



Magíster en Ecología Marina UCSC

Universidad Católica de la Santísima Concepción

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA TRÓFICA DEL TIBURÓN PINTARROJA *Schroederichtys chilensis*
(GUICHENOT, 1848) EN AMBIENTES CONTRASTANTES DE LA COSTA CENTRO-
SUR DE CHILE

Por

SARA MARGARITA VÁSQUEZ CASTILLO

TESIS PARA OPTAR AL
GRADO DE MAGÍSTER EN ECOLOGÍA MARINA

Director de Tesis: KONRAD GÓRSKI

Co-Director de Tesis: IVÁN HINOJOSA

Concepción, Chile

Agosto, 2019



Magíster en Ecología Marina **UCSC**

Universidad Católica de la Santísima Concepción

FACULTAD DE CIENCIAS

**ECOLOGÍA TRÓFICA DEL TIBURÓN PINTARROJA *Schroederichtys chilensis*
(GUICHENOT, 1848) EN AMBIENTES CONTRASTANTES DE LA COSTA CENTRO-
SUR DE CHILE**

Por

SARA MARGARITA VÁSQUEZ CASTILLO

Tesis para optar al grado de Magíster en Ecología Marina

Director de Tesis: **KONRAD GÓRSKI**

Co-Director de Tesis: **IVÁN HINOJOSA**

El autor y el Director de Tesis certifican que la investigación presentada es original y cumple con las normas establecidas para todo aspecto relativo a su ejecución.

Concepción, Chile

2019

Dedico esta tesis a mi familia en Panamá, mi papa Roberto, mi mama Cynthia, mi hermana Vanessita, mi tillita y mi linda abuelita Amandita. El aporte científico que pueda generar esta tesis quisiera que llegara algún día a cada uno de los pescadores, mariscadores y sus familias de Caleta Lengua, Chome, Perone y Tumbes, por lo cual también les dedico a ellos esta tesis.

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis es el resultado del apoyo de la Universidad Católica de la Santísima Concepción, el laboratorio 23, el laboratorio 22 y el Centro de Investigación en Biodiversidad y Ambientes Sustentables (CIBAS) de la UCSC. Agradezco el apoyo económico otorgado durante todo el Programa de Magíster en Ecología Marina, la Beca de Arancel, la Beca de Manutención, Beca de Instructoría y la Beca de Término de Tesis. Agradezco también a PADI Foundation por el financiamiento económico parcial de los análisis de isótopos estables.

La idea de conocer la ecología del tiburón pintarroja y su relación con las macroalgas pardas nació mientras buceamos con mis compañeros del Magíster, los profesores a cargo, y yo, en el curso de Ecología Poblacional del primer año del programa de Magíster. Por esto, deseo expresar mis agradecimientos al Dr. Konrad Górski, Dr. Iván Hinojosa y al Dr. Mario George-Nascimento por todos sus conocimientos, la dirección, la constancia, por el apoyo y respeto a mis ideas que permitieron la realización de esta tesis. A la Dra. Nicole Colin, por ayudarme en la estadística y en la toma de muestras de tejidos de los individuos de tiburón pintarroja. A Aldo Poblete por proporcionar las muestras de aleta de tiburones de aguas profundas.

Al capitán de embarcación Jaime Martínez, al tripulante de embarcación José Cruz, a Bernardo Pedreros “Don Berni”, a Segundo Escobar “Don Morocco” y al Prof. Jesús García que me acompañaron en salidas de buceo y la realización de los experimentos en la Estación de Biología Marina “Abate Juan Ignacio Molina” en Lenga. A Don Adrián de Caleta Tumbes, a Don “Pejerrey” y a cada uno de los pescadores que brindaron su ayuda o aportaron algún conocimiento de vital importancia para la realización de esta tesis.

A mis compañeros del programa de Magíster y colegas Paula Ruiz, Marco Quispe, Ruby López, Miguel Bascur, Stefanía Pérez, Francis Lara, Mayra Núñez, Eduardo Segura, Jorge Lazo, Fabián Guzmán, Lewis Hein, Sam Siomko y Elba Avilés por el apoyo en salidas de terreno y trabajo en laboratorio. También quiero agradecer la buena voluntad de mis compañeros de casa Gustavo Badilla, José Bruno y Danilo Villarroel que me acompañaron y ayudaron en los primeros experimentos y salidas a terreno.

¡A todos muchas gracias!

RESUMEN

Los bosques de macroalgas pardas proporcionan hábitat para la alimentación, reproducción y refugio de una amplia variedad de especies de invertebrados y vertebrados marinos. La extensiva extracción de estas macroalgas en la costa chilena durante las últimas décadas estaría alterando la ecología trófica de la fauna asociada, debido a posibles cambios en la abundancia y disponibilidad de los diferentes ítems que componen la red trófica. Una de estas especies asociadas a bosques de macroalgas es el tiburón pintarroja *Schroederichthys chilensis* (Guichenot, 1848). A pesar de la concurrencia en las costas chilenas y peruanas, la información de la ecología trófica del tiburón pintarroja es sorprendentemente escasa y no está actualizada; por lo que se evaluó las fuentes de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y posición trófica ($\delta^{15}\text{N}$) en dos ambientes contrastantes (presencia y ausencia de la macroalga *Lessonia trabeculata*). Un total de 67 individuos de tiburón pintarroja fueron capturados mediante buceo autónomo en Chome (presencia de *L. trabeculata*) y Lenga (ausencia de *L. trabeculata*) a las cuales se les extrajeron muestras de sangre y aletas. Posteriormente los individuos fueron devueltos a su hábitat original. La dieta del tiburón pintarroja fue dominada por fuentes bentónicas en ambas localidades y la posición trófica no difirió significativamente entre localidades. Los adultos tenían un nicho isotópico (basado en $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) significativamente más amplio (dietas más diversas) en comparación con los juveniles. Además, las hembras presentaron nichos isotópicos significativamente más amplios en comparación con los machos en Chome, pero no en Lenga. Esta diferencia en la dieta entre sexos puede estar relacionada con la presencia de macroalgas y/o con la complejidad estructural que confiere la morfología rocosa del sustrato. El presente estudio muestra por primera vez la asimilación de la dieta del ambiente bentónico en el tiburón pintarroja por medio del análisis simultáneo de los tejidos de sangre y aleta, que brinda información de la dieta a corto y a largo plazo respectivamente. Por otra parte, fue posible probar en cautiverio que la extracción de sangre y aleta para evaluar la ecología trófica mediante análisis isotópico es un método no letal. De esta manera se puede potenciar esta herramienta para evitar el sacrificio de especies ícticas nativas, particularmente, para ampliar los conocimientos de ecología trófica de otras especies de tiburones que pueden estar en un estado de conservación vulnerable.

Palabras clave: Bosques de macroalgas, Carbono, Isótopos estables, Nitrógeno, Técnica no letal.

ABSTRACT

Kelps forests provide feeding, breeding and refuge habitats for a wide variety of invertebrate and marine vertebrate species. Intensive harvesting of kelp on the Chilean coast could affect populations of kelp-associated fish due to possible changes in the abundance and availability of the different food items. One of predatory species associated with kelp forests is the redspotted catshark *Schroederichthys chilensis* (Guichenot, 1848). Although the redspotted catshark is common in the Chilean and Peruvian coasts, our knowledge of its biology and ecology is rudimentary. Knowledge of its ecology as a top predator will inform its conservation and will allow better assessment of ecological status of coastal ecosystems. This study evaluated the effects of presence or absence of kelp (*Lessonia trabeculata*) on trophic ecology of redspotted catshark through analyses of stable isotopes of carbon and nitrogen. Considering information available for other similar shark species, it was expected that redspotted catshark would show isotopic differences between sexes and stages of maturity due to differences in diet. Furthermore, these differences in diet related with sex may be linked to the presence of *L. trabeculata*. As such it was expected that individuals of redspotted catshark will have a lower trophic position in places where *L. trabeculata* is present. A total of 67 redspotted catsharks were captured by scuba diving in Chome (kelp present) and Lenga (kelp absent). Blood and fin samples were collected from all individuals before they were released back to their original habitat. The diet of redspotted catshark was dominated by benthic sources in both localities and trophic position did not differ significantly between locations with and without kelp. Adults had significantly broader isotopic niche (based on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) compared to juveniles and hence more diverse diets. Furthermore, females had significantly broader isotopic niches compared to males in Chome but not in Lenga. This difference in diet between sexes may be related to the presence of kelp and/or to the structural complexity of the rocky substrate. The present study shows for the first time the assimilation of the diet of the benthic environment in redspotted catshark by means of simultaneous analysis of blood and fin tissues that bring diet information with short and long term respectively. Furthermore, it was possible to document in captivity that the extraction of blood and fin samples to evaluate trophic ecology is a non-lethal method; as such, this technique is recommended in other endangered shark species.

Key words: Carbon, Kelp forests, Nitrogen, Non-lethal sampling, Stable isotopes.

TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS	ii
RESUMEN.....	iii
ABSTRACT	iv
INTRODUCCIÓN	1
Sustrato rocoso y la presencia de macroalgas pardas como hábitat	1
Efectos de macroalgas pardas en ecología trófica en las comunidades costeras.....	3
Ecología trófica del tiburón pintarroja y su asociación con <i>Lessonia trabeculata</i>	4
Isótopos estables como metodología de estudio	9
HIPÓTESIS	12
OBJETIVOS	13
Objetivo General	13
Objetivos Específicos.....	13
MÉTODOS	14
Área de estudio.....	14
Toma de muestras <i>in situ</i>	15
Toma de muestras de tejido.....	16
Preparación de muestras para análisis de isótopos estables	17
Tasa de renovación de la razón isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en sangre y aleta de tiburón pintarroja	18
Análisis estadísticos	19
<i>Análisis multivariado de varianza con permutaciones (PERMANOVA)</i>	19
<i>Estimación bayesiana de la posición trófica (tRophicPosition)</i>	20
<i>Modelamiento del nicho trófico (nicheRover)</i>	20
RESULTADOS.....	21
Variación de la razón isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en presencia y ausencia de <i>Lessonia trabeculata</i>	21
Valores de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en sangre y aleta de tiburón pintarroja	24
Modelamiento de nicho isotópico $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de tiburón pintarroja en presencia y ausencia de <i>Lessonia trabeculata</i>	27
Principal fuente de carbono del tiburón pintarroja en la costa centro sur de Chile.....	29
Posición trófica de tiburón pintarroja en presencia y ausencia de <i>L. trabeculata</i>	30

Fuentes de ^{13}C y enriquecimiento de ^{15}N en la fauna y algas asociadas al tiburón pintarroja en ambas localidades	31
DISCUSION	34
Variación de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en sangre y aleta	34
Diferencias en $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ relacionadas al sexo en presencia de <i>Lessonia trabeculata</i>	37
Diferencias en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre estados de madurez.....	40
Fuente de alimento del tiburón pintarroja	41
Posición trófica del tiburón pintarroja.....	42
Fauna y algas asociadas al tiburón pintarroja.....	43
CONCLUSIONES	44
RECOMENDACIONES DE ESTUDIOS FUTUROS	45
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	46
ANEXOS.....	52

INTRODUCCIÓN

Sustrato rocoso y la presencia de macroalgas pardas como hábitat

La suma de todas las interacciones de una especie con los factores abióticos (físicos o químicos) y bióticos (otros organismos) en un espacio, es definido como nicho (Hutchinson, 1957; Begon *et al.*, 2006). Es así, como uno de los principales enfoques de la ecología es comprender las interacciones de los organismos con su alimento y el medio ambiente (Krebs, 1972; Begon *et al.*, 2006). A lo largo de la historia los ecólogos han buscado comprender cómo la energía del alimento se transfiere a través de los diferentes niveles tróficos; desde los productores primarios hasta los consumidores superiores (Krebs, 1972). Considerando que la obtención de energía por parte de los consumidores depende de la producción primaria y del tipo de ambiente, los factores ambientales pueden determinar la presencia de ciertas especies, y por ende modificar su dieta (Moreno *et al.*, 1979; Angel y Ojeda, 2001; Caillaux y Stotz, 2003; Docmac *et al.*, 2017).

En los ecosistemas marinos, un alto grado de heterogeneidad espacial en el sustrato puede proporcionar una mayor disponibilidad de refugios donde las especies presa pueden asegurar su supervivencia (Beck, 1995). La heterogeneidad es definida como la complejidad y/o variabilidad de un atributo en el espacio y/o tiempo (Li y Reynolds, 1995). Por lo tanto, la heterogeneidad espacial del sustrato es un factor importante que regula la presencia de ciertas especies (Moreno *et al.*, 1979; Angel y Ojeda, 2001; Caillaux y Stotz, 2003). Esta heterogeneidad espacial puede surgir de las condiciones del sustrato *per se*, o de la comunidad biótica que habita sobre el mismo, como las macroalgas pardas, algas efímeras, moluscos entre otros (Moreno *et al.*, 1979; Bourget *et al.*, 1994; Beck, 1995; Caillaux y Stotz, 2003).

Por su parte, las macroalgas pardas añaden mayor complejidad al ambiente sobre los fondos rocosos, brindando numerosas funciones ecológicas esenciales a otros organismos asociados (Mann, 1973; Jones *et al.*, 1994; Caillaux y Stotz, 2003; Bruno y Bertness, 2001). Por esta razón, las macroalgas pardas son consideradas como bioingenieras, debido a que modifican, mantienen y crean hábitats de manera que proveen características necesarias para la existencia de otras especies (Jones *et al.*, 1994). Estas especies son importantes productores primarios del orden taxonómico laminariales, que se caracterizan por formar extensos bosques submareales en profundidades de 25-30 m en el Hemisferio Norte y Sur (Mann, 1973; Villouta y Santelices, 1984).

Existe suficiente evidencia que estos sistemas son fundamentales para la función y diversidad de los ecosistemas marinos, posicionándose como un tema de investigación importante en el campo de la ecología trófica (Mann, 1973). Sus grampones, estipes y frondas brindan provisión directa e indirecta de alimento, por la erosión continua que produce grandes cantidades de detritus que entran a las cadenas tróficas y contribuyen a los ciclos biogeoquímicos de los nutrientes (Tala y Edding, 2007). Además, los bosques submareales sirven de refugio a otras especies, jugando un papel crucial en el funcionamiento de los ecosistemas marinos (Jones *et al.*, 1994; Bruno y Bertness, 2001).

En la costa chilena, la macroalga parda *Lessonia trabeculata* forma extensos bosques submareales desde los 2 a los 20 m de profundidad, donde se presenta en una densidad variable sobre fondos rocosos en áreas semiprotegidas y expuestas al oleaje (Villouta y Santelices, 1984). Además, los aspectos del hábitat biogénico proporcionado por los grampones de las macroalgas pardas *L. trabeculata*, beneficia a la comunidad de macroinvertebrados (Villegas *et al.*, 2008; Villouta y Santelices, 1984). En este contexto, se ha reportado que la abundancia y diversidad de especies macrobentónicas es más alta en el hábitat heterogéneo donde está presente *L. trabeculata* (Villegas *et al.*, 2008; Pérez-Matus *et al.*, 2007). Además, Villouta y Santelices (1984), detallaron que la diversidad de invertebrados que colonizan a *Lessonia* sp. dependen de la densidad de las macroalgas, la profundidad y del tipo de sustrato rocoso.

En los ecosistemas marinos, las perturbaciones ambientales por pérdida de la macroalgas pardas son un factor importante en la alteración de la ecología de las especies debido a que influyen en la dinámica y la estructura de las comunidades (Christie *et al.*, 1998; Moreno *et al.*, 1979; Angel y Ojeda, 2001; Vásquez *et al.*, 2012). Sin embargo, desde el año 2000 a nivel mundial se observa un incremento en la extracción de las distintas especies de macroalgas pardas para la producción de alginatos, que son destinados para la industria alimenticia y farmacéutica (Christie *et al.*, 1998; Vásquez *et al.*, 2012). Chile tiene una extracción promedio de *Lessonia trabeculata* y *Lessonia nigrescens* de 300,000 toneladas al año, aportando aproximadamente el 10% del suministro mundial de alginatos (Vásquez *et al.*, 2012), lo que podría estar generando cambios en las relaciones tróficas asociadas a estos hábitats.

Es importante mencionar que frente a fluctuaciones ambientales, se ha reportado que especies podrían cambiar de dieta y por lo tanto de rol en la red trófica (Angel y Ojeda, 2001). En localidades donde existe una mayor complejidad en el sustrato *per se* y se presenta una mayor densidad de macroalgas, existe una mayor disponibilidad de refugios para crustáceos y peces que se alimentan de éstos (Moreno y Jara, 1984). Esto trae como consecuencia, que la diversidad de crustáceos detritívoros aumente en relación a la complejidad del ambiente en donde se presenta una mayor densidad de macroalgas pardas (Moreno y Jara, 1984). De esta manera su presencia puede generar cambios en la dieta de los peces (Moreno *et al.*, 1989; Angel y Ojeda, 2001). Específicamente, en el norte de Chile, en un estudio realizado por Pérez-Matus *et al.* (2007), se ha registrado que la presencia y la mayor densidad simultánea de *L. trabeculata* y *Macrocystis pyrifera*, favorece una mayor riqueza y diversidad de especies de peces.

Efectos de macroalgas pardas en ecología trófica en las comunidades costeras

A pesar de que existen estudios que identifican la importancia de las macroalgas en la diversidad y riqueza de animales sésiles, macroinvertebrados y vertebrados marinos, se sabe muy poco sobre sus efectos en las redes tróficas en la costa de Chile (Moreno *et al.*, 1979; Cancino y Santelices, 1984; Vásquez y Santelices, 1984). Sin embargo, estudios experimentales han mostrado que la extracción de *L. trabeculata* y *Lessonia nigrescens* causa el incremento de erizos de mar y moluscos pastoreadores lo que trae como resultado la reducción en el reclutamiento de otras especies de algas (Vásquez y Santelices, 1990). Esto también trae como

consecuencia que las macroalgas que aún permanecen en el sitio sean más susceptibles a ser eliminadas por el movimiento del agua (Vásquez y Santelices, 1990).

Estudios de Angel y Ojeda (2001), no encontraron diferencias en la abundancia y diversidad de especies de peces entre localidades con alta y baja densidad de bosque de *L. trabeculata* y *Macrocystis integrifolia*. Sin embargo, en base a análisis de contenido estomacal estos autores determinaron que en localidades con alta densidad de macroalgas pardas los peces carnívoros consumen principalmente presas bentónicas (76% de la biomasa de los ítems consumidos). Por otro lado, en la localidad con baja densidad de macroalgas pardas los peces carnívoros se alimentan preferentemente de presas presentes en la columna de agua representando 76% del total de la biomasa de los ítems presa consumidos (Angel y Ojeda, 2001).

Ecología trófica del tiburón pintarroja y su asociación con *Lessonia trabeculata*

Una de las especies asociadas a los sitios con bosques de *L. trabeculata* es el tiburón pintarroja *Schroederichthys chilensis* (Figura 1). Esta especie es bentónica, perteneciente a la familia Scyliorhinidae, y tiene una longitud total máxima de 66 cm (Fariña y Ojeda, 1993). El tiburón pintarroja presenta una distribución desde la costa central de Perú hasta el sur de Chile, en profundidades desde el metro de profundidad hasta profundidades que suelen compararse con fauna acompañante de la merluza común (Fariña y Ojeda, 1993; Sielfeld y Vargas, 1996). También, existen registros que esta especie ha sido capturada por pescadores artesanales o en pesca deportiva en el borde costero rocoso (Hernández *et al.*, 2005; *obs. pers.*).

El comportamiento reproductivo está caracterizado por la adhesión de las cápsulas de huevos, por parte de las hembras adultas que adhieren sus huevos en las frondas y estipes de *L. trabeculata* mediante zarcillos y filamentos del ovisaco (Figura 1). La mayor actividad de ovoposición ocurre durante el verano en individuos de *L. trabeculata* más altos y más gruesos (Fariña y Ojeda, 1993; Trujillo *et al.*, 2019)



FIGURA 1:

Bosque de macroalga parda *Lessonia trabeculata* con cápsulas de huevos de tiburón pintarroja (arriba) y un individuo adulto (abajo) en la localidad de Chome.

Debido a esto, los bosques de *L. trabeculata* se convierten en un refugio importante para actividades de apareamiento y las primeras etapas de desarrollo (Villouta y Santalices, 1984; Hernández *et al.*, 2005; Trujillo *et al.*, 2019; Figura 1). Este tipo de estrategia reproductiva es característica de la familia Scyliorhinidae (Fariña y Ojeda, 1993; Barría *et al.*, 2017). El tiempo de gestación a nivel experimental es de 211 días a una temperatura entre 11,1 a 15,8 °C; sin embargo, en condiciones ambientales el período de desarrollo podría ser más prolongado (Hernández *et al.*, 2005).

Los registros de la ecología trófica del tiburón pintarroja están reducidos a registros de contenido estomacal en algunas regiones del país; Los Ríos, Coquimbo (Moreno *et al.*, 1979), Valparaíso (Fariña y Ojeda 1993), y Biobío (datos no publicados obtenidos por George-Nascimento, 1983-1984; Figura 2).

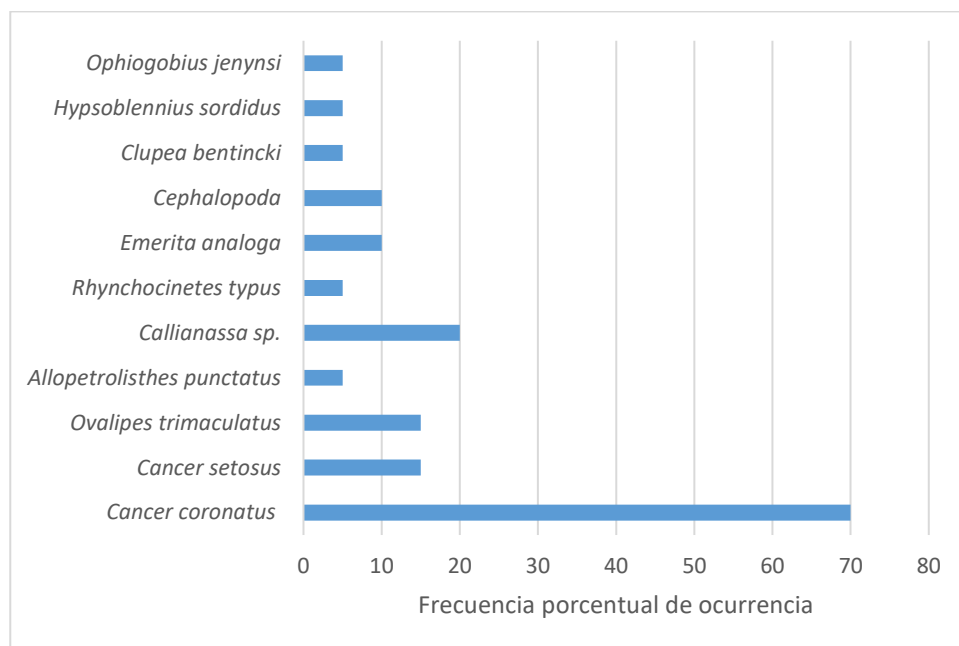


FIGURA 2:

Frecuencia porcentual de ocurrencia de diversos taxa en la dieta de 59 individuos de tiburón pintarroja en la Región del Biobío, Chile (datos no publicados, Mario George-Nascimento, 1983-1984).

Todos estos estudios concuerdan que los crustáceos decápodos son el ítem principal del tiburón pintarroja (*obs. pers*, Figura 3). Existen algunos registros adicionales como el estudio realizado por Cortés (1999), en el cual se realizó una comparación de la posición trófica de diferentes familias y especies de tiburones, incluido el tiburón pintarroja, catalogándolo como consumidor terciario. El tiburón pintarroja al encontrarse en un nivel trófico superior puede proveer información relevante de la estructura de la red trófica en los ecosistemas marinos (Moreno *et al.*, 1979; Angel y Ojeda, 2001).



FIGURA 3:

Partes de crustáceos decápodos pertenecientes a *Petrolisthes desmarestii*, *Rhynchocinetes typus* entre otros no identificados que fueron regurgitados en el transporte de los individuos de tiburón pintarroja a la Estación costera de Lengua.

Por esto, inferir la posición trófica del consumidor permite conocer el papel ecológico en la red alimentaria (Cabana y Rasmussen, 1994). No obstante, la perturbación de los ecosistemas marinos por la extracción de *L. trabeculata* podría en gran medida tener un efecto en las fuentes de alimento y posición trófica de las comunidades. La evidencia existente no da indicios claros sobre la importancia de los bosques de *L. trabeculata* y su posible influencia en la dieta de tiburón pintarroja (Moreno *et al.*, 1979; Angel y Ojeda, 2001; Lorentsen *et al.*, 2010). La escasa documentación es proporcionada por un estudio realizado por Moreno *et al.* (1979), en el cual reportaron cambios en la dieta de varias especies de peces incluido el tiburón pintarroja, en localidades con diferentes densidades de macroalgas sumado a la presencia o ausencia de complejidad estructural del sustrato rocoso. Los autores registraron que en la localidad con mayor complejidad estructural y densidad de macroalgas, el tiburón pintarroja integró a su dieta un pez carnívoro. Con estos antecedentes, es de esperar que la dieta del tiburón pintarroja presente cambios en ambientes contrastantes en ausencia o presencia de *L. trabeculata*.

Cambios en la dieta en relación a los estados de madurez y el sexo no han sido reportados para el tiburón pintarroja. Sin embargo, en otras especies de tiburones se ha reportado diferencias en la dieta entre sexos y estados de madurez. Un ejemplo claro es el caso del tiburón *Scyliorhinus canicula* (Scyliorhinidae) y el tiburón *Triakis semisfaciata* (Triakidae), los cuales reportaron diferencias en la dieta entre adultos y juveniles (Cortés, 1999; Barría *et al.*, 2017). También, se pudo evidenciar en *S. canicula* diferencias en la dieta entre machos y hembras, explicadas por las diferencias en el requerimiento energético destinado a la biología reproductiva del individuo (Valls *et al.*, 2016; Barría *et al.*, 2017). Las hembras del tiburón *S. canicula*, necesitan mayor producción de fosfolípidos en invierno porque en esta época se realiza la producción de huevos. Por otra parte, los machos, presentan mayor contenido quetónico en verano durante la época reproductiva, destinado para el aumento de la actividad fisiológica para el apareamiento (Valls *et al.*, 2016). De acuerdo a estos resultados es de esperar que de igual manera, el tiburón pintarroja presente diferencias en la dieta en relación al sexo y al estado de madurez. Estas diferencias en la dieta según el sexo son esperadas en el tiburón pintarroja debido a que igual que el tiburón *S. canicula* existe evidencias que reportan una postura de huevos masiva en verano (Fariña y Ojeda 1993; Trujillo *et al.*, 2019).

La evidencia presentada previamente sugiere un escaso conocimiento de la ecología trófica del tiburón pintarroja. Estudios que consideren metodologías actuales, como análisis de isótopos estables, podrían ampliar esta escasez de conocimientos y así comprender mejor aspectos de su historia de vida (Moreno *et al.*, 1979; Fariña y Ojeda, 1993; Barría *et al.*, 2017). De forma complementaria, esta información podría ser utilizada para determinar el estado de conservación de esta especie, la cual hasta el momento no ha sido catalogada por ausencia de información del tamaño poblacional (UICN, 2019).

Isótopos estables como metodología de estudio

La ecología trófica de los elasmobranchios y de los peces en general se ha basado tradicionalmente en análisis de contenido estomacal (Cortés, 1999). En el tiburón pintarroja, los estudios de análisis de contenido estomacal de Moreno *et al.* (1979), Fariña y Ojeda (1993) y datos no publicados de George-Nascimento (1983-1984) permitieron la identificación de las principales presas ingeridas. De esta manera, se pudo registrar los primeros conocimientos de ecología trófica en la especie. Sin embargo, este tipo de análisis tiene algunas limitaciones (Cortés, 1999; Layman *et al.*, 2011). Frecuentemente, los estómagos vacíos o la rápida digestión no permiten la identificación de ciertas presas de cuerpos blandos como cefalópodos, peces y moluscos (Fariña y Ojeda, 1993).

Además, otra limitante, es que la información que provee sobre la dieta es instantánea, de un período corto de tiempo antes de la captura (Cortés, 1999). La estimación de la dieta en base al análisis de contenido estomacal también tiene sesgos porque incluyen presas ocasionales que no necesariamente forman parte de la dieta (Fry, 2006). Asimismo, no toma en cuenta la asimilación de las presas ni de los nutrientes (Fry, 2006). Debido a todas estas desventajas, los estudios de análisis de contenido estomacal requieren de una gran cantidad de muestras para tomar en cuenta estos sesgos, por lo que es de importancia aplicar otras técnicas alternativas para ampliar conocimientos de ecología trófica en especies que son raras o que están amenazadas (Cortés, 1999).

Desde comienzos de la década de 1980, el análisis de contenido estomacal se ha combinado con el análisis de isótopos estables (Fry, 1981). Los valores isotópicos de carbono y nitrógeno son analizados como una aproximación al nicho trófico, debido a que no son técnicas que tienen una alta resolución taxonómica como lo son los estudios de análisis de contenido

estomacal o el análisis de fecas (Layman *et al.*, 2011; Caut *et al.*, 2013; Reum *et al.*, 2017). Esta técnica permite obtener información de las presas asimiladas, lo cual es útil para conocer la amplitud del nicho trófico de los consumidores.

Esta técnica, se basa en la proporción en que cada elemento se encuentra en la naturaleza y que es asimilado por los organismos para formar parte de los nutrientes esenciales (Fry, 2006). Por ejemplo, la composición isotópica del carbono de un ser vivo refleja la relación ^{13}C a ^{12}C , expresándose como $\delta^{13}\text{C}$ (DeNiro y Epstein, 1978). Durante la respiración se elimina preferentemente el isótopo más ligero ^{12}C en forma de CO_2 , y se va acumulando el isótopo más pesado ^{13}C durante la digestión (DeNiro y Epstein, 1978). Este fraccionamiento presenta una variación mínima entre cada transferencia de los niveles tróficos, que en teoría aumenta $< 1 \text{ ‰}$ (DeNiro y Epstein, 1978; Fry, 2006).

Aunque esta composición de isótopos de carbono cambia poco en cada transferencia trófica, es diferente entre los productores primarios (Fry, 2006). En ecosistemas marinos, la razón isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ nos permite diferenciar la producción primaria proveniente del fitoplancton o del ambiente bentónico (Docmac *et al.*, 2017). La razón isotópica de $\delta^{15}\text{N}$ exhibe un enriquecimiento de la transferencia trófica de un organismo a otro, que en teoría aumenta $\sim 3.4 \text{ ‰}$ aproximadamente con cada transferencia trófica (Hesslein *et al.*, 1991). Este aumento en el enriquecimiento de ^{15}N en comparación con el carbono permite inferir los niveles tróficos (Peterson y Fry, 1987). Por lo tanto, nitrógeno como isótopo estable es un indicador en la red trófica del nivel entre el depredador y la presa dentro de la red trófica (Hesslein *et al.*, 1991; Cabana y Rasmussen, 1994).

Debido a que existe una variabilidad temporal y espacial de $\delta^{13}\text{C}$ en los productores primarios de los ecosistemas marinos, es necesario evaluar la señal de los consumidores primarios como línea base (Post 2002). Estos componentes nos permiten estimar las fuentes de alimento y la posición trófica del consumidor (Post, 2002; Docmac *et al.*, 2017). Los moluscos consumidores primarios nos indican por medio de su alimentación asimilada en sus tejidos lo que está disponible en el ambiente pelágico o bentónico a lo largo del tiempo. Estos organismos son útiles debido a que tienen vida más larga que el zooplancton por lo que pueden incorporar en sus tejidos blandos la información de la producción primaria del ambiente en un tiempo más prolongado (Post, 2002; Matthews y Mazumder, 2003).

El fraccionamiento de los isótopos livianos y pesados además de reflejar las interacciones tróficas del momento, entrega información del tiempo en que se asimiló la dieta (Logan y Lutcavage, 2010; Caut *et al.*, 2013). La comparación de la composición isotópica entre dos o más tejidos en un estudio, brinda mayor información de la dieta del consumidor en el pasado (Hobson, 1999; Logan y Lutcavage, 2010; Caut *et al.*, 2013). El tejido muscular o el tejido cartilaginoso pueden reconstruir la dieta de un consumidor de un tiempo más prolongado, meses a años; en cambio otros tejidos como la sangre, o el hígado, pueden brindar información de lo que se consumió en sólo días hasta meses (Logan y Lutcavage, 2010; Caut *et al.*, 2013).

Al representar gráficamente en un espacio bidimensional los valores de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) de una especie o población, es posible cuantificar el nicho isotópico y de esta manera tener una aproximación al nicho trófico (Newsome *et al.*, 2007; Jackson *et al.*, 2011; Layman *et al.*, 2011 Swanson *et al.*, 2015). Así se puede inferir la manera en que los recursos son utilizados en un ecosistema (Bearhop *et al.*, 2004; Swanson *et al.*, 2015).

Considerando los antecedentes de cambio de dieta en otras especies de peces en relación a la presencia de *L. trabeculata* en Chile, esta tesis evalúa la ecología trófica de tiburón pintarroja en relación al sexo y estado de madurez en presencia y ausencia de esta macroalga en la costa de la región del Biobío. Esta evaluación se realiza a través de análisis de isótopos estables de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) y carbono ($\delta^{13}\text{C}$) en los individuos de tiburón pintarroja, provenientes de dos localidades con ambientes contrastantes.

Una de las localidades del presente estudio es Chome que se caracteriza por una mayor extensión de sustrato rocoso y presencia de *L. trabeculata* (*obs. pers.*). En contraste, Lengua se caracteriza por una gran extensión de fondos arenosos, poco sustrato rocoso y ausencia de *L. trabeculata* (Alveal y Romo, 1980; *obs. pers.*). Si en localidades en donde se ausenta las macroalgas pardas existe una mayor prevalencia de peces en la columna de agua en relación a recursos bentónicos, es de esperarse que en sitios donde se ausentan las macroalgas pardas los individuos de pintarroja tengan una posición trófica más alta en comparación con los individuos en donde se ausentan estas macroalgas.

HIPÓTESIS

La dieta del tiburón pintarroja estará influenciada por la presencia de *L. trabeculata* y la complejidad del sustrato, lo que se reflejará en una diferencia en las fuentes de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y posición trófica ($\delta^{15}\text{N}$) entre localidades contrastantes (presencia y ausencia de esta macroalga parda). Además, la dieta estará influenciada por el sexo y el estado de madurez debido a sus requerimientos energéticos diferenciales.

Por lo que se predice:

- El nicho isotópico de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de las hembras de tiburón pintarroja es más amplio en comparación con los machos en localidades con presencia o ausencia de *L. trabeculata*. Sin embargo, esta diferencia será más evidente en la localidad con presencia de esta macroalga.
- El nicho isotópico de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de los adultos de tiburón pintarroja es más amplio en comparación con los juveniles, tanto en localidades con presencia como en ausencia de *L. trabeculata*.
- La posición trófica de los individuos de tiburón pintarroja en el sitio con presencia de *L. trabeculata* es más bajo en comparación con el sitio con ausencia de *L. trabeculata*.

OBJETIVOS

Objetivo General

Evaluar el nicho isotópico y posición trófica del tiburón pintarroja a través de los análisis de isótopos estables de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) y carbono ($\delta^{13}\text{C}$) en dos localidades contrastantes, con presencia (Chome) y ausencia (Lenga) de *L. trabeculata* en la costa de la región del Biobío en el centro-sur de Chile.

Objetivos Específicos

- O1: Evaluar la variabilidad de la señal isotópica de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) y carbono ($\delta^{13}\text{C}$) entre sexos y estados de madurez de tiburón pintarroja en Lenga y Chome.
- O2: Evaluar la variabilidad de la señal isotópica y tasas de renovación de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) y carbono ($\delta^{13}\text{C}$) entre tejidos (sangre y la aleta) del tiburón pintarroja.
- O3: Determinar la amplitud del nicho trófico del tiburón pintarroja basado en la razón isotópica de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de Chome y Lenga.
- O4: Conocer las principales fuentes de alimento del tiburón pintarroja en la costa centro-sur de Chile basado en la razón isotópica de $\delta^{13}\text{C}$.
- O5: Comparar la posición trófica del tiburón pintarroja considerando los componentes de la línea base alimentaria.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en dos localidades de la costa del centro-sur de Chile: en la Península de Hualpén (Chome $36^{\circ}46'24''\text{S}$; $73^{\circ}12'44''\text{O}$) y en la Bahía San Vicente (Lenga $36^{\circ}45'37''\text{S}$; $73^{\circ}10'25''\text{O}$) (Figura 4).

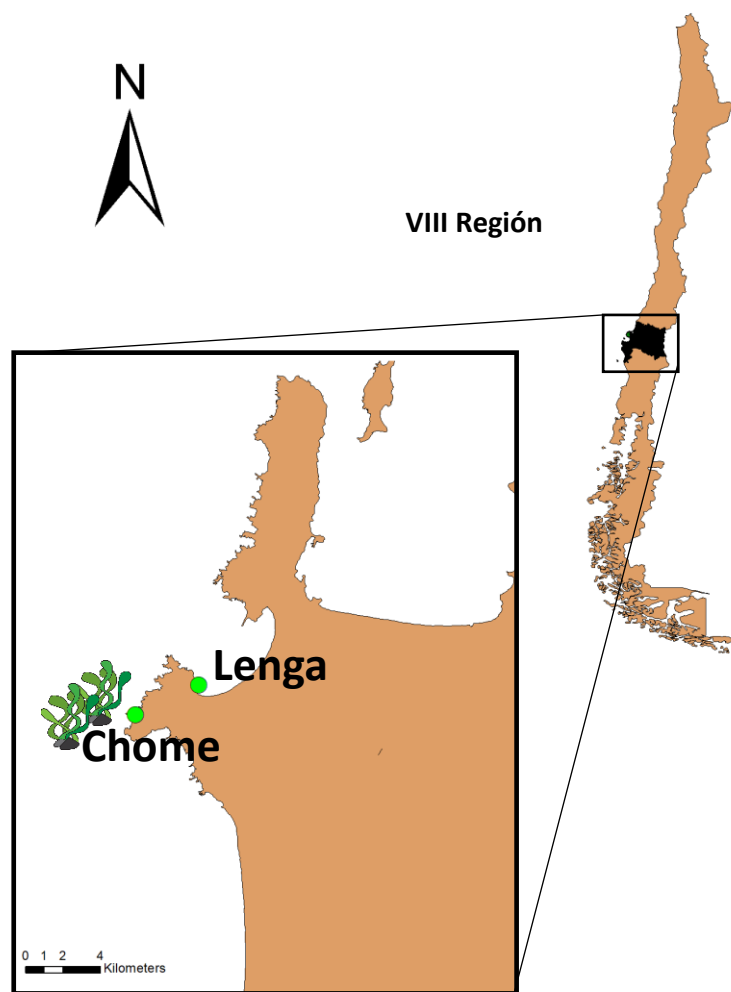


FIGURA 4:

Localización del área de estudio (Lenga y Chome) en la zona costera de la Región del Biobío (recuadro) de Chile (derecha).

Chome posee grandes estructuras rocosas, poco fondo arenoso, y presencia de bosques de macroalgas dominados por *L. trabeculata*, entre otras algas del sotobosque. Esta pequeña caleta tiene una población pesquera artesanal. Chome está más influenciado por las condiciones oceanográficas en comparación con Lenga, siendo la biomasa fitoplanctónica y la producción primaria inducidas por una estacionalidad bien definida, que está determinada por los cambios del viento (Ahumada *et al.*, 1983; Contreras *et al.*, 2007). Usualmente, la surgencia costera es uno de los factores responsables de la alta productividad, que ocurre durante las estaciones de primavera, verano y principios de otoño con vientos favorables desde el sur y sur-oeste (Contreras *et al.*, 2007). La surgencia local genera una importante actividad pesquera tanto para flotas pesqueras artesanales como industriales (Ahumada *et al.*, 1983).

En contraste, Lenga se caracteriza por tener una costa somera, fondos principalmente arenosos y ausencia de bosques de macroalgas. Lenga está ubicada en la bahía San Vicente y se encuentra fuera de la influencia de la surgencia correspondiente a los meses de septiembre a marzo que caracteriza a la zona costera adyacente debido a que se orienta en dirección noroeste (Ahumada *et al.*, 1989). La profundidad promedio de la bahía es de 16 m, y el tiempo de residencia de agua en su sector central es de aproximadamente 20 h (Ahumada *et al.*, 1989). Además, esta bahía recibe descargas de aguas provenientes de procesos industriales pesqueros, refinería de petróleo, alcantarillados, entre otros (Mudge y Seguel, 1999)

Toma de muestras *in situ*

La captura de los individuos se realizó mediante buceo autónomo durante los meses de octubre y diciembre de 2018 y enero de 2019. En total se capturaron 67 individuos de tiburón pintarroja; 32 en Chome y 35 en Lenga (Tabla 1). Cada individuo fue clasificado de acuerdo a su estado de madurez según la longitud total; menor a 40 cm se catalogó como juvenil y mayor a esa longitud como adulto (Fariña y Ojeda, 1993). De forma paralela, se realizó la colecta de moluscos como componentes de la línea base en ambos sitios de estudio. Con este fin, se colectaron individuos de camarón de roca *Rhynchocinetes typus*, bivalvos filtradores de fitoplancton y detrito (*Perumytilus purpuratus*) y gasterópodos pastoreadores de algas bentónicas (*Tegula tridentata*) y muestras de *Ulva* sp. Por su parte, *Macrocystis* sp. y *L. trabeculata* fueron colectadas únicamente en Chome.

Toma de muestras de tejido

Todos los individuos de tiburón pintarroja fueron llevados a la Estación de Biología Marina “Abate Juan Ignacio Molina” de la Facultad de Ciencias, ubicada en Lengua. Luego de tres a cuatro días, cada individuo fue anestesiado con benzocaína al 2% para la extracción de sangre y trozo de aleta. Se realizó la extracción de 0.5 mL de sangre en adultos y 0.3 mL en los juveniles, por punción caudal, con una aguja previamente heparinizada para evitar la coagulación (metodología modificada de Barría *et al.*, 2017, Figura 5).



FIGURA 5:

Extracción de sangre en la región caudal de un individuo macho de tiburón pintarroja.

Cabe mencionar que de acuerdo a Kim y Koch (2012), la heparina no genera algún error en los valores isotópicos. Para obtención de tejido de aleta, se cortó ~0,5 cm de la base de la segunda aleta dorsal con una tijera quirúrgica (Hussey *et al.*, 2011; Malpica-Cruz *et al.*, 2012). Todos los implementos fueron esterilizados con alcohol al 95 % previamente a la obtención de cada muestra. Posterior a la toma de muestras los tiburones fueron liberados en los mismos sitios donde fueron capturados.

En el presente estudio fueron incluido los valores isotópicos de aleta de tiburones hembras de las especies *Centroscyllium* sp. (10) (Squalidae) y *Etmopterus* sp. (10) de la familia (Etmopteridae), que se caracterizan por habitar aguas profundas. Estas muestras fueron extraídas a los 37°24'14"S; 73°53'11"O durante el mes de junio del 2018 y fueron proporcionadas por el Instituto de Fomento Pesquero.

Preparación de muestras para análisis de isótopos estables

Las muestras de sangre y aleta de tiburón pintarroja se liofilizaron a -70°C en tubos de plástico tipo falcon por 48 h. El mismo procedimiento se realizó para las muestras del músculo de la cola del camarón de roca *Rhynchocinetes typus* y las muestras de músculo de los moluscos *Tegula tridentata* y *Perumytilus purpuratus*. Posteriormente, las muestras se trituraron hasta llegar a un polvo fino. Se pesó 1 mg de cada muestra en cápsulas de estaño, con una precisión de 0,1mg, para el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno.

Para las muestras de tejido muscular del camarón de roca *Rhynchocinetes typus*, *Tegula tridentata* y *Perumytilus purpuratus* fue necesaria la extracción de lípidos para reducir la variabilidad de $\delta^{13}\text{C}$ (Post *et al.*, 2007). Para ello las muestras fueron inmersas en ~1 mL de diclorometano - metanol 2:1. Posteriormente se esperó su decantación y se extrajo el sobrenadante amarillo con una pipeta. Este proceso se repitió varias veces hasta que el líquido sobrenadante era completamente transparente. Luego las muestras se secaron en el horno a 60° C por 1h. No se realizó la extracción de lipídicos para las muestras de sangre ni de aleta de tiburón pintarroja debido sus bajos contenidos lipídicos (Caut *et al.*, 2013; Barría *et al.*, 2017).

Las muestras de algas fueron secadas a 60° C en pocillos de aluminio por 60 h. Luego fueron dispuestas en tubos de vidrio y trituradas hasta obtener un polvo fino. Luego se extrajo el carbono inorgánico (CaCO_2), sumergiendo las muestras en ~2 ml de solución al 10 % de HCl (Schaal *et al.*, 2010) hasta que la solución dejara de burbujear.

Todas las muestras fueron analizadas mediante un espectrómetro de masas en modo de flujo continuo acoplado a un analizador elemental, en las Instalaciones de Análisis de Isótopos Estables de la Universidad de California, Davis, Estados Unidos. La proporción de isótopos estables de $\delta^{15}\text{N} = ^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C} = ^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ para cada individuo se calculó siguiendo la ecuación $\delta\text{X} = 1000 [(R \text{ muestra} - R \text{ estándar}) - 1]$, donde X es la proporción de la composición isotópica

de la dieta y el consumidor en unidades delta (δ), R muestra son las proporciones isotópicas absolutas de la muestra a analizar. El valor de R estándar del carbono es el valor isotópico del carbonato de Pee Dee Belemnite y del nitrógeno es el valor isotópico del nitrógeno atmosférico N_2 . La proporción δ implica una multiplicación final por 1000 que es expresada en partes por mil (‰) que amplifica las pequeñas diferencias entre los isótopos relacionados con los neutrones entre las muestras y los estándares.

Tasa de renovación de la razón isotópica de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ en sangre y aleta de tiburón pintarroja

Con fines de precisar el tiempo de asimilación de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ en tejidos específicos de tiburón pintarroja se analizó la tasa de renovación de la razón isotópica de 26 individuos (14 adultos y 12 juveniles) por un período de 70 días (Tabla 3). Esta evaluación se realizó mediante una alimentación estandarizada diferente a su ambiente natural, en condiciones de cautiverio, en la estación costera de Lengua. Los individuos se mantuvieron con flujo continuo de agua de mar y aeración en todo momento. Al término del experimento todos los tiburones fueron liberados cerca de la estación científica.

El experimento se basó en criterios similares a los utilizados en el estudio de Logan y Lutcavage (2010), y Caut *et al.* (2013). Previamente al experimento, los individuos pasaron por un periodo de aclimatación de 22 días alimentándose de una dieta con base marina similar a la que obtienen en vida libre (*Neotrypaea uncinata*). Posteriormente, se realizó un cambio de dieta con un ítem alimentario de fuente diferente de Carbono, para así poder detectar cambios en la asimilación y por ende señal en los valores isotópicos, para lo cual se utilizó el camarón de río *Parastacus pugnax*. La dosis de alimento fue de 4 a 5 g para los adultos y 3 g para los juveniles con una periodicidad de 5 días. Las muestras de sangre y aleta fueron tomadas antes de suministrarle la nueva dieta y posteriormente a los 7, 18, 28, 39, 49, 59 y 70 días.

Análisis estadísticos

Análisis multivariado de varianza con permutaciones (PERMANOVA)

Con el fin de examinar el efecto del factor localidad (Chome y Lenga), sexo (macho y hembra) y estado de madurez (adulto y juvenil) en la razón isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ se aplicó el análisis multivariado de varianza con permutaciones, PERMANOVA (Tabla 2). Posteriormente, la interacción entre sexo con la localidad, y estados de madurez con la localidad fue analizada mediante pruebas tipo pairwise (Tabla 3). Se usó este análisis debido a que la razón isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los individuos del tiburón pintarroja de Lenga y Chome no cumplieron con los supuestos de normalidad que exige la prueba de ANOVA (Kolmogorov-Smirnov). PERMANOVA no asume alguna distribución, lo que permite analizar datos que no cumplen con los supuestos estadísticos de normalidad tradicional (Anderson, 2001).

En el presente estudio existen grupos de juveniles de tiburón pintarroja que difieren considerablemente en cantidad de individuos según la localidad (Tabla 1). Este método que es análogo al ANOVA trabaja con permutaciones calculadas por el algoritmo de la cadena de Markov Monte Carlo (MCMC), donde permite analizar datos donde el número de muestras por grupo son diferentes entre sí (Anderson, 2017). El Método de Monte Carlo reordena los valores observados generando números aleatorios para imitar el comportamiento aleatorio del sistema real (Manly, 2006).

En el presente estudio se aplicó la distancia euclidiana como índice de agrupamiento para generar la matriz de similitud, con 999 permutaciones y un nivel de significancia de 0,05 (Anderson, 2001). Igualmente, PERMANOVA entrega el valor de pseudo-F, análogo al tradicional estadístico F. Cuanto mayor sea el valor de F, es más probable que se rechace la hipótesis nula (Anderson, 2017).

Estimación bayesiana de la posición trófica (tRophicPosition)

Para determinar las fuentes de alimento del tiburón pintarroja como depredador en la cadena trófica en ambas localidades, se utilizó el paquete tRophicPosition disponible en Rstudio, versión 3.5.3 (Quezada-Romegialli *et al.*, 2018). Se evaluó la razón isotópica de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de los moluscos como línea base ya que son indicadores de la producción primaria disponible en el ambiente, debido a que tienen una larga duración de vida, que integra en sus tejidos durante el tiempo (Post, 2002).

El bivalvo *P. purpuratus* fue el consumidor primario utilizado como indicador del ambiente pelágico, mientras que gasterópodo *T. tridentata* fue utilizado como indicador del ambiente bentónico. El factor de discriminación (TDF, siglas en inglés) muestra la diferencia en la razón isotópica entre la dieta y el consumidor (Fry, 2006). Para este estudio los valores isotópicos de la discriminación utilizados fueron los referenciales documentados por McCutchan *et al.* (2003), $1,3 \pm 0,30$ para $\delta^{13}\text{C}$ y $2,9 \pm 0,32$ para $\delta^{15}\text{N}$. La posición trófica del consumidor en estudio fue calculada mediante ecuaciones que toman en cuenta el factor de discriminación y el enriquecimiento de ^{15}N de la línea base y del consumidor (Post, 2002; Quezada-Romegialli *et al.*, 2018).

Modelamiento del nicho trófico (nicheRover)

Para determinar la amplitud de nicho isotópico de tiburón pintarroja de Chome y Lenga se realizaron modelamientos utilizando el paquete estadístico nicheRover, disponible en Rstudio versión 3.5.3 (Newsome *et al.*, 2007; Swanson *et al.*, 2015). Este método presenta gráficas de dos ejes ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$), e incorpora medidas de incertidumbre por medio de inferencias bayesianas. Mediante matrices de covarianza a través de inferencias bayesianas se simulan elipses que determinan un área utilizando la cadena de Markov Monte Carlo (MCMC) (Jackson *et al.*, 2011). Se pudo visualizar mediante estas elipses la amplitud y la superposición del nicho entre sexos (hembra y macho) entre los estados de madurez (adulto y juvenil) en las dos localidades.

RESULTADOS

Variación de la razón isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en presencia y ausencia de *Lessonia trabeculata*

En el presente estudio se examinó las diferencias en la razón isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ según los factores: tejido (sangre y aleta), sexo (macho y hembra) y estado de madurez (adulto y juvenil) del tiburón pintarroja en las localidades con presencia y ausencia de *L. trabeculata* (Chome y Lenga respectivamente). La media de valores isotópicos de carbono y nitrógeno de los 67 individuos de tiburón pintarroja del presente estudio se encuentra en la Tabla 1.

De acuerdo al análisis PERMANOVA, la razón isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del tiburón pintarroja difirió significativamente entre tejidos y sexos (Tabla 2). Además, las interacciones del factor localidad con los factores sexo y estado de madurez también fueron significativas. Por medio de las pruebas post-hoc de pairwise se detectó que existen diferencias significativas en la razón isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de tiburón pintarroja entre sexos en Chome y no en Lenga (Tabla 3). También se presentaron diferencias isotópicas significativas entre los estados de madurez en Lenga y no en Chome (Tabla 3).

Tabla 1. Valores de la media de la razón isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los individuos de tiburón pintarroja capturados en el presente estudio.

Tejido	Localidad	Sexo	Estado de madurez	n	Media de $\delta^{13}\text{C}$ (‰)	Rango de $\delta^{13}\text{C}$ (mín. a máx. ‰)	Media de $\delta^{15}\text{N}$ (‰)	Rango de $\delta^{15}\text{N}$ (mín. a máx. ‰)
Sangre	Lenga	Hembra	Juvenil	11	-14,56	-14,95 a -14,22	17,98	17,46 a 18,86
			Adulto	4	-13,92	-14,32 a -13,38	18,87	18,01 a 19,76
		Macho	Juvenil	11	-14,55	-15,00 a -14,11	17,95	17,63 a 18,64
			Adulto	9	-13,98	-14,81 a -13,63	18,64	17,58 a 19,98
	Chome	Hembra	Juvenil	3	-14,60	-14,72 a -14,48	17,85	17,77 a 17,88
			Adulto	9	-14,99	-15,27 a -14,53	16,99	15,81 a 18,53
		Macho	Adulto	20	-14,30	-14,72 a -13,99	18,31	16,78 a 19,69
	Aleta	Lenga	Hembra	Juvenil	11	-14,24	-14,97 a -13,39	18,23
Adulto				4	-13,12	-13,84 a -12,65	19,07	18,16 a 19,80
Macho			Juvenil	11	-13,99	-14,53 a 13,49	18,08	17,63 a 18,88
			Adulto	9	-13,11	-13,81 a -12,60	19,05	18,02 a 20,28
Chome		Hembra	Juvenil	3	-13,76	-14,08 a -13,13	17,92	17,71 a 18,06
			Adulto	9	-13,76	-14,64 a -13,02	17,72	16,62 a 19,25
		Macho	Adulto	20	-13,38	-14,20 a -12,65	18,59	17,64 a 19,59

Tabla 2. Resultados de PERMANOVA para evaluar diferencias en la razón isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en tiburón pintarroja de Lenga y Chome

Factores	gl	SS	MS	<i>Pseudo-F</i>	P(permutación)	Permutaciones únicas
Sexo	1	7,7866	7,7866	7,5486	0,009	998
Localidad	1	2,7751	2,7751	2,6903	0,091	999
Estados de madurez	1	3,2037	3,2037	3,1057	0,056	998
Localidad x Sexo	1	4,6959	4,6959	4,5523	0,028	999
Sexo x Estados de madurez	1	0,2188	0,2188	0,21212	0,802	999
Localidad x Estados de madurez	1	7,5607	7,5607	7,3295	0,005	999
Residuales	60	61,892	1,0315			
Total	66	113,76				

Tabla 3. Prueba post-hoc de pairwise de los factores que presentaron diferencias en la razón isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en tiburón pintarroja.

	<i>Pseudo-t</i>	P(permutación)	Permutaciones únicas
Chome			
Sexo	3,8099	0,002	998
Estado de madurez	1,2009	0,223	999
Lenga			
Sexo	0,45454	0,797	997
Estado de madurez	5,3104	0,001	999

Los valores en **negrita** indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$).

Valores de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en sangre y aleta de tiburón pintarroja

La razón isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre aleta y sangre del tiburón pintarroja presentó diferencias significativas en ambas localidades (Tabla 6). El tejido de aleta presentó una media de $-13,65\%$ para $\delta^{13}\text{C}$ y $18,39\%$ para $\delta^{15}\text{N}$. En cambio, la sangre presentó un menor enriquecimiento de ^{13}C con una media $-14,48\%$ y una media de $17,77\%$ para ^{15}N con en comparación con la aleta (Figura 6).

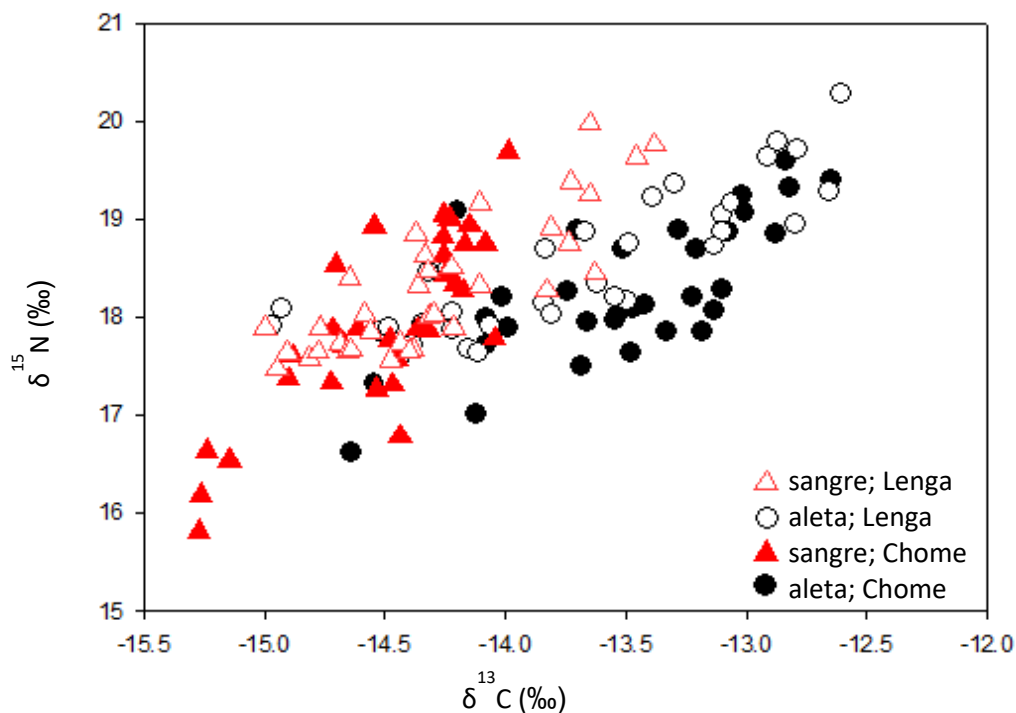


FIGURA 6:

Valores de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en sangre (triángulos) y aleta (círculos) de tiburón pintarroja de Chome (símbolos rellenos) y Lengua (símbolos vacíos).

A nivel experimental, se monitoreó la razón isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del tiburón pintarroja, siendo el camarón de río, *P. pugnax* la dieta que se les suministró. Las muestras de camarón de río presentaron un rango de $-24,10\%$ a $-25,40\%$ para $\delta^{13}\text{C}$ y $5,56\%$ a $6,22\%$ para $\delta^{15}\text{N}$. Antes de suministrarle la dieta, la media de la razón isotópica en sangre de tiburón pintarroja fue de $-14,05\%$ para $\delta^{13}\text{C}$ y $18,79\%$ para $\delta^{15}\text{N}$. Al término del experimento, después de 70 días de mantener una dieta constante de *P. pugnax*, se registró valores isotópicos más bajos en la mayoría de los individuos, con una media de $-14,43\%$ para $\delta^{13}\text{C}$ y $13,51\%$ para

$\delta^{15}\text{N}$. Sin embargo, algunos reflejaban un leve enriquecimiento de ^{13}C y ^{15}N en el tiempo (Figura 7).

La razón isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ en aleta mostró valores más bajos en comparación con la sangre. Antes de suministrarle la dieta de *P. pugnax*, la media en los valores isotópicos en aleta de tiburón pintarroja fue de $-13,62\text{‰}$ para $\delta^{13}\text{C}$ y $18,92\text{‰}$ para $\delta^{15}\text{N}$. Los valores de isotópicos al final del experimento fueron más bajos, con una media de $-14,85\text{‰}$ para $\delta^{13}\text{C}$ y $18,33\text{‰}$ para $\delta^{15}\text{N}$ (Figura 7). Casi todos los individuos en el experimento perdieron peso a excepción de dos individuos; uno se mantuvo en su peso, y otro ganó peso (Figura 8).

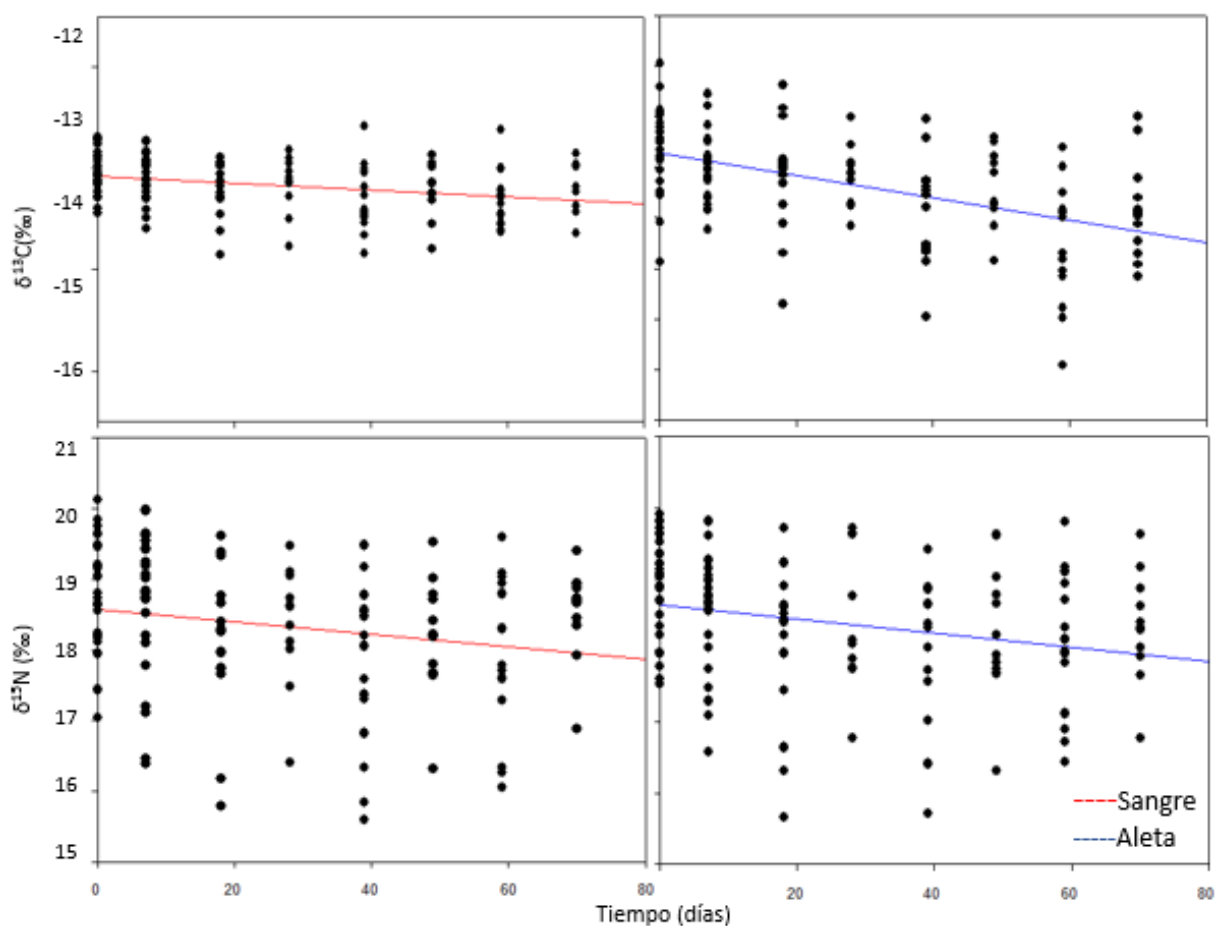


FIGURA 7:

Valores de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en sangre (--) y aleta (--) del tiburón pintarroja a nivel experimental en condiciones semicontroladas.

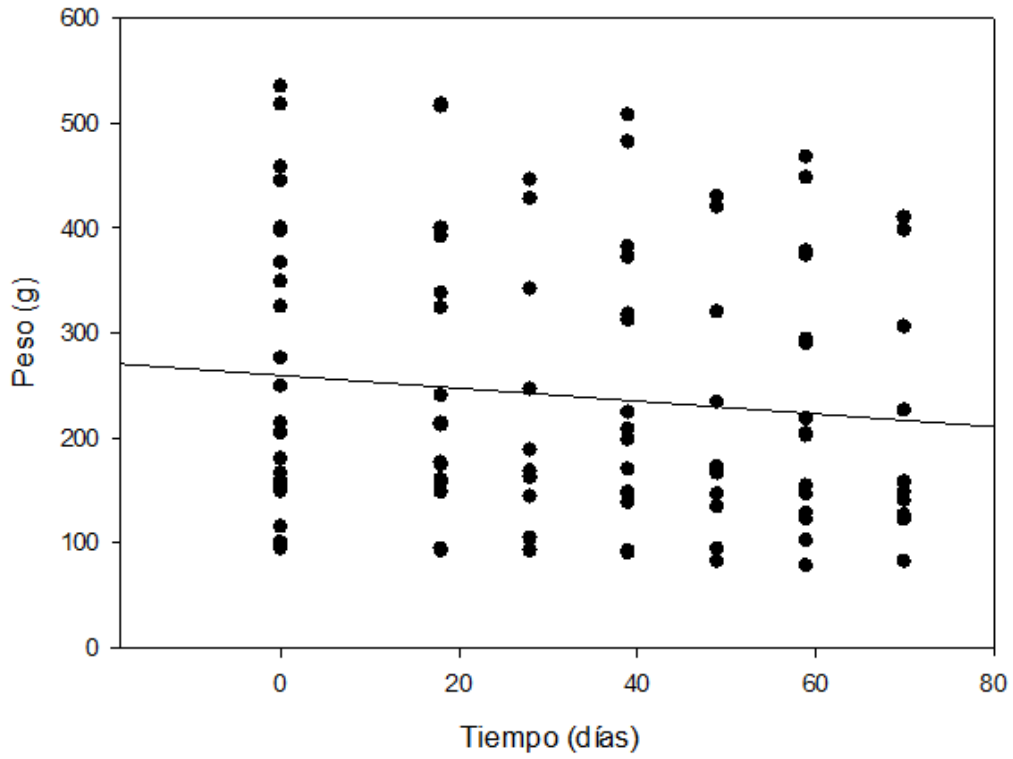


FIGURA 8:

Peso de los individuos de tiburón pintarroja durante la evaluación de tasa de renovación a nivel experimental en condiciones semicontroladas

Modelamiento de nicho isotópico $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de tiburón pintarroja en presencia y ausencia de *Lessonia trabeculata*

Por medio del paquete de nicheRover (Swanson *et al.*, 2015), se determinó la amplitud del nicho del tiburón pintarroja mediante elipses. Se realizaron 1000 remuestreos aleatorios y se clasificó a los grupos según el factor tejido, estado de madurez, sexo y localidad (Figura 9).

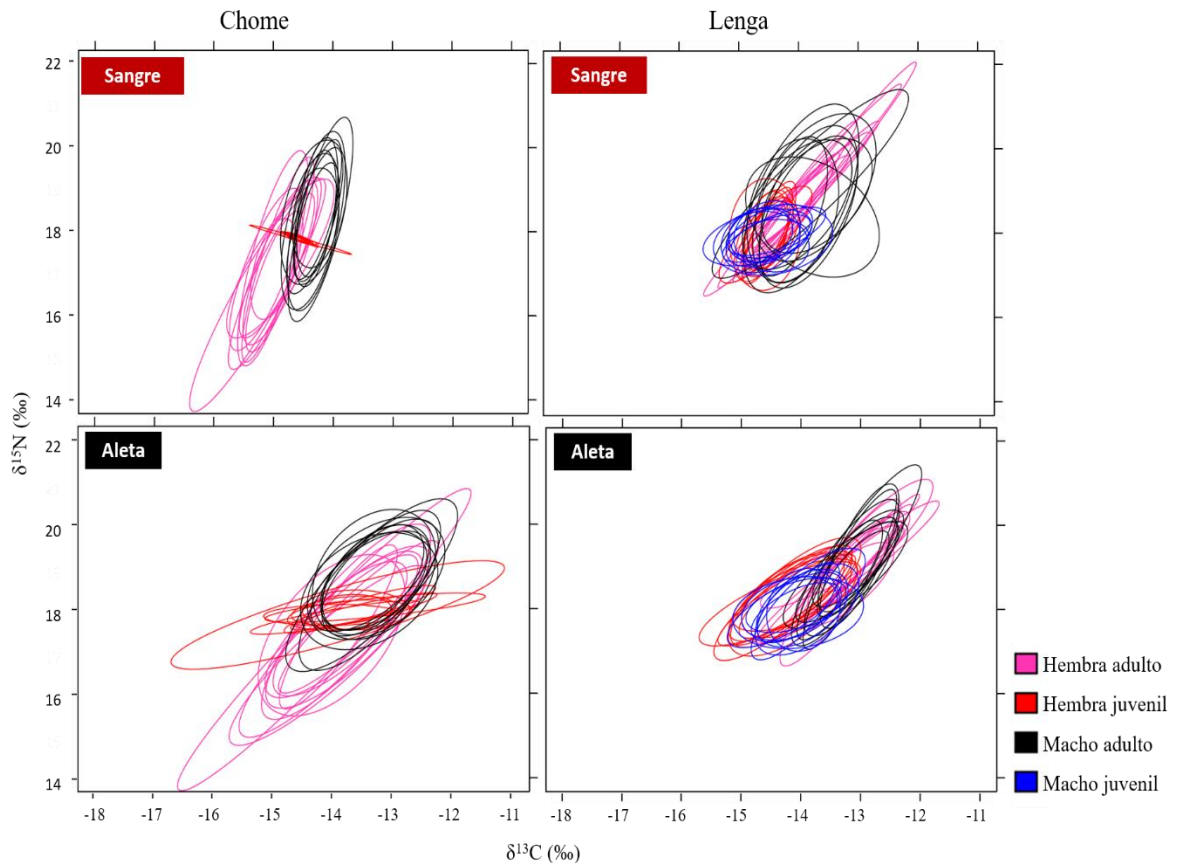


FIGURA 9:

Gráfica bidimensional del nicho isotópico de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en tejido sanguíneo (parte superior) y aleta (parte inferior) de tiburón pintarroja para la localidad de Chome (izquierda) y Lenga (derecha)

El modelamiento de nicho permitió visualizar las diferencias en los valores isotópicos de carbono y nitrógeno mediante las elipses, en relación al sexo (machos y hembras) del tiburón pintarroja en Chome y Lenga. Las diferencias de las elipses entre machos y hembras se registraron en ambas localidades. Sin embargo, las diferencias fueron más evidentes dentro de Chome que en Lenga, tanto en sangre como aleta (Figura 9).

En sangre, las hembras de Chome presentaron una mayor amplitud de $\delta^{13}\text{C}$ (en un rango de -16 a -14‰) en comparación con los machos (-15 a -14‰). De la misma manera en aleta, las hembras tuvieron una mayor amplitud de $\delta^{13}\text{C}$ (-16 a -12‰) en comparación con los machos (-15 a -12‰). La amplitud de $\delta^{15}\text{N}$ fue similar entre sexos en sangre, tanto en Chome como en Lenga. Sin embargo, existe una variación en los valores isotópicos entre los machos y hembras de Chome. En sangre, los machos de Chome (con un rango de 16 a 20,5‰) presentaron valores más altos de $\delta^{15}\text{N}$ en comparación con las hembras de Chome (15 a 19‰). En relación a la razón isotópica de $\delta^{15}\text{N}$ en aleta, las hembras de Chome (15 a 20‰) presentan mayor amplitud en comparación con los machos de Chome (17 a 20‰); siendo los valores máximos de $\delta^{15}\text{N}$ similares tanto en machos como en hembras.

En contraste con Chome, los individuos del tiburón pintarroja de Lenga presentaron una amplitud de nicho isotópico similar entre machos y hembras (Figura 9). Para la razón isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ la amplitud y la variación isotópica es similar tanto para macho como para hembras en sangre (-16 a -12‰) y en aleta (-14 a -12‰). De igual manera, para la razón isotópica de $\delta^{15}\text{N}$ se mostró una amplitud y variación isotópica similar, tanto para machos como para hembras en sangre (16 a 21‰) y en aleta (18 a 20‰).

En relación a los estados de madurez, en Lenga se observan diferencias en las elipses de los adultos en comparación con los juveniles (Figura 9). Las elipses de los juveniles son más estrechas tanto para la razón isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ (-15 a -14 ‰) en sangre como en aleta (-15 a -13 ‰); en comparación con los adultos, en sangre (-16 a -13 ‰) y aleta (-15 a -12 ‰). Para los valores de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$), los juveniles presentan una menor amplitud (17 a 18,5 ‰) en sangre y aleta (17 a 19 ‰); en comparación con los adultos (16 a 21 ‰; 17 a 21 ‰). Además, los juveniles presentan un menor enriquecimiento de ^{15}N en comparación con los adultos.

Principal fuente de carbono del tiburón pintarroja en la costa centro sur de Chile

Los consumidores primarios presentaron diferencias en la razón isotópica de $\delta^{13}\text{C}$. Los individuos de la especie *Tegula tridentata* (53) presentaron razón isotópica más altos en $\delta^{13}\text{C}$ ($-15,33 \pm 1,2\text{‰}$) en comparación con *Perumytilus purpuratus* (28) ($-18,086 \pm 1,1\text{‰}$) (Figura 10). La razón isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ en individuos de tiburón pintarroja se asemeja a la razón isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ de *T. tridentata* (Figura 10). Este resultado indica que la fuente de alimento más importante para el depredador proviene del ambiente bentónico. Los gráficos a lo largo del lado superior y del lado derecho representan la estimación de densidad para $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ respectivamente, lo que facilita la interpretación de la fuente de alimento y fundamenta la sobreposición de la razón isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ de tiburón pintarroja con *T. tridentata* (Figura 10).

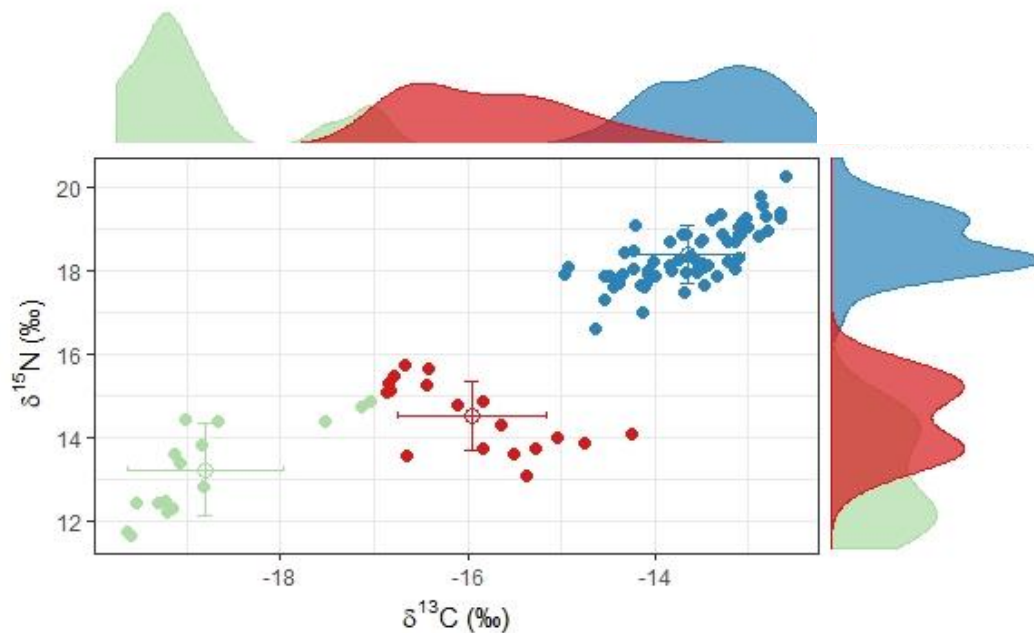


FIGURA 10:

Gráfica bidimensional de los valores de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) de aleta de tiburón pintarroja (círculos azules) para las localidades de Lengua y Chome, en relación a los valores de la línea base bentónica representado por *Tegula tridentata* (círculos en rojo), y del ambiente pelágico por *Perumytilus purpuratus* (círculos en verde).

Posición trófica de tiburón pintarroja en presencia y ausencia de *L. trabeculata*

Las razones isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$ en aleta de adultos y juveniles de tiburón pintarroja fue ligeramente más altas en los individuos de Lengua en comparación con los de Chome (Figura 11). Al tomar en cuenta la razón isotópica de $\delta^{15}\text{N}$ de la línea base bentónica *T. tridentata* y de la línea base pelágica *P. purpuratus*, la posición trófica y los intervalos de credibilidad fueron casi iguales entre los grupos. Sin embargo, la posición trófica de los juveniles fue ligeramente más alta en Chome en comparación con Lengua. La posición trófica del tiburón pintarroja según el 95% de intervalo de credibilidad fue de ~3,3 a 3,7 (Figura 11). Esto nos permite inferir que el tiburón pintarroja es un consumidor terciario.

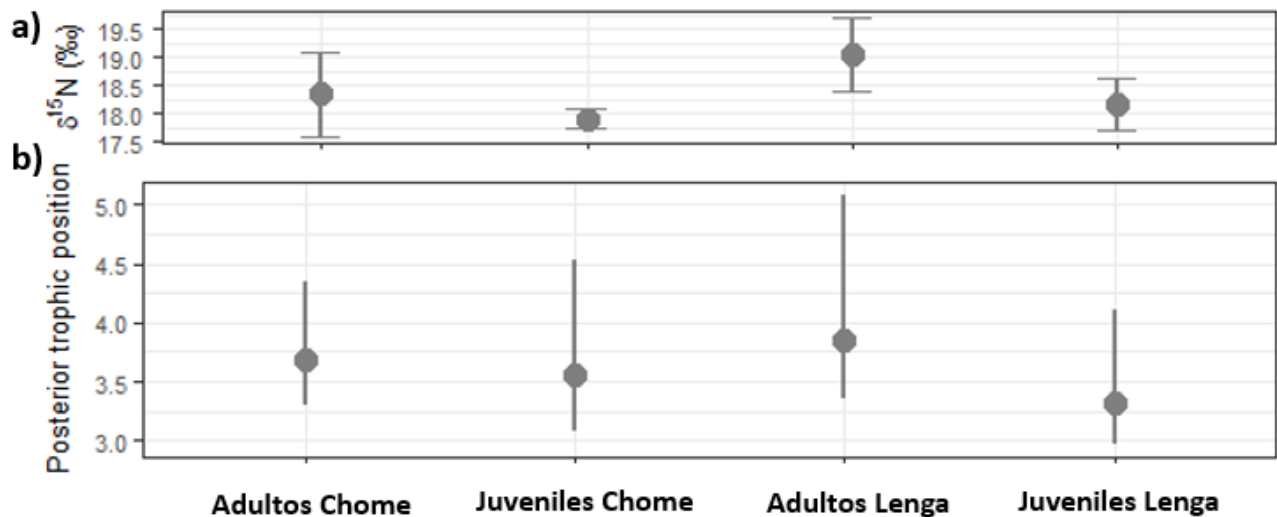


FIGURA 11:

Valores de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) correspondientes a la posición trófica de adultos y juveniles de tiburón pintarroja en Chome y Lengua.

Fuentes de ^{13}C y enriquecimiento de ^{15}N en la fauna y algas asociadas al tiburón pintarroja en ambas localidades

En la Figura 12 se puede observar que los machos adultos presentan valores medios de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) más altos en comparación con las hembras adultas de tiburón pintarroja. En contraste, las hembras tienen una mayor amplitud de $\delta^{13}\text{C}$ en comparación con los machos. Además, cabe destacar que estas diferencias en la razón isotópica son más notables entre machos y hembras adultas de Chome en comparación con los individuos de Lenga.

También en la Figura 12 y la Tabla 4 se muestra el valor de la media y el error estándar de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de la fauna asociada al tiburón pintarroja de Chome (izquierda) y Lenga (derecha). La razón isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ de *Tegula tridentata*, *Perumytilus purpuratus* y *Ulva* sp. es más alta en Chome en comparación con Lenga. Sin embargo, el camarón de roca presentó valores de ^{13}C más empobrecidos en los individuos de Chome en comparación con Lenga. Las señales de $\delta^{15}\text{N}$ de los moluscos *Tegula tridentata*, *Perumytilus purpuratus* y el camarón de roca *Rhyncocinetes typus* y *Ulva* sp. presentaron valores más altos en Lenga en comparación con Chome. En cuanto a las macroalgas pardas, *Macrocystis* sp. presentó valores más altos en $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ que *L. trabeculata*.

Los tiburones de las especies *Centroscyllium* sp. y *Etmopterus* sp. de aguas más profundas presentaron un mayor enriquecimiento de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$ con medias de 19,52‰ y 19,05‰, respectivamente) en comparación con los individuos del tiburón pintarroja (Figura 12). Sin embargo, los tiburones de aguas profundas presentaron menores valores de $\delta^{13}\text{C}$; presentando una media de -14,10 ‰ para *Centroscyllium* sp. y -14,43 ‰ para *Etmopterus* sp.

Tabla 4. Valores de la media de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) de la fauna y algas asociadas al tiburón pintarroja capturados en el presente estudio.

Localidad	Especie	Tejido	Grupo funcional	n	Media $\delta^{13}\text{C}$ (‰)	DS	Media $\delta^{15}\text{N}$ (‰)	DS
Chome	<i>Perumytilus purpuratus</i>	Músculo	Bivalvo-pelágico	9	-17,1	0,2	13,3	0,5
Chome	<i>Tegula tridentata</i>	Músculo	Gasteropodo-bentónico	7	-14,6	0,7	14,0	0,3
Chome	<i>Ulva</i> sp.	Fronda	Alga verde	5	-17,5	1,1	9,9	1,4
Chome	<i>Lessonia trabeculata</i>	Fronda	Macroalga parda productor primario bentónico	12	-17,8	2,9	10,2	1,0
Chome	<i>Macrocystis</i> sp.	Fronda	Macroalga parda-productor primario bentónico	8	-14,5	1,3	11,6	0,7
Chome	<i>Rhynchocinetes typus</i>	Músculo	Camarón de roca-presabentónico	9	-16,1	1,3	15,7	0,5
Lenga	<i>Perumytilus purpuratus</i>	Músculo	Bivalvo-pelágico	3	-17,2	0,3	14,6	0,2
Lenga	<i>Tegula tridentata</i>	Músculo	Gasterópodo-bentónico	4	-16,2	0,3	15,1	0,3
Lenga	<i>Ulva</i> sp.	Fronda	Alga verde	5	-19,1	0,3	11,9	0,1
Lenga	<i>Rhynchocinetes typus</i>	Músculo	Camarón de roca-presabentónico	2	-14,9	1,5	17,2	0,2
Aguas profundas	<i>Etmopterus</i> sp.	Aleta	Depredador	10	-14,4	0,7	19,0	0,6
Aguas profundas	<i>Centroscyllium</i> sp.	Aleta	Depredador	10	-14,1	0,3	19,5	0,5

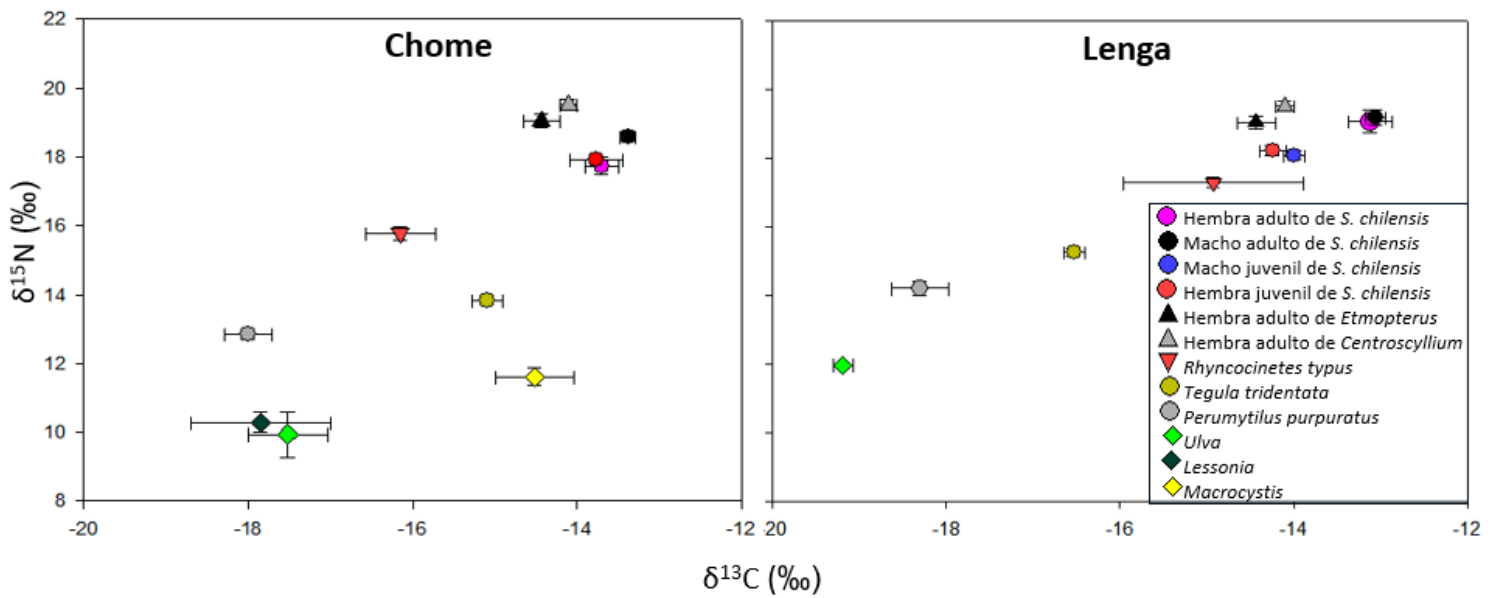


FIGURA 12:

Gráfica bidimensional de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de aleta de tiburón pintarroja, aleta de tiburón *Etmopterus* sp., aleta de tiburón *Centroscyllium* sp., músculo de *R. typus*, *T. tridentata*, *P. purpuratus*, *Ulva* sp., *Macrocystis* sp. y *L. trabeculata* de Chome (izquierda) y Lengua (derecha)

DISCUSION

Esta tesis representa el primer estudio de ecología trófica del tiburón pintarroja mediante análisis de isótopos estables usando técnicas no letales. Constituye una aproximación del nicho trófico por medio de la comparación del análisis de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre machos y hembras de adultos y juveniles de esta especie en localidades con ambientes contrastantes, en relación a la presencia y ausencia de bosques de macroalgas. Se encontraron diferencias significativas en la razón isotópica entre machos y hembras del tiburón pintarroja en presencia de *L. trabeculata*. Estos resultados promueven la importancia de estudiar la presencia de esta macroalga parda en aspectos de la ecología trófica (fuentes de alimento y posición trófica). Además, por medio de esta técnica, ha sido posible ampliar los conocimientos de ecología trófica; fuente y diversidad de recursos de alimento a través de la red trófica de la fauna y algas asociadas a las localidades de Chome y Lengua.

Variación de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en sangre y aleta

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en el tiburón pintarroja son más altos en aleta en comparación con la sangre, patrón que se mantiene tanto en Chome como en Lengua. Estos enriquecimientos y empobrecimientos surgen durante muchos pasos enzimáticos internos, que fraccionan los isótopos estables después de la dieta, por lo que estas diferencias isotópicas son teóricamente esperadas (Peterson y Fry, 1987; Naya y Franco-Trecu, 2019). La aleta está compuesta de denticulos dermales y cartílago, por lo tanto se espera que su tasa de renovación isotópica sea más lenta en comparación con músculo (Malpica-Cruz *et al.*, 2012) o sangre (Logan y Lutcavage, 2010). Por su parte, la señal en sangre refleja la dieta asimilada en un tiempo más reciente (días a meses), en comparación con la aleta que entrega información integrada por meses o años (Logan y Lutcavage, 2010; Caut *et al.*, 2013).

Se sugiere que los valores empobrecidos de ^{13}C en sangre del tiburón pintarroja brindan información de la dieta proveniente de ambientes de aguas más profundas. Esta sugerencia es apoyada por los valores más empobrecidos en ^{13}C presente en aleta de las especies de tiburones de ambientes de aguas profundas *Centroscyllium* sp. y *Etmopterus* sp. capturadas en Junio 2018. De la misma manera, dentro de los resultados de $\delta^{13}\text{C}$ presentado por Zapata-Hernández *et al.*,

(2017), realizado en músculo del tiburón *Centroscyllium* sp. muestra valores similares a los resultados del presente estudio. A modo de ejemplo, un estudio en músculo de tiburón *Bythaelurus canescens* (familia Scyliorhinidae) que habita en profundidades de 250-700 metros (Compagno, 1984) muestra valores más bajos de $\delta^{13}\text{C}$ (con una media de -16,3 ‰) en comparación con aleta del tiburón pintarroja. Mientras que $\delta^{15}\text{N}$ presenta valores más altos (con una media de 20,6 ‰) (Lopez *et al.*, 2013). Existen especies presas de *B. canescens* que presentan valores más bajos en $\delta^{13}\text{C}$ en comparación con el tiburón pintarroja, como el pulpo, calamar, sifonóforo y camarón de nailon (Lopez *et al.*, 2013). También existen presas de *B. canescens* con valores más altos de $\delta^{15}\text{N}$ como el pulpo y los peces (Lopez *et al.*, 2013).

Esto permiten inferir que la dieta disponible en estos ambientes tiene mayor influencia del ambiente pelágico con valores más bajos de $\delta^{13}\text{C}$. De la misma manera, esta inferencia que vincula la alimentación del tiburón pintarroja en dos ambientes (costero y aguas más profundas) es apoyado por observaciones de Fariña y Ojeda (1993). Estos autores reportaron que la abundancia mínima del tiburón pintarroja en aguas costeras ocurrió durante el invierno, lo que sugiere que tienen una migración a aguas más profundas, comportamiento explicado como respuesta para evitar la depredación.

Esta inferencia que vincula dos ambientes como uso de hábitat: ambientes de aguas costeras (que reflejan valores isotópicos más enriquecidos en carbono) y ambientes de aguas profundas (que reflejan valores isotópicos más empobrecidos en carbono). Esto es apoyado por observaciones de Fariña y Ojeda (1993), las muestras de aleta de hembras de tiburón de aguas más profundas y estudios experimentales de tasa de renovación (Caut *et al.*, 2013). Además, Fariña y Ojeda (1993), reportaron que la abundancia mínima del tiburón pintarroja en aguas costeras ocurrió durante el invierno, lo que sugiere que tienen una migración a aguas más profundas, comportamiento explicado como respuesta para evitar la depredación.

En la evaluación isotópica experimental se reportó incongruencias en comparación con la tasa de renovación isotópica entre aleta y sangre. Se reporta una tasa de renovación de $\delta^{13}\text{C}$ más rápida en aleta que en sangre. No existe algún reporte en literatura en la cual podamos sustentar estos resultados, por lo cual no corresponde una aplicación de estos resultados para interpretación biológica (Macneil *et al.*, 2005). Si bien en el experimento se aseguró la ingesta de la nueva dieta, no se reportó la asimilación de la nueva dieta. Una de las razones por la cual no asimilaron la nueva dieta puede ser explicada por la notable la pérdida de peso. Además,

datos reportados en otros estudios en tiburones, sugieren una tasa de renovación de la dieta en tiburones completa en sangre de 6 meses para el plasma, 7 meses para la sangre entera y más de 2 años para músculo (Macneil *et al.*, 2005; Logan y Lutcavage, 2010; Caut *et al.*, 2013). Adicionalmente, estudios de Caut *et al.*, (2013) reportaron que la renovación isotópica promedio del plasma y glóbulos rojos está relacionada con la vida promedio de estas células que bordean entre los 39 a 135 días. De esta forma, en el presente estudio se estimó una tasa de renovación con una duración aproximada de 100 días para la sangre, interpretación biológica generada de la evaluación de la dieta de los tiburones que provienen de las localidades de Lengua y Chome. Por su parte, Caut *et al.*, (2013) también intentaron evaluar la tasa de renovación de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en aleta de 8 tiburones. Sin embargo, ellos no lograron evaluar la tasa de renovación porque no lograron llegar al punto de equilibrio.

Aunque no fue posible determinar número promedio de días de la tasa de renovación de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, se pudo corroborar que la extracción de 0.5 ml de sangre y la extracción de aleta no implica la muerte de los individuos. A pesar de que se controló la ingesta individual del alimento, no fue factible estimar los días en la tasa de renovación de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Por esta razón se tomaran los valores de Caut *et al.*, (2013) como referencia, en el cual evaluaron la tasa de renovación del tiburón *Scyliorhinus stellaris* perteneciente al igual que el tiburón pintarroja a la familia Scliorhidae.

La extracción de sangre y una parte de la aleta para análisis de isótopos, se debe considerar para futuros estudios de especies de tiburones en estado de conservación vulnerable, debido a que es una técnica que no requiere el sacrificio del individuo para estudiar aspectos de su ecología trófica. Sin embargo, antes de aplicar la interpretación biológica acerca del análisis de isótopos estables en aleta se debe considerar que existen complicaciones debido a que no es un solo tejido (Hussey *et al.*, 2011).

Diferencias en $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ relacionadas al sexo en presencia de *Lessonia trabeculata*

Se reportaron diferencias isotópicas entre sexos en ambas localidades; los machos adultos de tiburón pintarroja presentaron valores más altos en $\delta^{15}\text{N}$ en comparación con las hembras. En cambio, las hembras adultas de tiburón pintarroja presentan una mayor amplitud de nicho isotópico de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en comparación con los machos adultos. La variación en $\delta^{13}\text{C}$ sugiere diferencias en cuanto a la diversidad de recursos y/o diferencias en el uso de los hábitat (Peterson y Fry, 1987). Posiblemente las hembras adultas tienen una dieta más diversa en fuentes de alimentos y posiciones tróficas en comparación con los machos.

Esta variabilidad entre la dieta relacionada al sexo es presentada en otras especies de tiburones (Barría *et al.*, 2017; Matallanas, 1982; Hanchet, 1991). En *S. canicula* (familia Scyliorhinidae), el enriquecimiento de ^{15}N en machos adultos en comparación con las hembras adultas, sugiere que es explicado por la preferencia por peces en la dieta (Barría *et al.*, 2017). Entonces, se podría sugerir también que los machos del tiburón pintarroja se están alimentando de peces.

Similares resultados se han reportado mediante análisis de contenido estomacal, diferencias entre sexos en la dieta de adultos de otras especies de tiburones, donde los machos presentaron una preferencia de presas con niveles tróficos más altos (Matallanas, 1982; Hanchet, 1991). De la misma manera Barría *et al.* (2017), han reportado un nicho isotópico de $\delta^{13}\text{C}$ de *Scyliorhinus canicula* más amplio en hembras adultas en comparación con los machos. Además, en este mismo estudio los valores de $\delta^{15}\text{N}$ fueron más alto en machos en comparación con las hembras (Barría *et al.*, 2017). A pesar de los antecedentes de estudios de análisis de contenido estomacal que indican que los machos comen principalmente peces se debe explorar otra explicación alternativa. Puede ser que los crustáceos que están en la dieta de los individuos machos de pintarroja se estén alimentando de peces muertos (carroña) o mamíferos. De esta manera, esto está reflejando una señal isotópica que indica una mayor posición trófica.

Estas diferencias en la amplitud del nicho isotópicos entre sexos pueden ser explicadas por el requerimiento específico de la dieta durante la reproducción, que ha sido comprobado a nivel lipídico en otros tiburones (Valls *et al.*, 2016). Valls *et al.* (2016), evaluaron las diferencias lipídicas contenidas en sangre en hembras en comparación con los machos en el tiburón *S. canicula*. Estos autores determinaron que las hembras adultas tienen mayor reserva lipídica

(triglicéridos) en comparación con los machos, la cual está destinada a la formación de huevos que ocurre principalmente durante invierno. Por otra parte, los machos adultos presentaron un incremento mayor en los cuerpos quetónicos (3- β -hidroxibutirato) en comparación con las hembras, explicado por una mayor actividad fisiológica para el apareamiento con las hembras.

Las diferencias de la dieta del tiburón pintarroja entre machos y hembras también podrían explicarse por una segregación espacial relacionada al sexo (Sims *et al.* 2001; Barría *et al.*, 2017; Bansemer y Bennett, 2011). Observaciones *in situ* mediante buceo y marcaje por medio de telemetría acústica permitieron conocer que el 72 % del tiempo las hembras del tiburón *Scyliorhinus canicula* (perteneciente a la familia Scyliorhinidae) prefieren refugiarse en las grietas de las rocas y realizan distancias más largas en un menor tiempo en comparación con los machos Sims *et al.*, (2001). En general, la segregación espacial entre sexos en tiburones puede ocurrir por competencias intraespecíficas, por la disponibilidad y preferencia de presas, estrategias reproductivas, refugio contra el pre y post apareamiento y/o las diferencias en los requerimientos de los recursos (Sims *et al.*, 2001).

De acuerdo a Fariña y Ojeda (1993), la reproducción y la ovoposición pueden ocurrir durante todo el año. El menor porcentaje de hembras ovígeras en el tiburón pintarroja se reportó durante el otoño, patrón que concuerda con observaciones de Wearmouth *et al.*, (2013) para el tiburón *S. canicula*. Sin embargo el mayor porcentaje de hembras ovígeras de *S. canicula* ocurrió en invierno y no en verano como en tiburón pintarroja reportado por Fariña y Ojeda (1993). Ambos estudios relacionan el mayor porcentaje de hembras ovígeras con la puesta masiva de huevos que ocurre durante verano, que en el caso de tiburón pintarroja fue observado en las estructuras de *L. trabeculata* (Fariña y Ojeda (1993); *obs. pers.*).

Existen diferencias significativas en los valores isotópicos relacionados al sexo de tiburón pintarroja en tanto en Chome como en Lengua. Sin embargo, estas diferencias significativas en los valores isotópicos entre machos y hembras son significativas solo en Chome. Estas diferencias que son más evidentes en Chome en comparación con Lengua pueden estar explicadas por la mayor disponibilidad de refugios generado por los micro hábitats la complejidad de las grietas del sustrato rocoso y generados por *L. trabeculata*. en esta localidad en comparación con Lengua, Por lo tanto, se sugiere que la mayor disponibilidad de micro hábitats podría originar diferencias en el comportamiento de forrajeo y consecuentemente diferencias en la dieta entre

sexos. En contraparte, los individuos de tiburón pintarroja en Lenga presentan valores isotópicos similares en la dieta que puede ser explicado por la menor complejidad estructural en el ambiente submareal que posee Lenga en comparación con Chome. Por lo que la disponibilidad de refugios será mucho menor y en consecuencia los individuos de tiburón pintarroja de ambos sexos compartirían el mismo espacio y por consiguiente la misma dieta.

Aunque se reportó diferencias en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en relación al sexo, que pueden ser explicadas por la presencia de *L. trabeculata* no se descarta la posibilidad de que algunos de estos individuos podrían estar haciendo uso de hábitats en un rango mayor de las distancias que separa Lenga y de Chome (5km aproximadamente), o que estén haciendo uso de los mismos hábitats. Esto se debe considerar, debido a que estudios de marcaje en el tiburón *Cephaloscyllium laticeps* perteneciente a la familia Scyliorhinidae reportaron una distancia máxima de 300 km en Tasmania (Awruch *et al.*, 2012). Sin embargo, en este mismo estudio reportan que existen individuos que permanecen en la reserva marina del sitio de estudio, por lo cual su rango de movimiento es menor de los 300 km (Awruch *et al.*, 2012). A raíz de estos resultados se mantienen preguntas por resolver acerca de las diferencias individuales con respecto al comportamiento migratorio y su efecto en ecología trófica.

En las etapas iniciales de esta investigación se se seleccionaron estas dos localidades; Chome y Lenga para evaluar la dieta del tiburón pintarroja en presencia y ausencia de *L. trabeculata*. Sin embargo, posteriormente se tomó en consideración que la presencia de la complejidad del sustrato rocoso puede proveer refugios importantes para el tiburón pintarroja. Con esto, se debe considerar que la presencia de esta macroalga parda no es el único factor que puede hacer evidente las diferencias en la segregación sexual y consecuentemente tener un efecto en las diferencias en la dieta entre los machos y hembras del tiburón pintarroja. Estos dos factores deben ser considerados simultáneamente debido a que *L. trabeculata*, así como otras macroalgas pardas, necesitan adherirse por medio de un grampón a un sustrato rocoso duro (Villouta y Santelices, 1984).

Diferencias en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre estados de madurez

De acuerdo al análisis de PERMANOVA y modelamiento del nicho isotópico que cuantifica la amplitud de los nichos por medio de las elipses, existen diferencias significativas de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ entre estados de madurez (adultos y juveniles). Las elipses del nicho isotópico de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en adultos del tiburón pintarroja son más amplias en comparación con las elipses de los juveniles.

Estos resultados, en relación a $\delta^{15}\text{N}$ son similares a los presentados en estudios de Barría *et al.* (2017), en donde los adultos presentaban valores más altos de $\delta^{15}\text{N}$ en comparación con los juveniles debido a una selección de presas con alta energía y de nivel trófico más alto. Sin embargo, los resultados de Barría *et al.*, (2017) se contraponen con los resultados de la amplitud de $\delta^{13}\text{C}$ del tiburón pintarroja. Los autores registraron que la amplitud de $\delta^{13}\text{C}$ de los juveniles es similar al de las hembras adultas, esto es explicado por una mayor generalización de las presas en las etapas tempranas (Barría *et al.*, 2017).

La menor diversidad de presas reflejada en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en juveniles es consistente con estudios de contenido estomacal del tiburón leopardo *Triakis semifaciata* (Cortés, 1997). Cortés (1997), registraron que la dieta de los tiburones adultos era más generalizada que la de los tiburones juveniles. El autor sugiere que las presas de mayor importancia en la dieta de los tiburones adultos son los peces teleósteos y moluscos, seguido de los crustáceos (Cortés, 1997). Mientras que los tiburones juveniles tenían una menor diversidad de presas con una menor posición trófica (Cortés, 1997). Se concluye de esta manera que a lo largo de la ontogenia el tiburón pintarroja desarrollará la habilidad de adquirir en su dieta una mayor diversidad de presas con un nivel trófico más alto.

De esta manera, a nivel tisular, el nicho isotópico de los juveniles del tiburón pintarroja es más amplio en aleta que en sangre. Esto puede ser explicado por la tasa de renovación más lenta en aleta en comparación con la sangre (Caut *et al.*, 2013). De esta manera, la aleta está otorgando información de una diversidad mayor de recursos en la dieta, que puede ser explicado por la información de la señal isotópica de la madre o su combinación con la dieta al eclosionar (Matich *et al.*, 2010). En cambio, la dieta que se ha incorporado en la sangre proviene de un

tiempo más reciente, del momento en que los individuos del tiburón pintarroja salen de las cápsulas de huevo y obtienen alimento de lo que está disponible en el ambiente.

Fuente de alimento del tiburón pintarroja

En ecosistemas marinos, los recursos que provienen del ambiente bentónico son más altos en ^{13}C en comparación con los recursos del ambiente pelágico (Docmac *et al.*, 2017; France, 1995). Los valores isotópicos de moluscos del presente estudio concuerdan con patrones generales de enriquecimiento de ^{13}C según la alimentación de origen pelágico (*P. purpuratus*) o bentónico (*T. tridentata*) (Post, 2002 ; Docmac *et al.*, 2017). Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de tiburón pintarroja se sobrepone con los individuos de *T. tridentata* y no con los de *P. purpuratus*. Estos resultados sugieren que la fuente de alimento más importante proviene del ambiente bentónico.

Estos resultados son consistentes con los resultados de Moreno *et al.*, (1979), Fariña y Ojeda (1993) y datos no publicados de Mario-George Nascimento, que detallan que la dieta del tiburón pintarroja se compone principalmente de crustáceos decápodos. De la misma manera, estos resultados son corroborados con observaciones directas *in situ*, debido a que se pudo evidenciar que los individuos de tiburón pintarroja regurgitaban partes duras no digeridas del exoesqueleto de los crustáceos porcelánidos, restos de camarón de roca y restos de vértebra de pez. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de camarón de roca *R. typus* coinciden con los de *T. tridentata*, lo que sugiere que la mayor contribución de la especie presa del tiburón pintarroja proviene del ambiente bentónico. Esta preferencia en la dieta de tiburón pintarroja por los crustáceos decápodos puede ser explicada por el alto contenido calórico en comparación con otros invertebrados marinos como los moluscos, ascidias o poríferos (Duarte *et al.*, 1980).

Resultados de este estudio que indican carbono bentónico como la principal fuente de alimento de tiburón pintarroja se contraponen con resultados obtenidos para peces bentívoros reportados por Docmac *et al.* (2017) en la costa del norte de Chile. Docmac *et al.* (2017) reportan que ciertas especies de peces bentívoros que habitan en sitios dominados por macroalgas pardas presentan valores de $\delta^{13}\text{C}$ similares a los consumidores primarios del ambiente pelágico. Estos hallazgos sugieren que la mayor contribución energética de estos peces proviene de la producción primaria del fitoplancton, que es producto de la alta surgencia marina costera que caracteriza a la zona (Docmac *et al.*, 2017). En la costa de Concepción, Chile se caracteriza

por una fuerte surgencia (Figueroa y Moffat, 2000), y la fuente de alimento del tiburón pintarroja parece provenir principalmente de carbono bentónico. Por esta razón se destaca la importancia de las fuentes de alimento de origen bentónico como las macroalgas pardas, entre otras algas del sustrato para las redes alimentarias tanto en Chome como en Lenga.

Posición trófica del tiburón pintarroja

Debido a que el proceso de excreción de nitrógeno es costoso, los organismos excretan preferentemente el ^{14}N mientras que fraccionan y acumulan el ^{15}N (Fry, 2006). De esta manera va ocurriendo un enriquecimiento de ^{15}N desde los productores primarios hasta los consumidores finales, como se puede observar en las redes tróficas tanto en Chome como Lenga. Los valores altos de $\delta^{15}\text{N}$ son presentados en los individuos de tiburón pintarroja en comparación con los consumidores y productores primarios, moluscos y algas; que presentan valores más bajos de $\delta^{15}\text{N}$ por lo que representan niveles tróficos más bajo en la red alimentaria.

Cuando se comparan los valores de $\delta^{15}\text{N}$ del tiburón pintarroja con las otras especies de tiburones que habitan en aguas más profundas, se encontró que las especies *Centroscyllium* sp. y *Etmopterus* sp. presentaron un mayor enriquecimiento de ^{15}N . La razón de esto se puede deber a que la dieta de *Centroscyllium* sp. y *Etmopterus* sp. se conforma principalmente de peces o presas con $\delta^{15}\text{N}$ más altos. De la misma manera se ha reportado que *Centroscyllium nigrum* (con valores desde los 17‰ a 19‰) presenta valores similares al tiburón pintarroja de $\delta^{15}\text{N}$ (Zapata-Hernández *et al.*, 2014).

Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en aleta de adultos y juveniles de tiburón pintarroja fueron ligeramente más altos en Lenga en comparación con Chome. Al tomar en cuenta los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de la línea base bentónica *T. tridentata* y de la línea base pelágica *P. purpuratus*, la posición trófica y los intervalos de credibilidad son casi los mismos entre los grupos. La posición trófica estimada en el presente estudio para el tiburón pintarroja coincide con la reportada por Cortés, (1999) que lo posicionan de igual manera como consumidor terciario. Los individuos de la familia Scyliorhinidae se catalogan por Cortés (1999), como consumidores terciarios con una posición trófica un poco más baja en comparación con otras familias de tiburones como la familia Carchahinidae o la familia Sphyrnidae.

Fauna y algas asociadas al tiburón pintarroja en ambas localidades

El alga verde *Ulva* sp., los moluscos *T. tridentata* y *P. purpuratus*, y el camarón de roca *R. typus* presentaron valores más enriquecidos de ^{15}N en Lenga en comparación con Chome. El enriquecimiento de ^{15}N podría ser explicado por la forma cerrada que caracteriza la Bahía San Vicente donde se ubica Lenga (Ahumada *et al.*, 1983). La orientación al noroeste de la Bahía San Vicente y las descargas residuales de origen antropogénico propician aguas pobres en oxígeno disuelto, provocando que el proceso de nitrificación por parte de las bacterias no sea la suficiente, causando un aumento de los compuestos nitrogenados en forma de NH_4^+ (Ahumada *et al.*, 1989; Tewfik, *et al.*, 2005; Michener y Lajtha, 2007). Previamente se ha comprobado que el amonio (NH_4^+) genera un enriquecimiento de ^{15}N en comparación con nitrato (NO_3^-) (Wada y Hattori, 1978; Heaton, 1986; Glibert *et al.*, 2016).

El enriquecimiento de ^{15}N en las algas provenientes de Lenga puede ser explicado por el nitrógeno proveniente del amonio (NH_4^+); que es más abundante que el nitrato (NO_3^-) en la bahía San Vicente (Marshall, 1998; citado por Mudge y Seguel, 1999). Estudios de nutrientes en la columna de agua en el extremo norte de la bahía han demostrado que existen altas concentraciones de amonio de aproximadamente $50\ \mu\text{M}$ (Marshall, 1998; citado por Mudge y Seguel, 1999).

Lenga posee un mayor aporte terrestre en comparación con Chome, que tiene una mayor influencia de aguas oceánicas. En contraste, las concentraciones de NH_4^+ en Chome son menores a $50\ \mu\text{M}$, mientras que las concentraciones de NO_3^- son mayores (Fernandez y Farías, 2012). Estudios anteriores indican que en localidades con altas concentraciones de NH_4^+ , la asimilación del NO_3^- esta inhibida, por lo tanto los más altos valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los tiburones pintarroja provenientes de Lenga pueden ser reflejo de las altas concentraciones de amonio (Wada y Hattori, 1978; Heaton, 1986; Glibert *et al.*, 2016).

CONCLUSIONES

- Existe una mayor amplitud de nicho isotópico ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) en hembras de tiburón pintarroja en comparación con los machos. Las hembras tienen una diversidad de recursos en su dieta con diferentes niveles tróficos, mientras que los machos tienen preferencia por presas con nivel trófico más alto. Esta diferencia entre sexos es más evidente en Chome que en Lenga. Esto puede ser explicado por una segregación sexual ligada a la presencia de *Lessonia trabeculata* y/o a la complejidad estructural que confiere la morfología rocosa del sustrato en Chome.
- En condiciones de cautiverio no fue posible cuantificar los días en la incorporación de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de la nueva dieta en sangre y aleta de *S. chilensis*. Sin embargo, se pudo corroborar que los métodos utilizados en el presente estudio no provocan la muerte del animal después de los 90 días.
- Por medio de la comparación de los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ del tiburón pintarroja con valores de *Tegula tridentata* (indicador del ambiente bentónico) y *Perumytilus purpuratus* (indicador del ambiente pelágico) en la costa centro sur de Chile, se pudo determinar que la mayor contribución de la dieta asimilada por el tiburón proviene del ambiente bentónico.
- Los adultos presentan una mayor amplitud de nicho isotópico ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) en comparación con los juveniles. Esto indica que los adultos tienen una mayor diversidad de presas en su dieta, que refleja ampliación del forrajeo durante la ontogenia.
- La posición trófica de tiburón pintarroja calculada mediante la razón isotópica de $\delta^{15}\text{N}$ no es significativamente diferente entre Chome y Lenga. El enriquecimiento de ^{15}N en los productores primarios de Lenga, que es reflejado de igual manera en toda la red trófica, puede ser explicado por altas concentraciones de amonio reportadas anteriormente en esta localidad.

RECOMENDACIONES DE ESTUDIOS FUTUROS

1. Evaluar los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en sangre de individuos de tiburón pintarroja que se encuentren en aguas más profundas durante la época de invierno y otoño para corroborar patrones de movimiento a estas zonas.
2. Comparar los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de otras localidades con una distancia mayor a 300 km.
3. Investigar otras estructuras que las hembras de tiburón pintarroja pueden utilizar para adherir las cápsulas de huevo en ausencia de *Lessonia*.
4. Monitorear durante verano y primavera los patrones de movimiento de los individuos de tiburón pintarroja cuando están en aguas más someras.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ahumada, R., Rudolph, A., Madariaga, S., y Carrasco, F. (1989). Descripción de las condiciones oceanográficas de la Bahía San Vicente y antecedentes sobre los efectos de la contaminación. *Biología Pesquera*, 18, 37–52.
- Ahumada, R., Rudolph, A., y Martínez, V. (1983). Circulation and fertility of waters in Concepcion Bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 16, 95–105. [https://doi.org/10.1016/0272-7714\(83\)90096-3](https://doi.org/10.1016/0272-7714(83)90096-3)
- Alveal, K., y Romo, H. (1980). Aspectos ecológicos de las algas marinas de la provincia de Concepción, Chile. *Boletim Do Instituto Oceanográfico*, 29(2), 27–29.
- Anderson, M. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26(5), 32–46. <https://doi.org/10.1080/13645700903062353>
- Anderson, M. (2017). Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA). *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online*, 1–15. <https://doi.org/10.1002/9781118445112.stat07841>
- Angel, A., y Ojeda, F. (2001). Structure and trophic organization of subtidal fish assemblages on the northern Chilean coast: The effect of habitat complexity. *Marine Ecology Progress Series*, 217(July 2001), 81–91. <https://doi.org/10.3354/meps217081>
- Awruch, C., Frusher, S., Stevens, J., y Barnett, A. (2012). Movement patterns of the draughtboard shark *Cephaloscyllium laticeps* (Scyliorhinidae) determined by passive tracking and conventional tagging. *Journal of Fish Biology*, 80(5), 1417–1435. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03249.x>
- Bansemmer, C., y Bennett, M. (2011). Sex- and maturity-based differences in movement and migration patterns of grey nurse shark, *Carcharias taurus*, along the eastern coast of Australia. *Marine and Freshwater Research*, 62(6), 596. <https://doi.org/10.1071/mf10152>
- Barría, C., Navarro, J., y Coll, M. (2017). Trophic habits of an abundant shark in the northwestern Mediterranean Sea using an isotopic non-lethal approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.08.021>
- Bearhop, S., Adams, C., Waldron, S., Fuller, R., y Macleod, H. (2004). Determining trophic niche width: A novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*, 73, 1007–1012. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x>
- Beck, M. (1995). Size-Specific Shelter Limitation in Stone Crabs : A Test of The Demographic Bottleneck Hypothesis. *Ecology*, 76(3), 968–980.
- Begon, M., Townsend, C., y Harper, J. (2006). Introduction: Ecology and its Domain. In *Ecology From Individuals to Ecosystems* (p. 738). Blakwell Publishing.
- Bourget, E., DeGuise, J., y Daigle, G. (1994). Scales of substratum heterogeneity, structural complexity, and the early establishment of a marine epibenthic community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 181(1), 31–51. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(94\)90102-3](https://doi.org/10.1016/0022-0981(94)90102-3)
- Bruno, J., y Bertness, M. (2001). Habitat modification and facilitation in benthic marine communities. *Marine Community Ecology*, 201–218.
- Cabana, G., y Rasmussen, J. (1994). Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Letters to Nature*, 372(6503), 255–257. <https://doi.org/10.1038/372255a0>
- Caillaux, L., y Stotz, W. (2003). Distribution and abundance of *Rhynchocinetes typus*

- (Crustacea: Decapoda), in different benthic community structures in northern Chile. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 83(1), 143–150. <https://doi.org/10.1017/s0025315403006908h>
- Cancino, J., y Santelices, B. (1984). Importancia ecológica de los discos adhesivos de *Lessonia nigrescens* Bory (Phaeophyta) en Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural*, 57, 23–33.
- Caut, S., Jowers, M., Michel, L., Lepoint, G., y Fisk, A. (2013). Diet- and tissue-specific incorporation of isotopes in the shark *Scyliorhinus stellaris*, a North Sea mesopredator. *Marine Ecology Progress Series*, 492, 185–198. <https://doi.org/10.3354/meps10478>
- Christie, H., Freidriksen, S., y Rinde, E. (1998). Regrowth of kelp and colonization of epiphyte and fauna community after kelp trawling at the coast of Norway. *Hydrobiologia*, 375–376, 49–58. <https://doi.org/10.1023/A>
- Contreras, S., Pantoja, S., Neira, C., y Lange, C. (2007). Biogeochemistry of surface sediments off Concepción (~36°S), Chile: El Niño vs. non-El Niño conditions. *Progress in Oceanography*, 75(3), 576–585. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.08.030>
- Cortés, E. (1997). A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54, 726–738.
- Cortés, E. (1999). Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES Journal of Marine Science*, 56, 707–717.
- DeNiro, M., y Epstein, S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica Cosmochimica Acta*, 42, 495–506.
- Docmac, F., Araya, M., Hinojosa, I., Dorador, C., y Harrod, C. (2017). Habitat coupling writ large: pelagic-derived materials fuel benthivorous macroalgal reef fishes in an upwelling zone. *Ecology*, 98(9), 2267–2272. <https://doi.org/10.1002/ecy.1936>
- Docmac, Felipe, Araya, M., Hinojosa, I. A., Dorador, C., y Harrod, C. (2017). Habitat coupling writ large: pelagic-derived materials fuel benthivorous macroalgal reef fishes in an upwelling zone. *Ecology*, 98(9), 2267–2272. <https://doi.org/10.1002/ecy.1936>
- Duarte, W., Jara, F., y Moreno, C. A. (1980). Contenido energetico de algunos invertebrados bentonicos de la costa de Chile y fluctuación anual em *Mytilus chilensis* Hupe 1854. *Brazilian Journal of Oceanography*, 29(2), 157–162. <https://doi.org/10.1590/s1679-87591980000200032>
- Fariña, J. M., y Ojeda, F. P. (1993). Abundance, Activity, and Trophic Patterns of the Redspotted Catshark, *Schroederichthys chilensis*, on the Pacific Temperate Coast of Chile. *Copeia*, 1993(2), 545–549. <https://doi.org/10.2307/1447159>
- Fernandez, C., y Farías, L. (2012). Assimilation and regeneration of inorganic nitrogen in a coastal upwelling system: Ammonium and nitrate utilization. *Marine Ecology Progress Series*, 451(February 2017), 1–14. <https://doi.org/10.3354/meps09683>
- Figuroa, D., y Moffat, C. (2000). On the influence of topography in the induction of coastal upwelling along the Chilean Coast. *Geophysical Research Letters*, 27(23), 3905–3908.
- France, R. (1995). Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. *Marine Ecology Progress Series*, 124, 307–312. <https://doi.org/10.3354/meps124307>
- Fry, B. (1981). Natural stable carbon isotope. *Fishery Bulletin*, 79(2), 337–345.
- Fry, B. (2006). *Stable isotope ecology*. Springer. <https://doi.org/10.1007/s10764-012-9582-7>.Fry
- Glibert, P., Wilkerson, F., Dugdale, R., Raven, J., Dupont, C., Leavitt, P., ... Kana, T. (2016). Pluses and minuses of ammonium and nitrate uptake and assimilation by phytoplankton

- and implications for productivity and community composition, with emphasis on nitrogen-enriched conditions. *Limnology and Oceanography*, 61(1), 165–197. <https://doi.org/10.1002/lno.10203>
- Hanchet, S. (1991). Diet of spiny dogfish, *Squalus acanthias* Linnaeus, on the east coast, South Island, New Zealand. *Journal of Fish Biology*, 39(3), 313–323. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1991.tb04365.x>
- Heaton, T. (1986). Isotopic studies of nitrogen pollution in the hydrosphere and atmosphere: A review. *Chemical Geology: Isotope Geoscience Section*, 59(C), 87–102. [https://doi.org/10.1016/0168-9622\(86\)90059-X](https://doi.org/10.1016/0168-9622(86)90059-X)
- Hernández, S., Lamilla, J., Dupré, E., y Stotz, W. (2005). Desarrollo embrionario de la pintarroja comun *Schroederichthys chilensis* (Guichenot, 1848) (Chondrichthyes: Scyliorhinidae). *Gayana (Concepción)*, 69(1), 191–197. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382005000100025>
- Hesslein, R., Capel, M., Fox, D., y Hallard, K. (1991). Stable isotopes of sulfur, Carbon, and nitrogen as indicators of tropic level and fish migration in the Lower Mackenzie River Basin, Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48, 2258–2265.
- Hobson, K. (1999). Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes : a review. *Oecologia*, 120, 314–326.
- Hobson, K. A., y Clark, R. G. (1992). Assessing avian diets using stable isotopes i : turnover of ^{13}C in tissues1, 94(1), 181–188.
- Hussey, N., Chapman, D., Donnelly, E., Abercrombie, D., y Fisk, A. (2011). Fin-icky samples: An assessment of shark fin as a source material for stable isotope analysis. *Limnology and Oceanography: Methods*, 9, 524–532. <https://doi.org/10.4319/lom.2011.9.524>
- Hutchinson, E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, (22), 415–427. <https://doi.org/10.1039/b0067431>
- Jackson, A., Inger, R., Parnell, A., y Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80, 595–602. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x>
- Jones, C., Lawton, J., y Shachak, M. (1994). Organisms as Ecosystem Engineers. *Oikos*, 69(3), 373–386. <https://doi.org/10.2307/3545850>
- Kim, S., y Koch, P. (2012). Methods to collect , preserve , and prepare elasmobranch tissues for stable isotope analysis. *Environmental Biological of Fishes*, 95, 53–63. <https://doi.org/10.1007/s10641-011-9860-9>
- Krebs, C. (1972). What is ecology? In *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance* (p. 694). Harper International Edition.
- Layman, C., Araujo, M., Boucek, R., Hammerschlag-peyer, C., Harrison, E., Jud, Z., ... Bearhop, S. (2011). Applying stable isotopes to examine food-web structure : an overview of analytical tools. *Biological Reviews*, 1–18. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00208.x>
- Li, H., y Reynolds, J. (1995). On Definition and Quantification of Heterogeneity. *Oikos*, 73(2), 280–284.
- Logan, J., y Lutcavage, M. (2010). Stable isotope dynamics in elasmobranch fishes. *Hydrobiologia*, 644(1), 231–244. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0120-3>
- Lopez, S., Zapata-Hernández, G., Bustamante, C., Sellanes, J., y Meléndez, R. (2013). Trophic ecology of the dusky catshark *Bythaelurus canescens* (Günther, 1878) (Chondrychthyes: Scyliorhinidae) in the southeast Pacific Ocean. *Journal of Applied Ichthyology*, 29(4), 751–756. <https://doi.org/10.1111/jai.12151>

- Lorentsen, S., Sjøtun, K., y Grémillet, D. (2010). Multi-trophic consequences of kelp harvest. *Biological Conservation*, 143, 2054–2062. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.05.013>
- Macneil, M., Skomal, G., y Fisk, A. (2005). Stable isotopes from multiple tissues reveal diet switching in sharks. *Marine Ecology Progress Series*, 302, 199–206.
- Malpica-Cruz, L., Herzka, S., Sosa-Nishizaki, O., y Lazo, J. (2012). Tissue-specific isotope trophic discrimination factors and turnover rates in a marine elasmobranch: empirical and modeling results. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 69(3), 551–564. <https://doi.org/10.1139/f2011-172>
- Manly, B. (2006). Monte Carlo Methods. In *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology* (p. 480).
- Mann, K. (1973). Seaweeds: Their productivity and strategy for growth. *Science*, 182(4116), 975–980.
- Matallanas, J. (1982). Feeding habits of *Scymnorhinus licha* in Catalan waters. *Journal of Fish Biology*, 20(2), 155–163. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1982.tb03916.x>
- Matich, P., Heithaus, M. R., y Layman, C. A. (2010). Size-based variation in intertissue comparisons of stable carbon and nitrogen isotopic signatures of bull sharks (*Carcharhinus leucas*) and tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67(5), 877–885. <https://doi.org/10.1139/f10-037>
- McCutchan, J., Lewis, W., Kendall, C., y McGrath, C. (2003). Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102(2), 378–390. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12098.x>
- Michener, R., y Lajtha, K. (2007). *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science: Second Edition*. *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science: Second Edition*. <https://doi.org/10.1002/9780470691854>
- Moreno, C., Duarte, W., y Zamorano, J. (1979). Variación latitudinal del número de especies de peces en el sublitoral rocoso : una explicación ecológica. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales*, 12, 169–178.
- Moreno, C., y Jara, H. (1984). Ecological studies on fish fauna associated with *Macrocystis pyrifera* belts in the south of Fuegian Islands, Chile. *Marine Ecology Progress Series*, 15, 99–107. <https://doi.org/10.3354/meps015099>
- Mudge, S., y Seguel, C. (1999). Organic contamination of San Vicente Bay, Chile. *Marine Pollution Bulletin*, 38(11), 1011–1021. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(99\)00132-0](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(99)00132-0)
- Naya, D., y Franco-Trecu, V. (2019). An unbiased method to estimate individual specialisation from multi-tissue isotopic data. *Freshwater Biology*, (April), fwb.13316. <https://doi.org/10.1111/fwb.13316>
- Newsome, S., Del Rio, C., Bearhop, S., y Phillips, D. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(8), 429–436. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2007\)5\[429:ANFIE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2007)5[429:ANFIE]2.0.CO;2)
- Pérez-Matus, A., Ferry-Graham, L., Cea, A., y Vásquez, J. (2007). Community structure of temperate reef fishes in kelp-dominated subtidal habitats of northern Chile. *Marine and Freshwater Research*, 58, 1069–1085. <https://doi.org/10.1071/MF06200>
- Pérez-Matus, A., Pledger, S., Diaz, F., Ferry, L., y Vásquez, J. (2012). Plasticidad en la selección de alimento y estructura trófica de los peces asociados a bosques de macroalgas pardas del norte de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 85, 29–48. Retrieved from http://www.scielo.cl/scielo.php?pid=S0716-078X2012000100003yscript=sci_arttext
- Pérez-Matus, A., Pledger, S., Díaz, F., Ferry, L., y Vásquez, J. (2012). Plasticity in feeding selectivity and trophic structure of kelp forest associated fishes from northern Chile.

- Revista Chilena de Historia Natural*, 85, 29–48. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2012000100003>
- Peterson, B., y Fry, B. (1987). Stables isotopes in ecosystem studies. *Annual Reviews Ecology Systems*, 18, 293–320.
- Post, D. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods and assumptions. *Ecology*, 83(3), 703–718.
- Post, D., Layman, C., Arrington, D., Takimoto, G., Quattrochi, J., y Montaña, C. (2007). Getting to the fat of the matter : models , methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia*, 152, 179–189. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0630-x>
- Quezada-Romegialli, C., Jackson, A., Hayden, B., Kahilainen, K., Lopes, C., y Harrod, C. (2018). tRophicPosition, an R package for the Bayesian estimation of trophic position from consumer stable isotope ratios. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(6), 1592–1599. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13009>
- Reum, J., Williams, G., y Harvey, C. (2017). *Stable Isotope Applications for Understanding Shark Ecology in the Northeast Pacific Ocean. Northeast Pacific Shark Biology, Research and Conservation* (1st ed.). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/bs.amb.2017.06.003>
- Rudolph, A., Ahumada, R., y Pérez, C. (2002). Dissolved oxygen content as an index of water quality in San Vicente Bay, Chile (36°45'S). *Environmental Monitoring and Assessment*, 78(1), 89–100. <https://doi.org/10.1023/A:1016140819487>
- Schaal, G., Riera, P., y Leroux, C. (2010). Trophic ecology in a Northern Brittany (Batz Island, France) kelp (*Laminaria digitata*) forest, as investigated through stable isotopes and chemical assays. *Journal of Sea Research*, 63(1), 24–35. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2009.09.002>
- Sielfeld, W., y Vargas, M. (1996). Composición y estructura de la ictiofauna demersal en la zona norte de Chile. *Investigaciones Marinas*, 24, 3–17. <https://doi.org/10.4067/s0717-71781996002400001>
- Sims, D., Nash, J., y Morritt, D. (2001). Movements and activity of male and female dogfish in a tidal sea lough: Alternative behavioural strategies and apparent sexual segregation. *Marine Biology*, 139(6), 1165–1175. <https://doi.org/10.1007/s002270100666>
- Swanson, H., Lysy, M., Power, M., Stasko, A., Johnson, J., y Reist, J. (2015). A new probabilistic method for quantifying n-dimensional ecological niches and niche overlap. *Ecology*, 96(2), 318–324.
- Tala, F., y Edding, M. (2007). First estimates of productivity in *Lessonia trabeculata* and *Lessonia nigrescens* (Phaeophyceae, Laminariales) from the southeast Pacific. *Phycological Research*, 55(1), 66–79. <https://doi.org/10.1111/j.1440-1835.2006.00447.x>
- Tewfik, A., Rasmussen, J., y McCann, K. (2005). Anthropogenic Enrichment Alters a Marine Benthic Food. *Ecology*, 86(10), 2726–2736.
- Trujillo, J., Pardo, L., Vargas-Chacoff, L., y Valdivia, N. (2019). Sharks in the forest: Relationships between kelp physical-complexity attributes and egg deposition sites of the red-spotted catshark. *Marine Ecology Progress Series*, 610, 125–135. <https://doi.org/10.3354/meps12818>
- Valls, E., Navarro, J., Barría, C., Coll, M., Fernández-Borràs, J., y Rotllant, G. (2016). Seasonal, ontogenetic and sexual changes in lipid metabolism of the small-spotted catshark (*Scyliorhinus canicula*) in deep-sea free-living conditions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 483, 59–63. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2016.07.001>
- Vásquez, J., Piaget, N., y Vega, J. . (2012). The *Lessonia nigrescens* fishery in northern Chile : " how you harvest is more important than how much you harvest ". *Journal of Applied*

- Phycology*, 24, 417–426. <https://doi.org/10.1007/s10811-012-9794-4>
- Vásquez, J., y Santelices, B. (1990). Ecological effects of harvesting *Lessonia* (Laminariales, Phaeophyta) in central Chile. *Hydrobiologia*, 204–205(1), 41–47. <https://doi.org/10.1007/BF00040213>
- Vásquez, J., y Santelices, B. (1984). Importancia ecológica de los discos adhesivos de *Lessonia nigrescens* Bory (Phaeophyta) en Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural*, 57, 131–154.
- Villegas, M., Laudien, J., Sielfeld, W., y Arntz, W. (2008). *Macrocystis integrifolia* and *Lessonia trabeculata* (Laminariales; Phaeophyceae) kelp habitat structures and associated macrobenthic community off northern Chile. *Helgoland Marine Research*, 62, 533–543. <https://doi.org/10.1007/s10152-007-0096-1>
- Villouta, E., y Santelices, B. (1984). Estructura de la comunidad submareal de *Lessonia* (Phaeophyta, Laminariales) en Chile norte y central. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 57, 111–122.
- Wada, E., y Hattori, A. (1978). Nitrogen isotope effects in the assimilation of inorganic nitrogenous compounds by marine diatoms. *Geomicrobiology Journal*, 1(1), 85–101. <https://doi.org/10.1080/01490457809377725>
- Wearmouth, V., Southall, E., Morritt, D., y Sims, D. (2013). Identifying reproductive events using archival tags: Egg-laying behaviour of the small spotted catshark *Scyliorhinus canicula*. *Journal of Fish Biology*, 82(1), 96–110. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03473.x>
- Zapata-Hernández, G., Sellanes, J., Thurber, A., Levin, L., Chazalon, F., y Linke, P. (2014). New insights on the trophic ecology of bathyal communities from the methane seep area off Concepción, Chile (~36° S). *Marine Ecology*, 35(1), 1–21. <https://doi.org/10.1111/maec.12051>

ANEXOS

Tabla 5. Valores medios de longitud total promedio y peso promedio de los individuos de tiburón pintarroja para evaluar la tasa de renovación de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$.

Sexo	Estados de madurez	n	Longitud total promedio (cm)	Peso promedio (g)
Hembra	Juvenil	8	37.12 ± 2.94	136 ± 28.28g
	Adulto	5	45.6 ± 3.50	310 ± 130,57g
Macho	Juvenil	4	38 ± 4.47	159 ± 35.50g
	Adulto	9	47,22 ± 2.81	377 ± 101.75

Tabla 6. Resultados de PERMANOVA para evaluar diferencias entre la razón isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en tejidos del tiburón pintarroja de Lengua y Chome

Factores	gl	SS	MS	<i>Pseudo-F</i>	P(permutación)	Permutaciones únicas
Tejido	1	22.645	22.645	26.276	0.001	999
Residuales	132	113.76	0.86182			
Total	133	136.41				

El valor en **negrita** indica diferencia estadísticamente significativa ($P < 0.05$).