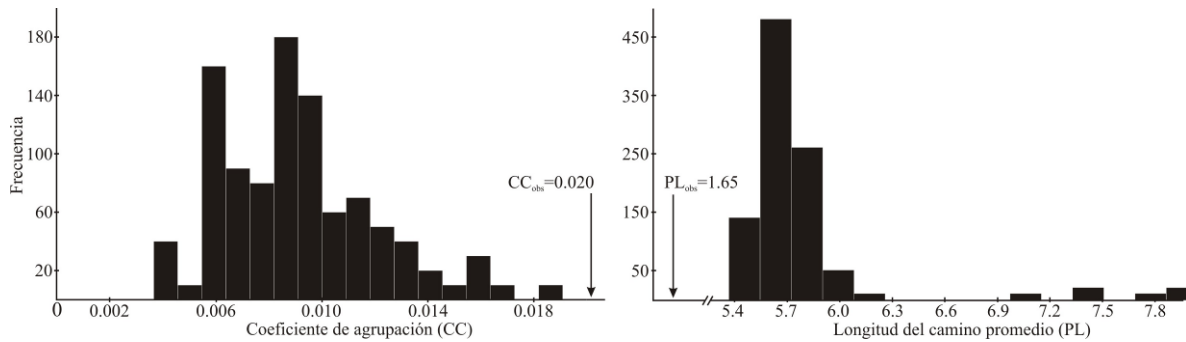


Figura 14. Histograma de 1000 valores simulados para una red aleatoria del coeficiente de agrupamiento (CC) y de la longitud del camino promedio (PL).

Los análisis de los índices de grado del nodo, intermediación y cercanía muestran que los camarones de la familia Penaeidae son las especies de mayor conectividad dentro de la red, seguidos de tiburones y pargos (Tabla 16). En cuanto a la intermediación de la red, diferentes especies de peces (*e.g.* *L. guttatus*, *L. peru* y *C. querna*) y elasmobranquios (*e.g.* *M. lunulatus*, *S. media* y *U. rogersi*) realizaron los mayores aportes a la dispersión de efectos indirectos, mientras que los elasmobranquios e invertebrados como los camarones, squillas y cefalópodos fueron los grupos más importantes en la velocidad de dispersión de dichos efectos (Tabla 16). Así, todos estos grupos se consolidan como las especies clave para la estructura de meso-escala de la red, y posiblemente condicionan la estructura de mundo-pequeño que ya fue descrita.

7.4.2. RED TRÓFICA SIN CAMARONES

El análisis de las propiedades estructurales de la red trófica del área de estudio, una vez fueron suprimidos los nodos correspondientes a los camarones de la familia Penaeidae (5 nodos), indicó un menor valor de conectancia ($C = 0.0076$); así mismo, la distribución de frecuencia de los grados del nodo conserva la propiedad de escala libre, mostrando incluso un coeficiente de correlación más alto que la red completa (Fig. 13). La distribución espacial de los nodos muestra un elevado número de especies desconectadas de la red; sin embargo el patrón general con unos pocos nodos altamente conectados, en este caso cuatro, se mantiene a pesar de la eliminación de los camarones. Asimismo, y al igual que con la red

completa, la diferencia de la distribución espacial de los nodos entre la red observada y la red aleatoria es altamente significativa (Fig. 12b, c).

Tabla 15. Resultados de los índices de centralidad de la red trófica del Golfo del área de estudio completa y sin camarones. Las especies de camarones que fueron eliminadas en la simulación aparecen resaltadas en negrilla.

No	Grado del nodo (D)		Intermediación (BC)		Cercanía (CC)	
	Completa	Sin camarones	Completa	Sin camarones	Completa	Sin camarones
1	L. stylirostris	<i>M. lunulatus</i>	<i>L. guttatus</i>	<i>L. guttatus</i>	Peces	<i>S. lewini</i>
2	L. occidentalis	<i>L. guttatus</i>	<i>M. lunulatus</i>	<i>M. lunulatus</i>	<i>M. lunulatus</i>	Peces
3	L. vannamei	<i>G. cuvier</i>	Peces	<i>S. lewini</i>	<i>S. lewini</i>	Squillidae
4	F. californiensis	<i>S. lewini</i>	<i>S. media</i>	Squillidae	<i>S. media</i>	Cefalópodos
5	<i>M. lunulatus</i>	<i>L. peru</i>	<i>C. querna</i>	<i>C. querna</i>	Squillidae	<i>M. lunulatus</i>
6	<i>L. guttatus</i>	Peces	<i>L. peru</i>	<i>G. cuvier</i>	Penaeidae	<i>G. cuvier</i>
7	Peces	<i>A. klunzingeri</i>	<i>B. panamensis</i>	<i>L. peru</i>	Cefalópodos	<i>S. media</i>
8	<i>G. cuvier</i>	<i>U. rogersi</i>	L. occidentalis	<i>U. rogersi</i>	<i>C. limbatus</i>	<i>D. longa</i>
9	<i>S. lewini</i>	<i>C. querna</i>	<i>U. rogersi</i>	Peces	<i>D. longa</i>	<i>C. leucas</i>
10	<i>L. peru</i>	<i>D. longa</i>	<i>S. lewini</i>	<i>C. limbatus</i>	<i>G. cuvier</i>	<i>C. limbatus</i>
11	<i>S. media</i>	<i>S. media</i>	Squillidae	<i>B. panamensis</i>	Crustaceos	<i>P. approximans</i> <i>R.</i>
12	<i>A. klunzingeri</i>	<i>B. panamensis</i>	<i>G. cuvier</i>	<i>A. klunzingeri</i>	<i>B. panamensis</i>	<i>leucorhynchus</i>
13	<i>B. panamensis</i>	<i>M. henlei</i>	Penaeidae	<i>P. grandisquamis</i>	L. occidentalis	<i>M. henlei</i>
14	<i>C. querna</i>	Squillidae	L. stylirostris	<i>K. pelamis</i>	<i>C. leucas</i>	<i>B. clarkae</i>
15	<i>U. rogersi</i>	<i>A. mazathlanus</i>	<i>P. grandisquamis</i>	<i>P. approximans</i>	L. stylirostris	<i>A. klunzingeri</i>
16	<i>M. henlei</i>	<i>C. limbatus</i>	<i>A. klunzingeri</i>	<i>S. media</i>	<i>M. henlei</i>	<i>C. arcuatus</i>
17	<i>D. longa</i>	<i>K. pelamis</i>	L. vannamei	<i>D. longa</i>	<i>R. leucorhynchus</i>	<i>B. panamensis</i>
18	Penaeidae	Brachyura	<i>C. limbatus</i>	<i>Opisthonema</i> sp.	F. californiensis	<i>C. querna</i>
19	Squillidae	<i>C. leucas</i>	F. californiensis	<i>C. phoxocephalus</i>	<i>A. klunzingeri</i>	<i>L. peru</i>
20	<i>A. mazathlanus</i>	<i>P. approximans</i>	<i>P. approximans</i>	<i>B. clarkae</i>	L. vannamei	Brachyura

Los resultados de la estadística descriptiva y de los índices estructurales muestran que esta red conserva las características de una organización de mundo-pequeño. El diámetro de la red observada es menor que el de la red aleatoria, así como la longitud del camino promedio y el coeficiente de agrupación de la red observada sigue siendo más alto que el de la red simulada (Tabla 14). A pesar de haberse eliminado cinco de los nodos de mayor centralidad en la red, la diferencia en

los coeficientes de agrupación de las redes completa y sin camarones es mínimo (0.022 y 0.021, respectivamente), lo que sugiere que no existe diferencia en la estructura de estas dos redes. Este resultado se debe a que los camarones no presentaron valores individuales de coeficiente de agrupación altos dentro de la red, y por tanto, al ser eliminados, la estructura general de agrupamiento (lista de nodos de mayor coeficiente de agrupamiento) se mantiene casi idéntica (Tabla 16).

En cuanto a los índices de centralidad, el mayor efecto se observó en el índice del grado del nodo, pues los camarones fueron las cuatro especies de mayor conectividad. Una vez eliminados éstos de la red, las primeras posiciones fueron ocupadas, como era de esperarse, por las especies que se encontraban bajo éstas en la red completa. En cuanto a la dispersión de efectos dentro de la red, se producen cambios mínimos en las especies que desempeñan los roles principales y por tanto en la forma y dirección en que éstos se propagan a través de la misma. Una vez eliminados los camarones, y considerando el índice de intermediación (BC_i), los estomatópodos ingresan al grupo de las cinco especies de mayor valor, lo que indica una mayor participación de los invertebrados en este proceso; asimismo, se presentó un mayor número de depredadores tope en las primeras siete especies (*S. lewini* y *G. cuvier*), las cuales se encontraban en puestos inferiores antes de ser eliminados los camarones. Esto sugiere que las especies de niveles tróficos intermedios reducen su participación en la dispersión de los efectos indirectos en la red (Tabla 15). Finalmente, el índice de cercanía (CC_i) se altera ligeramente, mostrando, al igual que el índice de intermediación, mayor participación de los invertebrados, en este caso los cefalópodos, en la velocidad de dispersión de efectos dentro de esta red.

Tabla. 16. Lista de las 20 especies con mayor coeficiente de agrupamiento individual (CC) tanto para la red trófica completa y su respectiva red aleatoria, como para la red trófica sin camarones y su respectiva red aleatoria.

Red completa				Red sin camarones			
Nodo	CC	Nodo aleatorio	CC	Nodo	CC	Nodo aleatorio	CC
Ariidae	0.500	4	0.166	Ariidae	0.500	213	0.500
Aulopiformes	0.500	82	0.166	Aulopiformes	0.500	56	0.166
Beloniformes	0.500	127	0.166	Beloniformes	0.500	118	0.166
<i>Loligo</i> sp.	0.500	5	0.083	<i>Loligo</i> sp.	0.500	41	0.083
Scombridae	0.500	21	0.083	Scombridae	0.500	53	0.083
<i>Trachypenaeus pacificus</i>	0.500	40	0.083	<i>T. pacificus</i>	0.500	62	0.083
<i>Callinectes</i> sp.	0.166	119	0.083	<i>Callinectes</i> sp.	0.166	120	0.083
Clupeiformes	0.166	155	0.083	Clupeiformes	0.166	214	0.083
Pleuronectiformes	0.166	167	0.083	Pleuronectiformes	0.166	13	0.050
<i>Echiopsis brunneus</i>	0.150	54	0.050	Tortugas marinas	0.166	37	0.050
Zooplankton	0.125	58	0.050	<i>E. brunneus</i>	0.150	48	0.050
Fitoplancton	0.119	61	0.050	<i>C. leucas</i>	0.115	50	0.050
<i>Carcharhinus leucas</i>	0.109	64	0.050	<i>C. caninus</i>	0.107	67	0.050
<i>Caranx caninus</i>	0.107	68	0.050	Anomuros	0.100	77	0.050
Anomuros	0.100	110	0.050	<i>S. agassizi</i>	0.083	148	0.050
<i>Solenocera agassizi</i>	0.083	117	0.050	<i>Urotrygon</i> sp.	0.083	156	0.050
Tortugas marinas	0.083	149	0.050	Zooplankton	0.083	175	0.050
<i>Urotrygon</i> sp.	0.083	173	0.050	<i>Callinectes arcuatus</i>	0.071	196	0.050
<i>Pennaes</i> spp.	0.071	202	0.050	Cangrejos	0.066	45	0.033
Cangrejos	0.066	174	0.047	<i>Eugerres periche</i>	0.066	65	0.033

7.5. ANÁLISIS TOPOLÓGICO DE LA FUNCIÓN ECOLÓGICA DE LOS ELASMOBRANQUIOS EN LA RED TRÓFICA

Una vez que fue probado que la red trófica del área de estudio presentó las características topológicas básicas de las redes tróficas, y que además se encuentra estructurada en los patrones de escala libre y mundo-pequeño, se tuvo suficiente evidencia que la teoría de grafos es aplicable como herramienta de análisis para determinar la importancia estructural de cualquier nodo de interés en la misma.

Así, se procedió a aplicar los métodos descritos anteriormente a las tres bases de datos ya mencionadas: 1. elasmobranquios como especies taxonómicas, 2. elasmobranquios como trofoespecies; y 3. elasmobranquios como especies de equivalencia regular, con las respectivas modificaciones que ello implica en el número de nodos totales y el número de nodos o estados de elasmobranquios en cada una de las redes.

7.5.1. ELASMOBRANQUIOS COMO ESPECIES TAXONOMICAS

Con base en los análisis de los contenidos estomacales de elasmobranquios y en los datos bibliográficos de mamíferos marinos, aves marinas, peces óseos e invertebrados marinos, se obtuvo información de 16.401 estómagos pertenecientes a 69 especies, las cuales conformaron la línea base para la construcción de la red trófica. Tanto depredadores como presas dieron una dimensión de 247 nodos a la red, de los cuales 18 pertenecieron a elasmobranquios.

7.5.1.1. Índices de centralidad, resultados con y sin depredadores tope en la red

Con base en el índice de grado del nodo (D), 9 de las 18 especies de elasmobranquios se ubicaron entre los primeros 20 valores de conectividad en la red, siendo la raya *D. longa* y los tiburones *S. lewini* y *M. henlei* los tres más importantes con 42, 40 y 36 interacciones, respectivamente (Tabla 17). Junto a estas especies, el grupo dominante en este índice fueron los invertebrados marinos y se observó poca representación de peces óseos. Completan el grupo los delfines y las aves marinas (Tabla 17). El patrón gráfico del índice de grado del nodo mostró el comportamiento típico esperado para redes tróficas, esto es, muy pocas especies altamente conectadas, un número bajo de especies con número medio de conexiones y la mayoría con valores muy bajos de conectividad (Fig. 15a). Una vez eliminados los depredadores tope de la red, el listado general se mantiene, con la lógica reducción del número de elasmobranquios en los primeros 20 puestos y su respectivo reemplazamiento por especies de peces óseos como *Achirus klunzingeri*, *Bagre panamensis* y *Cyclopsetta querna* (Tabla 17). En cuanto al patrón de conectividad de

los nodos, aún con la pérdida de los depredadores tope se sigue observando la distribución potencial de grado del nodo, con pocos nodos altamente conectados y muchos nodos con muy baja conectividad (Fig. 15b).

Respecto a los índices de centralidad, aunque los grandes depredadores de la red se ubicaron entre las 20 especies de mayor valor, no obtuvieron los niveles más altos (excepto *S. lewini* en el índice de cercanía), siendo superados por unas pocas especies de peces óseos, invertebrados y, en particular, por elasmobranquios de tallas medias que podrían ser considerados como mesodepredadores, tales como *D. longa*, *M. lunulatus* y *M. henlei* (Tabla 17). De manera específica, en el índice de intermediación (*BC*), seis especies de elasmobranquios hacen parte de los 20 primeros puestos, de las cuales sólo dos son consideradas como depredadores tope (*S. lewini* y *C. limbatus*). En términos de la representación gráfica de este índice, se observa que la mayoría de las especies de altos valores de intermediación, es decir, aquellas que influyen de manera considerable en la dispersión de efectos dentro de la red, se encuentran en los niveles tróficos medio-altos, mientras que los valores más bajos se concentran en los niveles tróficos basales (Fig. 15c). En cuanto al índice de cercanía, se encontró un comportamiento diferente, con 9 especies de elasmobranquios entre las 20 primeras, 4 de las cuales consideradas depredadores tope. Asimismo, la representación gráfica de este índice mostró una mayor concentración de las especies más cercanas, es decir, aquellas que influyen de manera importante en la velocidad de dispersión de los efectos, en los niveles tróficos altos y medios de la red (Fig. 15e).

Después de la eliminación de los depredadores tope de este análisis, los resultados muestran que, tanto en el índice de intermediación como en el de cercanía, las especies de elasmobranquios no ocupan los puestos de mayor valor, mas sin embargo, los llamados mesodepredadores (*Mustelus* spp., *D. longa* y *S. media*) hacen parte importante de las especies de mayor centralidad. En los dos índices, los reemplazamientos de los depredadores tope se producen por especies de peces

Tabla 17. Resultados de los índices de centralidad de la red trófica del área de estudio con elasmobranquios analizados como especies taxonómicas. Se muestran los 20 valores más altos obtenidos tanto en la red completa como aquella sin la presencia de los depredadores tope. Especies de elasmobranquios están resaltadas en gris y los depredadores tope en negrilla. Los nombres científicos solo aparecen completos la primera vez que se escriben en la tabla.

No	Grado del nodo (D)		Intermediación (BC)		Cercanía (CCi)	
	con depredadores	sin depredadores	con depredadores	sin depredadores	con depredadores	sin depredadores
1	<i>Dasyatis longa</i>	<i>D. longa</i>	<i>L. guttatus</i>	Squillidae	S. lewini	Squillidae
2	Sphyrna lewini	<i>M. henlei</i>	Peces	<i>L. guttatus</i>	Peces	Peces
3	<i>Mustelus henlei</i>	<i>L. stylirostris</i>	Squillidae	Peces	Squillidae	Penaeidae
4	<i>Litopenaeus stylirostris</i>	<i>L. occidentalis</i>	S. lewini	Penaeidae	Penaeidae	<i>D. longa</i>
5	<i>Litopenaeus occidentalis</i>	<i>L. vannamei</i>	<i>B. panamensis</i>	<i>B. panamensis</i>	C. limbatus	<i>M. henlei</i>
6	<i>Litopenaeus vannamei</i>	<i>F. californiensis</i>	<i>M. lunulatus</i>	<i>D. longa</i>	<i>D. longa</i>	<i>M. lunulatus</i>
7	<i>Mustelus lunulatus</i>	<i>M. lunulatus</i>	<i>D. longa</i>	<i>M. lunulatus</i>	G. cuvier	<i>S. media</i>
8	<i>Farfantepenaeus californiensis</i>	Squillidae	<i>U. rogersi</i>	<i>L. peru</i>	<i>M. lunulatus</i>	Poliquetos
9	Penaeidae	<i>L. guttatus</i>	<i>L. stylirostris</i>	<i>L. stylirostris</i>	<i>M. henlei</i>	Aves marinas
10	Squillidae	Penaeidae	<i>L. peru</i>	<i>M. henlei</i>	Lolinginidae	<i>B. panamensis</i>
11	Galeocerdo cuvier	Peces	<i>L. occidentalis</i>	<i>U. rogersi</i>	C. leucas	<i>L. peru</i>
12	<i>Lutjanus guttatus</i>	<i>Z. xyster</i>	Penaeidae	<i>L. occidentalis</i>	<i>L. peru</i>	<i>P. approximans</i>
13	Peces	<i>T. truncatus</i>	<i>L. vannamei</i>	<i>Katsuwonus pelamis</i>	<i>Urotrygon</i> sp.	<i>A. mazatlanus</i>
14	Carcharhinus leucas	<i>L. peru</i>	<i>M. henlei</i>	<i>L. vannamei</i>	Aves marinas	Lolinginidae
15	Carcharhinus limbatus	Aves marinas	<i>F. californiensis</i>	<i>C. querna</i>	Poliquetos	<i>Z. xyster</i>
16	<i>Tursiops truncatus</i>	<i>Raja velezi</i>	<i>A. klunzingeri</i>	<i>F. californiensis</i>	<i>Sphyrna media</i>	Bivalvos
17	<i>Lutjanus peru</i>	<i>U. rogersi</i>	C. limbatus	<i>T. truncatus</i>	<i>Cynoscion phoxocephalus</i>	<i>R. velezi</i>
18	<i>Urotrygon rogersi</i>	<i>Achirus klunzingeri</i>	<i>C. querna</i>	Poliquetos	<i>Polydactylus approximans</i>	<i>Urotrygon</i> sp.
19	<i>Zapteryx xyster</i>	<i>Bagre panamensis</i>	<i>T. truncatus</i>	<i>A. klunzingeri</i>	<i>A. klunzingeri</i>	<i>L. guttatus</i>
20	Aves marinas	<i>Cyclopsetta querna</i>	Poliquetos	<i>Achirus mazatlanus</i>	<i>B. panamensis</i>	<i>A. klunzingeri</i>

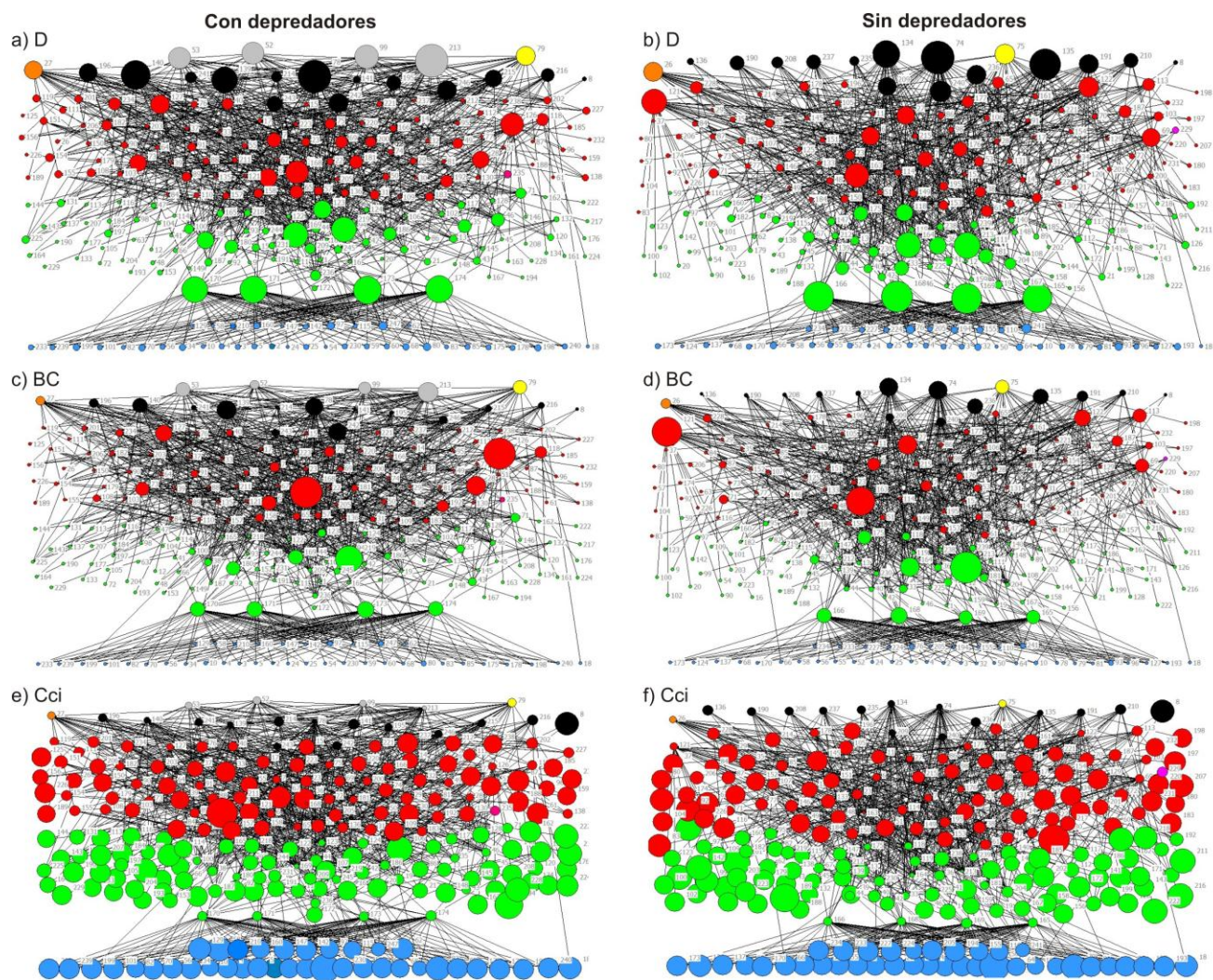


Figura 15. Índices de centralidad de la red trófica del área de estudio con elasmobranchios como especies taxonómicas, incluyendo redes con y sin depredadores tope. *D*= grado del nodo, *BC*= Índice de intermediación, *CCI*= índice de cercanía. Nodos grises= depredadores tope, Nodos negros= elasmobranchios, nodo amarillo= delfines, nodo naranja= aves marinas, nodos rojos= peces óseos, nodos verdes= invertebrados, nodos azules= especies basales.

óseos de niveles tróficos medios como *Achirus klunzingeri* y *Bagre panamensis*, con excepción de *Katsuwonus pelamis* en el índice de intermediación (Tabla 17). Las distribuciones gráficas de estos índices mostraron comportamiento similar al de la red con depredadores tope, con alta concentración de intermediación en especies de niveles tróficos medio-altos, resaltando la participación de los delfines (*Tursiops truncatus*), y con los mayores valores de cercanía en especies de nivel trófico medio (Fig. 15f).

7.5.1.2. Índice de importancia topológica, resultados con y sin depredadores tope en la red

Los resultados del índice de importancia topológica (K), mostraron los tres primeros lugares de importancia posicional para tres de los cuatro tiburones considerados depredadores tope, sugiriendo esto que su remoción podría causar el más alto número de extinciones secundarias en la red, comparado con otras especies de menor valor posicional o valor más bajo de índice K . *Carcharhinus limbatus*, el cuarto depredador tope, se ubicó en el quinto lugar. Cinco especies más entre tiburones y rayas de tallas medianas se ubicaron entre los 20 primeros puestos de este índice, y delfines, camarones y peces óseos de tallas medianas completan las 20 especies de mayor importancia topológica (Tabla 18). Lo anterior demuestra una alta participación de los niveles tróficos medios y bajos en la estructura vertical de la red estudiada.

Estos resultados también indicaron que los tiburones considerados depredadores tope en esta red juegan un papel casi exclusivo en el control ecosistémico de arriba-abajo (ver valores K_{td} vs valores de K_{bu} en la Tabla 18), y su participación en la dispersión de efectos indirectos es mucho mayor que los efectos directos que causan por depredación (ver valores K_{ind} vs valores de K_{dir} en la Tabla 18). Elasmobranchios mesodepredadores (como *M. lunulatus* y *D. longa*) tienen importancia topológica mediana, ubicándose dentro de las 20 especies más importantes, pero por debajo de especies más pequeñas y con menores niveles tróficos tales como camarones y algunos peces óseos (Tabla 18). Sin embargo, se

destaca que 9 de los 20 lugares de mayor importancia topológica son ocupados por elasmobranquios.

Tabla 18. Índices para cuantificar la importancia topológica de los elasmobranquios como especies taxonómicas en el área de estudio. Los nodos están organizados en orden decreciente basados sobre el índice de importancia topológica (*K*). *Kbu*= índice de importancia de abajo-arriba (*bottom-up*), *Ktd*= índice de importancia de arriba-abajo (*top-down*), *Kdir*= índice de importancia de efectos directos, *Kind*= índice de importancia de efectos indirectos. Los elasmobranquios están resaltados en gris y los depredadores tope en negrilla.

Con depredadores tope						Sin depredadores tope					
Especies	<i>Kbu</i>	<i>Ktd</i>	<i>Kdir</i>	<i>Kind</i>	<i>K</i>	Especies	<i>Kbu</i>	<i>Ktd</i>	<i>Kdir</i>	<i>Kind</i>	<i>K</i>
<i>G. cuvier</i>	0.0	69.6	10.2	59.5	69.6	<i>B. panamensis</i>	0.0	40.6	11.8	28.8	40.6
<i>C. leucas</i>	0.0	67.8	7.0	60.8	67.8	<i>C. querna</i>	0.0	22.7	10.4	12.3	22.7
<i>S. lewini</i>	0.1	43.1	11.1	32.1	43.2	<i>L. guttatus</i>	0.1	19.3	18.7	0.8	19.4
<i>B. panamensis</i>	0.0	36.0	10.7	25.3	36.0	<i>T. truncatus</i>	0.0	19.2	7.5	11.7	19.2
<i>C. limbatus</i>	0.0	30.1	6.0	24.2	30.2	<i>S. media</i>	0.0	17.5	4.7	12.8	17.5
<i>L. guttatus</i>	0.1	19.1	18.6	0.6	19.3	<i>L. peru</i>	0.0	10.1	8.2	1.9	10.1
<i>C. querna</i>	0.0	16.9	9.3	7.6	16.9	<i>M. lunulatus</i>	0.0	9.3	9.3	0.0	9.3
<i>T. truncatus</i>	0.0	15.2	6.8	8.4	15.2	<i>U. rogersi</i>	0.1	9.0	9.1	0.0	9.1
<i>L. peru</i>	0.0	9.8	8.0	1.9	9.9	<i>Aves marinas</i>	0.0	8.8	6.5	2.3	8.8
<i>M. lunulatus</i>	0.1	9.0	9.1	0.0	9.1	<i>L. stylirostris</i>	0.1	8.1	8.1	0.0	8.1
<i>U. rogersi</i>	0.1	9.0	9.1	0.0	9.1	<i>L. vannamei</i>	0.0	8.1	8.1	0.0	8.1
<i>L. stylirostris</i>	0.1	8.1	8.1	0.0	8.1	<i>K. pelamis</i>	0.0	7.9	6.5	1.5	7.9
<i>L. vannamei</i>	0.0	8.1	8.1	0.0	8.1	<i>D. longa</i>	0.0	7.8	7.8	0.0	7.8
<i>L. occidentalis</i>	0.1	7.1	7.1	0.0	7.1	<i>L. occidentalis</i>	0.1	7.1	7.1	0.0	7.1
<i>F. californiensis</i>	0.1	6.7	6.8	0.0	6.8	<i>M. henlei</i>	0.0	6.8	6.4	0.4	6.8
<i>K. pelamis</i>	0.0	6.6	5.2	1.5	6.6	<i>F. californiensis</i>	0.1	6.7	6.8	0.0	6.8
<i>D. longa</i>	0.1	6.5	6.6	0.0	6.6	<i>A. klunzingeri</i>	0.0	6.2	6.2	0.0	6.2
<i>M. henlei</i>	0.0	6.3	6.1	0.2	6.3	<i>P. grandisquamis</i>	0.0	5.6	5.6	0.0	5.6
<i>S. media</i>	0.0	6.2	2.3	3.9	6.2	<i>R. velezi</i>	0.0	5.4	5.4	0.0	5.4
<i>A. klunzingeri</i>	0.0	6.1	6.1	0.0	6.1	<i>Z. xyster</i>	0.0	4.4	4.1	0.4	4.4

Posterior a la eliminación de los depredadores tope (*G. cuvier*, *C. leucas*, *S. lewini* y *C. limbatus*), se produce una ligera modificación en el orden de la lista pero la composición de la misma se mantiene. En este escenario se incrementaron las especies con aporte exclusivo al control ecosistémico de arriba-abajo (*Ktd*) y las diferencias entre la participación de las especies en la dispersión de efectos tróficos

directos (*Kdir*) e indirectos (*Kind*) se hizo menor (Tabla 18). Se resalta en este resultado que, a pesar de haber eliminado el efecto directo por depredación sobre los llamados mesodepredadores, no se produce la llamada “liberación de los mesodepredadores”, expresada en el reemplazamiento del control ecosistémico de arriba-abajo por parte de los mismos.

7.5.1.3. Key Player Problem (KPP), resultados con y sin depredadores tope

Siete nodos (*L. guttatus*, *M. lunulatus*, *U. rogersi*, *S. lewini*, Squillidae y Zooplankton) fueron identificados como especies clave para la red, tanto con el método de fragmentación (*KPP-1*) como con el de expansión (*KPP-2*) (Tabla 19). No se encontró similitud entre las especies clave identificadas por cada método, siendo predominantes los depredadores de niveles tróficos medios en el *KPP-1*, mientras que en *KPP-2* se identificó un depredador tope (*S. lewini*), un invertebrado de nivel trófico medio y un organismo basal (Tabla 19).

Tabla 19. Especies clave identificadas en la red trófica del área de estudio, con y sin depredadores tope. Los elasmobranquios fueron analizados como especies taxonómicas y aparecen resaltados en gris y depredadores tope en negrilla. *KPP-1*: método de fragmentación y *KPP-2*: método de expansión de efectos.

Especie		KP-sets	Fragmentación	
KPP-1	con depredadores	<i>Lutjanus guttatus</i>	0.229	
		<i>Mustelus lunulatus</i>		
		<i>Urotrygon rogersi</i>		
	sin depredadores	<i>Lutjanus guttatus</i>	0.234	
		<i>Mustelus lunulatus</i>		
		<i>Urotrygon rogersi</i>		
Especie		KP-sets	No de especies alcanzadas	% de especies alcanzadas
KPP-2	con depredadores	<i>Sphyrna lewini</i>	189	76.5
		Squillidae	233	94.3
		Zooplankton	242	98.0
	sin depredadores	Penaeidae	179	74.3
		Squillidae	227	94.2
		Zooplankton	235	97.5

El análisis de especies clave posterior a la eliminación de los depredadores tope, no mostró alteraciones significativas en el *KPP-1* donde se mantuvieron las mismas especies y con un valor de fragmentación muy similar al anterior (Tabla 19). Por su parte, en el *KPP-2*, *S. lewini*, fue reemplazada por un nodo de bajo nivel trófico, Penaeidae, reduciendo levemente el número y porcentaje de especies alcanzadas a través de este nuevo conjunto de especies clave (Tabla 19).

7.5.1.4. Índice de redundancia topológica ($T0^3$), resultados con y sin depredadores tope

El análisis de redundancia topológica mostró que los depredadores tope son los nodos de más difícil reemplazamiento dentro de la red, ocupando los cinco primeros lugares de la clasificación (Fig. 16). Cuatro de los cinco primeros lugares ya mencionados fueron ocupados por tiburones, siendo en su orden, 1= *C. leucas*, 2= *G. cuvier*, 3= *C. limbatus* 4= *S. lewini*; completa la lista el delfín marino *Tursiops truncatus* (5). La representación gráfica de los valores de $T0^3$ mostró que las especies basales, de invertebrados y peces óseos poseen alta redundancia dentro la red y por tanto los valores (tamaño del nodo) de este índice son bajos en la mayor parte de la misma (Fig. 16).

Una vez que han sido eliminados los depredadores tope de este análisis, se observó una mayor heterogeneidad en la distribución de los tamaños de los nodos, indicando menor dominancia estructural de los nodos que conformaron este nuevo escenario, y sugiriendo que, a la vez que se disminuye la redundancia estructural, se simplificó la red (Fig. 16). Asimismo, las nuevas especies con menor redundancia topológica no son exclusivas del nivel trófico más alto y se dividen entre peces óseos (1= *B. panamensis*, 3= *C. querna*), delfines (2) y elasmobranchios medianos (4= *M. henlei*, 5= *D. longa*). En principio este resultado sugiere que la eliminación de los tiburones de más alto nivel trófico no produce un nuevo dominio estructural por parte de los mesodepredadores, los cuales comparten su función con especies potencialmente redundantes.

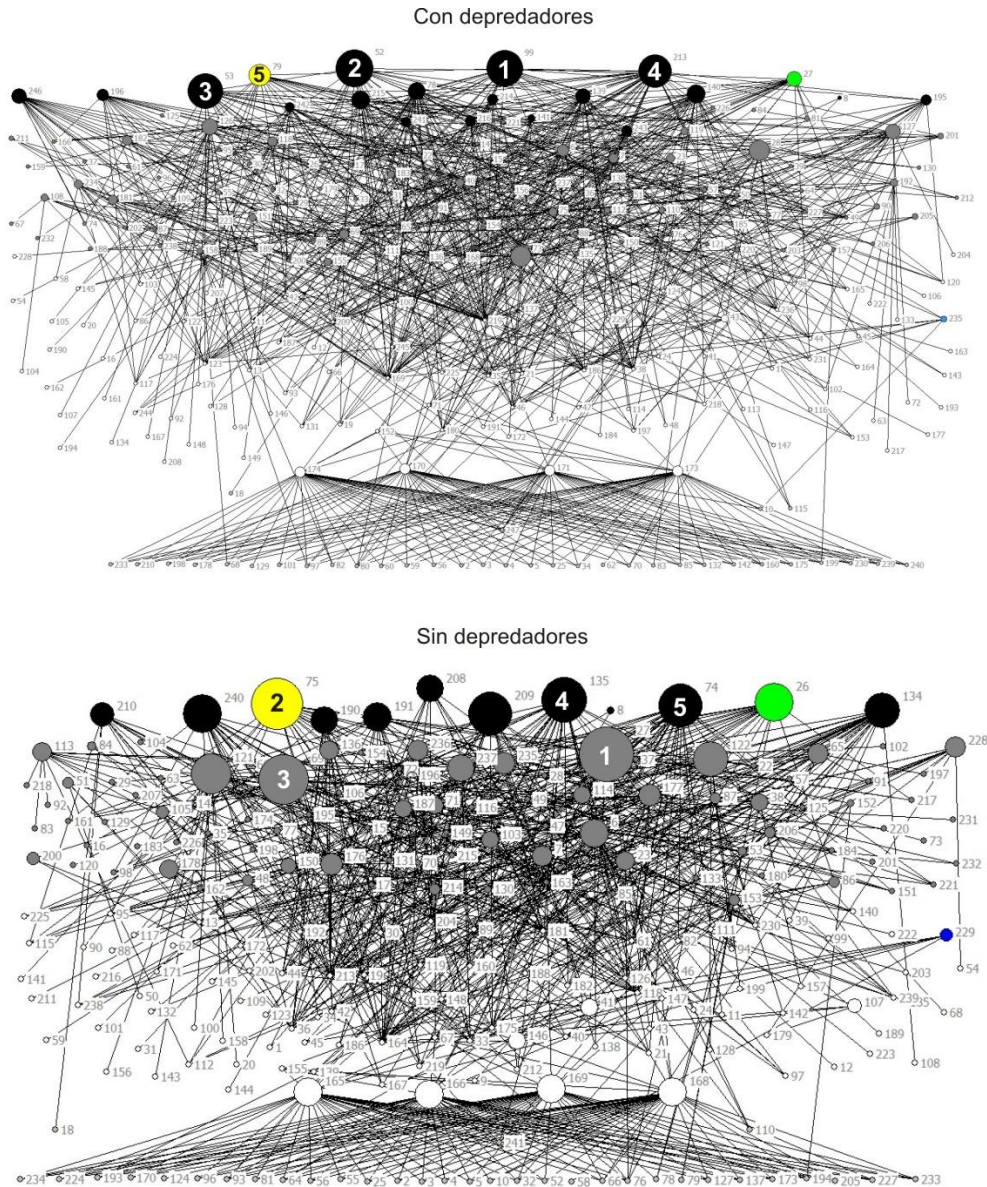


Figura 16. Índice de redundancia topológica (TO^3) de la red trófica del área de estudio con elasmobranquios como especies taxonómicas, incluyendo redes con y sin depredadores tope. El tamaño del nodo es equivalente al valor del índice TO^3 , y se indican los cinco de mayor valor. Los colores siguen el patrón de la Figura 12 incluyendo amarillo para *T. truncatus* y verde para aves marinas.

7.5.1.5. Evaluación de mundo-pequeño, resultados con y sin depredadores tope

Es importante recordar que para determinar la importancia de los elasmobranquios en los patrones estructurales de gran escala, se analizó de manera específica su efecto sobre la organización estructural de mundo-pequeño. Para ello,

el criterio de decisión indica que las redes tróficas con estructura de mundo-pequeño tienen valores de coeficiente de agrupación (CC) más altos y longitudes de camino promedio (PL) más pequeñas que las redes aleatorias de las mismas dimensiones.

Con base en lo anterior, la red trófica analizada en su estado inicial (Escenario 1) presenta características de estructura de mundo-pequeño con valor de PL observado menor que el simulado y valor de CC mayor que el CC simulado (Tabla 20). Una vez que se produce la eliminación del primer depredador tope, (*C. leucas*, Escenario 2), se observó que, aunque se mantiene la estructura de mundo-pequeño, el valor de CC observado se reduce. Posterior a este paso, se eliminaron dos especies más, cuyos valores de redundancia topológica fueron muy similares (*C. limbatus* y *S. lewini*), construyendo así el escenario 3. En este caso se produce una fuerte reducción en el valor de CC observado así como un aumento significativo del CC aleatorio, indicando que la eliminación de los depredadores tope de este escenario afecta significativamente la estructura de mundo-pequeño de la red (Tabla 20).

Este comportamiento, al igual que en los escenarios anteriores, está acompañado de reducción en el número promedio de interacciones por especie, del diámetro y del PL en las redes observadas. En el último escenario analizado (Escenario 4), se incluyó en la lista de nodos eliminados a *G. cuvier*, el último de los considerados depredadores tope en la red. El resultado en este caso fue el mismo del Escenario 3, pues además de la esperada reducción en el valor observado de CC , se observó de nuevo la pérdida de uno de los criterios para considerar la presencia de mundo-pequeño en la estructura de la red (Tabla 20). Cabe anotar que, aunque en todos los casos las redes tróficas observadas presentaron, en promedio, caminos más cortos entre los nodos más distantes de la misma (menores a 2) que las redes aleatorias (Tabla 20), la sola pérdida de la relación entre el CC observado y el CC aleatorio es suficiente para identificar la pérdida de la estructura de mundo-pequeño.

Tabla 20. Resumen de los análisis estadísticos de la red trófica observada del área de estudio versus una red aleatoria de las mismas características, en cuatro escenarios diferentes, y considerando los elasmobranquios como especies taxonómicas. Escenarios con pérdida de la estructura de mundo-pequeño son resaltados en gris. Escenario 1: con todos los depredadores; Escenario 2: Sin *C. leucas*; Escenario 3: Sin *C. leucas*, *C. limbatus* ni *S. lewini*; Escenario 4: Sin *C. leucas*, *C. limbatus*, *S. lewini* ni *G. cuvier*. Estadísticos como en la Tabla 13.

Escenarios	Red	Estadísticos					
		S	L	S/L	Dm	PL	CC
1	Observada	247	853	3.45	4	1.54	0.024
	Aleatoria	247	853	3.45	10	4.49	0.012
2	Observada	246	828	3.36	4	1.46	0.022
	Aleatoria	246	828	3.36	11	4.61	0.009
3	Observada	243	765	3.18	3	1.39	0.013
	Aleatoria	243	765	3.14	12	4.83	0.017
4	Observada	241	737	3.05	3	1.24	0.007
	Aleatoria	241	737	3.05	11	4.78	0.010

7.5.2. ELASMOBRANQUIOS COMO TROFOESPECIES

Es importante recordar que, para este análisis, se utilizó la base de datos sometida al análisis de trofoespecies, en la cual se identificaron y separaron, en nodos diferentes, los estados de desarrollo de las especies de tiburones y rayas que presentaron cambios ontogénicos en la dieta, llevando esta base de datos a un total de 254 nodos. Los resultados del análisis de trofoespecies indicaron que no existe suficiente similitud dietaria en presas y depredadores de los elasmobranquios analizados en este estudio (sección 7.3.2), motivo por el cual en el siguiente análisis no se realizó ningún tipo de agregación trófica entre estas especies y por tanto el número de nodos correspondiente a tiburones y rayas, entre especies y estados de desarrollo es de 24.

7.5.2.1. Índices de centralidad, resultados con y sin depredadores tope en la red

Con base en el índice de grado del nodo (D), ocho de los 24 nodos de elasmobranquios se ubicaron entre los primeros veinte valores de conectividad en la red, siendo el tiburón *M. henlei* y la raya *D. longa* en estado juvenil, los dos más importantes con 36 y 35 interacciones respectivamente, seguidos en séptimo y octavo lugar por *D. longa* en estado adulto y *Galeocerdo cuvier* con 33 interacciones cada una (Tabla 21). Junto a estas especies, el grupo dominante fueron los invertebrados marinos, en especial los estomatópodos y los camarones, observándose además poca representación de peces óseos y la presencia de los delfines en el puesto 19 (Tabla 21).

El patrón gráfico del índice de grado del nodo muestra una vez más el comportamiento típico esperado para redes tróficas, con muy pocas especies altamente conectadas, un número bajo de especies con número medio de conexiones y la mayoría con valores muy bajos de conectividad (Fig. 17a). Una vez eliminados los depredadores tope de la red, el listado general se mantuvo, con la lógica reducción del número de elasmobranquios en los primeros 20 puestos y su respectivo reemplazamiento por especies de peces óseos como *A. klunzingeri*, *B. panamensis* y *C. querna* y el ingreso de las aves marinas (Tabla 21). En cuanto al patrón de conectividad de los nodos, aún con la pérdida de los depredadores tope, se siguió observando la distribución potencial de grado del nodo, con pocos nodos altamente conectados y muchos nodos con muy baja conectividad (Fig. 17b).

En el caso de los índices de centralidad, en particular del índice de intermediación, se notó una baja participación de los elasmobranquios en las especies más relevantes, con solo seis nodos, de los cuales tres pertenecen a depredadores tope. En esta ocasión, peces y camarones dominan los procesos de dispersión de efectos dentro de la red (Tabla 21), mientras que tiburones y rayas muestran alta importancia en la velocidad de dispersión de dichos efectos, ocupando 10 de las 20 primeras posiciones en cercanía dentro de la red (Tabla 21). Resalta en

este resultado que, tanto en intermediación como en cercanía, casi el 50% de las especies de elasmobranquios son depredadores tope y el restante 50%, los llamados mesodepredadores.

En cuanto a la representación gráfica de estos índices se observó, al igual que en el análisis por especies taxonómicas, que la mayoría de las especies de altos valores de intermediación se encuentran en los niveles tróficos medios de la red, mientras que los valores más bajos se concentran en los niveles tróficos basales, así como la mayoría de las especies más cercanas se ubican en los niveles tróficos altos y medios de la red (Fig. 17c, e). Sin embargo, en este resultado se nota una mayor proporción de nodos con intermediación y cercanía en los niveles medios de la red, dado que los cambios ontogénicos de los elasmobranquios incrementaron el número de nodos.

Una vez eliminados de este análisis los nodos correspondientes a los depredadores tope, se observa un cambio en la composición de los 20 nodos con mayor intermediación en la red, con una clara dominancia de los peces óseos, y quedando tan sólo tres elasmobranquios en la lista (puestos 8, 9 y 18; Tabla 21). Por su parte, el índice de cercanía muestra menor alteración, dado que los puestos 4 al 8 de la lista son mantenidos por elasmobranquios, siendo todos ellos mesodepredadores. En este caso, los espacios dejados por los depredadores tope fueron ocupados por tres especies de peces óseos, un tiburón en estado juvenil y una raya en estado adulto (Tabla 21), siendo las dos últimas consideradas, si bien no como depredadores tope, si como especies de nivel trófico alto ($NT > 4$). Las distribuciones gráficas de estos índices muestran comportamiento similar al de la red con depredadores tope, con alta concentración de intermediación y cercanía en nodos de niveles tróficos medio-altos (Fig. 17d, f).

Tabla 21. Resultados de los índices de centralidad de la red trófica del área de estudio con elasmobranquios analizados como trofoespecies. Se muestran los 20 valores más altos obtenidos tanto en la red completa como aquella sin la presencia de los depredadores tope. Especies de elasmobranquios están resaltadas en gris y los depredadores tope en negrilla. Los nombres científicos solo aparecen completos la primera vez que se escriben en la tabla.

No	Grado del nodo (<i>D</i>)		Intermediación (<i>BC</i>)		Cercanía (<i>CC_i</i>)	
	con depredadores	sin depredadores	con depredadores	sin depredadores	con depredadores	sin depredadores
1	Squillidae	Squillidae	<i>L. guttatus</i>	Squillidae	Squillidae	Squillidae
2	<i>M. henlei</i>	<i>M. henlei</i>	Peces	Peces	Peces	Peces
3	<i>D. longa</i> (j)	<i>L. stylirostris</i>	Squillidae	<i>L. guttatus</i>	Penaeidae	Penaeidae
4	<i>L. stylirostris</i>	<i>L. occidentalis</i>	<i>B. panamensis</i>	<i>B. panamensis</i>	<i>C. limbatus</i>	<i>M. henlei</i>
5	<i>L. occidentalis</i>	<i>L. vannamei</i>	<i>L. stylirostris</i>	Penaeidae	<i>S. lewini</i> (a)	<i>D. longa</i> (j)
6	<i>L. vannamei</i>	<i>F. californiensis</i>	<i>L. peru</i>	<i>L. peru</i>	<i>G. cuvier</i>	<i>M. lunulatus</i> (j)
7	<i>D. longa</i> (a)	<i>D. longa</i> (j)	<i>M. lunulatus</i> (j)	<i>L. stylirostris</i>	<i>D. longa</i> (j)	<i>S. media</i>
8	<i>G. cuvier</i>	Penaeidae	<i>L. occidentalis</i>	<i>M. lunulatus</i> (j)	Lolinginidae	Aves marinas
9	Penaeidae	Peces	Penaeidae	<i>M. henlei</i>	<i>M. lunulatus</i> (j)	<i>L. peru</i>
10	<i>F. californiensis</i>	<i>D. longa</i> (a)	<i>C. limbatus</i>	<i>L. occidentalis</i>	<i>M. henlei</i>	<i>B. panamensis</i>
11	<i>M. lunulatus</i> (j)	<i>M. lunulatus</i> (j)	<i>M. henlei</i>	<i>K. pelamis</i>	<i>C. leucas</i>	Lolinginidae
12	Peces	<i>L. guttatus</i>	<i>L. vannamei</i>	<i>L. vannamei</i>	<i>Lutjanus peru</i>	<i>A. mazathlanus</i>
13	<i>S. lewini</i> (a)	Lolinginidae	<i>F. californiensis</i>	<i>C. querna</i>	<i>Urotrygon</i> sp.	<i>P. approximans</i>
14	<i>L. guttatus</i>	Brachyura	<i>A. klunzingeri</i>	<i>F. californiensis</i>	Aves marinas	Poliquetos
15	<i>C. leucas</i>	<i>T. truncatus</i>	<i>C. querna</i>	<i>T. truncatus</i>	<i>S. media</i>	<i>Urotrygon</i> sp.
16	<i>C. limbatus</i>	<i>L. peru</i>	<i>T. truncatus</i>	<i>A. klunzingeri</i>	<i>M. lunulatus</i> (a)	Bivalvos
17	Lolinginidae	Aves marinas	Poliquetos	Poliquetos	<i>P. approximans</i>	<i>L. guttatus</i>
18	Brachyura	<i>A. klunzingeri</i>	<i>G. cuvier</i>	<i>D. longa</i> (j)	<i>C. phoxocephalus</i>	<i>R. velezi</i> (a)
19	<i>T. truncatus</i>	<i>B. panamensis</i>	<i>S. lewini</i> (a)	<i>A. mazathlanus</i>	<i>B. panamensis</i>	<i>S. lewini</i> (j)
20	<i>L. peru</i>	<i>C. querna</i>	<i>D. longa</i> (j)	<i>Pseudupeneus grandisquamis</i>	Poliquetos	<i>A. klunzingeri</i>

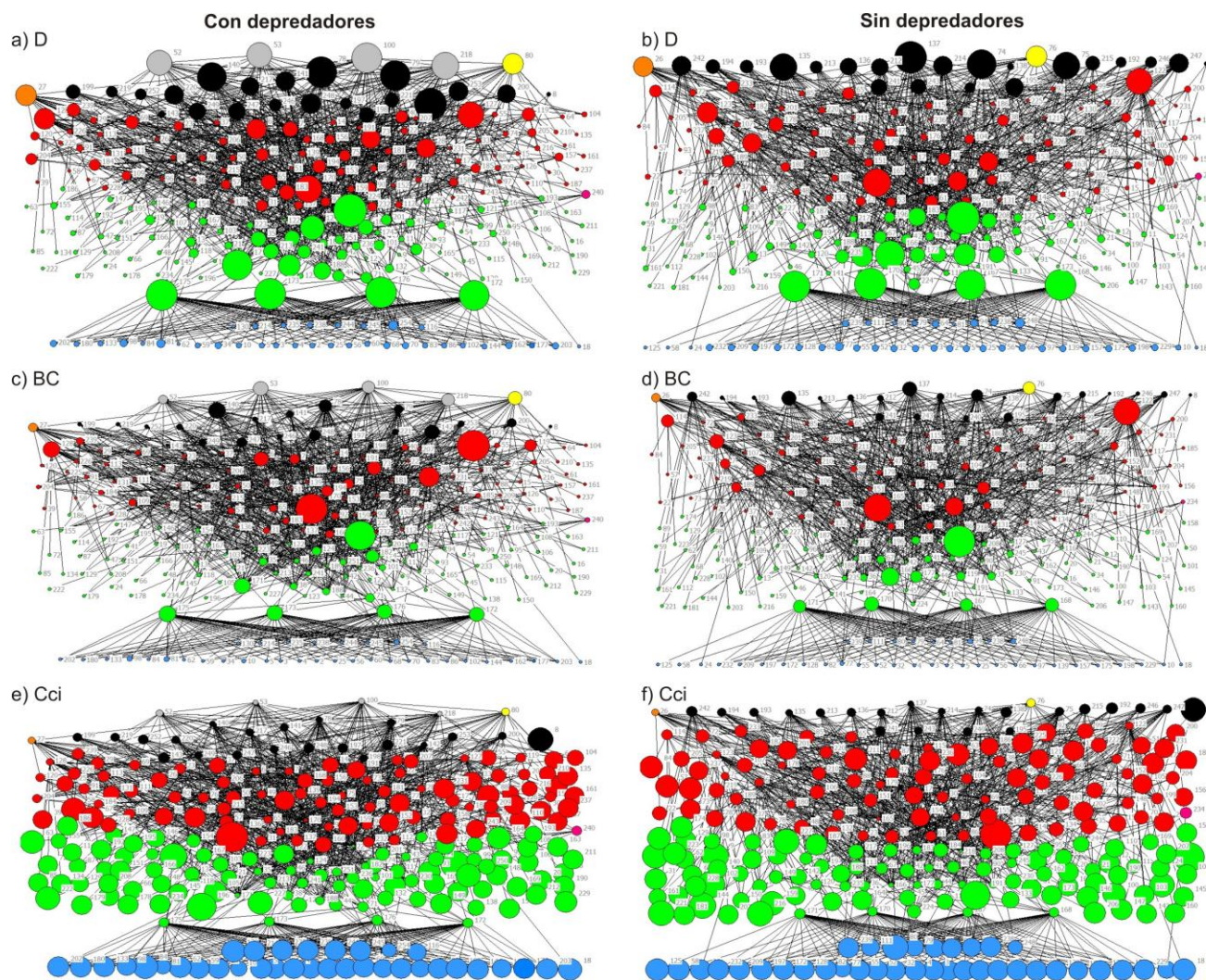


Figura 17. Índices de centralidad de la red trófica del área de estudio con elasmobranquios como trofoespecies, incluyendo redes con y sin depredadores tope. *D*= grado del nodo, *BC*= Índice de intermediación, *CCi*= índice de cercanía. Nodos grises= depredadores tope, Nodos negros= elasmobranquios, nodo amarillo= delfines, nodo naranja= aves marinas, nodos rojos= peces óseos, nodos verdes= invertebrados, nodos azules= especies basales.

7.5.2.2. Índice de importancia topológica, resultados con y sin depredadores tope en la red

Los resultados del índice de importancia topológica (K) mostraron un comportamiento similar al análisis de elasmobranquios como especies taxonómicas. Los tres primeros lugares de importancia posicional fueron ocupados por tres de los cuatro tiburones considerados depredadores tope; sin embargo, en este caso la representación de *S. lewini* está dada sólo por el estado adulto. *C. limbatus* ocupó nuevamente el quinto lugar como depredador tope. Bajo este escenario, solo tres especies más de elasmobranquios de tallas medianas, se ubicaron entre los 20 primeros puestos de este índice, dos de ellas en diferentes estados de desarrollo (*M. lunulatus* (j) y *U. aspidura* (a)), mientras delfines, aves marinas, peces óseos de tallas medianas y camarones completaron las 20 especies de mayor importancia topológica (Tabla 22).

Estos resultados también indicaron que los tiburones considerados depredadores tope en esta red juegan un papel exclusivo en el control ecosistémico de arriba-abajo o *top-down* (ver valores K_{td} vs valores de K_{bu} en la Tabla 22), y su participación en la dispersión de efectos indirectos es mucho mayor que los efectos directos que causan por depredación (ver valores K_{ind} vs valores de K_{dir} en la Tabla 22). En este caso, se redujo tanto la participación como la composición de los elasmobranquios mesodepredadores, y los puestos ocupados en la lista fueron más bajos, siendo superados una vez más por especies más pequeñas y con menores niveles tróficos tales como camarones y algunos peces óseos (Tabla 22). En este análisis, solo 7 de los 20 lugares de mayor importancia topológica fueron ocupados por elasmobranquios.

Al eliminar los depredadores tope (*G. cuvier*, *C. leucas*, *S. lewini* (a) y *C. limbatus*), se produjo un comportamiento similar al del escenario con especies taxonómicas, tanto en el orden como en la composición de la lista. Una vez más se incrementaron las especies con aporte exclusivo al control ecosistémico de arriba-abajo, así como se incrementó el número de especies sin participación en la

dispersión de efectos indirectos, siendo la mayoría de éstas elasmobranquios (Tabla 22). En este caso, casi todos estos elasmobranquios son las mismas especies del escenario anterior (ver tabla 18) pero en estados de desarrollo adulto. De igual forma, al eliminar la depredación sobre los mesodepredadores, no se produce la “liberación de los mesodepredadores” ni el esperado reemplazamiento del control ecosistémico arriba-abajo o *top-down*.

Tabla 22. Índices para cuantificar la importancia topológica de los elasmobranquios como trofoespecies en el área de estudio. Los nodos están organizados en orden decreciente basados sobre el índice de importancia topológica (*K*). *Kbu*= índice de importancia de abajo-arriba (*bottom-up*), *Ktd*= índice de importancia de arriba-abajo (*top-down*), *Kdir*= índice de importancia de efectos directos, *Kind*= índice de importancia de efectos indirectos. Los elasmobranquios están resaltados en gris y los depredadores tope en negrilla.

Con depredadores tope						Sin depredadores tope					
Especies	<i>Kbu</i>	<i>Ktd</i>	<i>Kdir</i>	<i>Kind</i>	<i>K</i>	Especies	<i>Kbu</i>	<i>Ktd</i>	<i>Kdir</i>	<i>Kind</i>	<i>K</i>
<i>G. cuvier</i>	0.0	91.5	12.2	79.3	91.5	<i>B. panamensis</i>	0.0	40.1	11.6	28.5	40.1
<i>C. leucas</i>	0.0	53.4	7.6	45.8	53.4	<i>C. querna</i>	0.0	22.3	10.3	12.0	22.3
<i>S. lewini (a)</i>	0.0	40.6	10.5	30.2	40.7	<i>L. guttatus</i>	0.1	19.0	18.4	0.7	19.1
<i>B. panamensis</i>	0.0	35.8	10.7	25.2	35.8	<i>T. truncatus</i>	0.0	18.8	7.3	11.5	18.8
<i>C. limbatus</i>	0.0	35.2	6.9	28.3	35.3	<i>S. media</i>	0.0	11.6	4.4	7.2	11.6
<i>L. guttatus</i>	0.1	18.9	18.4	0.6	19.0	<i>L. peru</i>	0.0	9.8	8.0	1.8	9.8
<i>C. querna</i>	0.0	16.7	9.3	7.4	16.7	<i>Aves marinas</i>	0.0	8.4	6.1	2.2	8.4
<i>T. truncatus</i>	0.0	15.0	6.7	8.3	15.0	<i>L. stylirostris</i>	0.1	8.1	8.1	0.0	8.1
<i>L. peru</i>	0.0	9.6	7.8	1.8	9.6	<i>L. vannamei</i>	0.0	8.1	8.1	0.0	8.1
<i>L. stylirostris</i>	0.1	8.1	8.1	0.0	8.1	<i>K. pelamis</i>	0.0	7.8	6.4	1.5	7.8
<i>L. vannamei</i>	0.0	8.1	8.1	0.0	8.1	<i>M. lunulatus (j)</i>	0.0	7.2	7.2	0.0	7.2
<i>M. lunulatus (j)</i>	0.1	7.1	7.2	0.0	7.2	<i>L. occidentalis</i>	0.1	7.1	7.1	0.0	7.1
<i>L. occidentalis</i>	0.1	7.1	7.1	0.0	7.1	<i>F. californiensis</i>	0.1	6.7	6.8	0.0	6.8
<i>F. californiensis</i>	0.1	6.7	6.8	0.0	6.8	<i>M. henlei</i>	0.0	6.0	5.7	0.3	6.0
<i>K. pelamis</i>	0.0	6.5	5.1	1.5	6.5	<i>U. rogersi (a)</i>	0.0	6.0	6.0	0.0	6.0
<i>U. rogersi (a)</i>	0.0	5.9	6.0	0.0	6.0	<i>A. klunzingeri</i>	0.0	6.0	6.0	0.0	6.0
<i>A. klunzingeri</i>	0.0	5.9	5.9	0.0	5.9	<i>P. grandisquamis</i>	0.0	5.4	5.4	0.0	5.4
<i>M. henlei</i>	0.0	5.7	5.5	0.2	5.7	<i>D. longa (a)</i>	0.0	4.5	4.5	0.0	4.5
<i>Aves marinas</i>	0.0	5.4	4.5	0.9	5.4	<i>R. velezi (a)</i>	0.0	4.4	4.4	0.0	4.4
<i>P. grandisquamis</i>	0.0	5.3	5.4	0.0	5.4	<i>D. longa (j)</i>	0.0	4.4	4.4	0.0	4.4

7.5.2.3. Key Player Problem (KPP), resultados con y sin depredadores tope

En este análisis fueron identificados ocho nodos como especies clave para la red, cuatro con el método de fragmentación (*KPP-1*) y cuatro más con el de expansión (*KPP-2*; Tabla 23). En esta ocasión, tampoco se encontró similitud entre las especies clave identificadas por cada método y siguen siendo predominantes los depredadores de niveles tróficos medios en el *KPP-1*, mientras que en *KPP-2* se identificó un depredador tope (*C. limbatus*), un invertebrado de nivel trófico medio y un organismo basal (Tabla 23).

Tabla 23. Especies clave identificadas en la red trófica del área de estudio, con y sin depredadores tope. Los elasmobranquios fueron analizados como trofoespecies y aparecen resaltados en gris y depredadores tope en negrilla. *KPP-1*: método de fragmentación y *KPP-2*: método de expansión de efectos.

Especie		KP-sets	Fragmentación	
KPP-1	con depredadores	<i>Cyclopsetta querna</i>	0.202	
		<i>Lutjanus guttatus</i>		
		<i>Lutjanus peru</i>		
	sin depredadores	<i>Katsuwonus pelamis</i>	0.213	
	<i>Lutjanus guttatus</i>			
	<i>Lutjanus peru</i>			
Especie	KP-sets	No de especies alcanzadas	% de especies alcanzadas	
KPP-2	con depredadores	<i>Carcharhinus limbatus</i>	193	76.0
		Squillidae	240	94.5
		Zooplankton	249	98.0
	sin depredadores	Penaeidae	186	75.0
		Squillidae	234	94.4
		Zooplankton	242	97.6

El análisis posterior a la eliminación de los depredadores tope, mostró una ligera alteración en el conjunto de especies clave por fragmentación, cambiando a una de ellas (*C. querna* por *K. pelamis*), pero manteniendo valores de fragmentación muy similares, así como la tendencia a conformar este grupo de especies con depredadores de niveles tróficos medios (Tabla 23). Con respecto al *KPP-2*, la eliminación de *C. limbatus*, produce el reemplazamiento por un nodo de bajo nivel trófico, Penaeidae, reduciendo, una vez más, aunque levemente, el número y

porcentaje de especies alcanzadas a través de este nuevo conjunto de especies clave (Tabla 23).

7.5.2.3. Índice de redundancia topológica (TO^3), resultados con y sin depredadores tope

El análisis de redundancia topológica mostró que los depredadores tope son los nodos de más difícil reemplazamiento dentro de la red, ocupando los cinco primeros lugares de la clasificación (Fig. 18). Cuatro de los cinco primeros lugares ya mencionados fueron ocupados por tiburones, siendo en su orden, 1= *G. cuvier*, 2= *C. leucas*, 3= *C. limbatus* y 4= *S. lewini* en estado adulto. Completa la lista el delfín marino *Tursiops truncatus* (5). La representación gráfica de los valores de TO^3 mostró que las especies basales, de invertebrados y peces óseos poseen alta redundancia dentro la red y por tanto los valores (tamaño del nodo) de este índice son bajos en la mayor parte de la misma (Fig. 18).

Una vez han sido eliminados los elasmobranquios identificados como depredadores tope de este análisis, se produce una mayor heterogeneidad en la distribución de los tamaños de los nodos, indicando menor dominancia estructural de los nodos que conforman este nuevo escenario (Fig. 18). Asimismo, las especies con menor redundancia topológica no son exclusivas del nivel trófico más alto y se dividen entre delfines (3), peces óseos (*B. panamensis*= 1, *C. querna*= 2) y elasmobranquios medianos (*M. henlei*= 4, *S. media*= 5). En principio, este resultado sugiere que la eliminación de los tiburones de más alto nivel trófico no produce un nuevo dominio estructural por parte de los mesodepredadores, los cuales comparten su función con especies potencialmente redundantes.

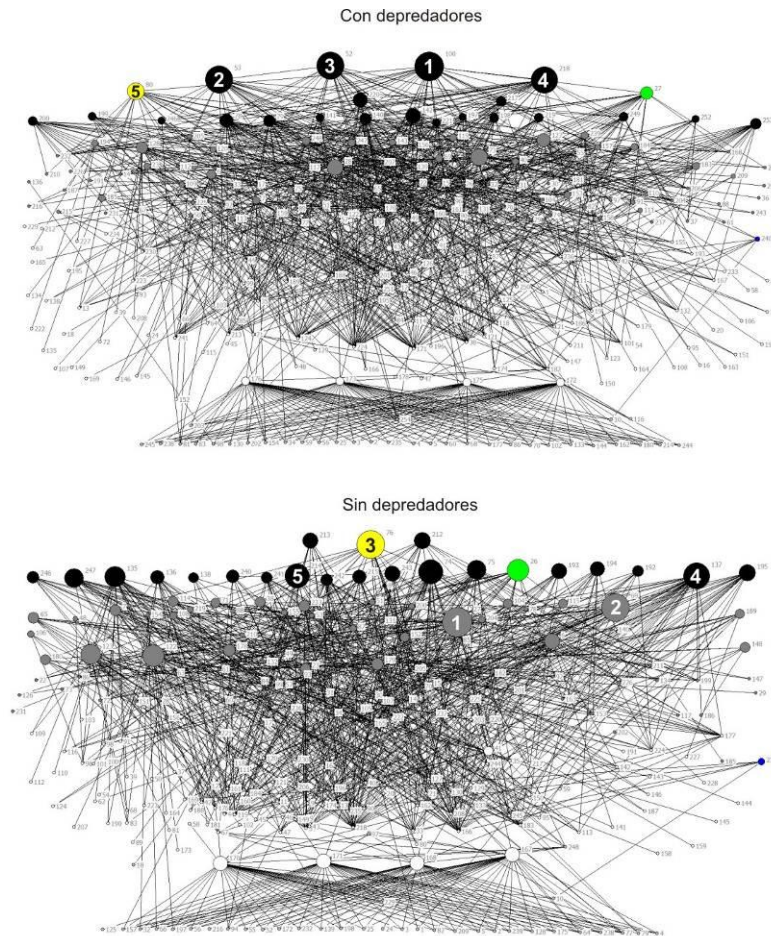


Figura 18. Índice de redundancia topológica (TO^3) de la red trófica del área de estudio con elasmobranquios como trofoespecies, incluyendo redes con y sin depredadores tope. El tamaño del nodo es equivalente al valor del índice TO^3 , y se indican los cinco de mayor valor. Los colores siguen el patrón de la Figura 12 incluyendo amarillo para *T. truncatus* y verde para aves marinas.

7.5.2.5. Evaluación de mundo-pequeño, resultados con y sin depredadores tope

Los resultados del análisis a gran escala de la red trófica del área de estudio, incluyendo la división en estados de desarrollo de algunas especies de elasmobranquios, mostró la presencia de la estructura de mundo-pequeño, cumpliendo los supuestos para *CC* y *PL* entre la red observada y la red aleatoria, en el denominado Escenario 1 (Tabla 24).

Tabla 24. Resumen de los análisis estadísticos de la red trófica observada del área de estudio y de una red aleatoria de las mismas características, en cuatro escenarios diferentes, y considerando los elasmobranchios como trofoespecies. Escenarios con pérdida de la estructura de mundo-pequeño son resaltados en gris. Escenario 1: con todos los depredadores; Escenario 2: Sin *C. leucas*; Escenario 3: Sin *C. leucas*, *C. limbatus* ni *S. lewini*; Escenario 4: Sin *C. leucas*, *C. limbatus*, *S. lewini* ni *G. cuvier*. Estadísticos como en la Tabla 13.

Escenarios	Red	Estadísticos					
		S	L	S/L	Dm	PL	CC
1	Observada	254	949	3.77	4	1.51	0.019
	Aleatoria	254	949	3.77	9	4.28	0.012
2	Observada	253	922	3.64	4	1.44	0.017
	Aleatoria	253	922	3.64	10	4.31	0.013
3	Observada	250	866	3.46	4	1.31	0.012
	Aleatoria	250	866	3.46	12	4.52	0.012
4	Observada	248	834	3.36	3	1.21	0.006
	Aleatoria	248	834	3.36	11	4.61	0.014

En el Escenario 2, el cual incluye la eliminación de la especie con menor redundancia topológica (*C. leucas*), se nota una leve reducción en el valor de CC observado con respecto al escenario anterior (Tabla 24), sugiriendo una vez más que la pérdida de los depredadores tope afecta la estructura de gran escala de la red. En el Escenario 3, en el cual se elimina además de *C. leucas*, a *S. lewini* en estado adulto y a *C. limbatus*, se presentó la reducción sustancial en el valor de CC observado, haciéndolo igual al de una red aleatoria de las mismas dimensiones, pero conservando aún la estructura de mundo-pequeño (Tabla 24). Este comportamiento, al igual que en el Escenario 2, está acompañado de reducción en el *L/S*, *Dm* y *PL* de las redes observadas. El Escenario 4, el cual incluyó en la lista de nodos eliminados a *G. cuvier*, el último de los considerados depredadores tope en la red, mostró reducción significativa en el valor observado de CC, tanto que fue menor que el valor de CC de la red aleatoria, perdiendo así uno los criterios para considerar la presencia de mundo-pequeño en la estructura de la red (Tabla 24). Aunque en todos los casos, las redes tróficas observadas presentaron, en promedio, caminos más cortos entre

los nodos más distantes de la misma (menores a 2) que las redes aleatorias (Tabla 24), la sola pérdida de la relación entre el CC observado y el CC aleatorio es suficiente para identificar la pérdida de la estructura de mundo-pequeño.

7.5.3. ELASMOBRANQUIOS COMO ESPECIES DE EQUIVALENCIA REGULAR

Para esta sección se utilizó la base de datos sometida al análisis de equivalencia regular, en la cual se identificaron y separaron en nodos diferentes los estados de desarrollo de las especies de tiburones y rayas que presentaron cambios ontogénicos en la dieta. Los resultados de equivalencia regular (REGE) indicaron que los elasmobranquios analizados en este estudio se distribuyen en 12 nodos (sección 7.3.3) y que los 254 nodos totales de la red pueden ser tratados como 32 nodos. Con base en dicho resultado, el siguiente análisis se desarrolló con una matriz cuadrada de 32 x 32 y no con las anteriores bases de datos de 247 y 254 nodos, correspondientes a los análisis como especies taxonómicas y trofoespecies respectivamente.

7.5.3.1. Índices de centralidad, resultados con y sin depredadores tope en la red

Con base en el índice de grado del nodo (D), los diez primeros lugares de conectividad de esta red fueron ocupados por nodos que incluyeron elasmobranquios, quedando fuera de esta lista dos nodos más que incluyen especies de elasmobranquios y peces de niveles tróficos bajos (nodos 22 y 31; Tabla 25). En cuanto al número de interacciones, los diez primeros nodos concentran el 54% de las 316 interacciones de esta red. En el patrón gráfico del índice de grado del nodo no se observa el comportamiento típico esperado para redes tróficas, esto es, pocas especies altamente conectadas, bajo número de especies con número medio de conexiones y la mayoría con valores muy bajos de conectividad, sino que por el contrario, muchos nodos presentan valores medios de conectividad (Fig. 19a).

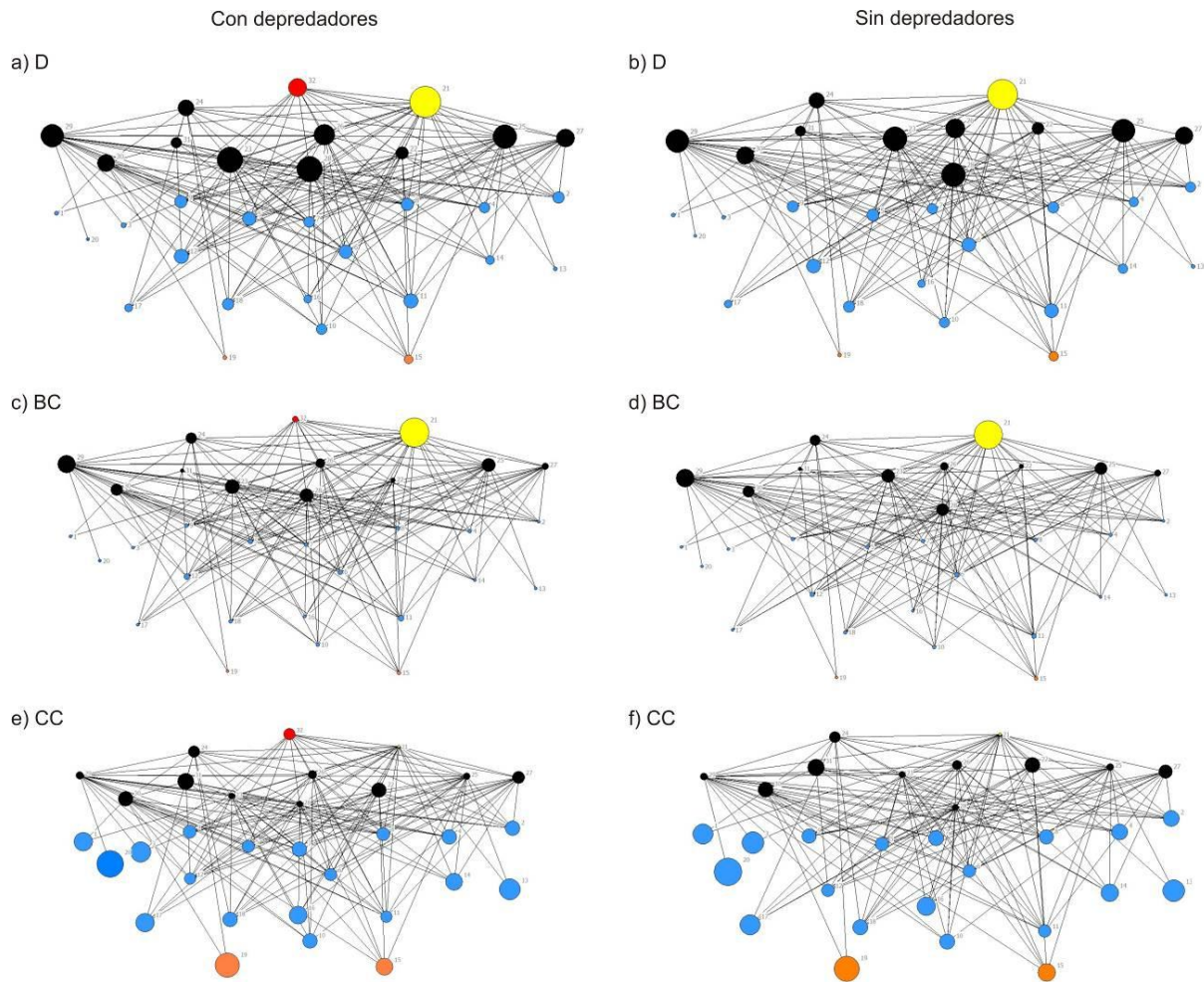


Figura 19. Índices de centralidad de la red trófica del área de estudio, con elasmobranquios como nodos de equivalencia regular, incluyendo redes con y sin depredadores tope. D = grado del nodo, BC = índice de intermediación, CC_i = índice de cercanía. Los nodos negros incluyen elasmobranquios; el nodo amarillo incluye además de elasmobranquios mamíferos marinos y aves marinas; el nodo rojo es exclusivo de elasmobranquios; los nodos azules incluyen peces e invertebrados; y los nodos naranjas incluyen especies basales y de nivel trófico muy bajo (plancton, algas, entre otros).

Debido a este aparente cambio en la distribución de frecuencias del grado del nodo, se realizó un histograma, el cual verificó el patrón observado en el gráfico de red (Fig. 20), y que sugiere que la agrupación a nodos de equivalencia regular afecta significativamente la identificación del patrón de escala libre de la red.

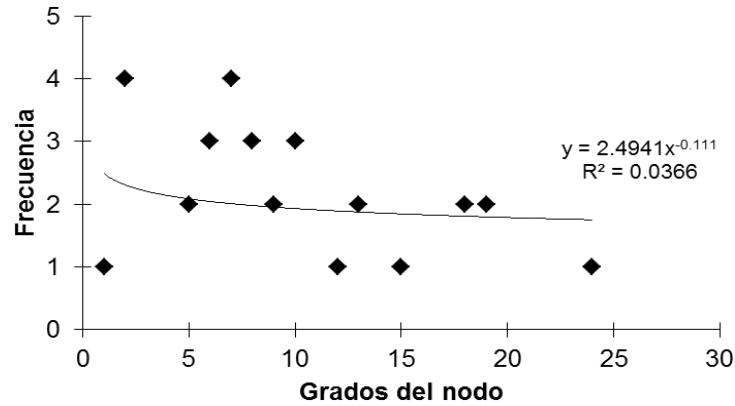


Figura 20. Distribución de frecuencias del grado del nodo en la red trófica del área de estudio analizada con elasmobranquios como nodos de equivalencia regular.

Una vez eliminado el nodo 32, correspondiente a los depredadores tope, el listado general de los grados del nodo se mantiene prácticamente intacto, tanto en la composición como en el orden de aparición de los nodos (Tabla 25). En cuanto al patrón de conectividad de los nodos, con la eliminación de los depredadores tope se sigue observando la pérdida de la distribución potencial del grado del nodo.

En el caso de los índices de centralidad, en particular del índice de intermediación, se observa la participación de los nodos con elasmobranquios en los 10 lugares más relevantes en la dispersión de efectos dentro de la red, mientras los nodos 22 y 31, que incluyen especies de elasmobranquios pequeñas, quedan rezagados a los lugares 13 y 18, respectivamente (Tabla 25). De igual forma, los nodos que contienen elasmobranquios muestran la mayor importancia en la velocidad de dispersión de efectos pues ocupan 8 de los 10 primeros lugares en cercanía dentro de la red (Tabla 25). En este resultado los nodos 22, 27, 30 y 31 (ver tabla 13 para detalles taxonómicos), quedaron fuera de los diez primeros lugares de importancia.

Tabla 25. Resultados de los índices de centralidad de la red trófica del área de estudio con elasmobranquios analizados como especies de equivalencia regular. Se muestran todos los valores obtenidos tanto en la red completa como aquella sin la presencia de los depredadores tope. Nodos con especies de elasmobranquios están resaltados en gris. Se resalta el nodo compuesto solo por depredadores tope (*G. cuvier*, *C. leucas*) en rojo y el nodo que incluye a los demás depredadores tope en amarillo.

No	Grado del nodo (<i>D</i>)		Intermediación (<i>BC</i>)		Cercanía (<i>CCi</i>)	
	con depredadores	sin depredadores	con depredadores	sin depredadores	con depredadores	sin depredadores
1	Nodo 21	Nodo 21	Nodo 21	Nodo 21	Nodo 21	Nodo 21
2	Nodo 23	Nodo 23	Nodo 29	Nodo 29	Nodo 23	Nodo 23
3	Nodo 28	Nodo 28	Nodo 23	Nodo 23	Nodo 28	Nodo 28
4	Nodo 25	Nodo 25	Nodo 28	Nodo 28	Nodo 25	Nodo 25
5	Nodo 29	Nodo 29	Nodo 25	Nodo 25	Nodo 29	Nodo 29
6	Nodo 26	Nodo 26	Nodo 30	Nodo 30	Nodo 26	Nodo 26
7	Nodo 27	Nodo 27	Nodo 24	Nodo 24	Nodo 24	Nodo 24
8	Nodo 32	Nodo 30	Nodo 26	Nodo 26	Nodo 32	Nodo 6
9	Nodo 30	Nodo 24	Nodo 27	Nodo 27	Nodo 11	Nodo 11
10	Nodo 24	Nodo 6	Nodo 32	Nodo 22	Nodo 12	Nodo 12
11	Nodo 11	Nodo 11	Nodo 11	Nodo 11	Nodo 5	Nodo 5
12	Nodo 12	Nodo 12	Nodo 12	Nodo 12	Nodo 6	Nodo 27
13	Nodo 5	Nodo 5	Nodo 22	Nodo 6	Nodo 27	Nodo 8
14	Nodo 6	Nodo 22	Nodo 6	Nodo 5	Nodo 8	Nodo 9
15	Nodo 8	Nodo 8	Nodo 5	Nodo 31	Nodo 9	Nodo 7
16	Nodo 9	Nodo 9	Nodo 8	Nodo 8	Nodo 7	Nodo 10
17	Nodo 22	Nodo 18	Nodo 9	Nodo 9	Nodo 10	Nodo 18
18	Nodo 2	Nodo 2	Nodo 31	Nodo 18	Nodo 18	Nodo 22
19	Nodo 18	Nodo 7	Nodo 18	Nodo 10	Nodo 22	Nodo 30
20	Nodo 4	Nodo 10	Nodo 4	Nodo 7	Nodo 30	Nodo 2
21	Nodo 7	Nodo 31	Nodo 10	Nodo 4	Nodo 2	Nodo 4
22	Nodo 10	Nodo 4	Nodo 7	Nodo 15	Nodo 4	Nodo 31
23	Nodo 31	Nodo 14	Nodo 15	Nodo 2	Nodo 31	Nodo 14
24	Nodo 14	Nodo 15	Nodo 2	Nodo 17	Nodo 14	Nodo 15
25	Nodo 15	Nodo 16	Nodo 17	Nodo 14	Nodo 15	Nodo 16
26	Nodo 16	Nodo 17	Nodo 14	Nodo 16	Nodo 16	Nodo 1
27	Nodo 17	Nodo 1	Nodo 16	Nodo 1	Nodo 1	Nodo 17
28	Nodo 3	Nodo 3	Nodo 1	Nodo 3	Nodo 17	Nodo 3
29	Nodo 1	Nodo 13	Nodo 3	Nodo 13	Nodo 3	Nodo 13
30	Nodo 13	Nodo 19	Nodo 13	Nodo 19	Nodo 13	Nodo 19
31	Nodo 19	Nodo 20	Nodo 19	Nodo 20	Nodo 19	Nodo 20
32	Nodo 20	-	Nodo 20	-	Nodo 20	-

En cuanto a la representación gráfica de estos índices se observa que todos los nodos de altos valores de intermediación y cercanía se encuentran en los niveles tróficos medios y altos de la red, mientras que los valores más bajos se concentran en los niveles tróficos basales (Fig. 19c, e).

Una vez eliminado de este análisis el nodo correspondiente a los depredadores tope (32), el único cambio que se observa es el reemplazamiento de dicho nodo por otro en la lista de los 10 de mayor importancia, sin alterar prácticamente ni la composición ni el orden preliminar de los nodos (Tabla 25). Las distribuciones gráficas de estos índices muestran el mismo patrón, dado que las imágenes producidas con y sin depredadores tope son prácticamente idénticas (Fig. 19c-f).

7.5.3.2. Índice de importancia topológica, resultados con y sin depredadores tope en la red

Los resultados del índice de importancia topológica (K) mostraron un comportamiento muy similar al observado en los índices de centralidad de las especies agrupadas por equivalencia regular. En este caso, todos los nodos que incluyen elasmobranquios, se ubican en los primeros lugares y no siguen un estricto orden descendente por el nivel trófico que presentan las especies que se incluyen en cada nodo (Tabla 26). Sin embargo, y dado que el K es un índice que no soporta el análisis de canibalismo (presentado en los nodos 21 y 24) ni ciclos tróficos (A come a B y B come a A), presentado entre los nodos 24 y 29, es posible que la ubicación de los nodos en sus respectivos lugares de importancia obedezca a los ajustes que hubo que hacer para eliminar estos dos casos ya mencionados.

Con este resultado es claro que los nodos que incluyen a los elasmobranquios, en especial 29, 32, y 22 no aportan al control ecosistémico de abajo-arriba o *bottom-up* y su importancia en la estructura de la red se deriva de su participación en la dispersión de efectos indirectos (ver valores K_{bu} y K_{ind} en la Tabla 26).

Tabla 26. Índices para cuantificar la importancia topológica de los elasmobranquios como especies de equivalencia regular en el área de estudio. Los nodos están organizados en orden decreciente basados sobre el índice de importancia topológica (K). K_{bu} = índice de importancia de abajo-arriba (*bottom-up*), K_{td} = índice de importancia de arriba-abajo (*top-down*), K_{dir} = índice de importancia de efectos directos, K_{ind} = índice de importancia de efectos indirectos. Los elasmobranquios están resaltados en gris y los depredadores tope en negrilla.

Con depredadores tope						Sin depredadores tope					
Nodos	K_{bu}	K_{td}	K_{dir}	K_{ind}	K	Nodos	K_{bu}	K_{td}	K_{dir}	K_{ind}	K
Nodo 29	0.0	17.6	4.4	13.2	17.6	Nodo 29	0.0	30.0	5.4	24.6	30.0
Nodo 21	0.1	13.9	6.0	8.1	14.0	Nodo 21	0.1	17.1	6.9	10.2	17.1
Nodo 32	0.0	12.4	3.0	9.4	12.4	Nodo 24	0.1	10.3	3.6	6.8	10.4
Nodo 24	0.1	9.0	3.4	5.7	9.1	Nodo 31	0.1	3.3	1.4	2.0	3.4
Nodo 31	0.1	2.9	1.3	1.8	3.0	Nodo 25	0.2	2.9	2.7	0.4	3.1
Nodo 25	0.3	2.7	2.6	0.3	2.9	Nodo 23	0.4	2.1	2.5	0.0	2.5
Nodo 23	0.5	2.0	2.5	0.0	2.5	Nodo 28	0.5	1.9	2.4	0.0	2.4
Nodo 28	0.6	1.9	2.4	0.1	2.4	Nodo 30	0.3	2.1	2.4	0.0	2.4
Nodo 30	0.3	2.1	2.3	0.0	2.4	Nodo 26	0.2	1.6	1.8	0.0	1.8
Nodo 26	0.3	1.5	1.8	0.0	1.8	Nodo 27	0.0	1.5	1.6	0.0	1.6
Nodo 27	0.1	1.4	1.6	0.0	1.6	Nodo 22	0.0	1.1	1.1	0.0	1.1
Nodo 22	0.0	1.1	1.1	0.0	1.1	Nodo 12	1.0	0.0	0.9	0.1	1.0
Nodo 12	1.1	0.0	0.9	0.2	1.1	Nodo 11	1.0	0.0	0.9	0.1	1.0
Nodo 11	1.1	0.0	0.9	0.2	1.1	Nodo 6	0.9	0.0	0.8	0.1	0.9
Nodo 6	1.0	0.0	0.8	0.2	1.0	Nodo 5	0.8	0.0	0.7	0.1	0.8
Nodo 5	0.9	0.0	0.8	0.2	0.9	Nodo 18	0.8	0.0	0.6	0.1	0.8
Nodo 9	0.8	0.0	0.6	0.2	0.8	Nodo 9	0.7	0.0	0.6	0.1	0.7
Nodo 8	0.8	0.0	0.6	0.2	0.8	Nodo 8	0.7	0.0	0.6	0.1	0.7
Nodo 18	0.8	0.0	0.6	0.1	0.8	Nodo 15	0.6	0.0	0.5	0.1	0.6
Nodo 2	0.7	0.0	0.5	0.1	0.7	Nodo 10	0.6	0.0	0.5	0.1	0.6
Nodo 15	0.7	0.0	0.5	0.1	0.7	Nodo 7	0.6	0.0	0.5	0.1	0.6
Nodo 4	0.6	0.0	0.6	0.1	0.6	Nodo 2	0.6	0.0	0.5	0.1	0.6
Nodo 10	0.6	0.0	0.5	0.1	0.6	Nodo 4	0.5	0.0	0.5	0.1	0.5
Nodo 7	0.6	0.0	0.5	0.1	0.6	Nodo 17	0.5	0.0	0.4	0.1	0.5
Nodo 17	0.6	0.0	0.4	0.1	0.6	Nodo 14	0.5	0.0	0.4	0.1	0.5
Nodo 14	0.5	0.0	0.4	0.1	0.5	Nodo 16	0.5	0.0	0.4	0.1	0.5
Nodo 16	0.5	0.0	0.4	0.1	0.5	Nodo 19	0.2	0.0	0.2	0.0	0.2
Nodo 19	0.2	0.0	0.2	0.0	0.2	Nodo 1	0.2	0.0	0.1	0.0	0.2
Nodo 3	0.2	0.0	0.2	0.0	0.2	Nodo 13	0.1	0.0	0.1	0.0	0.1
Nodo 1	0.2	0.0	0.1	0.0	0.2	Nodo 3	0.1	0.0	0.1	0.0	0.1
Nodo 13	0.1	0.0	0.1	0.0	0.1	Nodo 20	0.1	0.0	0.1	0.0	0.1
Nodo 20	0.1	0.0	0.1	0.0	0.1	-	-	-	-	-	-

Sin embargo, es notorio que el valor de importancia topológica de los tres primeros nodos es bastante mayor que los del resto, sugiriendo que estos tres grupos dominan la estructura vertical de la red. También se resalta que 7 de los 12 nodos con elasmobranquios, especialmente los que se encuentran entre las posiciones 7 y 12 hacen su aporte a la estructura, a través del efecto directo por depredación sobre sus presas (Tabla 26).

Al eliminar el nodo de los depredadores tope (*G. cuvier* y *C. leucas*), no se produce un cambio sustancial en el orden de importancia topológica de los nodos, mas si es sustancial el cambio en los valores de este índice en los tres primeros nodos. Así, el nodo 29 casi duplica su aporte al control ecosistémico de arriba-abajo o *top-down*, así como su participación en la dispersión de los efectos indirectos, equiparando con ello los valores perdidos en la eliminación del nodo 32 (Tabla 26). Los nodos 21 y 24 incrementaron levemente sus valores, y sus aportes siguen siendo principalmente al control de arriba-abajo y a la dispersión de efectos indirectos (ver valores *Ktd* y *Kind* en la Tabla 26). Por su parte, el orden y los valores de importancia topológica de los demás nodos permanecieron casi idénticos.

7.5.3.3. Key Player Problem (KPP), resultados con y sin depredadores tope

En esta aproximación a especies clave basada en nodos de equivalencia regular, cinco nodos fueron identificados como clave para la red, tres con el método de fragmentación (*KPP-1*) y dos con el de expansión (*KPP-2*) (Tabla 27). Al igual que con los análisis *KPP* para especies taxonómicas y trofoespecies, no se encontró similitud entre los nodos clave identificados por cada método, predominando en el listado del *KPP-1*, los depredadores de niveles tróficos medios, en particular los nodos 25 y 29, compuestos de peces óseos como *A. klunzingeri*, *S. sierra*, *B. panamensis* y de elasmobranquios como *R. leucorhynchus* (a) y *S. media* (Tabla 27). Con la aproximación *KPP-2* se identificó el nodo 9 (Pleuronectiformes, Scianidae, Portunidae y Scombridae) como el único clave, alcanzado en tan sólo dos pasos el 100% de la red (Tabla 27).

Tabla 27. Especies clave identificadas en la red trófica del área de estudio, con y sin depredadores tope. Elasmobranquios fueron analizados como nodos de equivalencia regular y aparecen resaltados en gris. *KPP-1*: método de fragmentación y *KPP-2*: método de expansión de efectos.

Escenarios		KPP-sets	Fragmentación	
KPP-1	con depredadores	21	0.238	
		25		
		29		
	sin depredadores	21		
		25		
		29		
Escenarios		KPP-sets	No. de nodos alcanzados	% de nodos alcanzados
KPP-2	con depredadores	9	32	100
	sin depredadores	8	31	100

El análisis de especies clave posterior a la eliminación del nodo 32, único exclusivo de depredadores tope (*C. leucas* y *G. cuvier*), no mostró alteraciones en la composición del conjunto de especies clave, más si un leve incremento en la fragmentación de la red (Tabla 27). Por su parte, en el *KPP-2* se produce el reemplazamiento del nodo clave (9) al nodo 8 (Carangidae, Cynoglosidae, Engraulidae y *Euphyllax* sp.), el cual también dispersa sus efectos al 100% de la red en tan sólo dos pasos (Tabla 27).

7.5.3.4. Índice de redundancia topológica ($T0^3$), resultados con y sin depredadores tope

Los resultados de este análisis sugieren que el nodo de los depredadores tope no es el de menor redundancia y que es superado por el nodo 21, el cual incluye no solo dos depredadores tope sino también especies de tallas medianas pero con importancia estructural como depredadores de niveles tróficos intermedios (Fig. 21).

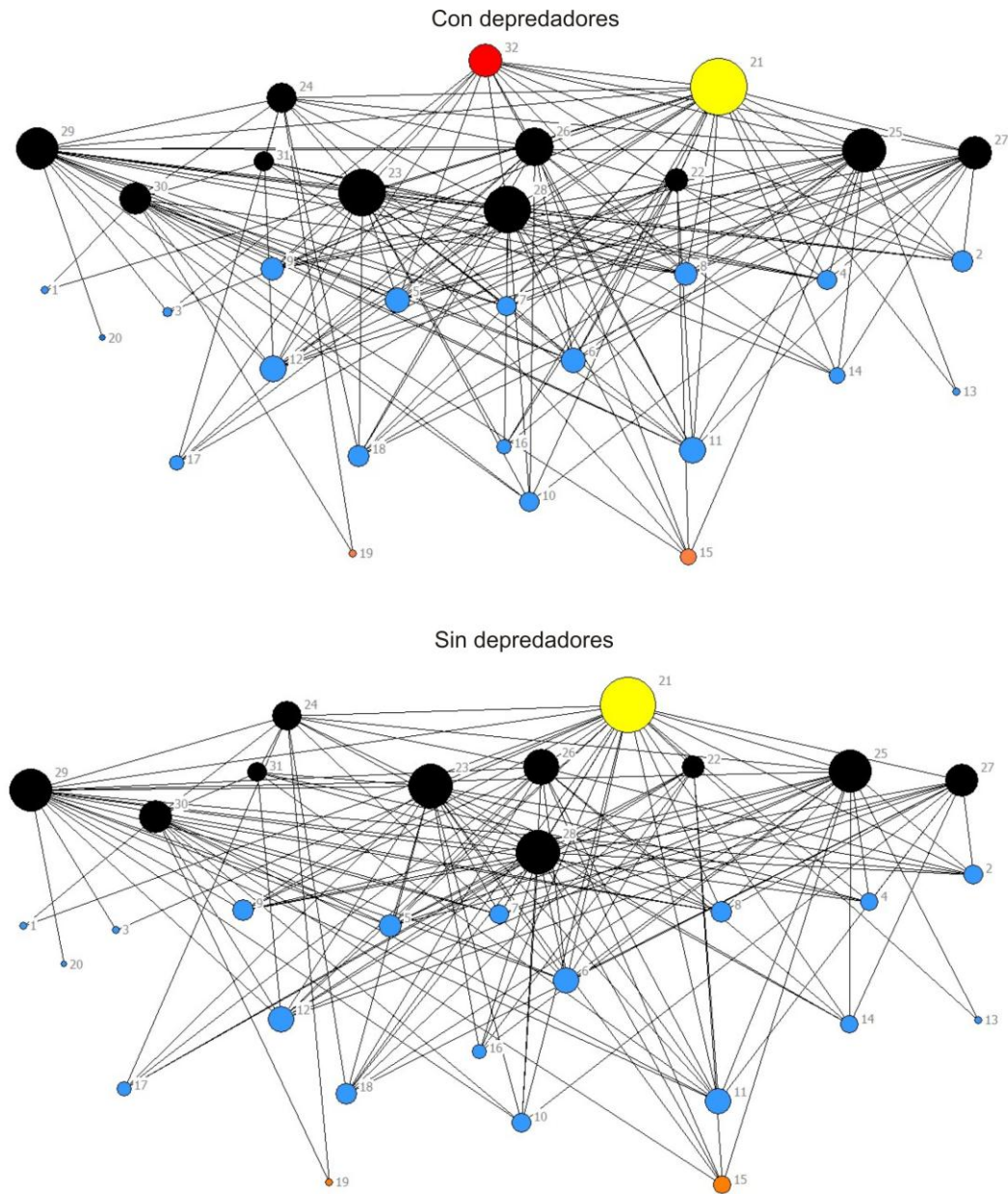


Figura 21. Índice de redundancia topológica ($T0^3$) de la red trófica del área de estudio con elasmobranchios como nodos de equivalencia regular, incluyendo redes con y sin depredadores tope. El tamaño del nodo es equivalente al valor del índice $T0^3$. Los nodos negros incluyen elasmobranchios; el nodo amarillo incluye además de elasmobranchios mamíferos marinos y aves marinas; el nodo rojo es exclusivo de elasmobranchios; los nodos azules incluyen peces e invertebrados; y los nodos naranjas incluyen especies basales y de nivel trófico muy bajo (plancton, algas, entre otros).

7.5.3.5. Evaluación de mundo-pequeño, resultados con y sin depredadores tope

Los resultados del análisis a gran escala de la red trófica del área de estudio, para elasmobranquios como nodos de equivalencia regular, mostró la presencia de la estructura de mundo-pequeño, cumpliendo los supuestos para *CC* y *PL* entre la red observada y la red aleatoria, en el denominado Escenario 1, aunque los valores obtenidos son bastante cercanos entre sí (Tabla 28).

En este caso, y debido a la gran reducción hecha a la complejidad de la red con el algoritmo REGE, no se pudo hacer eliminación sucesiva de depredadores tope, pues de los 32 nodos, solo uno contiene exclusivamente estas especies (nodo 32). Por ello, solo se presenta información del Escenario 4, en el cual se alcanza la eliminación completa de estas especies. El resultado mostró que la pérdida del nodo 32 (*C. leucas* y *G. cuvier*) no afectó la presencia de la estructura de mundo-pequeño de la red (Tabla 28); sin embargo, y debido a la extrema simplificación de esta red y al débil patrón de escala libre de la misma, este resultado debe ser interpretado con precaución. Al igual que en los análisis para especies taxonómicas y trofoespecies, los valores de *PL* entre las redes observadas y aleatorias se mantuvieron con comportamiento similar.

Tabla 28. Resumen de los análisis estadísticos de la red trófica observada del área de estudio y de una red aleatoria de las mismas características, en dos escenarios diferentes, y considerando los elasmobranquios como nodos de equivalencia regular. Escenario 1: con todos los depredadores; Escenario 4: Sin *C. leucas*, ni *G. cuvier*.

Escenarios	Red	Estadísticos					
		<i>S</i>	<i>L</i>	<i>S/L</i>	<i>Dm</i>	<i>PL</i>	<i>CC</i>
1	Observada	32	164	5.12	4	1.37	0.19
	Aleatoria	32	164	5.12	4	2.18	0.17
4	Observada	31	150	4.83	3	1.32	0.19
	Aleatoria	31	150	4.83	5	2.28	0.15

8. DISCUSIÓN

8.1. ECOLOGÍA TRÓFICA Y SU IMPORTANCIA EN LA DETERMINACIÓN DE LOS ROLES ESTRUCTURALES Y FUNCIONALES DE LOS ELASMOBRANQUIOS

Aunque en los últimos 40 años se han desarrollado numerosos estudios sobre la dieta y ecología trófica de elasmobranquios, la mayoría de éstos se han enfocado en describir los tipos de presas, la amplitud de nicho, la sobreposición y los cambios ontogénicos, y muy pocos han abordado mecanismos ecológicos importantes, como aquellos que facilitan la coexistencia entre las especies. De acuerdo a lo anterior, y a pesar de haberse convertido en una frase de justificación para muchas publicaciones de alto impacto e influencia en las dinámicas investigativas sobre elasmobranquios en el último lustro (e.g. Myers *et al.*, 2007; Heithaus *et al.*, 2008, 2012; Baum & Worm, 2009; Ferretti *et al.*, 2010; Coll *et al.*, 2013), la mencionada importancia ecológica de los depredadores tope, con los respectivos efectos de su reducción poblacional, tales como cascadas tróficas y la liberación de los mesodepredadores, siguen sin suficiente investigación o evidencia para considerarlas como efectos de escala global, independientes de la diversidad o la latitud de las redes tróficas.

Esta deficiencia se debe, en gran parte, a la dificultad para obtener información sobre la dieta de diversas especies, que permita la construcción de modelos de redes tróficas, sobre los cuales puedan modelarse diferentes escenarios con miras a responder preguntas e hipótesis sobre el tema de interés. A esto se le suma la limitada y en muchos casos baja calidad de la información disponible sobre los hábitos alimentarios y ecología trófica de los depredadores de interés. Estos dos factores, han llevado al desarrollo de modelos tróficos (e.g. aquellos basados en balances de masas -Ecopath con Ecosim-), que analizan la importancia ecológica de estos depredadores en niveles de agrupación muy altos, incluso uniendo tiburones y rayas en un solo compartimiento del modelo, ignorando los efectos que sobre la función e importancia de las especies pueden tener diferentes tipos de variables, asociadas con la historia de vida, la dieta y la ecología trófica de las especies.

De manera puntual para el interés de este trabajo, dos aspectos sobre la dieta y ecología trófica de los elasmobranquios demostraron ser importantes para el desarrollo de estudios de redes tróficas, pero a la fecha, prácticamente no han sido analizados, los efectos de las tasas de consumo preferencial y los cambios ontogénicos en la dieta. La tasa de consumo preferencial se relaciona con el hecho de que, aunque en los contenidos estomacales de los tiburones y las rayas se identifiquen un alto número de presas, no todas son de alto valor en la estrategia alimentaria de las especies, lo que puede afectar el estudio de las interacciones con sus competidores y sus presas. En relación a esto, en el presente estudio se encontraron 65 ítems de presa, que se agruparon en 18 categorías alimentarias, de las cuales 9 (denominadas presas tipificantes), correspondieron al 90% de las especies encontradas. Este enfoque de las presas tipificantes, aunque ayudaría a profundizar el conocimiento de la importancia cuantitativa de una presa en la dieta de un depredador y por tanto, el posible efecto del mismo sobre la dinámica poblacional de sus presas, ha sido escasamente utilizado a la fecha (Sommerville *et al.*, 2011).

El valor agregado de incluir el análisis de tipificación de dietas en los estudios de ecología trófica es que ayudaría a depurar los mecanismos de identificación de similitud trófica, y quizás, reduciría el sesgo en la medición de las amplitudes de nicho y sobreposición de dieta de las especies. En nuestro caso, la tipificación de las dietas de las 18 especies analizadas sugirió que, a pesar de tener un considerable número de presas, solo unas pocas dominan en la dieta, esperando así amplitudes de nicho más bajas de lo que tradicionalmente se ha documentado o se espera de depredadores considerados como oportunistas (Wetherbee & Cortés 2004).

Sin embargo, al existir sólo un estudio publicado que incluye este análisis (Sommerville *et al.*, 2011), las posibilidades de contraste sobre la efectividad de la misma son mínimas. Por último, incorporar en los estudios de ecología trófica el análisis de tipificación de dieta, podría mejorar la formulación de modelos ecosistémicos que analizan las tendencias de variación en biomasa de los depredadores y las presas, pues permite seleccionar sólo las presas que modulan la

dieta del depredador y sobre las cuáles, el efecto de la depredación estaría causando un efecto de regulación poblacional, incrementando así la precisión de las simulaciones de los efectos por extracción e interacción de estas especies (e.g. Arreguín-Sánchez, 2011).

En términos ecológicos, identificar las presas tipificantes de la dieta de los depredadores permite la cuantificación más precisa de la amplitud de nicho, de la especialización trófica, de la sobreposición alimentaria y del impacto poblacional sobre las presas preferenciales de los depredadores, caracterizándose de manera detallada, las interacciones intra-específicas que facilitarían la coexistencia y la organización de las especies dentro de las redes (e.g. partición de recursos, formación de gremios tróficos, fuerzas de la interacción, entre otros), y que han sido mencionadas como las principales fuerzas estructurantes de las redes tróficas (Menge, 1995; Jaksic & Medel, 1990; Jaksic, 2002; Williams *et al.*, 2002).

Los resultados de este estudio sugieren que las especies analizadas ejercen presión directa por depredación en prácticamente todos los niveles tróficos y los ambientes de una red, desde productores primarios hasta mamíferos marinos. De manera puntual para los tiburones se encontró alta variación en las presas tipificantes, pasando de organismos de bajo nivel trófico como Dendrobrachiata, Brachyura y Stomatopoda en las especies de tallas medianas, a peces de niveles tróficos medios como Clupeomorpha o invertebrados de alto nivel trófico como los Cefalopodos, siendo además parte importante de la dieta de los depredadores tope, las aves marinas, reptiles y mamíferos marinos.

Por su parte, las dietas de la mayoría de las rayas fueron tipificadas por invertebrados como Dendrobrachiata, Brachyura, Stomatopoda y Polychaeta. En términos generales, en tiburones predominaron las presas pelágicas de mayor tamaño y mayor nivel trófico, mientras en batoideos predominaron las presas más pequeñas, de ambientes bentónicos y de bajos niveles tróficos, concordando con la mayoría de los estudios publicados sobre especies o géneros similares (Valadez-

González, 2001; Torres-Rojas *et al.*, 2006, 2010; Franco, 2008; Flores-Ortega *et al.*, 2011; Navia *et al.*, 2011; Payán *et al.*, 2011; López-García *et al.*, 2012; Navarro-González *et al.*, 2012; Espinoza *et al.*, 2012, 2013).

Aunque existe suficiente soporte para los resultados de las dietas de las especies analizadas, en concordancia con la literatura analizada y resumida en la sección de antecedentes, este trabajo se constituye como el primero donde se presenta un análisis de todas las especies posibles de elasmobranchios de una misma red trófica, y en el cual se demuestra, de manera empírica, que los tiburones y las rayas están presentes desde los niveles tróficos medio-bajos (NT= 3.2) a los más altos (NT= 4.6), y que sus efectos tróficos, tanto directos como indirectos se despliegan a todos los niveles de la red.

Estudios previos se restringen a un máximo de ocho especies simpátricas (Bethea *et al.*, 2004; 2011; White *et al.*, 2004, Navia *et al.*, 2007; Sommerville *et al.*, 2011; Yick *et al.*, 2011, 2012; Navarro-González *et al.*, 2012; Petri *et al.*, 2012), y aquellos que han desarrollado modelos tróficos se han enfocado en especies particulares (Coll *et al.*, 2013; Harford, 2013) o han asumido las especies como entidades taxonómicas o gremios tróficos, sin evaluar el efecto de las variaciones ontogénicas (e.g. Manichchand-Heileman *et al.*, 1998; Kitchell *et al.*, 2002; Stevens *et al.*, 2002; Carlson, 2007; Myers *et al.*, 2007; Navia *et al.*, 2010; Arreguín-Sánchez, 2011).

Sin embargo, y sin importar el enfoque de análisis utilizado, se ha documentado ampliamente que numerosas especies de elasmobranchios modifican su dieta en la medida que incrementan su tamaño (e.g. Abrantes & Barnett, 2011; Baeck *et al.*, 2011; López-García *et al.*, 2012; Espinoza *et al.*, 2013), lo que a su vez lleva a que se modifiquen las interacciones tróficas que establecen dentro de la red, y por supuesto, los efectos directos e indirectos que estas especies ejercen dentro de la misma; condicionantes que no se identificarían si se trata a la especie como un todo.

La mayoría de las especies consideradas en el presente trabajo exhibieron cambios ontogénicos en su dieta, modificándose el nivel trófico que ocupan en sus diferentes estados de desarrollo, y con ello, los roles estructural y funcional de las mismas. Las similitudes tróficas significativas que fueron identificadas, se produjeron entre estados de desarrollo de especies diferentes, conllevando a que los elasmobranquios puedan desempeñar muchos roles, incluso, más que el número de especies taxonómicas que están presentes en la red, siendo en algunos casos redundantes con especies simpátricas de elasmobranquios o de peces óseos. Este incremento de los roles aumenta la redundancia entre las especies y por tanto, fortalecerá el seguro biológico de los ecosistemas (Montoya *et al.*, 2001).

Asimismo, el aumento de la redundancia entre los diferentes estados de desarrollo de los elasmobranquios, eleva la cantidad de interacciones que se establecen entre ellos, sus depredadores y sus presas, permitiendo que se presenten numerosos tipos de efectos tróficos indirectos, muchos de los cuales se dispersarán de manera horizontal o vertical dentro de la red, incrementando con ello, la complejidad de la misma. Esta complejidad ha sido relacionada de manera directa con la estabilidad y capacidad de respuesta de las redes tróficas marinas (Dunne *et al.*, 2004; Dunne & Williams, 2009).

En particular, nuestros resultados indicaron que la mayor redundancia se presentó en especies de rayas y elasmobranquios medianos, lo que permite suponer que la dispersión de efectos indirectos verticales causados por presión pesquera (e.g. cascadas tróficas), y provenientes de la disminución en la abundancia de los depredadores tope, podría ser amortiguada por el gran número de rutas alternas disponibles para dispersarse. Esta hipótesis ha sido planteada en estudios de ecosistemas altamente complejos y sugiere que las redes tróficas de ecosistemas marinos costeros tropicales son más resistentes a la pérdida de los depredadores tope (Hinke *et al.*, 2004; Frank *et al.*, 2007; Sandin *et al.*, 2010).

Al respecto, existe evidencia que soporta la relación entre complejidad y estabilidad de las redes tróficas marinas, la cual es atribuida en gran parte a la redundancia trófica de las especies (Gislason, 2003; Hinke *et al.*, 2004; Frank *et al.*, 2005; 2007; Andersen & Pedersen, 2010). Asimismo, ha sido registrado que la reducción de los efectos directos por depredación, en este caso particular de los tiburones más grandes, conlleva a que se establezcan nuevas interacciones entre los componentes de la red, las cuales, si tienen suficiente fuerza, pueden llevar la red trófica a un nuevo estado de organización (Jackson *et al.*, 2001; Scheffer *et al.*, 2001; Scheffer & Carpenter, 2003; Cury & Shannon, 2004; Österblom *et al.*, 2007; Vasas *et al.*, 2007). Con base en lo anterior, y a que las especies de elasmobranchios analizadas tienen una amplia participación en muchos de los roles tróficos identificados, se resalta la importancia estructural de las mismas, tanto en el estado actual de la red, como en el desarrollo de los cambios hacia nuevos estados de organización que podrían ser forzados por la pesca (Navia *et al.*, 2012).

8.2. RED TRÓFICA, PATRONES ESTRUCTURALES DE GRAN ESCALA

El análisis de las redes tróficas marinas aplicando la teoría de grafos, ha permitido nuevos acercamientos al conocimiento de diferentes aspectos teóricos como la relación entre diversidad y estabilidad, pérdida de especies y extinciones secundarias (Solé & Montoya, 2001; Dunne *et al.*, 2002a, 2004), así como la función ecológica de especies (Abarca-Arenas *et al.*, 2007, Benedek *et al.*, 2007, Dambacher *et al.*, 2010, Navia *et al.*, 2010) y la relación entre estructura y su potencial importancia en el manejo de pesquerías (Gaichas & Francis, 2008).

A la fecha, muy pocos estudios han evaluado las propiedades estructurales de redes tróficas con base en la teoría de grafos. Estos estudios han identificado estructuras de escala libre (Montoya & Solé, 2002), de distribución exponencial (Camacho *et al.*, 2002) o de ambas (Dunne *et al.*, 2002b). Asimismo, la presencia de estructura de mundo-pequeño en redes tróficas ha sido controversial ya que no ha sido identificada como un patrón universal en redes tróficas y se sugiere que solo se presenta bajo condiciones especiales de conectancia (Solé & Montoya, 2001; Dunne

et al., 2002b; Montoya & Solé, 2002; Williams *et al.*, 2002). Al respecto, Gaichas y Francis (2008) han sugerido que la búsqueda de un modelo universal y generalizado, que explique todas las redes tróficas, ha desviado el interés por el estudio de redes tróficas individuales, siendo esta última aproximación más útil para describir y analizar las propiedades empíricas de las redes, sobre todo si se desea hacer una aproximación al manejo ecosistémico de las pesquerías.

Respecto a la confiabilidad de esta perspectiva de análisis, se ha planteado que aspectos como la agregación de presas, la resolución de la red y la dependencia de la escala, pueden afectar los resultados obtenidos (Martinez, 1991; Allesina & Bodini, 2005). A pesar de la importancia de esta idea, pocos estudios de redes tróficas han evaluado si sus resultados son dependientes del diseño de muestreo o de la base de datos misma. Aunque siempre existirá el sesgo de tener especies con mayor número de muestras que otras, y diferentes niveles de identificación de presas en dichos estómagos, la base de datos que se utilizó para el desarrollo del presente estudio incluyó información detallada de contenidos estomacales de depredadores tope, de especies intermedias y de invertebrados, reduciendo así el sesgo presente en casi todos los estudios de redes, en donde la información se concentra en los niveles tróficos altos.

Otro elemento que proporciona mayor independencia a la base de datos usada en el estudio, es que no se construyó con base en un programa de monitoreo de especies focales, sino con estudios dirigidos al conocimiento detallado de la dieta y ecología trófica de cada una de las especies depredadoras consideradas. Esta aproximación aumenta sustancialmente la cantidad de presas identificadas en la dieta de las especies de la red y por consiguiente incrementa la exactitud en la estimación de índices como el grado del nodo, centralidad y el patrón de escala libre. Por lo tanto, las especies analizadas en la red trófica del área de estudio en el Pacífico colombiano, representan adecuadamente el total de los componentes de la red, en sus diferentes niveles tróficos (productores, consumidores primarios, intermedios y depredadores).

Al igual que algunas redes complejas de diferente naturaleza (redes sociales, de comunicación o neuronales; Watts & Strogatz, 1998) y otras redes tróficas (Montoya & Solé, 2002; Gaichas & Francis, 2008), los resultados de nuestro análisis sugieren que la red trófica del área de estudio presenta propiedades de mundo pequeño y de escala libre. Por ejemplo, el coeficiente de correlación entre el grado del nodo y la frecuencia del mismo ($R^2 = 0.808$), fue similar a los encontrados por Montoya & Solé (2002) en redes tróficas de lagos y estuarios, mientras que el exponente de esta relación lineal, fue superior a los registrados por estos mismos autores para redes tróficas acuáticas.

Con respecto a las propiedades de la estructura de mundo-pequeño, la red del área de estudio mostró un PL de 1.65, lo cual concuerda con lo sugerido por Williams *et al.* (2002), quienes proponen que este valor debe ser inferior a 3, ya que los efectos indirectos tienden a perderse cuando existen más de tres interacciones. Por lo tanto, en la red estudiada, el impacto sobre una especie en particular se dispersaría rápidamente debido al bajo número de pasos entre especies. Estos resultados sobre la relación entre la conectancia y las estructuras de escala libre y mundo-pequeño coinciden con Dunne *et al.* (2002b), quienes proponen que, aunque la mayoría de las redes tróficas no presentan estas estructuras, si están presentes en redes con valores muy bajos de conectancia ($C \approx 0.03$).

En este sentido, este trabajo presenta los valores de conectancia más bajos registrados hasta ahora, lo que podría deberse al uso de información de dietas más detallada que en trabajos anteriores (Dunne *et al.*, 2002b; Montoya & Solé, 2002; Williams & Martinez, 2008). Trabajos previos sobre la relación entre conectancia y tamaño de la red son contradictorios entre sí, ya que reportan que la conectancia es relativamente sensible (Martinez, 1991) o incluso muy sensible (Thompson & Townsend, 2000) al incremento de la agregación de especies y al decrecimiento de la diversidad.

Adicionalmente, nuestros resultados sugieren que la red trófica del área de estudio debería ser muy sensible a la pérdida selectiva de las especies altamente conectadas, y muy robusta a la pérdida aleatoria de especies, lo cual ha sido registrado en redes físicas y sociales (Albert & Barabási, 2002; Newman, 2003), y en redes tróficas (Solé & Montoya, 2001). Sin embargo, al eliminar los camarones de la familia Penaeidae de la red trófica del área de estudio, tanto el patrón de escala libre como el de mundo pequeño se mantuvieron. Este resultado es contrario a la predicción teórica, ya que los Penaeidae representan los cuatro nodos de más alta conectividad, por lo que con su pérdida se esperaría un fuerte efecto sobre la estructura de la red. En este sentido, si bien después de la eliminación de los camarones, el 9.6% de los nodos de la nueva red trófica se desconectan y el 26.8% de las interacciones se pierden, todos los nodos desconectados son presa de los camarones y muchas de las interacciones perdidas son entre los camarones y sus depredadores. Por esta razón, la redundancia de los camarones en sus funciones como presas (con otros invertebrados) o como depredadores (con otros invertebrados y peces pequeños), podrían disminuir los efectos de su eliminación, a través de modificaciones en las frecuencias de consumo, en las fuerzas de las interacciones tróficas, o nuevos efectos indirectos (Menge, 1995).

Este resultado contrasta con lo planteado en numerosos trabajos que proponen una relación directa entre conectividad y especies clave (Solé & Montoya, 2001; Dunne *et al.*, 2002a), y se ajusta a las propuestas de Jordán (2001) y Allesina & Bodini (2005) quienes plantean que una alta conectividad no implica necesariamente alta importancia estructural. De manera específica, Abarca-Arenas *et al.* (2007) registraron, en un ecosistema costero del Golfo de México, una alta importancia estructural de los camarones de la familia Penaeidae con base en los índices de centralidad usados en este estudio. Sin embargo, estos autores no analizaron detalladamente los potenciales efectos de la eliminación de dichas especies en los índices de centralidad ni en la estructura general de la red. Esto sugiere que, para obtener resultados más robustos sobre la importancia estructural de cualquier especie en una red trófica, los análisis socio-métricos basados en la

teoría de grafos, deben ser aplicados a la misma base de datos en todas sus escalas (local, mesoescala y global) y contrastados con simulaciones de pérdida aleatoria o dirigida de las especies de interés.

El hecho de que la pérdida de las especies de camarones de la red trófica del área de estudio evaluada no afecte el patrón de escala libre, sino que por el contrario, el coeficiente de correlación incrementa, soporta la idea de que esta red presentó una estructura independiente del tamaño de la misma, principio fundamental del patrón de escala libre. Asimismo, y el hecho que la estructura de mundo-pequeño no se pierda con la eliminación de los camarones, se debe a que estas especies no presentaron los valores de coeficiente de agrupación individual más altos, sugiriendo que, aunque presentan los mayores valores de grado del nodo, no son necesariamente las especies más importantes en la estructura de la red. Esto contradice lo planteado por Gaichas & Francis (2008), y puede deberse a que las especies más conectadas de la red (camarones) son presas de muchos depredadores y por tanto, están altamente conectadas con muchas de las subdivisiones de la red, reduciendo así sus valores de coeficiente de agrupamiento (CC). Esto ya había sido sugerido por Navia *et al.* (2012) quienes proponen que en redes tróficas altamente complejas, las especies de mayor importancia son aquellas con la menor redundancia estructural y no necesariamente las de mayor conectividad o grado del nodo.

Considerando la estructura de mesoescala, el mayor impacto al eliminar los camarones de la familia Penaeidae se produce sobre el grado del nodo, mientras que en los índices de intermediación y cercanía, se producen ligeros cambios en el orden mas no en la composición de las especies que cumplen estas funciones, con excepción de la familia Squillidae, la cual toma mayor importancia en intermediación y cercanía, una vez fueron eliminados los camarones. Este resultado sugiere que no hay cambios sustanciales en los caminos de dispersión ni en la velocidad de efectos directos e indirectos dentro de la red. A la fecha, no se han documentado análisis

similares a los realizados en este estudio, por lo que no es posible establecer comparaciones de esta información.

Al enfocar los resultados de este estudio hacia el manejo ecosistémico de las pesquerías, se sugiere que la red trófica del área de estudio es resistente en términos estructurales, incluso a la pérdida de las especies altamente conectadas como los camarones de la familia Penaeidae, y que su eliminación no modifica sustancialmente la estructura de gran escala de la red. Sin embargo, mayor énfasis debería ser dado a evaluar si la pérdida de especies con altos valores de coeficientes de agrupamiento (e.g. Ariidae, Scombridae) o aquellas con altos índices de intermediación y cercanía (e.g. *Lutjanus guttatus*, *Mustelus lunulatus*, *Sphyrna lewini*) producirían efectos estructurales severos en esta red trófica. Esta información serviría de base para el planteamiento de medidas de manejo basadas en la importancia estructural de las especies y no sólo en la importancia comercial de las mismas. Al respecto, Navia *et al.* (2012) identificaron que la pérdida de especies de baja redundancia topológica (aquellas con muchas conexiones exclusivas y posición topológica diferencial, Jordán *et al.*, 2009) produce un mayor impacto en la estructura de una red trófica que la pérdida de especies de alto interés comercial, incluso si éstas son las de mayor conectividad.

Por tanto, la aplicación de estos análisis de grafos con un fin de manejo ecosistémico en redes tróficas debe incluir, además de los análisis de estructura global (escala libre y mundo pequeño), los análisis de centralidad e importancia topológica de todas las especies, ya que es probable que las especies clave para mantener la estructura de una red no tengan la mayor importancia económica ni los valores de conectividad más altos.

8.3. IMPORTANCIA ECOLÓGICA DE LOS ELASMOBRANQUIOS (EN TODOS LOS NIVELES)

Las especies de elasmobranquios analizados en este estudio corresponden a depredadores de niveles tróficos intermedios y altos, que se encuentran asociadas a

ambientes bentónicos y pelágicos, y para las cuales se ha documentado una fuerte relación entre la alimentación y los tipos de hábitats, esto es, depredadores bentónicos basan su dieta especialmente en especies de peces pequeños e invertebrados que hacen parte de la epifauna e infauna del bentos (Navia *et al.*, 2011; Payán *et al.*, 2011; López *et al.*, 2012), mientras que la dieta de los depredadores pelágicos es dominada por peces y otros organismos que habitan en la columna de agua (Tapiero, 1997; Castañeda & Sandoval, 2007; Galindo, 2011).

Considerando los índices topológicos, los elasmobranquios, ya sea como especies taxonómicas o como trofoespecies, mostraron comportamientos muy similares en los resultados obtenidos tanto en el grado del nodo (D) como en intermediación (BC) y cercanía (CCi). Para los dos niveles de identificación analizados, 9 de los 20 primeros lugares del grado del nodo fueron ocupados por las especies de interés, lo que muestra altos niveles de conectividad dentro de la red, aunque no necesariamente los más altos, dado que sólo 3 de las 9 se ubicaron en las cinco primeras posiciones. Sin embargo, y contrario a lo que ya ha sido planteado en algunos estudios, estos altos valores de conectividad no pueden ser interpretados como indicadores de importancia topológica o estructural para las especies (Montoya *et al.*, 2001; Dunne *et al.*, 2009).

En este caso, los valores de conectividad de las especies de elasmobranquios de tallas medianas fueron más altos que los observados en Navia *et al.* (2010), lo que obedece a que el tamaño de la red estudiada se incrementó significativamente, pasando de 56 nodos a 254 nodos, y a que el valor de agrupación seleccionado para reducir la complejidad de la red en esta ocasión fue más alto, llevando a que no se identificaran trofoespecies. Una vez que se eliminaron los depredadores tope, el efecto sobre el grado del nodo (D) no fue significativo, causando sólo la eliminación de una especie dentro los 10 primeros lugares, pero manteniendo casi intacta la lista y el orden de la misma. Una situación un poco diferente se presentó con el análisis de equivalencia regular, en donde los nodos con especies de elasmobranquios dominaron los 10 primeros lugares de la clasificación y el nodo con depredadores

tope se ubicó octavo en la lista. Al ser eliminado el nodo de los depredadores tope no se produce prácticamente ningún efecto, posiblemente porque los nodos incluyen especies de elasmobranquios, peces e invertebrados, los cuales mantienen sus niveles de interacción, a pesar de la eliminación de los depredadores tope. Siendo éste, el primer trabajo que analiza la aplicación del algoritmo de equivalencia regular en una red trófica tan grande e incluyendo todos los niveles tróficos de la misma, no se dispone de información para contrastar estos resultados. Sin embargo, los resultados priorizan el nodo 21 en los dos escenarios, el cual se compone de elasmobranquios grandes (*S. lewini* (a), *C. limbatus*), peces de niveles tróficos altos (e.g. *Lutjanus guttatus* y *L. peru*), aves marinas y delfines, resaltando que los depredadores siguen desempeñando un papel fundamental en la estructura de la red, incluso en altos niveles de agregación trófica.

Para el caso del índice de intermediación (*BC*) se notó que la división de los elasmobranquios en estados de desarrollo (análisis como trofoespecies) impactó ligeramente los resultados. Así, y aunque se identificaron seis especies dentro de los 20 primeros lugares, las posiciones ocupadas en este análisis fueron más bajas y, en algunas especies como *M. lunulatus* y *D. longa*, solo estuvieron representadas por alguno de sus dos estados de desarrollo. Estos resultados indican que los depredadores tope no son especies con aportes significativos a la dispersión de efectos dentro de la red, pues al estar en la parte alta de la misma, solo estarían impactando de manera directa a sus presas.

Por el contrario, las especies de niveles tróficos intermedios participan en la dispersión de efectos de arriba-abajo (a partir de su depredador) y en la dispersión de efectos de abajo-arriba (a partir de sus presas). Asimismo, se resalta que la división de las especies en estados de desarrollo reduce ligeramente la importancia de los elasmobranquios en la dispersión de los efectos, dado que ciertas presas y depredadores pueden ser exclusivos de alguno de los estados de desarrollo, reduciendo con ello el número de interacciones establecidas, y así, la cantidad de caminos en los que ellos participan. Al eliminar los depredadores tope de este índice

de intermediación solo se notó un ligero cambio en el número de elasmobranquios en la lista de importancia, pero se mantuvo casi intacto el grupo de especies con valores altos. Este resultado concuerda con lo planteado por Navia *et al.* (2010) quienes identificaron baja participación de los elasmobranquios en la dispersión de efectos dentro de la red.

En este índice de intermediación, el análisis de equivalencia regular mostró una vez más que el nodo 21 (delfines, aves, elasmobranquios, etc.), es aquel que más aporta a la dispersión de los efectos dentro de la red, tanto en presencia como en ausencia de los dos depredadores más grandes. Así, se aporta más información a que los depredadores de niveles tróficos altos, más no aquellos considerados tope, sean los principales caminos en la dispersión de los efectos tróficos directos o indirectos dentro de la red, y por tanto se perfilan como especies de alta importancia estructural en la centralidad de la misma. Esto concuerda con los autores que proponen que los efectos tróficos indirectos son las principales fuerzas estructurantes de las redes tróficas (Menge, 1995; Schmitz & Suttle, 2001; Estes *et al.*, 2004), y dicho efecto está mediado por la fuerza de las interacciones (Navarrete & Menge, 1996; Berlow *et al.*, 2004; Navarrete & Berlow, 2006) y la calidad de los recursos disponibles para sostener la red (Bukovinszky *et al.*, 2008).

Con respecto al índice de cercanía (CCi) se encontró que muchas de las especies de elasmobranquios (taxonómicas y trofoespecies) son vecinas muy cercanas a gran parte de la red y por tanto, participan de manera importante en la velocidad de dispersión de los efectos a través de la misma, siendo también, muy bajo el número de pasos necesarios para que un efecto que parte desde ellos, llegue a cualquier nodo de la red. Esto es particularmente notorio para las especies de tiburones denominados depredadores tope (con excepción de *C. leucas*). En este índice también se reconoce el efecto de la separación de las especies por estados de desarrollo, dado que, al igual que en BC , los valores de CCi de las especies que presentan cambios ontogénicos en la dieta se reducen al ser separados por los respectivos estados de desarrollo. Al eliminar los depredadores tope se notó la

pérdida de dos nodos dentro de los 10 primeros, pero se mantuvo casi intacto el orden y la identidad de los elasmobranquios participantes. Este resultado, al igual que el grado del nodo (D), es parcialmente diferente del obtenido en Navia *et al.* (2010), lo cual puede ser atribuido a la diferencia en el nivel de agregación taxonómica de las presas usadas en dicho estudio. Considerando la agrupación de especies de acuerdo al algoritmo de equivalencia regular, se encontró nuevamente que el nodo que incorpora elasmobranquios de talla grande, peces óseos grandes, delfines y aves marinas (21), es el de más alta importancia en la velocidad de dispersión de los efectos, lo cual está en concordancia con lo observado para este nodo en el índice de intermediación, ratificando la importancia central de esta función depredadora en la estructura de mesoescala en la red estudiada.

En términos generales, se identificó que los depredadores tope no son especies prioritarias en la organización de escala intermedia de la red trófica analizada y no participan de manera significativa en la conectividad y dispersión de efectos tróficos, más si en la velocidad de los mismos. Caso contrario se identificó para algunos de los llamados mesodepredadores (*M. lunulatus*, *M. henlei*, *D. longa*), los cuales, con o sin depredadores tope, siempre estuvieron presentes entre las 10 especies de mayor valor de cada índice. Esto era de esperarse, pues estas especies se encuentran precisamente en los niveles medios de la red, siendo conexión importante entre las especies basales y de niveles tróficos bajos y especies del ápice de la trama trófica.

Sin embargo, esto no los convierte en las especies más importantes de la red, pues estos índices miden la participación colectiva de las especies, donde los llamados mesodepredadores comparten valores similares con especies de peces óseos y camarones, identificando por tanto que estas especies se están repartiendo dichas funciones. Las diferencias encontradas entre este estudio y el de Navia *et al.* (2010) se atribuyen a los altos niveles de agregación trófica de los invertebrados utilizados en este último, lo cual reduce los valores de los índices calculados, y se

convierte en una evidencia más de que los altos niveles de redundancia de un grupo particular, reducen su importancia topológica.

Por su parte, el índice de importancia topológica de las especies, indicó que los denominados depredadores tope de la red (*G. cuvier*, *C. leucas*, *S. lewini* y *C. limbatus*) ocupan los niveles más altos del control ecosistémico y que sus aportes a la estructura de la misma, se basan en los efectos indirectos y en la depredación, efecto con el cual podrían regular el tamaño poblacional de sus presas.

Los elasmobranquios llamados mesodepredadores no se ubicaron entre las 10 especies de mayor importancia topológica, y sus resultados mostraron bajos aportes al control ecosistémico de arriba-abajo, siendo superados por organismos no identificados como mesodepredadores, como peces óseos, delfines y camarones, lo cual sugiere un mayor aporte de estas especies a la estructura vertical de la red, a través de la regulación poblacional de sus presas de la que tradicionalmente se ha especulado. El esperado reemplazamiento de los depredadores tope por parte de los mesodepredadores, una vez eliminados los primeros de la red, no se produjo, y en cambio, se identificaron a peces óseos, mamíferos marinos, aves y elasmobranquios entre los 10 primeros lugares de importancia topológica.

En el caso de la importancia topológica por nodos de equivalencia regular se identificó una vez más que los depredadores de tallas medianas, sin importar su identidad taxonómica, son los que mantienen el control ecosistémico y la estructura de la red y no los depredadores tope (nodo 32). Sin embargo, y como ya fue mencionado anteriormente, la restricción del índice de importancia topológica para medir canibalismo y ciclos tróficos, condiciona de manera significativa este análisis, por lo cual se sugiere que no es una manera adecuada de analizar la importancia estructural de nodos agrupados por equivalencia regular.

Teóricamente, algunas especies de tiburones y batoideos ubicados en niveles tróficos intermedios pertenecen al grupo de los llamados “mesodepredadores”, los

cuales en ausencia o disminución considerable de depredadores tope (especialmente tiburones), participarían de efectos de regulación poblacional secundarios denominados cascadas tróficas, y en algunos casos, conllevarían a severas reducciones poblacionales de las presas (e.g. bivalvos, gasterópodos) (Myers *et al.*, 2007; Heithaus *et al.*, 2008, 2012). Según los resultados de este estudio, aunque algunos elasmobranquios forman parte de ese grupo de especies con importantes efectos indirectos de regulación ecosistémica, comparten su función con otras especies, implicando que en ecosistemas muy diversos y redundantes no es tan evidente la producción del efecto de cascada trófica propuesto en documentos previos (Myers *et al.*, 2007; Heithaus *et al.*, 2008, 2012; Ferretti *et al.*, 2010).

Este resultado contraviene varias publicaciones que destacan fuertes efectos ecosistémicos con la reducción de los tiburones de alto nivel trófico (Sánchez *et al.*, 2005; Myers *et al.*, 2007; Heithaus *et al.*, 2008, 2012; Baum & Worm, 2009; Ferretti *et al.*, 2010), y se ajusta a la previsión que los efectos de la pérdida de estas especies no será tan significativa, dependiendo del tipo de ecosistema evaluado, dado que los efectos verticales como la cascada trófica pueden ser amortiguados por la complejidad de los mismos (Jennings & Kaiser, 1998; Kitchell *et al.*, 2002, Carlson 2007; Frank *et al.*, 2007; Andersen & Pedersen, 2010). Al respecto, Stevens *et al.* (2000) notaron que la reducción de especies de tiburones produce fuertes cambios en las abundancias de otras especies, siendo en la mayoría de los casos, mayor el efecto sobre las presas menos importantes de tiburones pequeños o especies no ingeridas por tiburones, mientras que las presas directas de los depredadores tope, de manera contraria a lo esperado, decrecieron sólo en algunos casos. Esto es una evidencia más que cascadas tróficas como las propuestas por Myers *et al.* (2007) y Heithaus *et al.* (2008) son poco probables, y además dependientes de las características estructurales de la red. Esta baja participación de los mesodepredadores en el control vertical de la red ya había sido sugerida por Navia *et al.* (2010).

Al igual que en los índices de centralidad, la división de las especies según sus cambios ontogénicos, produjo reducción en el número de especies dentro de los 20 primeros lugares y reducción en la magnitud de los efectos ejercidos. Una vez más, se muestra que la potencial redundancia de los diferentes estados de desarrollo de estas especies con peces óseos, delfines y aves marinas, reduce la importancia estructural de los mismos (expresado en valores de K , K_{td} , K_{ind} , K_{dir} más bajos). Aunque la redundancia ha sido sugerida como importante fuerza en la resiliencia de las redes tróficas (Montoya & Solé, 2001; Bascompte *et al.*, 2005), pocos estudios han aportado evidencia de su función, por lo que estos resultados sugieren que este fenómeno reduce la importancia estructural de las especies redundantes y por tanto, la dependencia de la red trófica a la permanencia o no de una de ellas.

La mención sobre la redundancia de los mesodepredadores está relacionada con los cambios ontogénicos que presentan algunas de estas especies, y que a la fecha no han sido incluidos en análisis previos sobre la importancia ecológica de estas especies (Myers *et al.*, 2007; Heithaus *et al.*, 2008, 2012; Navia *et al.*, 2010), desconociendo así uno de los procesos biológicos más ampliamente registrados en elamobranquios. Nuestros resultados resaltan la importancia de este fenómeno, el cual reduce la cantidad de interacciones por nodo, incrementa los roles que puede tener una especie, e incluso modifica el nivel trófico de las mismas. Así, al ocupar más posiciones dentro de la red, los estados de desarrollo incrementan las interacciones y la similitud trófica con las especies simpátricas (*e.g.* White *et al.*, 2004; Navia *et al.*, 2007; Flores-Ortega *et al.*, 2011; Sommerville *et al.*, 2001; Jacobsen & Bennett, 2012; Navarro *et al.*, 2012; Petri *et al.*, 2012), y por tanto se hacen redundantes entre sí.

Estos cambios resultan en la reducción de los índices de centralidad y de importancia topológica, con respecto a los análisis de las especies como identidad taxonómica, indicando que, entre más roles y posiciones ocupen, menos importancia estructural tendrán los elasmobranquios en las redes tróficas. Esto parece ser especialmente notorio en ecosistemas tropicales de alta diversidad (Harris & Poiner,

1991; Sainsbury, 1991; Sainsbury *et al.*, 1997) mas no tan evidente en ecosistemas templados (Estes *et al.*, 2010; Frank *et al.*, 2005, 2007).

Los conjuntos de especies clave (*KPP*) indicaron que los tiburones considerados depredadores tope no son especies clave para fraccionar la red trófica o dispersar efectos a la mayor parte de los nodos, indicando una vez más que no hacen parte fundamental de las dinámicas estructurales de mesoescala. En este caso, los análisis por especies taxonómicas muestran a dos mesodepredadores como especies clave para el fraccionamiento (*KPP-1*) y a ninguna en el análisis de trofoespecie; mientras que en *KPP-2*, *S. lewini* se muestra como importante cuando se analizan como especies taxonómicas, y *C. limbatus* lo hace con especies con cambios ontogénicos, sugiriendo que, a partir de estas dos especies de depredadores tope y pasando por nodos de dos niveles tróficos diferentes (Squillidae y Zooplancton) se puede alcanzar a la mayor parte de la red. La eliminación de los depredadores tope no produce ninguna modificación en el conjunto de especies *KPP-1* pero sí en el *KPP-2*, donde además, los reemplazamientos de *S. lewini* y *C. limbatus* no incluyen a ningún mesodepredador. Al igual que en los análisis anteriores, se sigue presentando evidencia de reducción de importancia estructural cuando los elasmobranchios son divididos por estados de desarrollo y por tanto, se incrementa su redundancia dentro de la red. Los resultados de *KPP* para equivalencia regular también muestran que el nodo de los depredadores tope no es parte del conjunto de especies clave, ni para fraccionamiento de la red ni para dispersión de efectos.

De manera similar que con los resultados de centralidad, el nodo 21 fue el más importante para la estructura general de la red, mientras que los nodos de especies de niveles tróficos bajos (8 y 9) fueron los nodos de mayor dispersión de efectos. Semejante que con los análisis de especies taxonómicas y trofoespecies, estos resultados muestran que los depredadores de tallas medianas o mesodepredadores mantienen la cohesión de la red, mientras que las especies consideradas principalmente como presas (Estomatópodos, Camarones,

Engraulidae, Portunidae, entre otros), juegan un mayor rol en la dispersión de los efectos dentro de la red agrupada. Esto también soporta la hipótesis de la importancia de la redundancia funcional, pues mientras en los análisis de especies taxonómicas o trofoespecies se necesitaban tres nodos para alcanzar un poco más del 95% de la red, en la red agrupada por equivalencia regular un solo nodo dispersa sus efectos al 100% de la misma, haciéndola más vulnerable a la pérdida de este.

Benedek *et al.* (2007) sugieren que si el objetivo es mantener la arquitectura y el funcionamiento de la comunidad, entonces los esfuerzos se deben dirigir hacia las especies *KPP* más que hacia especies con altos valores de grado del nodo (*D*). Así, las acciones de conservación se deben enfocar hacia la importancia funcional de un grupo más que hacia las especies raras del sistema. En este sentido y una vez más, contrario a lo propuesto en otros estudios (e.g. Stevens *et al.*, 2000), los depredadores tope no son por sí solos las especies de mayor importancia en los conjuntos de especies *KPP* y por tanto, no son fundamentales en la arquitectura del ecosistema. Al parecer, los elasmobranquios de niveles tróficos medios presentan mayor participación en la arquitectura de la red, siempre y cuando no sean divididos en estados de desarrollo. Esta evaluación topológica de sistemas tropicales toma fuerza, en la medida que la pesca ha forzado cambios estructurales a nivel global, especialmente en ecosistemas sometidos a altas tasas de extracción pesquera (Navia *et al.*, 2012), algunos de los cuales ya se reflejan en el ecosistema estudiado (Navia & Mejía-Falla, 2008).

Los resultados de los análisis de redundancia topológica apoyaron la idea que la división de los elasmobranquios en estados de desarrollo aumenta su similitud trófica con especies simpátricas y por tanto su redundancia, siendo esto una de las causas de que reduzcan su importancia topológica. Esto se notó ya que al eliminar los depredadores tope de la red trófica de especies taxonómicas se produce un cambio drástico en el patrón de tamaños de los nodos, sugiriendo que el valor de redundancia topológica de muchas especies se reduce y se vuelven más exclusivas, indicando que la red trófica se está simplificando. Por el contrario, cuando se hace

este análisis con los elasmobranquios por estados de desarrollo el resultado fue que el patrón permanece más homogéneo, las especies siguen conservando cierto nivel de redundancia y por tanto, la estructura de la red se ve menos afectada, resaltando esto que los cambios ontogénicos aumentan la redundancia, la estabilidad de la red y fortalecen el seguro biológico de los ecosistemas (Lawton & Brown, 1993; Montoya *et al.*, 2001; Bascompte *et al.*, 2005).

En los análisis del efecto de los elasmobranquios sobre la estructura de mundo-pequeño, se identificó que la pérdida sucesiva de las especies de elasmobranquios identificados como depredadores tope, y a la vez, especies de menor redundancia topológica, produjo la reducción del coeficiente de agrupamiento de las redes simuladas (CC), hasta el punto de producir la pérdida de la estructura en cuestión, con excepción del análisis por especies de equivalencia regular. Esto por supuesto, indica que la pérdida sucesiva de estas especies, debilita la cohesión de la red y la hace más vulnerable a los efectos antrópicos, coincidiendo con los planteamientos teóricos de numerosos estudios (e.g. Montoya & Solé, 2002; Dunne *et al.*, 2002b; Williams & Martinez, 2008; Navia *et al.*, 2012). Al igual que en los índices de centralidad y de importancia topológica, el efecto de las especies de elasmobranquios sobre los patrones estructurales de la red se ve reducido cuando se dividen las especies en estados de desarrollo. A la fecha, ningún otro estudio ha analizado la relación entre depredadores tope, redundancia de elasmobranquios y estructura de mundo-pequeño. Así, en este estudio, los resultados proveen evidencia de que los ecosistemas con funciones tróficas redundantes son menos dependientes de una o pocas especies para mantener sus patrones estructurales, lo que finalmente se traduce en mayor resiliencia a las presiones naturales o antrópicas que recaen sobre ellas (Solé & Montoya, 2001; Montoya *et al.*, 2001; Montoya & Solé, 2002; Dunne *et al.*, 2002b, 2004; Bascompte *et al.*, 2005). Esto sin embargo, no elimina el hecho que la pérdida de los depredadores tope generaría un efecto significativo sobre los patrones de gran escala de la red, efectos que ni la pérdida de especies altamente conectadas o de gran valor económico, como los camarones y los pargos, producen (Navia *et al.*, 2012).

Una diferencia importante entre el análisis aquí presentado y los modelos convencionales de balance de masas, en los cuales se basan la mayoría de los estudios que resaltan la importancia ecológica de los elasmobranquios (García-Gómez, 2000; Stevens *et al.*, 2000; Sánchez *et al.*, 2005), es que permiten identificar y analizar detalladamente las relaciones tróficas inter-específicas o de grupos funcionales, sin agrupar muchas especies de diferentes niveles tróficos en grandes categorías como tiburones (Arreguín-Sánchez *et al.*, 1993) o tiburones y rayas (Silva *et al.*, 1993; Sánchez *et al.*, 2005). Esto trae como ventaja, el poder cuantificar los efectos directos e indirectos y la participación de cada grupo de la red trófica, en los diferentes mecanismos de control ecosistémico.

9. CONCLUSIONES

Los elasmobranquios se alimentan de presas de prácticamente todos los niveles tróficos de la red estudiada, identificando más de 80 ítems de presa, agrupados en 26 grandes categorías alimentarias. Sin embargo, presentan pocas presas como alimentos tipificantes, siendo además repetitivas en la mayoría de las especies estudiadas, sugiriendo que estas especies presentan baja amplitud y alta sobreposición dietaria entre ellas.

Cinco especies de elasmobranquios presentaron variabilidad en la dieta por estados de desarrollo (cuatro) o por sexos (una especie). Estos cambios influyen en los resultados de las relaciones tróficas inter-específicas, siendo observables en la determinación de gremios tróficos, lo que en última instancia afecta la competencia entre especies y por tanto su función ecológica.

Las especies de elasmobranquios estudiadas ocuparon una amplia variedad de niveles tróficos, desde depredadores de organismos pequeños de escaso aporte proteínico ($NT < 3.5$) hasta depredadores tope con $NT > 4.5$. Dentro de este rango, la mayoría se ubican entre 3.5 y 4.0, lugar ocupado por los llamados mesodepredadores. Así mismo, se identificó que juveniles y adultos de una misma especie pueden ocupar posiciones tróficas diferentes y por tanto, ejercer roles tróficos distintos en una misma red.

Es necesario que los estudios de dieta y ecología trófica evolucionen en el enfoque y tratamiento estadístico, de ta forma que permitan obtener información valiosa sobre cómo interactúan estas especies con sus congéneres, cómo establecen los mecanismos de coexistencia y sobre todo, qué rol están desempeñando en las diferentes instancias en las cuales participan dentro de las comunidades marinas.

Con respecto a la identificación de grupos funcionales, se encontró que los elasmobranquios desempeñan un alto número de roles dentro de la red, los cuales se basan en el consumo diferencial de unos pocos tipos de presas que ocupan niveles tróficos significativamente diferentes. Esta variación va desde organismos que se alimentan de angiospermas e invertebrados de bajo nivel trófico hasta mamíferos, aves marinas e incluso elasmobranquios. Es importante resaltar que la identificación de grupos tróficos o grupos funcionales es altamente sensible al tipo de análisis utilizado, por lo que es necesario que el investigador tenga claridad sobre los efectos que los diferentes tipos de pruebas utilizadas pueden crear en los resultados.

La red trófica estudiada cumple con los patrones estructurales de escala libre y mundo-pequeño, sugiriendo que es altamente resistente a efectos aleatorios que se puedan ejercer sobre ella, pero a su vez podría ser sensible a la pérdida de especies de alta centralidad o importancia topológica. Al respecto, se identificó que esta red es resistente, en términos estructurales, a la pérdida de especies altamente conectadas mas no así a la perdida de especies con baja redundancia estructural.

Los resultados de este trabajo ratifican la importancia de los depredadores tope en la estructura vertical de las redes tróficas, incluso aquellas muy diversas; sin embargo, muestra también que estas especies no tienen la misma importancia en los procesos de meso-escala (intermediación y cercanía), los cuales son también importantes para la estabilidad de una red trófica.

Desde el punto de vista estructural, la eliminación de los depredadores tope no produce el efecto de liberación de los mesodepredadores, ya que los roles de estas especies son desempeñados por un amplio conjunto de especies, las cuales son redundantes entre sí. Sin embargo, y en una perspectiva de escala global de la red, la eliminación de los depredadores tope hace que la misma pierda su patrón de arreglo estructural (mundo-pequeño), lo que en teoría sugiere un efecto nocivo, pues la hace más vulnerable a los efectos antrópicos que actúan sobre esta. Aunque éste

es un resultado teórico, puede ser usado como indicador de que la pérdida de especies importantes en la estructura y función de las redes promueve el cambio de estado en la organización de los ecosistemas marinos, conllevando a que las redes tróficas presenten nuevas características estructurales.

Se presenta evidencia de la importancia de la diversidad y redundancia de las especies, y los roles de las mismas, en las redes tróficas, pues en la medida que las especies de elasmobranchios fueron analizadas no como especies sino como estados de desarrollo, los impactos de la eliminación de especies en los índices analizados fue menor. Esto ratifica la hipótesis de esta investigación, en la cual se asumió que entre más diversa sea una red trófica, menos dependiente será de una sola especie, en este caso, de los tiburones considerados depredadores tope. Por consiguiente, en los ecosistemas tropicales, la alta diversidad, la conectancia y la interacción entre las especies altamente redundantes, hace que los efectos de pesca se disipen paulatinamente en la trama trófica y por tanto, sean menos aparentes, sin dejar de estar presentes. A esto se suma que en los ecosistemas tropicales operan pesquerías multiespecíficas, las cuales han estado extrayendo especies de todos los niveles tróficos, situación que podría enmascarar los desbalances en las propiedades estructurales y por ende, los cambios funcionales peligrosos para la estabilidad de la red.

10. BIBLIOGRAFÍA

- Abarca-Arenas, L.G., J. Franco-López, M.S. Peterson, N.J. Brown-Peterson & E. Valero-Pacheco. 2007. Sociometric analysis of the role of penaeids in the continental shelf food web off Veracruz, Mexico based on by-catch. *Fish. Res.*, 87: 46-57.
- Abrantes, K.G. & A. Barnett. 2011. Intrapopulation variations in diet and habitat use in a marine apex predator, the broadnose sevengill shark *Notorynchus cepedianus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 442: 133-148.
- Acevedo, G. 1996. *Contribución al estudio de la biología y la dinámica poblacional de los tiburones de la familia Carcharhinidae (Chondrichthyes: Lamniformes) en la Ensenada de Panamá*. Tesis de pregrado. Universidad del Valle, Cali, Colombia. 205 p.
- Aguilar-Castro, N.A. 2003. *Ecología trófica de juveniles del tiburón martillo Sphyrna lewini (Griffith & Smith, 1834) en el Golfo de California*. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, México. 117 p.
- Allen, G.R. & D.R. Robertson. 1994. *Fishes of the tropical eastern pacific*. University Hawaii Press, Honolulu. 332 p.
- Allen, G.R. & D.R. Robertson. 1998. *Peces del Pacífico Oriental Tropical*. University Hawaii Press, Honolulu, 332 p.
- Albert, R. & A.L. Barabási. 2002. Statistical mechanics of complex networks. *Rev. Mod. Phys.*, 74: 47-97.
- Allesina, S. & A. Bodini. 2005. Food web networks: Scaling relation revisited. *Ecol. Complex.*, 2: 323-338.
- Andersen, K.H. & M. Pedersen. 2010. Damped trophic cascades driven by fishing in model marine ecosystems. *Proc. R. Soc. B.*, 277: 795-802.
- Anislado, T. 2000. *Ecología pesquera del tiburón martillo, en el litoral del estado de Michoacán, México*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México. 145 p.
- Arreguín-Sánchez, F., E. Valero-Pacheco & E.A. Chávez. 1993. A trophic box model of the coastal fish communities of the southwestern Gulf of Mexico. In:

- Christensen, V & D. Pauly. (Eds.), *Trophic models of aquatic ecosystems: ICLARM Conference Proceedings 26*. International Centre for Living Aquatic Resources Management, pp. 197-205.
- Arreguín-Sánchez, F. 2011. Ecosystem dynamics under “top-down” and “bottom-up” control situations generated by intensive harvesting rates. *Hidrobiológica*, 21(3): 323-332.
- Baeck, G.W., C.I. Park, H.C. Choi, S.H. Huh & J.M. Park. 2011. Feeding habits of ocellate spot skate, *Okamejei kenojei* (Müller & Henle, 1841), in coastal waters of Taean, Korea. *J. Appl. Ichthyol.*, 27: 1079-1085.
- Barbini, S.A. & L.O. Lucifora. 2011 Feeding habits of a large endangered skate from the south-west Atlantic: the spotback skate, *Atlantoraja castelnaui*. *Mar. Freshw. Res.*, 63(2): 180-188.
- Barbini, S.A., L.O. Lucifora & N.M. Hozbor. 2011. Feeding habits and habitat selectivity of the shortnose guitarfish, *Zapteryx brevirostris* (Chondrichthyes, Rhinobatidae), off north Argentina and Uruguay. *Mar. Biol. Res.*, 7(4): 365-377.
- Barausse, A., A. Ducci, C. Mazzoldi, Y. Artoli & L. Palmeri. 2009. Trophic network model of the Northern Adriatic Sea: analysis of an exploited and eutrophic ecosystem. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 83: 577-590.
- Barnett, A., J.M. Braccini, C.A. Awruch & D.A. Ebert. 2012. An overview on the role of Hexanchiformes in marine ecosystems: biology, ecology and conservation status of a primitive order of modern sharks. *J. Fish Biol.*, 80(5): 966-990.
- Bascompte, J., C.J. Melián & E. Sala. 2005. Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 102: 5443–5447.
- Baum, J.K. & B. Worm. 2009. Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. *J. Anim. Ecol.*, 78: 699-714.
- Bell, J.C. & J.T. Nichols. 1921. Notes on the food of Carolina sharks. *Copeia* 1921: 17-20.

- Belleggia, M., D.E. Figueroa, F. Sánchez & C. Bremec. 2012. The feeding ecology of *Mustelus schmitti* in the southwestern Atlantic: geographic variations and dietary shifts. *Environ. Biol. Fish.*, 95(1): 99-114.
- Benedek, Z., F. Jordán & A. Báldi. 2007. Topological keystone species complexes in ecological interaction networks. *Comm. Ecol.*, 8(1): 1-7.
- Bethea, D., J.A. Buckel & J.K. Carlson. 2004. Foraging ecology of the early life stages of four sympatric shark species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 268: 245-264.
- Bethea, D., J.K. Carlson, J.A. Buckel & M. Satterwhite. 2006. Ontogenetic and site-related trends in the diet of the Atlantic sharpnose shark *Rhizoprionodon terraenovae* from the northeast Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.*, 78(2): 287-307.
- Bethea, D., J.K. Carlson, L.D. Hollensead, Y.P. Papastamatiou & B.S. Graham. 2011. A comparison of the foraging ecology and bioenergetics of the early lifestages of two sympatric hammerhead sharks. *Bull. Mar. Sci.*, 87(4): 873-889.
- Berlow, E.I., A.M. Neutel, J.E. Cohen, P.C. De Ruiter, B. Ebenman, M. Emmerson, et al., 2004. Interaction strengths in food webs: issues and opportunities. *J. Anim. Ecol.*, 73: 585-598.
- Bizzarro, J.J., H.J. Robinson, C.S. Rinewalt & D.A. Ebert. 2009. Comparative feeding ecology of four sympatric skate species off central California, USA. *Environ. Biol. Fish.*, 80(2-3): 197-220.
- Blaber, S.J.M., D.P. Cyrus, J.J. Albaret, C.V. Ching, J.W. Day & M. Elliot. 2000. Effects of fishing on the structure and functioning of estuarine and nearshore ecosystem. *ICES J. Mar. Sci.*, 57: 558-571.
- Borgatti, S.P. 2003a. The Key Player Problem, 241-252. In: Breiger, R., K. Carley & P. Pattison. (Eds.) Dynamic social network modeling and analysis: workshop summary and papers. Committee on Human Factors, the National Academies Press, Washington DC, 381 p.
- Borgatti, S.P. 2003b. Key Player. Analytic Technologies. Disponible en: <http://www.analytictech.com/>
- Borgatti, S.P., M.G. Everett & L.C. Freeman. 1996. UCINET IV version 1.64. Analytic Technologies. Disponible en: <http://www.analytictech.com/>

- Bornatowski, H., L. Costa, M.C. Robert & J.V. da Pina. 2007a. Hábitos alimentares de tubarões-martelo jovens, *Sphyrna zygaena* (Carcharhiniformes: Sphyrnidae), no litoral sul do Brasil. *Biota Neotrop.*, 7(1): 214-216.
- Bornatowski, H., M.C. Robert & L. Costa. 2007b. Dados sobre a alimentação de jovens de tubarão-tigre, *Galeocerdo cuvier* (Péron & Lesueur) (Elasmobranchii, Carcharhinidae), do sul do Brasil. *Pan-Amer. J. Aquat. Sci.*, 2(3): 10-13.
- Bornatowski, H., M.C. Robert & L. Costa. 2010. Feeding of guitarfish *Rhinobatos percellens* (Walbaum, 1972) (Elasmobranchii, Rhinobatidae), the target of artisanal fishery in southern Brazil. *Braz. J. Oceanogr.*, 58(1): 45-52.
- Bornatowski, H., M.R. Heithaus, V. Abilhoa & M.F.M. Corrêa. 2012. Feeding of the Brazilian sharpnose shark *Rhizoprionodon lalandii* (Müller & Henle, 1839) from southern Brazil. *J. Appl. Ichthyol.*, 28(4): 623-627.
- Borrell, A., A. Aguilar, M. Gazo, R.P. Kumarran & L. Cardona. 2011. Stable isotope profiles in Whale shark (*Rhincodon typus*) suggest segregation and dissimilarities in the diet depending on sex and size. *Environ. Biol. Fish.*, 92(4): 559-567.
- Bowen, W.D., S.L. Ellis, S.J. Iverson & D.J. Boness. 2003. Maternal and newborn life-history traits during periods of contrasting populations trends: implications for explaining the decline the harbour seals, *Phoca vitulina*, on Sable Island. *J. Zool.*, 261: 155-163.
- Boyd, J.P. 2002. Finding and testing regular equivalence. *Soc. Networks.*, 24: 315–331.
- Briand, F. & J.E. Cohen. 1984. Community food webs have scale-invariant structure. *Nature*, 307: 264-266.
- Brickle, P., V. Laptikhovskiy, J. Pompert & A. Bishop. 2003. Ontogenetic changes in the feeding habits and dietary overlap between three abundant rajids species on the Falkland Islands shelf. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.*, 83: 1119-1125.
- Brusca, R.C. 1980. *Common intertidal invertebrates of the Gulf of California*. University of Arizona, Tucson, 513 p.

- Bukovinszky, T., F.J.F. van Veen, Y. de Jongema & M. Dicke. 2008. Direct and indirect effects of resource quality on food web structure. *Science*, 319: 804-807.
- Cabrera, A.A. 2003. *Hábitos alimenticios del tiburón piloto Carcharhinus falciformis (Bibron, 1839) en la costa occidental de baja California sur*. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, México. 99 p.
- Cabrera-Chávez-Costa, A.A., F. Galván-Magaña. & O. Escobar. 2010. Food habits of the silky shark *Carcharhinus falciformis* (Müller & Henle, 1839) off the western coast of Baja California Sur, Mexico. *J. Appl. Ichthyol.*, 26: 499–503.
- Camacho, J., R. Guimera & L.A.M. Amaral. 2002. Robust patterns in food web structure. *Physics Rev. Lett.*, 88: 228-102.
- Capapé, C. 1974. Contribution a la biologie des Scyliorhinidae des cotes tunisiennes. II. *Scyliorhinus canícula*. Linné, 1758: régime alimentaire. *Ann. Inst. Michel Pacha.*, 7: 13-29.
- Capapé, C. 1975. Contribution a la biologie des Scyliorhinidae des cotes tunisiennes. IV. *Scyliorhinus stellaris* (Linné, 1758): régime alimentaire. *Arch. Inst. Pasteur Tunis*, 52: 383-394.
- Capapé, C. & J. Zaouali. 1976. Contribution a la biologie des Scyliorhinidae des cotes tunisiennes. V. *Galeus melastomus* Rafinesque, 1810: régime alimentaire. *Arch. Inst. Pasteur Tunis*, 53: 281-292.
- Carlisle, A.B., S.L. Kim, B.X. Semmens, D.J. Madigan, S.J. Jorgensen, C.R. Perle, S.D. Anderson, T.K. Chapple, P.E. Kanive & B.A. Block. 2012. Using stable isotope analysis to understand the migration and trophic ecology of Northeastern Pacific White Sharks (*Carcharodon carcharias*). *PLoS ONE*, 7 (2): e30492.
- Carlson, J.K. 2007. Modeling the role of sharks in the trophic dynamics of Apalachicola Bay, Florida, 281-300. In: McCandless, C.T., N.E. Kohler & H.L. Pratt. (Eds.) *Shark nursery grounds of the Gulf of Mexico and the east coast waters of the United States*. American Fisheries Society, Symposium 50, Bethesda, 390 p.

- Carrassón, M., C. Stefanescu & J.E. Cartes. 1992. Diets and bathymetric distributions of two bathyal sharks of the Catalan deep sea (Western Mediterranean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 82: 21-30.
- Castañeda, S. & L. Sandoval. 2007. Hábitos alimentarios del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) en el Pacífico ecuatoriano, 66-76. En: Martínez-Ortíz, J. & F. Galván-Magaña. (Eds.) *Tiburones en el Ecuador: Casos de estudio*. EPESPO - PMRC, Manta, 97 p.
- Castro, J.I. 1993. The biology of the finetooth sharks, *Carcharhinus isodon*. *Environ. Biol. Fish.*, 36: 219-239.
- Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.*, 18: 117–143.
- Colwell, R.K. 2005. *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5*. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Coll, M., J. Navarro & I. Palomera. 2013. Ecological role, fishing impact, and management options for the recovery of a Mediterranean endemic skate by means of food web models. *Biol. Cons.*, 157: 108–120.
- Compagno, L.J.V. 1984. *Sharks of the World. An annotated and illustrated catalogue of sharks species known date*. Part 1-2. Hexanchiformes to Carcharhiniformes. FAO fisheries 125. Vol 4, 655 p.
- Cortés, E. & S.H. Gruber. 1990. Diet, feeding habits, and estimates of daily ration of young lemon shark, *Negaprion brevirostris* (Poey). *Copeia*, 1990: 204-218.
- Cortés, E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54: 726-738.
- Cortés, E. 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES. J. Mar. Sci.*, 56: 707-717.
- Cury, P. & L. Shannon. 2004. Regime shifts in upwelling ecosystems: observed changes and possible mechanisms in the northern and southern Benguela. *Progr. Oceanogr.*, 60: 223-243.

- Dale, J.J., N.J. Wallsgrove, B.N. Popp & K. Holland. 2011. Nursery habitat use and foraging ecology of the brown stingray *Dasyatis lata* determined from stomach contents, bulk and amino acid stable isotopes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 433: 221-236.
- Dambacher, J.M., J.W. Young, R.J. Olson, V. Allain, F. Galvan-Magana, M.J. Lansdell, N. Bocanegra-Castillo, V. Altorre-Ramirez, S.P. Cooper & L.M. Duffy. 2010. Analyzing pelagic food webs leading to top predators in the Pacific Ocean: A graph-theoretic approach. *Prog. Oceanogr.*, 86: 152-165.
- Davenport, S.R. & N.J. Bax. 2002. A trophic study of a marine ecosystem off southeastern Australia using stable isotopes of carbon and nitrogen. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 59: 514-530.
- Dill, L.M., M.R. Heithaus & C.J. Walters. 2003. Behaviorally-mediated indirect species interactions in marine communities and their importance to conservation and management. *Ecology*, 84: 1151-1157.
- Dolgov, A.V. 2005. Feeding and food consumption by the Barents Sea skates. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, 35: 495-503.
- Drymon, J.M., S.P. Powers & R.H. Carmichael. 2011. Trophic plasticity in the Atlantic sharpnose shark (*Rhizoprionodon terraenovae*) from the north central Gulf of Mexico. *Environ. Biol. Fish.*, 95(1): 21-35.
- Dunne, J.A., R.J. Williams & N.D. Martinez. 2002a. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecol. Lett.*, 5: 558-567.
- Dunne, J.A., R.J. Williams & N.D. Martinez. 2002b. Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 99: 12917-12922.
- Dunne, J.A., R.J. Williams & N.D. Martínez. 2004. Network structure and robustness of marine food webs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 273: 291-302.
- Dunne, J.A. & R.J. Williams. 2009. Cascading extinctions and community collapse in model food webs. *Phil. Trans. R. Soc. B.*, 364: 1711-1723.
- Ebert, D.A. 1991. Diet of the sevengill shark *Notorynchus cepedianus* in the temperate coastal waters of southern Africa. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 11: 565-572.

- Ebert, D.A. 1994. Diet of the sixgill shark *Hexanchus griseus* off southern Africa. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 14: 213-218.
- Ebert, D.A. 2002. Ontogenetic changes in the diet of the sevengill shark (*Notorychus cepedianus*). *Mar. Freshw. Res.*, 53: 517-523.
- Ebert, D.A. & J.J. Bizarro. 2007. Standardized diet compositions and trophic levels of skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei). *Environ. Biol. Fish.*, 80: 221-237.
- Ebert, D.A. & P.D. Cowley. 2003. Diet, feeding behavior and habitat utilization of the blue stingray *Dasyatis chrysonota* (Smith, 1828) in South African Waters. *Mar. Freshw. Res.*, 54: 957-965.
- Ellis, J.R., M.G. Pawson & S.E. Shackley. 1996. The comparative feeding ecology of six species of shark and four species of ray (Elasmobranchii) in the north-east Atlantic. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.*, 76: 89-106.
- Elton, C., 1927. *Animal Ecology*. MacMillan Co., New York.
- Escobar-Sánchez, O. 2004. *Hábitos alimentarios de Squatina californica*. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, México, 110 p.
- Escobar-Sánchez, O., F. Galván-Magaña, L.A. Abitia-Cárdenas, Carrera-Fernández, M. 2011. Trophic level and isotopic composition of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of Pacific Angel Shark, *Squatina californica* (Ayres, 1859), in the Southern Gulf of California, Mexico. *J. Fish. Aquatic Sci.*, 6(2): 141-150.
- Espinoza, M., T.M. Clarke, F. Villalobos-Rojas & I.S. Wehrtmann. 2012. Ontogenetic dietary shifts and feeding ecology of the rasptail skate *Raja velezi* and the brown smoothhound shark *Mustelus henlei* along the Pacific coast of Costa Rica, Central America. *J. Fish. Biol.*, 81(5): 1578-1595.
- Espinoza, M., T.M. Clarke, F. Villalobos-Rojas & I.S. Wehrtmann. 2013. Diet composition and diel feeding behaviour of the banded guitarfish *Zapteryx xyster* along the Pacific coast of Costa Rica, Central America. *J. Fish. Biol.*, 82(1): 286-305.

- Estes, J.A., E.M. Danner, D.F. Doak, B. Konar, A.M. Springer, P.D. Steinberg, M.T. Tinker & T.M. Williams. 2004. Complex trophic interactions in kelp forest ecosystems. *Bull. Mar. Sci.*, 74(3): 621-638.
- Estes, J.A., C.H. Peterson & R.S. Steneck. 2010. Some effects of apex predators in higher-latitude coastal oceans, 37-53. In: Terborgh, J. & Estes, J.A. (Eds.) *Trophic cascades predators, prey, and the changing dynamics of nature*, Island Press, Washington, 568 p.
- Estrada, J.A., A.N. Rice, M.E. Lutcavage & G.B. Skomal. 2003. Predicting trophic position in sharks of the north-west Atlantic Ocean using stable isotope analysis. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 83: 1347-1350.
- Estupiñán-Montaño, C., L. Cedeño-Figueroa & F. Galván-Magaña. 2009. Hábitos alimentarios del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) (Chondrichthyes) en el Pacífico ecuatoriano. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 44(2): 379-386.
- Euzen, O. 1987. Food habits and diet composition of some fish of Kuwait. *Kuwait Bull. Mar. Sci.*, 9: 65-85.
- Everett, M. & S. Borgatti. 2002. Computing regular equivalence: practical and theoretical issues, 31-42. In: Mrvar, A. & Z. Virk. (Eds.) *Developments in Statistics*, Metodološki Zvezki, 156 p.
- Fernández, P., D.J. Anderson, P.R. Sievert & K.P. Huyvaert. 2001. Foraging destinations of three low-latitude albatross (Phoebastria) species. *J. Zool.*, 254: 391-404.
- Ferretti, F., B. Worm, G.L. Britten, M.R. Heithaus & H.K. Lotze. 2010. Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. *Ecol. Letters.*, 13(8): 1055-1071.
- Ferry, L.A. & G.M. Cailliet. 1996. Sample size and data analysis: are we characterizing and comparing diet properly? Gut Shop, American Fisheries Society.
- Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V.H. Niem. 1995a. *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca*,

- Pacífico centro-oriental*. Volumen I: Plantas e invertebrados, FAO, Roma, 1-646 p.
- Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V.H. Niem. 1995b. *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental*. Volumen II: Vertebrados- Parte 1. FAO, Roma, 647-1200 p.
- Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V.H. Niem. 1995c. *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental*. Volumen III: Vertebrados- Parte 2. FAO, Roma, 1201-1813 p.
- Fisk, A.T., S.A. Tittlemier, J.L. Pranschke & R.J. Norstrom. 2002. Using anthropogenic contaminants and stable isotopes to assess the feeding ecology of Greenland sharks. *Ecology*, 83: 2162-2172.
- Flores-Ortega, J., R.E. Godínez-Domínguez, G. González-Sansón, J.A. Rojo-Vázquez, A. Corgos & M.Y. Morales-Jáuregui. 2011. Feeding habits of three round stingrays (Rajiformes: Urotrygonidae) in the central Mexican Pacific. *Cien. Mar.*, 37(3): 279-292.
- Forman, J.S. & M.R. Dunn. 2012. Diet and scavenging habits of the smooth skate *Dipturus innominatus*. *J. Fish. Biol.*, 80: 1546–1562.
- Franco, A. 2008. *Espectro trófico del tollo vieja Mustelus henlei (Pisces: Triakidae), capturado con red de arrastre camaronero y mallador, entre la parte norte de Buenaventura y boca San Juan, Pacífico colombiano*. Tesis de pregrado, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, 143 p.
- Frank, K.T., B. Petrie, J.S. Choi & W.C. Leggett. 2005. Trophic cascades in a formerly cod dominated ecosystem. *Science*, 308: 1621-1623.
- Frank, K.T., B. Petrie & N.L. Shackell. 2007. The ups and downs of trophic control in continental shelf ecosystems. *Trends Ecol. Evol.*, 22: 236-242.
- Gaichas, S.K. & R.C. Francis. 2008. Network models for ecosystem-based fishery analysis: a review of concepts and application to the Gulf of Alaska marine food web. *Canadian J. Fish. Aquat. Sci.*, 65: 1965-1982.

- Galindo, E. 2011. Ecología trófica del genero *Sphyrna* en el Pacífico central de Colombia. Tesis de pregrado, Universidad del Valle, Cali, 83 p.
- Galván–Magaña, F., H. Nienhuis & P.A. Klimley. 1989. Seasonal abundance and feeding habits of sharks of the lower gulf of California, México. *Cal. Fish Game*, 75(2): 74–84.
- García-Gómez, G. 2000. *Análisis del papel de los tiburones en el ecosistema y su respuesta ante la explotación*. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, México, 125 p.
- Gislason, H. 2003. The effects of fishing on non-target species and ecosystem structure and function, 255-274. In: Sinclair, M. & G. Valdimarsson (Eds.) *Responsible fisheries in the marine ecosystem*. CAB International, Wallingford, 426 p.
- Goldwasser, L & J. Roughgarden. 1993. Construction and analysis of a large Caribbean food web. *Ecology*, 74(4): 1216-1233.
- Gómez, G., L.A. Zapata, R. Franke & G.E. Ramos. 2003. Hábitos alimentarios de *Mustelus lunulatus* y *M. henlei* (Pises: Triakidae) colectados en el Parque Nacional Natural Gorgona, Pacífico colombiano. *Bol. Inv. Mar. Cost.*, 32: 219-231.
- Haedrich, R.L. & S.M. Barnes. 1997. Changes over time of the size structure in an exploited shelf fish community. *Fish. Res.*, 31: 229-239.
- Hall, S.J. 1999. The effects of fishing on marine ecosystems and communities. Blackwell Science, Oxford, 426 p.
- Harford, W.J. 2013. Trophic modeling of shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) and bluefish (*Pomatomus saltatrix*) interactions in the western North Atlantic ocean. *Bull. Mar. Sci.*, 89(1):161–188.
- Harris, A.N. & I.R. Poiner. 1991. Changes in species composition of demersal fish fauna of southeast Gulf of Carpentaria, Australia, after 20 years of fishing. *Mar. Biol.*, 111: 503-519.
- Heithaus, M.R. 2004. Predator-prey interactions, 487-521. In: Carrier, J.F., J.A. Musik & M. Heithaus. (Eds.) *Biology of sharks and their relatives*. CRC press, USA, 596 p.

- Heithaus, M.R. & L.M. Dill. 2002. Food availability and tiger shark predation risk influence bottlenose dolphin habit use. *Ecology*, 83: 480-491.
- Heithaus, M.R., A. Frid, A.J. Wirsing & B. Worm. 2008. Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends. Ecol. Evol.*, 23(10): 202-210.
- Heithaus, M.R., A.J. Wirsing & L.M. Dill. 2012. The ecological importance of intact top-predator populations: a synthesis of 15 years of research in a seagrass ecosystem. *Mar. Freshw. Res.*, 63: 1039-1050.
- Hinke, J.T., I.C. Kaplan, K. Aydin, G.M. Watters, R.J. Olson & J.F. Kitchell. 2004. Visualizing the food web effects of fishing for tunas in the Pacific Ocean. *Ecol. Soc.*, 9(1): 10.
- Huturbia, J. 1973. Trophic diversity measurement in sympatric predatory species. *Ecology*, 54: 885-890.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis-a review of methods and their application. *J. Fish. Biol.*, 17: 411-429.
- Jackson, J.B.C., M.X. Kirby, W.H. Berger, K.A. Bjorndal, L.W. Botsford, B.J. Bourque, R.H. Bradbury, *et al.* 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, 293: 629–638.
- Jacobsen, I.P. & M.B. Bennett. 2012. Feeding ecology and dietary comparisons among three sympatric *Neotrygon* (Myliobatoidei: Dasyatidae) species. *J. Fish. Biol.*, 80: 1580–1594.
- Jaksic, F.M. 2002. *Ecología de comunidades*. Textos universitarios. Facultad de Ciencias Biológicas. Ediciones Universidad Católica de Chile. 233 p.
- Jaksic, F.M. & R. Medel. 1987. El acuchillamiento de datos como método de obtención de intervalos de confianza y de prueba de hipótesis para índices ecológicos. *Medio Ambiente*, 8: 95-103.
- Jaksic, F.M. & R. Medel. 1990. Objective recognition of guilds: testing for statistically significant species clusters. *Oecologia*, 82: 87-92.
- Jennings, S., S.P.R. Greenstreet, L. Hill, G.J. Piet, J.K. Pinnegar & K.J. Warr. 2002. Long-term trends in the trophic structure of the North Sea fish community:

- evidence from stable-isotope analysis, size-spectra and community metrics. *Mar. Biol.*, 141: 1085-1097.
- Jennings, S. & M.J. Kaiser. 1998. The effects of fishing on marine ecosystems. *Adv. Mar. Biol.* 34: 201–350.
- Jordán, F. 2001. Trophic fields. *Comm. Ecol.*, 2: 181-185.
- Jordán, F. 2009. Keystone species and food webs. *Phil. Trans. R. Soc. B.*, 364: 1733-1741
- Jordán, F. & I. Scheruring. 2002. Searching for keystone in ecological networks. *Oikos*, 99: 607-612.
- Jordán, F., A. Takács-Santa & I. Molnar. 1999. A reliability theoretical quest for keystones. *Oikos*, 86: 453-462.
- Jordán, F., W. Liu & A.J. Davis. 2006. Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. *Oikos*, 112: 535-546.
- Kitchell, J.F., T.E. Essington, C.H. Boggs, D.E. Schindler & C.J. Walters. 2002. The role of sharks and long-line fisheries in a pelagic ecosystem of central pacific. *Ecosystems*, 5: 202-216.
- Koen-Alonso, M., E.A. Crespo, N.A. Garcia, S.N. Pedraza, P.A. Mariotti, B. Veron-Vera & N.J. Mora. 2001. Food habits of *Dipturus chilensis* (Pisces: Rajidae) off Patagonia, Argentina. *ICES J. Mar. Sci.*, 58: 288-297.
- Koen-Alonso, M., E.A. Crespo., N.A. Garcia., S.N. Pedraza., P.A. Mariotti & N.J. Mora. 2002. Fisheries and ontogenic driven changes in the diet of the spiny dog fish, *Squalus acanthias*, in Patagonian waters, Argentina. *Environ. Biol. Fish.*, 63: 193-202.
- Kyne, P.M. & M.B. Bennett, 2002. Diet of eastern shovelnose ray, *Aptychotrema rostrata* (Shaw & Nodder, 1794), from Moreton Bay, Queensland Australia. *Mar. Freshw. Res.*, 53: 679-686.
- Lawton, J.H. & V.K. Brown. 1993. Redundancy in ecosystems, 255-270. In: Schultze, E.D. & H.A. Mooney (Eds.) *Biodiversity and ecosystem function*. Berlin, Springer-Verlag.
- Libralato, S., V. Christensen & D. Pauly. 2006. A method for identifying keystone species in food web models. *Ecol. Model.*, 195: 153-171.

- Lessa, R. & Z. Almeida. 1997. Análisis of stomach contents of the smalltail shark *Carcharhinus porosus* from northern Brazil. *Cybium*, 21(2): 123-133.
- Lipej, L., B. Mavrič, S. Rešek, M. Chérif & C. Capapé. 2011. Food and feeding habits of the blackspotted smooth-hound, *Mustelus punctulatus* (Elasmobranchii: Carcharhiniformes: Triakidae), from the northern Adriatic. *Acta Ichthyol. Pisc.*, 41(3): 171–177.
- Lipej, L., B. Mavrič, D. Paliska & C. Capapé, C. 2013. Feeding habits of the pelagic stingray *Pteroplatytrygon violacea* (Chondrichthyes: Dasyatidae) in the Adriatic Sea. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*. 98(2): 285-290.
- Lima da Silva, C.M. & Z. da Silva de Almeida. 2001. Alimentacao de *Rhizoprionodon porosus* (Elasmobranchii: Carcharhinidae) da costa do Maranhao, Brasil. *Bol. Inst. Pesca Sao Paulo*, 27(2): 201-207.
- López-García, J., A.F. Navia, P.A. Mejía-Falla & E.A. Rubio. 2012. Feeding habits of *Dasyatis longa* (Elasmobranchii: Myliobatiformes): sexual, temporal and ontogenetic effects. *J. Fish Biol.*, 80: 1563-1579.
- Lotze, H.K. & I. Milewski. 2004. Two centuries of multiple human impacts and successive changes in a North Atlantic food web. *Ecol. Appl.*, 14: 1428-1447.
- Lotze, H.K., H.S. Lenihan, B.J. Bourque, R.H. Bradbury, R.G. Cooke, M.C. Kay, *et al.* 2006. Depletion, degradation and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science*, 312: 1806-1809.
- Lowe, C.G., B.M. Wetherbee, G.L. Crow & A.L. Tester. 1996. Ontogenetic dietary shifts and feeding behavior of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in Hawaiian waters. *Environ. Biol. Fish.*, 47: 203-211.
- Lucas, Z. & W. T. Stobo. 2000. Shark-inflicted mortality on a population of harbour seals (*Phoca vitulina*) at Sable Island, Nova Scotia. *J. Zool.*, 252: 405-414.
- Luczkovich, J.L., S.P. Borgatti, J.J. Johnson & M.G. Everett. 2003. Defining and measuring trophic role similarity in food webs using regular equivalence. *J. Theor. Biol.*, 220: 303–321.
- Lyle, J.M. 1983. Food and feeding habits of the lesser spotted dogfish, *Scyliorhinus canicula*, in Isle of Man waters. *J. Fish. Biol.*, 23: 725-737.

- Lyle, J.M. 1987. Observations on the biology of *Carcharodon catus* (Whitley), *C. melanopterus* (Quoy & Gaimard) & *C. fitzroyensis* (Whitley) from Northern Australia. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 38: 701-710.
- Lyle, J.M. & G.J. Timms. 1987. Predation on aquatic snakes by sharks from Northern Australia. *Copeia* 1987: 802-803.
- Mabragaña, E. & D.A. Giberto. 2007. Feeding ecology and abundance of two sympatric skates, the shortfin sand skate *Psammobatis normani* McEachran, and the smallthorn sand skate *P. rudis* Gunther (Chondrichthyes, Rajidae), in the southwest Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.*, 64: 1017-1027.
- Macpherson, E. 1980. Régimen alimentarie de *Galeus melastomus* Rafinesque, 1810, *Etmopterus spinax* (L., 1785) et *Scymnorhinus licha* (Bonnaterre, 1788) en Méditerranée occidentale. *Vie Milieu*, 30: 139-148.
- Macpherson, E. 1981. Resource partitioning in a Mediterranean demersal fish community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 4: 183-193.
- Main, C.E. & M.A. Collins. 2011. Diet of the Antarctic starry skate *Amblyraja georgiana* (Rajidae, Chondrichthyes) at South Georgia (Southern Ocean). *Polar Biol.*, 34(3): 389-396.
- Manichchand-Heileman, S., L.A. Soto & E. Escobar. 1988. A preliminary trophic model, south–western Gulf of Mexico. *Est. Coast. Shelf. Sci.*, 46: 885-899.
- Marion, C., T. Vaske-Junior, O.B.F. Gadig & I.A. Martins. 2011. Feeding habits of the shortnose guitarfish, *Zapteryx brevirostris* (Müller and Henle, 1841) (Elasmobranchii, Rhinobatidae) in southeastern Brazil. *Braz. J. Biol.*, 71(1): 83-89.
- Markaida, U. & O. Sosa-Nishizaki. 2010. Food and feeding habits of the blue shark *Prionace glauca* caught off Ensenada, Baja California, Mexico, with a review on its Feeding. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.*, 90(5): 997-994.
- Marshall, A.D., P.M. Kyne & M.B. Bennett. 2008. Comparing the diet of two sympatric urolophid elasmobranchs (*Trygonoptera testacea* Müller & Henle and *Urolophus kapalensis* Yearsley & Last): evidence of ontogenetic shifts and possible resource partitioning. *J. Fish Biol.*, 72: 883–898.

- Martinez, N.D. 1991. Artifacts or attributes? effects of resolution on the little rock lake food web. *Ecol. Mon.*, 61: 367-392.
- Martinez, N.D. 1992. Constant connectance in community food webs. *Am. Nat.*, 139:1208–1218.
- Martinho, F., C. Sá, J. Falcao, H.N. Cabral & M.A. Pardal. 2012. Comparative feeding ecology of two elasmobranch species, *Squalus blainville* and *Scyliorhinus canicula*, off the coast of Portugal. *Fish. Bull.*, 110(1): 71-84.
- Matallanas, J. 1982. Feeding habits of *Scymnorhinus licha* in Catalan waters. *J. Fish. Biol.*, 20:155-163.
- McCosker, J.E. 1985. White shark attack behavior: observation of and speculations about predator-prey strategies. *Memories South California Academic Science*, 9: 123-135.
- McKenna Jr, J.E. 2003. An enhanced cluster analysis program with bootstrap significance testing for ecological community analysis. *Environ. Modell. Softw.*, 18: 205-220.
- Mejía-Falla, P.A., A.F. Navia & A. Giraldo. 2006. Notas biológicas de la raya ocelada (*Zapteryx xyster*) en la zona central de pesca del Pacífico colombiano. *Invest. Mar.*, 34(2): 181-185.
- Menge, B. 1995. Indirect effects in marine rocky intertidal interaction webs: patterns and importance. *Ecol. Monograp.*, 65(1): 21-74.
- Menni, R.C. 1985. Distribución y biología de *Squalus acanthias*, *Mustelus Schmitti* y *Galeorhinus vitaminicus* en el mar Argentino en agosto-septiembre de 1978 (Chondrichthyes). *Rev. Mus. Plata (Nueva Serie) Sec. Zool.* 13:151-182.
- Metcalf, S.J., J.M. Dambacher, A.J. Hobday & J.M. Lyle. 2008. Importance of trophic information, simplification and aggregation error in ecosystem models. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 360: 25–36.
- Mnasri, N., O. El Kamel, M. Boumaïza, C. Reynaud & C. Capapé. 2012. Food and feeding habits of the small-spotted catshark, *Scyliorhinus canicula* (Chondrichthyes: Scyliorhinidae) from the northern coast of Tunisia (central Mediterranean). *Cahiers Biol. Mar.*, 53(1): 139-150.

- Molina, J.M. & A.L. Cazorla. 2011. Trophic ecology of *Mustelus schmitti* (Springer, 1939) in a nursery area of northern Patagonia. *J. Sea Res.*, 65(4): 381-389.
- Montoya, J.M. & R.V. Solé. 2002. Small world patterns in food webs. *J. Theor. Biol.*, 214: 405-412.
- Montoya, J.M., R. Solé & M.A. Rodríguez. 2001. La arquitectura de la naturaleza: complejidad y fragilidad en redes ecológicas. *Ecosistemas*, 10(2).
- Morato, T., M. Encarnacion-Solà & G. Menezes. 2003. Diets of thornback ray (*Raja clavata*) and tope shark (*Galeorhinus galeus*) in the bottom longline fishery of the Azores, northeastern Atlantic. *Fish. Bull.*, 101: 590–602.
- Muto, E.Y., L.S.H. Soares & R. Gotein. 2001. Food resource utilization of the skates *Rioraja agassizii* (Muller & Henle, 1841) and *Psammobatis extenta* (Garman, 1913) on the continental shelf off Ubatuba, south-eastern Brazil. *Rev. Braz. Biol.*, 61(2): 217-238.
- Myers, R.A. & B. Worm. 2005. Extinction, survival or recovery of large predatory fishes. *Phil. Trans. R. Soc. B.*, 360: 13–20.
- Myers, R., J.K. Baum, T.D. Shepherd, S.P. Powers & C.H. Peterson. 2007. Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science*, 315: 1846-1850.
- Navarrete, S. & B.A. Menge. 1996. Keystone predation and interaction strength: interactive effects of predators on their main prey. *Ecol. Monogr.*, 66: 409-429.
- Navarrete, S. & E.L. Berlow. 2006. Variable interaction strengths stabilize marine community pattern. *Ecol. Lett.*, 9: 526-536.
- Navarro-González, J.A., J. Bohórquez-Herrera., A.F. Navia & V.H. Cruz-Escalona. 2012. Diet composition of batoids on the continental shelf off Nayarit and Sinaloa, Mexico. *Cien. Mar.*, 38(2): 347-362.
- Navia, A.F. 2002. *Aspectos de la biología de los elasmobranquios capturados como fauna acompañante del camarón en aguas someras del Pacífico colombiano*. Tesis de pregrado. Universidad del Valle, Cali, Colombia, 96 p.
- Navia, A.F. 2009. *Hábitos alimentarios, relaciones tróficas y función ecológica de Urotrygon rogersi (Elasmobranchii: batoidea) de la zona central del océano*

- Pacífico colombiano*. Tesis de Maestría. Universidad del Valle, Cali, Colombia, 116 p.
- Navia, A.F., E. Cortés, F. Jordán, V.H. Cruz-Escalona & P.A. Mejía-Falla. 2012. Changes to marine trophic networks caused by fishing, 417-452. In: Mahamane, A. (Ed.) *Diversity of Ecosystems*. Intech, Croatia.
- Navia, A.F., A. Torres., P.A. Mejía-Falla & A. Giraldo. 2011. Sexual, ontogenetic, temporal and spatial effects in the feeding ecology of *Urotrygon rogersi* (Elasmobranchii: Myliobatiformes). *J. Fish Biol.*, 78: 1213-1224.
- Navia, A.F., E. Cortés & P.A. Mejía-Falla. 2010. Topological analysis of the ecological importance of elasmobranch fishes: a food web study on the Gulf of Tortugas, Colombia. *Ecol. Mod.*, 221(24): 2918-2926.
- Navia, A.F. & P.A. Mejía-Falla. 2008. Efectos de la pesca de arrastre sobre elasmobranquios costeros del Pacífico central de Colombia, 177-180. In: Memorias del III Simposium Nacional de tiburones y rayas de México. UNAM Press, 385 p.
- Navia, A.F., P.A. Mejía-Falla & A. Giraldo. 2007. Feeding ecology of elasmobranch fishes in coastal waters of the Colombian Eastern Tropical Pacific. *BMC Ecology*, 7: 8.
- Navia, A.F., A. Giraldo & P.A. Mejía-Falla. 2006. Notas sobre la biología y dieta del toyo vieja (*Mustelus lunulatus*) de la zona central de pesca del Pacífico colombiano. *Invest. Mar.*, 34(2): 217-222.
- Newman, M. E. J. 2003. The structure and function of complex networks. *SIAM Rev.* 45: 167-256.
- Orlov, A.M. 1998. The diet and feeding habits of some deep-water benthic skates (Rajidae) in the Pacific waters off the Northern Kuril Islands southeastern Kamchatka. *Alaska Fish. Res. Bull.*, 5(1): 1-17.
- Österblom, H., S. Hansson, U. Larsson, O. Hjerne, F. Wulff, R. Elmgren & C. Folke. 2007. Human-induced trophic cascades and ecological regime shifts in the Baltic Sea. *Ecosystems*, 10: 877–888.

- Pasquino, A.F., T. Vaske-Júnior, O.B.F. Gadig & J.P. Barreiros. 2011. Notes on the feeding habits of the skate *Rioraja agassizi* (Chondrichthyes, Rajidae) off southeastern Brazil. *Cybium*, 35(2): 105-109
- Pauly, D. 1983. *Algunos métodos simples para la evaluación de recursos pesqueros tropicales*. FAO Documento técnico de pesca No 234, Roma, 49 p.
- Pauly, D., V. Christensen, J. Dalsgaard, R. Froese & F. Torres. 1998. Fishing down marine food webs. *Science*, 279: 197-212.
- Payán, L.F., A.F. Navia, E.A. Rubio & P.A. Mejía-Falla. 2011. Biología de la raya guitarra *Rhinobatos leucorhynchus* (Günther, 1867) (Myliobatiformes: Rhinobatidae) en el Pacífico colombiano. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 39(2): 286-296.
- Pedersen, S.A. 1995. Feeding habits of starry ray (*Raja radiata*) in west Greenland waters. *ICES J. Mar. Sci.*, 52: 43-53.
- Peterson, C.H., F.J. Frodie, H.C. Summerson & P. Powers. 2001. Site-specific and density-dependent extinction of prey by schooling rays: generation of a population sink in top-quality habitat for bay scallops. *Oecologia*, 129: 349-356.
- Petri, A., C.U. Soykan, H. Dewar, R.J.D. Wells, N. Spear & S. Kohin. 2012. Comparative feeding ecology of shortfin mako, blue and thresher sharks in the California Current. *Environ. Biol. Fish.*, 95: 127–146.
- Pimm, S.L. 2002. *Food webs*. The University of Chicago Press. London. 219 p.
- Pineda, F.H. 1990. El recurso camaronero de aguas someras de la costa pacífica colombiana según sus estadísticas de producción y esfuerzo de la empresa armadores pesqueros colombianos (ARPECOL) para el periodo 1980–1985. *Rev. Cien. Universidad del Valle*, 2: 107-116.
- Pineda, F.H. 1992. Biología y dinámica poblacional del camarón de aguas someras. *Rev. Cien. Universidad del Valle*, 7: 41-61.
- Pinkas, L., M.S. Oliphant & I.L.K. Inverson. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in California waters. *Cal. Fish Game*, 152: 1-105.
- Platell, M. & I.C. Potter. 2001. Partitioning of food resources amongst 18 abundant benthic carnivorous fish species in marine waters on the lower west coast of Australia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 261: 31–54.

- Platell, M.E., I.C. Potter & K.R. Clarke. 1998. Resource partitioning by four species of elasmobranch (Batoidea: Urolophidae) in coastal waters of temperate Australia. *Mar. Biol.*, 131: 719-734.
- Polo-Silva, C.J., F. Galván-Magaña & A. Delgado-Huertas. 2012. Trophic inferences of blueshark (*Prionace glauca*) in the Mexican Pacific from stable isotope analysis in teeth. *Rapid Commun. Mass Spectrom.*, 26(14): 1631-1638.
- Rinewalt, C.S., D.A. Ebert & G. Cailliet. 2007. Food habits of the sandpaper skate, *Bathyraja kincaidii* (Garman, 1908) off central California: seasonal variation in diet linked to oceanographic conditions. *Environ. Biol. Fish.*, 80: 147-163.
- Ritchie, E.G. & C.N. Johnson. 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecol. Lett.*, 12: 1-18.
- Robertson, D.R & G.A. Allen. 2002. (CD ROM). *Peces Costeros del Pacífico Oriental Tropical: Un sistema de información*. Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, República de Panamá.
- Sala, E., O. Aburto-Oropeza, M. Reza, G. Paredes & L.G. López-Lemus. 2004. Fishing down coastal food webs in the Gulf of California. *Fisheries*, 29: 19-25.
- Sánchez, F., C. Rodríguez-Cabello & I. Olaso. 2005. The role of elasmobranchs in the Cantabrian Sea shelf ecosystem and impact of the fisheries on them. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, 35: 467-480.
- Sainsbury, K.J. 1991. Application of an experimental management approach to management of a tropical multispecies fishery with highly uncertain dynamics. *ICES J. Mar. Sci.*, 193: 301-320.
- Sainsbury, K.J., R.A. Campbell, R. Lindholm & A.W. Whitelaw. 1997. Experimental management of an Australian multispecies fishery: examining the possibility of trawl-induced habitat modification, 107-112. In: Pikitch, K., D.D. Huppert & M.P. Sissenwine (Eds.) *Global trends: fisheries management*. Bethesda, MD: American Fisheries Society.
- Sandin, S.A., S.M. Walsh & J.B.C. Jackson. 2010. Prey release, trophic cascades, and phase shifts in tropical nearshore ecosystems, 71-90. In: Terborgh, J. & J. A. Estes (Eds.) *Trophic cascades predators, prey, and the changing dynamics of nature*. Island Press, Washington, USA, 456 p.

- Šantic, M., A. Paladin & A. Agovi. 2011. Diet of common stingray, *Dasyatis pastinaca* (Chondrichthyes: Dasyatidae) in the eastern Adriatic Sea. *Cahiers Biol. Mar.*, 52(3): 349-356.
- Scenna, L.B., S.B. García de la Rosa & J.M. Díaz de Astarloa. 2006. Trophic ecology of patagonian skate, *Bathyraja macloviana*, on the Argentine continental shelf. *ICES J. Mar. Sci.*, 63: 867-874.
- Scheffer, M. & S.R. Carpenter. 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends Ecol. Evol.*, 18: 648-656.
- Scheffer, M., S. Carpenter, J.A. Foley, C. Folke & B. Walker. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413: 591-596.
- Schindler, D.E., T.E. Essington, J.F. Kitchell, C. Boggs & R. Hilborn. 2002. Sharks and tunas: fisheries impacts on predators with constrating life histories. *Ecol. Appl.*, 12(3): 735-748.
- Schmitz, O.W. & K.B. Suttle. 2001. Effects of top predator species on direct and indirect interactions in a food web. *Ecology*, 82(7): 2072-2081.
- Silva, R., M.I. Sousa & A.M. Caramelo. 1993. The Maputo bay ecosystem (Mozambique), 214-223. In: Christensen, V. & D. Pauly (Eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conference Proceedings 26*, International Centre for Living Aquatic Resources Mangement. 390 p.
- Simpfendorfer, C.A. 1992. Diet of the Australian Sharpnose shark *Rhizoprionodon taylori*, from northern Queensland. *Mar. Freshw. Res.*, 49: 757-761.
- Smale, M.J. 1991. Occurrence and feeding of three shark species, *Carcharhinus brachyurus*, *C. obscurus* and *Sphyrna zygaena*, on the Eastern Cape coast of South Africa. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 11: 31-42.
- Solé, R. & J.M. Montoya. 2001. Complexity and fragility in ecological network. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 268: 2039-2045.
- Sommerville, E., M.E. Platell, W.T. White, A.A. Jones & I.C. Potter. 2011. Partitioning of food resources by four abundant, co-occurring elasmobranch species: relationships between diet and both body size and season. *Mar. Freshw. Res.*, 62(1): 54-65.

- Speed, C.W., M.G. Meekan, I.C. Field, C.R. McMahon, K.G. Abrantes & C.J.A. Bradshaw. 2012. Trophic ecology of reef sharks determined using stable isotopes and telemetry. *Coral Reefs*, 31: 357-367.
- Stevens, J.D., R. Bonfil, K. Dulvy & P.A. Walker. 2000. The effects of fishing on sharks, rays and chimaeras (chondrichthyans) and the implications for marine ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.*, 57: 476-494.
- Stevens, J.D. & P.D. Wiley. 1986. Biology of two commercially important carcharhinid sharks from northern Australia. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 37: 671-688.
- Stilwell, C.E. & J.G. Casey. 1976. Observations on the bigeye thresher shark, *Alopias superciliosus* in the western North Atlantic. *Fish. Bull.*, 74: 221-225.
- Strauss, R.E. 1982. Statistical significance of species clusters in association analysis. *Ecology*, 63: 634-639.
- Tapiero, L. 1997. *Contribución al conocimiento de la biología y dinámica poblacional de Sphyrna lewini (PISCES: CONDRICTIES) en el Pacífico colombiano*. Tesis de pregrado. Universidad del Valle, Cali, Colombia, 105 p.
- Thompson, R.M. & C.R. Townsend. 2000. Is resolution the solution?: the effect of taxonomic resolution on the calculated properties of three stream food webs. *Freshwater Biol.*, 44: 413-422.
- Thrush, S.F., R.D. Pridmore, J.E. Hewitt & J. Cummings. 1994. The importance of predators on a sandflat: interplay between seasonal changes in prey densities and predator effects. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 107: 211-222.
- Torres-Rojas, Y.E., A. Hernandez-Herrera & F. Galván-Magaña. 2006. Feeding habits of the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*, in Mazatlán waters, southern Gulf of California, México. *Cybium*, 30(4): 85-90.
- Torres-Rojas, Y.E., A. Hernández-Herrera, F. Galván-Magaña & V. Alatorre-Ramírez. 2010. Stomach content analysis of juvenile, scalloped hammerhead shark *Sphyrna lewini* captured off the coast of Mazatlán, México. *Aquat. Ecol.*, 44: 301–308.
- Torres, K. 2010. *Técnicas morfométricas aplicadas al estudio taxonómico de rayas redondas del género Urotrygon (Batoidea: Urotrygonidae)*. Tesis de pregrado. Universidad del Valle, Cali, Colombia, 92 p.

- Valadez-González, C. 2001. Hábitos alimentarios de la raya *Urotrygon asterias* en la costa de Jalisco y colima, México. *Biol. Pesq.*, 29: 7-14.
- Valls, M., A. Quetglas, F. Ordines & J. Moranta. 2011. Feeding ecology of demersal elasmobranchs from the shelf and slope off the Balearic Sea western Mediterranean. *Sci. Mar.*, 75(4): 633-639.
- Vasas, V., C. Lancelot, V. Rousseau & F. Jordán. 2007. Eutrophication and overfishing in temperate nearshore pelagic food webs: a network perspective. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 336: 1-14.
- Vaske-Junior, T. & G. Rincón-Filho. 1998. Conteúdo estomacal dos tubarões azul (*Prionace glauca*) e anequim (*Isurus oxyrinchus*) em águas oceânicas no sul do Brasil. *Rev. Braz. Biol.*, 58(3): 445-452.
- Vaske, J.R., C.M. Vooren & R. Lessa. 2009. Feeding strategy of the night shark (*Carcharhinus signatus*) and scalloped hammerhead shark (*Sphyrna lewini*) near seamounts off northeastern Brazil. *Braz. J. Oceanogr.*, 57(2): 97-104.
- Watts, D.J. & S.H. Strogatz. 1998. Collective dynamics of 'small-world' networks. *Nature*, 393: 409-10.
- Wassermann, S & K. Faust. 1994. *Social networks analysis*. Cambridge University Press, Cambridge, 825 p.
- Wetherbee, B.M., S.H. Gruber & E. Cortés. 1990. Diet, feeding habits, digestion, and consumption in sharks, with special reference to the lemon shark, *Negaprion brevirostris*, 29-47. In: Pratt, H.L. Jr., S.H. Gruber & T. Taniuchi. (Eds.) *Elasmobranchs as living resource: advance in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries*. NOAA Tech. Rep. NMFS 90, Seattle, 472 p.
- Wetherbee, B.M., C.G. Lowe & G.L. Crowe. 1996. Biology of the Galapagos shark, *Carcharhinus galapagensis*, in Hawaii. *Environ. Biol. Fish.*, 45: 299-310.
- Wetherbee, B.M., C.G. Crow & C.G. Lowe. 1997. Distribution, reproduction, and diet of the gray reef shark *Carcharhinus amblyrhynchos* in Hawaii. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 51: 181-189.

- Wetherbee, B.M. & E. Cortés. 2004. Food consumption and feeding habits, 223-244.
In: Carrier, J.F., J.A. Musick & M. Heithaus. (Eds.) *Biology of sharks and their relatives*. CRC press, USA, 596 p.
- Williams, R.J., E.L Berlow, J.A. Dunne, A.L. Barabási & N.D. Martínez. 2002. Two degrees of separation in complex food webs. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 99: 12913-12916.
- Williams, R.J. & N.D. Martínez. 2008. Success and its limits among structural models of complex food webs. *J. Animal Ecol.*, 77: 512-519.
- White, W.T., M.E. Platell & I.C. Potter. 2004. Comparisons between the diets of four abundant species of elasmobranchs in a subtropical embayment: implications for resource partitioning. *Mar. Biol.*, 144: 439–448.
- Worm, B., E.B. Barbier, N. Beaumont, J.E. Duffy, C. Folke, B.S. Halpern, *et al.* 2006. Impacts on biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science*, 314: 787–790.
- Wooster, W.S. 1959. *Oceanographic observations in the Panama Bight “Asoky” expedition, 1941. Bulletin American Museum Natural History*, 188 p.
- Xavier, J.C., C. Vieira, C. Assis, Y. Cherel, S. Hill, E. Costa, T.C. Borges & R. Coelho. 2012. Feeding ecology of the deep-sea lanternshark *Etmopterus pusillus* (Elasmobranchii: Etmopteridae) in the northeast Atlantic. *Sci. Mar.*, 76(2): 301-310.
- Yemane, D., J. Field, G. Leslie & W. Rob. 2005. Exploring the effects of fishing on fish assemblages using Abundance Biomass Comparison (ABC) curves. *ICES J. Mar. Sci.*, 62: 374-379.
- Yick, J.L., A. Barnett & S.R. Tracey. 2012. The trophic ecology of two abundant mesopredators in south-east coastal waters of Tasmania, Australia. *Mar. Biol.*, 159(6): 1183-1196.
- Yick, J.L., S.R. Tracey & R.W.G. White. 2011. Niche overlap and trophic resource partitioning of two sympatric batoids co-inhabiting an estuarine system in southeast Australia. *J. Applied Ichthyol.*, 27(5): 1272-1277.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis. 4th edition*. Pearson Education. India. 718 p.

11. ANEXOS

Anexo 1. Lista de referencias usadas para construir el modelo topológico del área de estudio en el Pacífico colombiano. Se encuentran en formato de la revista *Estuarine Coastal and shelf Science*, en la cual será publicada.

- Acevedo, G., 1996. Contribución al estudio de la biología y la dinámica poblacional de los tiburones de la familia Carcharhinidae (Condrichthyes: Lamniformes) en la Ensenada de Panamá. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Adames, I.V., 2000. Contribución al conocimiento de la biología (hábitos alimenticios, reproducción y crecimiento) del camotillo *Pseudopeneus grandisquamis*, (Pisces: Mullidae) en el litoral Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Anislado-Tolentino, V., 2000. Ecología pesquera del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) en el litoral del estado de Michoacán, México. MSc thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México DF.
- Arroyave, D., 1998. Contribución al conocimiento de la biología y crecimiento de *Eugerres periche* (Evermann and Raidclaffe, 1917) en la costa pacífica colombiana. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Bethea, D.M., Buckel, J.A., Carlson, J.K., 2004. Foraging ecology of the early life stages of four sympatric shark species. *Marine Ecology Progress Series* 268, 245-264.
- Bohórquez-Herrera, J., 2006. Aspectos biológicos y pesqueros de los elasmobranquios capturados en el Parque Nacional Natural Gorgona y su área de influencia en los años 2004 y 2005. BSc thesis, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá.
- Bornatowski, H., Robert, M.C., Costa, L., 2007. Dados sobre alimentação de jovens do tubarão-tigre, *Galeocerdo cuvier* (Perón & Lesueur) (Elasmobranchii, Carcharhinidae) do sul do Brasil. *Pan-American Journal of Aquatic Science* 2(3), 10-13.

- Caicedo-Pantoja, J.A., 2005. Aspectos biológico-pesqueros de *Lutjanus peru* (Pisces: Lutjanidae) basado en las capturas de la pesca artesanal en el Parque Nacional Natural Gorgona, Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Caicedo-Peña, D.C., 2007. Algunos aspectos biológicos de *Achirus mazathlanus* y *Achirus klunzingeri* (Pisces: Achiridae) en la bahía de Buenaventura y el área de estudio, Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Castañeda-Suárez, J.D., Sandoval-Londoño, L.A., 2007. Hábitos alimentarios del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) en el Pacífico ecuatoriano. In: Martínez-Ortiz, J., Galván-Magaña, F. (Eds.), Tiburones en el Ecuador: Casos de estudio. EPESPO-PMRC, Manta, pp. 66-76.
- Castillo, L.F., 1998. Fluctuación poblacional (composición y abundancia) de la ictiofauna acompañante del camarón de aguas someras en el área de estudio, Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Cortés, E., C.A. Manier., R.E., Hueter. 1996. Diet, feeding habits, and diel feeding chronology of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, in southwest Florida. Bulletin of Marine Science 58(2), 353-367.
- Escobar, J.C., Ortiz, R., 1993. Algunos aspectos sobre la biología y crecimiento de *Pomadasys panamensis* (Steindachner, 1875) (Pisces: Haemulidae) de la costa pacífica colombiana. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Espinel, V.H., 1991. Estudio de la estructura del molino gástrico y cerdas filtrantes y su posible relación con la dieta preferencial o atribuida, en tres especies de camarones penaeidos (*Pennaeus occidentalis*, *P. stylirostris*, *P. vannamei*) de interés comercial del Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Espinosa, S., 1997. Aspectos de la biología y abundancia de *Caranx caninus* (Gunther, 1869) (Pisces: Perciformes: Carangidae) en un manglar de la Bahía de Buenaventura (Pacífico colombiano). BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Espinoza, M., T.M. Clarke., F. Villalobos-Rojas., I.S. Wehrtmann., 2012. Ontogenetic dietary shifts and feeding ecology of the rasptail skate *Raja velezi* and the

- brown smoothhound shark *Mustelus henlei* along the Pacific coast of Costa Rica, Central America. *Journal of Fish Biology* 81(5), 1578-1595.
- Espinoza, M., T.M. Clarke., F. Villalobos-Rojas., I.S. Wehrtmann., 2013. Diet composition and diel feeding behaviour of the banded guitarfish *Zapteryx xyster* along the Pacific coast of Costa Rica, Central America. *Journal of Fish Biology* 82(1), 286-305.
- Franco, A., 2008. Espectro trófico del tollo vieja *Mustelus henlei* (Pisces: Triakidae), capturado con red de arrastre camaronero y mallador, entre la parte norte de Buenaventura y boca San Juan, Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá.
- Galindo-Arana, E., 2010. Ecología trófica de los tiburones martillo (Carcharhiniformes: Sphyrnidae), en la zona central del Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- García-Manchola, A., 2005. Aspectos biológicos y pesqueros de tres especies de anguiliformes: *Gymnotorax equatorialis* (Pisces: Muraenidae), *Ophichthus frontalis* y *Echiopsis brunneus* (Pisces: Ophichthidae) en el Parque Nacional Natural Gorgona y su área de influencia, Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Gómez, G.O., 1996. Estudio preliminar sobre la biología poblacional de *Cynoscion phoxocephalus* (Pisces: Scianidae) en el Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Gutiérrez, G., 1991. Contribución al conocimiento de la biología (alimentación, reproducción y crecimiento) del atún aleta amarilla *Thunnus albacares* en el Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Gutiérrez, J., 2000. Aspectos de la biología del tamborero *Shpoeroides annulatus* en la zona del área de estudio, Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Gutiérrez-Giraldo, A.M., 1992. Contribución al conocimiento biológico de *Bagre panamensis* (Pisces: Ariidae) y notas taxonómicas sobre la familia Ariidae en áreas costeras del Pacífico de Colombia. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.

- López-García, J., A.F. Navia., P.A. Mejía-Falla., E.A. Rubio., 2012. Feeding habits of *Dasyatis longa* (Elasmobranchii: Myliobatiformes): sexual, temporal and ontogenetic effects. *Journal of Fish Biology* 80, 1563-1579.
- Lowe, C.G., Wetherbee, B.M., Crow, G.L., Tester, A.L., 1996. Ontogenetic dietary shifts and feeding behavior of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in Hawaiian waters. *Environmental Biology of Fishes* 47, 203-211.
- Madrid, N., Pineda, M., 1993. Evaluación de la biología y dinámica poblacional de la Jaiba *Callinectes arcuatus* Ordway, en el Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Mamian, L., Quintero, M., 1996. Aspectos biológicos y dinámica poblacional de los peces de la familia Polydactylidae en el Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Mancilla, S., 1993. Biología del robalo de giba *Centropomus unionesis* (Bocourt 1868) en la costa pacífica de Colombia. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Márquez, V. 2011. Aspectos biológicos de la raya espinosa *Urotrygon* sp. (Batoidea: Urotrygonidae) de la zona centro-sur del Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad de Antioquia, Medellín.
- Martínez-Ortiz, J., Fernández-Cabrera, M., Galván-Magaña, F., Estupiñan-Montaño, C., Cedeño-Figueroa, L., 2007. Biología, pesquería y comercialización del tiburón come perro *Carcharhinus leucas* (Müller & Henle, 1839) en aguas del Ecuador. In: Martínez-Ortiz, J., Galván-Magaña, F. (Eds.), *Tiburones en el Ecuador: Casos de estudio*. EPESPO-PMRC, Manta, pp. 90-98.
- Mateus, B., 1997. Estudio del contenido estomacal de cuatro especímenes de langostinos en la costa Pacífica colombiana *Penaeus vannamei* Boone (1931), *Penaeus occidentalis* Streets 1871, *Penaeus stylirostris* Stimpson 1871, *Penaeus californiensis* Holmes 1900 (Crustacea: Penaeidae). BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Mejía-Falla, P.A., A.F. Navia., A. Giraldo., 2006. Notas biológicas de la raya ocelada (*Zapteryx xyster*) en la zona central de pesca del Pacífico colombiano. *Investigaciones Marinas* 34(2),181-185.

- Méndez-Macias, J.S., Velásquez-Chiquito, V.M., 2007. Espectro trófico del tiburón cazón de leche, *Mustelus lunulatus* (Jordan & Gilbert, 1882), en Manta-Ecuador. In: Martínez-Ortiz, J., Galván-Magaña, F. (Eds.), Tiburones en el Ecuador: Casos de estudio. EPESPO-PMRC, Manta, pp. 83-89.
- Muñoz, O.F., 1999. Aspectos de la biología (crecimiento, hábitos alimenticios y reproducción) de *Brotula clarkae* (Pisces: Ophididae) en el Parque Nacional Natural Gorgona, Colombia. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Navia, A.F., 2002. Aspectos de la biología de los elasmobranquios capturados como fauna acompañante del camarón en aguas someras del Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Navia, A.F., P.A. Mejía-Falla., 2006. Aspectos biológicos, ecológicos y pesqueros de la fauna capturada incidentalmente en la pesca del camarón de aguas someras en el Pacífico colombiano. Documento Técnico No FS0206, Fundación SQUALUS, Cali.
- Navia, A.F., A. Giraldo., P.A. Mejía-Falla., 2006. Notas sobre la biología y dieta del tolo vieja (*Mustelus lunulatus*) de la zona central de pesca del Pacífico colombiano. Investigaciones Marinas 34(2), 217-222.
- Navia, A.F., P.A. Mejía., A. Giraldo., 2007. Feeding ecology of elasmobranchs fishes captured in the central fishing zone of the Colombian Eastern Tropical Pacific. BMC Ecology, 7,8.
- Navia, A.F., A. Torres., P.A. Mejía-Falla & A. Giraldo. 2011. Sexual, ontogenetic, temporal and spatial effects in the feeding ecology of *Urotrygon rogersi* (Elasmobranchii: Myliobatiformes). Journal of Fish Biology 78, 1213-1224.
- Navia, A.F., 2013. Función ecológica de tiburones y rayas en un ecosistema costero tropical del Pacífico colombiano. Ph.D thesis, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, México.
- Ortega-Lara, A., 1996. Aspectos de la biología y la abundancia de *Arius seemani* (Pisces: Siluriformes: Ariidae) en un manglar de la Bahía de Buenaventura (Pacífico colombiano). BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.

- Payan, L.F., A.F. Navia., E.A. Rubio., P.A. Mejía-Falla., 2011. Biología de *Rhinobatos leucorhynchus* en el Pacífico central de Colombia. Latin American Journal of Aquatic Research 39(2), 286-296.
- Puentes, V., Lasso, G.I., 1993. Estudio preliminar sobre la biología y dinámica poblacional del lenguado *Cyclopsetta querna* (Jordan y Bollman) (Pisces: Bothidae) en el Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Ramírez, A.V., A.F. Navia., E.A. Rubio., 2008. Food habits and feeding ecology of an estuarine fish assemblage of northern Pacific Coast of Ecuador. Pan-American Journal of Aquatic Science 3(3), 361-372.
- Ricci-Gonzales, O.L., 1995. Aspectos de la biología (alimentación, reproducción y crecimiento) de la Plumuda *Ophistonema* spp. Gill (1861) en el Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Rivas, M., 1998. Ecología trófica de algunas especies de peces en los PNN Sanquianga y Gorgona. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Rupert, E., Barnes, R.D., 1996. Zoología de invertebrados. McGraw-Hill, México, 1114 pp.
- Rojas, P.A., 2000. Contribución al conocimiento biológico de *Mustelus lunulatus* un recurso potencial en el Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Salina, S.P., 1996. Contenido estomacal y hábitos alimenticios de la carduma *Centengraulis mysticetus* (Gunther, 1866) en el Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Segura, C.E., 2005. Algunos aspectos biológicos de *Oligoplites refulgens* (Pisces: Carangidae) en la Bahía de Buenaventura y en el área de estudio Pacífico colombiano como fauna acompañante de la carduma *Cetengraulis mysticetus*. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Suarez, A., 1992. Contribución al conocimiento biológico (hábitos alimenticios, crecimiento y ciclo sexual) de *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae) en la costa Pacífica de Colombia. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.

- Tapiero, L., 1997. Contribución al conocimiento de la biología y dinámica poblacional de *Sphyrna lewini* (Pisces:Chondrychthyes) en el Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Tavares, R., F. Provenzano., 2000. Alimentación de los juveniles del tiburón macuira, *Carcharhinus limbatus* (Valenciennes.1839), en el Parque Nacional Archipiélago Los Roques, Venezuela. Acta Biológica Venezolana 20(1), 59-67.
- Tavares, R., 2008. Ocurrence, diet and growth of juvenile blacktip sharks, *Carcharhinus limbatus*, from Los Roques Archipelago National Park, Venezuela. Caribbean Journal of Science 44(3), 291-302.
- Torres-Rojas, Y., Hernández-Herrera, A., Galván-Magaña, F., 2006. Feeding habits of the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*, in Mazatlan waters, southern Gulf of California, México. Cybium 30(4), 85-90.
- Vélez, J.A., 1995. Aspectos sobre la biología (alimentación, reproducción y crecimiento) del atún barrilete *Katsunowus pelamis* (Linnaeus, 1758) en el Pacífico Oriental Tropical. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Zapata, L.A., 1992. Contribución al conocimiento de la biología, hábitos alimenticios y crecimiento en la carduma *Cetengraulis mysticetus* (Gunther, 1866) en el Pacífico colombiano. BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.
- Zanela, I., 2008. Caracterización de la pesca y algunos aspectos sobre la reproducción, alimentación y distribución del tiburón martillo *Sphyrna lewini*, Sphyrnidae, en el Pacífico de Costa Rica. MSc thesis, Universidad Nacional de Costa Rica, San José.
- Zuluaga, A., 1996. Aspectos biológicos de la lisa (Pisces: Mugilidae) en el área de estudio y sus alrededores (Pacífico colombiano). BSc thesis, Universidad del Valle, Cali.

Anexo 2. Lista de especies incluidas en la construcción de la red trófica del área de estudio.

No	Specie	No	Specie	No	Specie
1	<i>Acanthochiasma</i>	87	Dorippidae	173	Penaeidae
2	<i>Acantholithium</i>	88	<i>Euthynnus lineatus</i>	174	<i>Farfantepenaeus californiensis</i>
3	<i>Acanthometra</i>	89	<i>Echiopsis brunneus</i>	175	<i>Litopenaeus occidentales</i>
4	<i>Acanthospira</i>	90	Engraulidae	176	<i>Pennaeus</i> spp
5	<i>Achirus klunzingeri</i>	91	Equinodermos	177	<i>Litopenaeus stylirostris</i>
6	<i>Achirus mazathlanus</i>	92	Estomatopodos	178	<i>Litopenaeus vannamei</i>
7	<i>Aetobatus narinari</i>	93	<i>Eucinostomus</i> spp	179	<i>Peridinium</i>
8	Alfeidos	94	<i>Eugerres periche</i>	180	<i>Petrolistes zacae</i>
9	Algas	95	Eunicidae	181	Phyllococidae
10	<i>Alpehus</i> sp	96	<i>Euphylax</i> sp	182	<i>Phylostaurussp</i>
11	<i>Ambidexter panamensis</i>	97	<i>Eurypanopeus transversus</i>	183	Pleuronectiformes
12	Amphipodidae	98	Exocoetidae	184	Poliquetos
13	<i>Anchoa spinifer</i>	99	<i>Fistularia</i> sp	185	<i>Polydactylus approximans</i>
14	<i>Anchoa</i> spp	100	Fitoplancton	186	<i>Polydactylus opercularis</i>
15	<i>Anchovia macrolepidota</i>	101	Galappidae	187	<i>Polystira</i> spp
16	<i>Anchovia</i> spp	102	Galatheidae	188	<i>Pomadasys panamensis</i>
17	<i>Anisotremus</i> sp	103	<i>Galeocerdo cuvier</i>	189	Porcelanidae
18	Anomuros	104	Gasteropodos	190	<i>Porichthys margaritatus</i>
19	<i>Aratus pisonii</i>	105	Gigartacon	191	Portunidae
20	<i>Arenaeus mexicanus</i>	106	Glyceridae	192	<i>Portunus asper</i>
21	Ariidae	107	Goneplacidae	193	<i>Portunus</i> spp
22	<i>Ariopsis seemani</i>	108	<i>Goniopsis pulchra</i>	194	<i>Portunus xantusii</i>
23	Ascidias	109	Grapsidae	195	<i>Prionotus horrens</i>
24	<i>Astrolithium</i>	110	<i>Grapsus grapsus</i>	196	Pristigasteridos
25	Aulopiformes	111	<i>Gymnothorax equatorialis</i>	197	<i>Processa peruviana</i>
26	<i>Bagre panamensis</i>	112	<i>Halichoeres chierchiae</i>	198	Procesidae
27	Balistidae	113	<i>Halichoeres dispilus</i>	199	<i>Pseudupeneus grandisquamis</i>
28	<i>Bathygobius</i> sp	114	<i>Halichoeres notospilus</i>	200	<i>Pseudosquilla similix</i>
29	Batrachoididae	115	<i>Harengula thrissina</i>	201	Pteropodos
30	Beloniformes	116	<i>Haemulopsis nitidus</i>	202	<i>Rhinobatos leucorhynchus</i>
31	<i>Benthesicymus tanneri</i>	117	<i>Halichoeres aestuaricola</i>	203	<i>Raja velezi</i>
32	<i>Bidulphia</i>	118	<i>Hepatus</i> sp	204	Rannidae
33	Bivalvos	119	Hippidae	205	Rhizosolenia
34	<i>Bollmania chlamydes</i>	120	Ictioplancton	206	Skeletonema
35	Bothidae	121	<i>Iliacantha hancocki</i>	207	Scianidae
36	Brachyura	122	Isopodos	208	<i>Scomberomorus sierra</i>
37	<i>Bregmaceros bathymaster</i>	123	<i>Katsuwonus pelamis</i>	209	Scombridae
38	<i>Brotula clarkae</i>	124	Lenguados	210	Scorphaeniformes
39	Bucciniade	125	<i>Lile stolifera</i>	211	Scyphozoa
40	Calappidae	126	<i>Loligo gahi</i>	212	<i>Selene peruviana</i>
41	<i>Callinectes arcuatus</i>	127	<i>Loligo</i> sp	213	<i>Sergia inoa</i>
42	<i>Callinectes</i> spp	128	Lolinginidae	214	<i>Sesarma rhizophorae</i>
43	<i>Callinectes toxotes</i>	129	<i>Lolliguncula panamensis</i>	215	<i>Sicyonia picta</i>
44	Camarones	130	<i>Lutjanus argentiventris</i>	216	<i>Solenocera agassizi</i>
45	Cangrejos	131	<i>Lutjanus guttatus</i>	217	Sphaerozoum
46	Capitelidae	132	<i>Lutjanus peru</i>	218	<i>Sphoeroides annulatus</i>
47	Carangidae	133	<i>Machrobrachium</i> spp	219	Sphyraena

48	<i>Caranx caninus</i>	134	Macroalgas	220	<i>Sphyrna lewini</i>
49	<i>Caranx</i> sp	135	<i>Macrodon mordax</i>	221	<i>Sphyrna corona</i>
50	<i>Carcharhinus leucas</i>	136	<i>Melosirasp</i>	222	<i>Sphyrna media</i>
51	<i>Carcharhinus limbatus</i>	137	<i>Metapenaeopsis beebi</i>	223	<i>Sphyrna tiburo</i>
52	Caridea	138	Moluscos	224	Spionidae
53	Cefalopodos	139	<i>Mugil curema</i>	225	<i>Squilla panamensis</i>
54	<i>Centropomus unionensis</i>	140	Mugilidae	226	<i>Squilla</i> parva
55	Ceratium	141	Munida	227	<i>Squilla</i> spp
56	<i>Cetengraulis mysticetus</i>	142	<i>Muraena</i> sp	228	Squillidae
57	Chaenopsidae	143	<i>Mustelus lunulatus</i>	229	<i>Stellifer oscitans</i>
58	Chaetoceros	144	<i>Mustelus henlei</i>	230	<i>Stellifer</i> sp
59	Chaetognatos	145	<i>Narcine leoparda</i>	231	<i>Stenorhynchus debilis</i>
60	<i>Chloroscombrus</i> sp	146	Natantia	232	Sternaspidae
61	Cianobacterias	147	Navicula	233	<i>Strongylura</i> sp
62	Cirratulidae	148	Nemertinos	234	<i>Sicyonia dorsalis</i>
63	Cirripedia	149	Nephtidae	235	<i>Symphurus</i> sp
64	<i>Citharichthys gilberti</i>	150	Nereididae	236	Synodontidae
65	Clupeidae	151	<i>Nereis</i>	237	Terebillidae
66	Clupeiformes	152	Nucula	238	Terebridae
67	Cnidarios	153	<i>Ocypode</i> spp	239	Tetraplagia
68	Congridae	154	<i>Ogyrides alphaerostris</i>	240	<i>Thalassoma lucasanum</i>
69	Copepodos	155	<i>Oligoplites</i> sp	241	Thalassoxantium
70	Coscinodiscus	156	<i>Oligoplites refulgens</i>	242	Thunnus albacares
71	Crustaceos	157	Oligoquetos	243	Tortugas
72	Cuvieridae	158	Olividae	244	<i>Trachypenaeus pacificus</i>
73	<i>Cyclopsetta querna</i>	159	Onuphidae	245	<i>Trachypenaeus</i> spp
74	Cymatidae	160	Ophichthidae	246	<i>Trichiurus nitens</i>
75	Cynoglosidae	161	<i>Ophichthus frontalis</i>	247	Trichuridae
76	<i>Cynoscion albus</i>	162	<i>Opisthonema libertate</i>	248	<i>Triplagiacantha</i> spp
77	<i>Cynoscion phoxocephalus</i>	163	<i>Opistonema</i> spp	249	<i>Triposoleniaspp</i>
78	<i>Cynoscion</i> sp	164	<i>Opisthopterus</i> sp	250	<i>Urotrygon aspidura</i>
79	<i>Cynoscion annalis</i>	165	Ostracodos	251	<i>Urotrygon rogersi</i>
80	<i>Dasyatis longa</i>	166	<i>Pachygrapsus transversus</i>	252	<i>Urotrygon</i> spp
81	Detritos	167	Palacidae	253	Xanthidae
82	<i>Diapterus</i> sp	168	<i>Palaemon</i> sp	254	<i>Xiphopeneus</i> sp
83	Diatomeas	169	Palaemonidae	255	<i>Zapteryx xyster</i>
84	Dinoflagelados	170	<i>Panopeus purpureus</i>	256	Zooplancton
85	<i>Diplectrum</i> spp	171	<i>Parthenope hyponica</i>		
86	Ditylum	172	Peces		

Anexo 3. Conformación taxonómica de los grupos de equivalencia regular identificados en la red trófica del área de estudio.

Nodo 1	Nodo 2	Nodo 3	Nodo 4
Scorphaeniformes	Macrodon mordax	Aulopiformes	Anchoa spp
Serranidae	Mugilidae	Beloniformes	Anchovia
	Muraena sp	<i>Citharichthys gilberti</i>	Ariidae
	Rannidae	<i>Cynoscion sp</i>	Balistidae
			Fistularia sp
			<i>Haemulopsis nitidus</i>
			<i>Loligo sp</i>
			<i>Loliguncula panamensis</i>
			Sphyræna
			<i>Stellifer sp</i>
nodo5	Nodo 6	Nodo 7	Nodo 8
Peces	Amphipoda	Stromatidae	Carangidae
Penaeidae	<i>Arenaeus mexicanus</i>	Sycionia	Cynoglosidae
Litopenaeus spp	Astrolithium		Engraulidae
Peridinium	Batrachoididae		<i>Euphylax sp</i>
Pristigasteridae	Cangrejos		
Rhizosolenia	Ceratium		
Solenocera agassizi	Copepodos		
Sphaerozoum	Coscinodiscus		
Tetraplagia	Detritos		
Thalassoxantium	Diatomeas		
Trachypenaeus spp	Ditylum		
Triplagiacantha	Dorippidae		
	Fitoplancton		
	Galatheidæ		
	Ictioplancton		
	Leucosidae		
	Majidae		
	Melosira		
	Oligoquetos		
	Onuphidae		
	Phylostaurus		
	Poliquetos		
	Porcelanidae		
	Portunus spp		
	Triposolenia		
	Xanthidae		
Nodo 9	Nodo 10	Nodo 11	Nodo 12
Pleuronectiformes	<i>Xiphopeneus sp</i>	Squilla spp	Bivalvos

Portunidae
Scianidae
Scombridae

Zooplankton

Squillidae
Synodontidae
Teuthida

Bothidae
Brachyura
Calappidae
Callinectes spp
Camarones
Clupeidae
Crustaceos
Gasteropodos
Gobiidae
Isopodos
Lolinginidae
Ophichthidae
Ophidiidae
Pandalidae
Paralichthyidae

Nodo 13	Nodo 14	Nodo 15	Nodo 16
	<i>Anisotremus sp</i>	<i>Acanthaxius caespitosa</i>	<i>Ogyrides alphaerostris</i>
	Anguiliformes	Acanthochiasma	Oligoplites sp
	Anomuros	Acantholithium	<i>Processa peruviana</i>
	<i>Aratus pisoni</i>	Acanthometra	Processidae
	<i>Bathygobius sp</i>	Acanthospira	
	<i>Bregmaceros bathymaster</i>	Algas	
	<i>Chloroscombrus sp</i>	<i>Benthesicymus tanneri</i>	
	Cuvieridae	Bidulphia	
	Diplectrum	Chaenopsidae	
	<i>Euthynnus lineatus</i>	Chaetoceros	
	Scyphozoa	Chaetognatos	
	<i>Sesarma rhizophorae</i>	Cianobacterias	
	<i>Strongylura sp</i>	Gigartacon	
	<i>Thalassoma lucasanum</i>	Glyceridae	
	Trichuridae	Munida	
		Navicula	
		Ostracodos	
		Palaemonidae	
		Sceletonema	
		Sergia inoa	
		Spionidae	
		Sternaspidae	
		Terebillidae	
		Terebridae	
Nodo 17	Nodo 18	Nodo 19	Nodo 20
Dinoflagelados	Alfeidos	Angioespermas	<i>Bollmania chlamydes</i>
Eunicidae	<i>Alpehus sp</i>	Caridea	<i>Callinectes toxotes</i>
Hepatus sp	<i>Ambidexter panamensis</i>	Congridae	<i>Caranx sp</i>

Hippidae	Ascidias	Goneplacidae	<i>Cynoscion analis</i>
<i>Pseudosquilla similis</i>	Bucciniade	Grapsidae	<i>Prionotus horrens</i>
Pteropodos	Capitelidae	Lophiidae	<i>Symphurus</i> sp
	Cirratulidae	Macroalgas	<i>Trichiurus nitens</i>
	Cnidarios		
	<i>Iliacantha hancocki</i>		
	Lysiosquillidae		
	Nemertinos		
	Nephtyidae		
	Nereididae		
	Nucula		
	Phyllodocidae		
	Palacidae		

Nodo 21	Nodo 22	Nodo 23	Nodo 24
Aves marinas	<i>Sphoeroides annulatus</i>	<i>Larimus pacificus</i>	<i>Mustelus henlei</i>
<i>Carcharhinus limbatus</i>	<i>Urotrygon rogersi</i> (a)	<i>Mustelus lunulatus</i> (a)	<i>Ophichthus frontalis</i>
Coryphaenidae		<i>Opisthonema libertate</i>	<i>Litopenaeus stylirostris</i>
<i>Cynoscion phoxocephalus</i>		<i>Farfantepenaeus californiensis</i>	<i>Polydactylus approximans</i>
<i>Tursiops truncatus</i>		<i>Polydactylus opecularis</i>	
<i>Katsuwonus pelamis</i>		<i>Pomadasys panamensis</i>	
		<i>Pseudupeneus grandisquamis</i>	
<i>Lutjanus guttatus</i>		<i>R. leucorhynchus</i> (j)	
<i>Lutjanus peru</i>		<i>Selene peruviana</i>	
<i>Sphyrna lewini</i> (a)		<i>Sphyrna lewini</i> (j)	
		<i>Thunnus albacares</i>	
		Tortugas	
Nodo 25	Nodo 26	Nodo 27	Nodo 28
<i>Achirus klunzingeri</i>	<i>Eugerres periche</i>	<i>Dasyatis longa</i> (a)	<i>Brotula clarkae</i>
<i>Achirus mazatlanus</i>	<i>Mustelus lunulatus</i> (j)	<i>Diapterus</i> sp	<i>Callinectes arcuatus</i>
<i>R. leucorhynchus</i> (a)	<i>Opisthonema</i> spp	<i>Echiopsis brunneus</i>	<i>Cetengraulis mysticetus</i>
<i>Scomberomorus sierra</i>	<i>Litopenaeus occidentalis</i>	<i>Eucinostomus</i> spp	<i>Dasyatis longa</i> (j)
<i>Urotrygon</i> sp			<i>Urotrygon aspidura</i>
			<i>Urotrygon rogersi</i> (j)
Nodo 29	Nodo 30	Nodo 31	Nodo 32
<i>Bagre panamensis</i>	<i>Caranx caninus</i>	<i>Aetobatus narinari</i>	<i>Carcharhinus leucas</i>
<i>Cyclposetta querna</i>	<i>Centropomus unionensis</i>	<i>Arius seemani</i>	<i>Galeocerdo cuvier</i>
<i>Sphyrna media</i>	<i>Gymnothorax equatorialis</i>	<i>Haemulopsis leuciscus</i>	
<i>Zapteryx xyster</i> (a)	<i>Harengula thrissina</i>	<i>Mugil curema</i>	
	<i>Litopenaeus vannamei</i>	<i>Narcine leoparda</i>	
	<i>Raja velezi</i> (j)	<i>Oligoplites refulgens</i>	
	<i>Raja velezi</i> (a)	<i>Sphyrna tiburo</i>	
	<i>Sphyrna corona</i>	<i>Stellifer oscitans</i>	
		<i>Zapteryx xyster</i> (j)	

Anexo 4. Contribuciones generadas durante el doctorado.

Producción derivada del tema de investigación doctoral, publicada en revistas arbitradas o capítulos de libro

1. Navia, A.F., E. Cortés, F. Jordán, V.H. Cruz-Escalona & P.A. Mejía-Falla. 2012. Changes to marine trophic networks caused by fishing. pp. 417-452, In: Mahamane, A. (Ed.), Diversity of Ecosystems. Intech, Croatia. ISBN: 978-953-51-0572-5.
2. Navia, A.F., E. Cortés & P.A. Mejía-Falla. 2010. Topological analysis of the ecological importance of elasmobranch fishes: the Gulf of Tortugas food web, Colombian pacific ocean, as a case study. Ecological Modelling 221: 2918-2926.

Producción derivada del tema de investigación doctoral publicada en revistas no arbitradas (invitación para el volumen especial sobre networks).

3. Navia, A.F., E. Cortés & V.H. Cruz-Escalona. In press. Use of network analysis in food web conservation. Current Conservation. 8(2):

Producción derivada del tema de investigación doctoral sometida para evaluación

4. Navia, A.F., V.H. Cruz, & A. Giraldo. Structural analysis of a marine tropical food web: a useful approach for ecosystem management? Estuarine and Coastal Shelf Science.

Producción derivada del proyecto de investigación que soportó la tesis doctoral y que aunque no aparece en el informe final por cuestión de espacio, conforma parte de la base de datos con la que se construyó y analizó el modelo de la red trófica.

5. López-García, J. A. F. Navia, P.A. Mejía-Falla & E. A. Rubio. 2012. Feeding habits of *Dasyatis longa* (Elasmobranchii: Myliobatiformes): sexual, temporal and ontogenetic effects. Journal of Fish Biology. 80: 1563-1579.
6. Payan, L. F., A. F. Navia., E. A. Rubio & P. A. Mejía-Falla. 2011. Biología de *Rhinobatos leucorhynchus* en el Pacífico central de Colombia. Latin American Journal of Aquatic Research. 39(2): 286-296.

Changes to Marine Trophic Networks Caused by Fishing

Andrés F. Navia^{1,2}, Enric Cortés³, Ferenc Jordán⁴,
 Víctor H. Cruz-Escalona² and Paola A. Mejía-Falla¹

¹*Fundación Colombiana Para la Investigación y
 Conservación de Tiburones y Rayas SQUALUS*

²*Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional*

³*NOAA, National Marine Fisheries Service, Panama City Laboratory*

⁴*The Microsoft Research – University of Trento COSBI, Trento*

¹*Colombia*

²*México*

³*USA*

⁴*Italy*

1. Introduction

Multiple anthropogenic sources, such as contamination, habitat degradation, eutrophication, and, more recently, fishing, have steadily been impacting marine ecosystems for at least the past two centuries, generating probably irreversible structural and functional changes (Estes et al., 2011; Lotze & Milewski, 2004). In particular, increasing fishing pressure during the past 50 years and habitat degradation have had a wide range of impacts on ecosystems worldwide, which are reflected in changes in abundance, spatial distribution, productivity, and structure of exploited communities (Blaber et al., 2000; Hall, 1999; Jackson et al., 2001; Lotze et al., 2006; Myers & Worm, 2005). These impacts on community structure and function have been widely documented and quantified in many marine ecosystems (Haedrich & Barnes, 1997; Jennings & Kaiser, 1998; Pauly et al., 1998; Sala et al., 2004; Worm et al., 2006; Yemane et al., 2005).

Some authors have suggested that, although changes in species composition are an important indicator to identify perturbed ecosystems, a holistic knowledge allowing identification of structural and functional effects could emerge from the study of communities as networks interconnected by trophic interactions (Bascompte et al., 2005; Dunne et al., 2002). Owing to the relatively stable characteristics of trophic networks, these interactions can provide information on species relationships within a community and how human activities could be degrading ecosystems (Dell et al., 2005).

Recent publications that have assessed the relationship between fishing and possible alterations of direct and indirect trophic relationships within impacted ecosystems have detected strong ecological effects, such as trophic cascades and changes in ecosystem control equilibrium, either top-down or bottom-up (Barousse et al., 2009; Baum & Worm, 2009;



Topological analysis of the ecological importance of elasmobranch fishes: A food web study on the Gulf of Tortugas, Colombia

Andrés F. Navia^{a,b,c}, Enric Cortés^{d,*}, Paola A. Mejía-Falla^{a,b}

^a Fundación Colombiana para la Investigación y Conservación de Tiburones y Rayas, SQUALUS, Carrera 79 No 6-37, Cali, Colombia

^b Grupo de Investigación en Ecología Animal, Departamento de Biología, Universidad del Valle, A.A. 25300, Cali, Colombia

^c Programa de Doctorado en Ciencias Marinas, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, A.P. 592, La Paz, B.C.S. México

^d National Oceanographic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service, Panama City, FL 32408, USA

ARTICLE INFO

Article history:

Received 17 March 2010

Received in revised form 31 August 2010

Accepted 7 September 2010

Available online 1 October 2010

Keywords:

Sharks

Skates

Rays

Food webs

Key species

Mesopredators

ABSTRACT

We built a trophic network based on a matrix of interspecific trophic relationships to assess the role of elasmobranch fishes in shaping community structure of the Gulf of Tortugas in the Colombian Pacific Ocean. We analyzed diet similarities to define trophic components (nodes) – rather than taxonomical groups – in the network. We evaluated the ecological function of species or trophic entities through topological analysis of their structural importance in trophic networks by applying one local and several mesoscale network indices. We found that top predatory elasmobranchs play an important ecological role in top-down control and in propagating indirect effects through the system owing to high values of the node degree, centrality and topological importance indices. However, invertebrates and teleost fishes had higher connectivity and topological importance than other elasmobranchs in the network before and after removal of top predators from the system. Results from our study thus suggest that elasmobranchs at intermediate trophic levels – commonly referred to as “mesopredators” – are not so important in all complex coastal ecosystems as previously reported.

Published by Elsevier B.V.

1. Introduction

A central theme in the study of trophic networks is how interspecific relationships affect ecosystem dynamics and stability (Pimm, 2002; De Ruiter et al., 2005). The importance of these interactions has given rise to the development of concepts such as multispecies management (May et al., 1979; Yodanis, 2000) or system perspective (Grant et al., 1997), which recognize the need to understand the interactions of not only one species, but of most or all species to model more accurate responses to the dynamics of each system under study (Jordán et al., 2006).

Despite the supposed importance of elasmobranchs in marine trophic network interactions (Stevens et al., 2000; Wetherbee and Cortés, 2004), there are very few studies that have assessed the effect of elasmobranch predation on populations of their prey (direct effects), with a few exceptions that have examined interactions with marine mammals. For example, Lucas and Stobo (2000) and Bowen et al. (2003) suggested that sharks played an important role in the decline of sea lions in Sable Island, and McCosker (1985) proposed a top-down effect of sharks on pinnipeds. García-Gómez (2000) suggested that top shark species are important density reg-

ulators because when their biomass decreases that of some of their prey increases significantly.

It has been proposed that ray predation can have a strong impact on benthic prey (Thrush et al., 1994; Myers et al., 2007), to the extent of creating population sinks in specific locations (Peterson et al., 2001). Behaviorally mediated indirect interactions between elasmobranch fishes and their prey have also been suggested as mechanisms to understand community dynamics, whereby the presence or absence of elasmobranch predators condition the behavior and habitat use of their prey (“risk effect”; Heithaus and Dill, 2002; Dill et al., 2003; Heithaus et al., 2008).

Some approaches to understanding the ecological role of elasmobranch fishes, especially sharks, have used mass-balance ecosystem models (e.g., Ecopath with Ecosim (Walters et al., 1997)), based on assessment of direct density-dependent effects, and have produced contrasting results. Manickchand-Heileman et al. (1988) concluded that although sharks occupy the highest trophic levels in the Gulf of Mexico, the effect of an increase in their population size on the rest of the community is small. Kitchell et al. (2002) found that oceanic sharks are not key species in the north central Pacific Ocean, and Carlson (2007) also found that a population reduction of sharks in Apalachicola Bay in the Gulf of Mexico did not result in strong top-down effects such as trophic cascades. In contrast, Stevens et al. (2000), García-Gómez (2000), and Fernández et al. (2001) found that changes in abundance of different shark species

* Corresponding author. Tel.: +1 850 2346541x220; fax: +1 850 2353559.
E-mail address: enric.cortes@noaa.gov (E. Cortés).

USE OF NETWORK ANALYSIS IN FOOD WEB CONSERVATION

Andrés Felipe Navia^{1,2}, Enric Cortés³, Víctor Hugo Cruz-Escalona²

¹ Fundación Colombiana para la Investigación y Conservación de Tiburones y Rayas, SQUALUS, Carrera 79 No 6-37, Cali, Colombia. anavia@squalus.org

² Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, Apartado Postal 592, La Paz, Baja California Sur, México.

³ National Marine Fisheries Service, Panama City, FL 32408, USA

Human pressure exerted on both marine and terrestrial ecosystems has increased in the past few decades leading to significant, often irreversible, changes in many of these ecosystems. Some of the strongest sources of pressure include habitat destruction or degradation, contamination, fishing, and hunting, all of which have caused changes in the abundance and distribution of species, the productivity of ecosystems, and even in the organization required for the adequate functioning of these ecosystems. Although the organization and function of ecosystems, in particular trophic webs, is a dynamic process designed to respond to natural stressors over a long time scale, human action has imposed strong pressure on ecosystems over time periods that are too short for these environments to respond satisfactorily to the new conditions.

This state of affairs has given rise to numerous approaches to try to understand how human activities have modified, are modifying, and will alter different ecosystems under pressure. On the way to gaining this understanding, numerous differences and controversies have emerged among researchers, not so much as to whether humans cause deleterious effects, but rather about the magnitude and extent of such effects. One of the most often used, and thus discussed, approaches is the study of trophic networks and the associated effects of human activity. For example, some research suggests that intense fishing pressure exerted in the past 50 years has drastically modified the composition of marine food webs compared to unexploited conditions. In contrast, without denying effects on marine environments, other researchers propose that changes observed in the composition of marine trophic webs are more indicative of the species targeted by fisheries, which have changed through time, than to network degradation. At a more complex level, some studies suggest that human activity has substantially altered existing trophic relationships among species within the networks, leading to network reorganization a few years after being impacted by humans.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64

Structural analysis of a marine tropical food web: a useful approach for ecosystem management?

Andrés Felipe Navia^{a,b,c,*}, Víctor Hugo Cruz-Escalona^a, Alan Giraldo^c

1. *Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politecnico Nacional, Avenida Instituto Politecnico Nacional S/, Colonia Playa Palo de Santa Rita, La Paz, Baja California Sur, Mexico.*
2. *Fundación colombiana para la investigación y conservación de tiburones y rayas, SQUALUS, Carrera 79 No. 6-37, Cali, Colombia.*
3. *Grupo de investigación en Ecología Animal, Sección de Zoología, Departamento de Biología, Universidad del Valle. A.A. 25360, Cali, Colombia.*

* Corresponding author: anavia@squalus.org; Tel: 57-2-3705589

Abstract

We conducted a structural analysis of a tropical marine food web to evaluate how this network responds to anthropogenic factors such as the removal of species by fisheries. We used detailed quantitative information on the stomach contents of 80 predator species (elasmobranchs, teleosts, and invertebrates) collected in the Golfo de Tortugas (Colombia) between 1990 and 2009. We applied three conceptual models of network structure (random, small-world, and scale-free) to evaluate system behavior and tolerance to perturbations. Our results suggest that this network has small-world structure and scale-free properties. The impact on one species may therefore spread to many species through short interaction chains; only a few nodes with high centrality values would support the network structure. However, contrary to current theory, our analysis revealed no direct relationships between

Feeding habits and trophic ecology of *Dasyatis longa* (Elasmobranchii: Myliobatiformes): sexual, temporal and ontogenetic effects

J. LÓPEZ-GARCÍA*†, A. F. NAVIA*, P. A. MEJÍA-FALLA* AND E. A. RUBIO‡

*Fundación colombiana para la investigación y conservación de tiburones y rayas SQUALUS, Carrera 79 No. 6-37, Cali, Colombia and ‡Sección Biología Marina, Universidad del Valle, Carrera 13 No 100-00, Cali, Colombia

Sexual, ontogenetic and temporal effects in the diet of *Dasyatis longa* were evaluated to determine feeding habits and trophic ecology. Numeric indices and the index of relative importance were applied to establish the feeding strategy of the species. Independence of the diet with respect to sex, dry or rainy season and size was evaluated with contingency tables, correspondence analysis and multivariate analysis (MANOVA). The trophic relationships of *D. longa* (by sex and size intervals) were determined using Levin's niche breadth index and the Pianka's diet overlap index and their significance was determined by null models. The trophic level for each size interval and the species was also calculated. *Dasyatis longa* showed a narrow niche breadth feeding mainly on shrimps and fishes and its diet was dependent on size, but not on sex or season. Juvenile individuals (class I) fed on shrimps, sub-adults (class II) on fishes and adults (class III) on stomatopods. Significant overlaps between size classes I and II and classes II and III were found. The trophic level shows *D. longa* to be a secondary or tertiary consumer. Due to considerable fishing pressures on shrimps, the principal prey of *D. longa*, it will be important to determine their ability to adapt to changes in prey populations.

© 2012 The Authors

Journal of Fish Biology © 2012 The Fisheries Society of the British Isles

Key words: batoids; feeding ecology; niche overlap.

INTRODUCTION

The feeding preferences of predatory fishes are complex. They are influenced by a number of different factors, including the availability, mobility and abundance of prey, environmental factors, developmental stage and sex (Muto *et al.*, 2001; Wetherbee & Cortés, 2004; Rinewalt *et al.*, 2007). In the ecology of communities, the division of resources has long been seen as one of the key processes of diversification. This process increases tolerance to niche overlap, permitting the coexistence of closely related, ecologically equivalent species (Root, 1967; Schoener, 1974). Recent studies have attributed important population regulatory functions to batoids due to the population decline experienced by their predators, an effect known as mesopredator release (Myers *et al.*, 2007; Heithaus *et al.*, 2008; Ferretti *et al.*, 2010). Further information regarding the diets and trophic relations of these species is necessary, however, to confirm this hypothesis (Navia *et al.*, 2010).

†Author to whom correspondence should be addressed. Tel.: +57 2 3705589; email: jlopez@squalus.org

Research Article

**Biología de la raya guitarra *Rhinobatos leucorhynchus* (Günther, 1867)
(Rajiformes: Rhinobatidae) en el Pacífico colombiano**

Luis Fernando Payán¹, Andrés Felipe Navia¹, Efraín A. Rubio² & Paola Andrea Mejía-Falla¹

¹Fundación Colombiana para la Investigación y Conservación de Tiburones y Rayas, SQUALUS
Carrera 79 N° 6-37, Cali, Colombia

²Universidad del Valle, Departamento de Biología, Sección de Biología Marina
A.A. 25360, Cali, Colombia

RESUMEN. La raya guitarra *Rhinobatos leucorhynchus* es comúnmente capturada como fauna acompañante en la pesca del camarón de aguas someras del Pacífico colombiano, tanto a nivel industrial como artesanal. A partir de 286 ejemplares capturados incidentalmente entre 2001 y 2007, se estudiaron diferentes aspectos biológicos de esta especie. Las hembras fueron proporcionalmente más grandes que los machos, aunque el crecimiento fue similar en ambos sexos (alométrico). Los embriones no presentaron diferencias sexuales significativas ni en talla ni en peso. La proporción sexual en adultos fue 2,4:1 (hembras-machos), mientras que en embriones esta proporción fue de 1:1. El 51,5% de machos presentó claspers desarrollados y calcificados y el 56,5% de las hembras estaban grávidas, presentando fecundidades entre 1 y 6 embriones, con tallas entre 3 y 19,5 cm, sugiriendo una talla de nacimiento entre 19 y 19,5 cm LT. La talla mediana de madurez de las hembras fue menor que la de machos (48,48 cm y 51,18 cm LT, respectivamente), y las hembras presentaron crías a partir de 44 cm LT. Los hábitos alimentarios de esta especie mostraron 30 ítems presa, con camarones de la familia Penaeidae, y especialmente *Trachypenaes* sp. como alimento principal. La raya guitarra presentó diferencias significativas en la dieta de machos y hembras, y la amplitud de nicho indicó que es especialista en su dieta. Los resultados de este estudio aportan información útil para plantear medidas de manejo de *R. leucorhynchus*, especie que requiere atención, dado sus características biológicas y su importancia comercial y de consumo.

Palabras clave: batoideos, reproducción, crecimiento, dieta, ecología alimentaria.

**Biology of the guitar ray *Rhinobatos leucorhynchus* (Günther, 1867)
(Rajiformes: Rhinobatidae) in the Colombian Pacific**

ABSTRACT. The guitar ray *Rhinobatos leucorhynchus* is commonly caught as by-catch of industrial and artisanal shrimp trawling in the shallow waters of the Colombian Pacific. The biological aspects of this species were studied using 286 animals caught as by-catch between 2001 and 2007. The females were proportionally larger than males, although growth was similar (allometric) for both sexes. The embryos showed no significant differences by sex in either size or weight. The adult sex ratio was 2.4:1 (females-males), whereas in embryos this ratio was 1:1. 51.5% of males, 51.5% had developed, calcified claspers, and 56.5% of females were pregnant, carrying between 1 and 6 embryos of 3 to 19.5 cm, suggesting a size at birth of 19 to 19.5 cm TL. The median size at maturity for females was lower than that of males (48.48 cm and 51.18 cm TL, respectively), and the females had embryos starting at 44 cm TL. The feeding habits of this species showed 30 prey items, with shrimp from the Penaeidae family and especially *Trachypenaes* sp. as main food. The diets of male and female guitar rays differed significantly, and the niche breadth indicated that this species has a specialist diet. The results of this study provide useful information for proposing management measures for *R. leucorhynchus*, a species that requires attention given its biological characteristics and its importance in terms of commerce and human consumption.

Keywords: batoids, reproduction, growth, diet, feeding ecology.