



**Magíster en
Ecología Marina UCSC**
Universidad Católica de la Santísima Concepción

FACULTAD DE CIENCIAS

EVALUACIÓN DE NICHOS TRÓFICOS Y ESTADO NUTRICIONAL DE
JUVENILES DEL TIBURÓN MARTILLO SEDOSO *Sphyrna zygaena*
(LINNAEUS, 1759) EN TRES ÁREAS DE CRIANZA EN EL ECOSISTEMA
DE LA GRAN CORRIENTE MARINA NORTEÑA DE HUMBOLDT

Por

EDUARDO ANDRÉS SEGURA COBEÑA

TESIS PARA OPTAR AL
GRADO DE MAGÍSTER EN ECOLOGÍA MARINA

Director de Tesis: KONRAD GÓRSKI

Co-Director de Tesis: ÁNGEL URZÚA

Concepción, Chile

2020



**Magíster en
Ecología Marina UCSC**

Universidad Católica de la Santísima Concepción

FACULTAD DE CIENCIAS

EVALUACIÓN DE NICHOS TRÓFICOS Y ESTADO NUTRICIONAL DE
JUVENILES DEL TIBURÓN MARTILLO SEDOSO *Sphyrna zygaena*
(LINNAEUS, 1759) EN TRES ÁREAS DE CRIANZA EN EL ECOSISTEMA
DE LA GRAN CORRIENTE MARINA NORTEÑA DE HUMBOLDT

Por

EDUARDO ANDRÉS SEGURA COBEÑA

Tesis para optar al grado de Magíster en Ecología Marina

Director de Tesis: KONRAD GÓRSKI

Co-Director de Tesis: ÁNGEL URZÚA

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

2020

ACTA DE EXAMEN

A mis padres; a mis hermanas; a mi novio.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi director de tesis, Konrad Górski por su confianza, consejos, dedicación y buen humor durante este proceso. A mi co-director Ángel Urzúa por su confianza, colaboración y alegría que lo caracteriza.

Agradezco a la Universidad Católica de la Santísima Concepción (UCSC) y al programa Magister en Ecología Marina por confiar en mí y por su apoyo para el desarrollo de mi carrera. A la Dirección de Postgrado de la UCSC por el apoyo económico durante el magister y para el desarrollo de la tesis. Al proyecto BMBF 180034 por el apoyo económico en el análisis de bioquímica. A la ONG peruana ProDelphinus por su apoyo económico en el muestreo de la tesis y el contacto con los pescadores. Al grupo Ko Lab por su colaboración y constante apoyo. Al laboratorio 22 de Recursos Hidrobiológicos, especialmente por su apoyo en el análisis bioquímico. Al Centro de Investigación en Biodiversidad y Ambientes Sustentables (CIBAS).

Agradecimiento especial a mi profesor de bachiller, Pepe Espinoza, por sus consejos. A los profesores Florence Tellier, Nicole Colin, Ricardo Otaíza y Antonio Brante. A mis evaluadores Sergio Contreras y Chris Harrod. A mis grandes amistades Cristina, Diego, Luis, Mayra, Nashira, Rossmery, Yugreisy.

TABLA DE CONTENIDOS

Resumen	5
Abstract.....	6
Introducción.....	7
Ecología del tiburón martillo sedoso	7
Problemática	9
Marco Teórico.....	10
Áreas de crianza	10
Nicho trófico.....	13
Análisis del estado nutricional	14
Hipótesis	16
Hipótesis General.....	16
Hipótesis Específicas	16
Objetivos.....	17
Objetivo General.....	17
Objetivos Específicos	17
Métodos	18
Área de estudio y caracterización ambiental	18
Obtención de muestras.....	19
Análisis en laboratorio.....	22
Análisis de lípidos totales.....	22
Análisis de isótopos estables	23
Análisis de ácidos grasos	24
Análisis de proteínas.....	25
Análisis de combustible bioenergético.....	25
Análisis estadísticos.....	26
Análisis de variables ambientales	26
Análisis de nicho trófico.....	26
Análisis de estado nutricional	27
Resultados.....	29
Caracterización ambiental de áreas de crianza	29

Evaluación del nicho trófico	31
<i>Recolección de muestras</i>	31
<i>Nicho isotópico</i>	31
<i>Nicho trófico basado en la composición isotópica y concentraciones de ácidos grasos</i>	37
Evaluación del estado nutricional	43
<i>Contenido bioquímico-energético</i>	43
<i>Potencial aporte nutricional de las especies simpátricas</i>	47
Discusión	50
Caracterización ambiental.....	50
Nicho trófico	50
<i>Isótopos estables</i>	50
<i>Ácidos grasos</i>	53
<i>Integrando isótopos estables y ácidos grasos</i>	55
Estado nutricional	57
<i>Contenido bioquímico-energético</i>	57
<i>Valor nutritivo de los ácidos grasos</i>	60
Conclusiones.....	62
Recomendaciones para futuros estudios.....	63
Referencias bibliográficas	64
Anexo 1: Contenido de análisis ambiental	81
Anexo 2: Diferencias en longitud total del tiburón martillo entre áreas de crianza	84
Anexo 3: Isótopos estables	85
Anexo 4: Nicho trófico según ácidos grasos e isótopos estables	88
Anexo 5: Estado nutricional – lípidos totales, proteínas totales y energía	92

RESUMEN

Los elasmobranquios son capturados por la pesquería artesanal en Perú para la venta de aletas en el mercado chino siendo el tiburón martillo sedoso *Sphyrna zygaena* una de las especies más pescadas. La presión pesquera del tiburón martillo se da en tres áreas de crianza descritas para la especie, de norte a sur, Máncora, San José y Salaverry, ubicadas en el límite norte del ecosistema de la Corriente de Humboldt. Conocer sobre la fuente alimentaria del tiburón martillo y los beneficios nutricionales que le otorga cada área de crianza permitirá reconocer la importancia de cada área para la especie y tomar decisiones sobre su manejo y conservación. Los objetivos de este estudio fueron: a) comparar las variables ambientales entre las tres áreas de crianza; b) comparar el nicho trófico de juveniles de tiburón martillo entre las áreas usando isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) y composición de ácidos grasos en músculo e hígado; c) comparar el estado nutricional del tiburón martillo entre las áreas (concentración de lípidos, proteínas, energía y ácidos grasos) en músculo e hígado. Con respecto a la caracterización ambiental, el área de Máncora fue la de mayor temperatura con baja concentración de clorofila *a*. Por otro lado, las áreas de San José y Salaverry se caracterizaron por alta concentración de clorofila *a* y baja temperatura debido a la influencia de la Corriente de Humboldt. Los juveniles de tiburón martillo de Máncora y Salaverry se caracterizaron por bajos valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ y baja concentración de proteínas, pero sólo en Máncora se observaron individuos con baja concentración de ácidos grasos. El análisis en conjunto de isótopos estables y ácidos grasos mostró que los tiburones de Salaverry formaron dos grupos, uno de ellos caracterizado por señal de carbono y nitrógeno empobrecidas y baja concentración de ácidos grasos probablemente dados por alimentarse en aguas oceánicas. Los tiburones de San José se caracterizaron por una señal isotópica de carbono y nitrógeno enriquecida en isotopos más pesados y alta concentración de proteínas y ácidos grasos. Los resultados sugieren que en San José los tiburones tienen un estado nutricional beneficioso para su desarrollo en comparación con individuos de las otras dos áreas de crianza. Este estudio otorga información importante sobre las poblaciones de juveniles del tiburón martillo en el ecosistema de la Corriente de Humboldt, en conjunto con futuros estudios ayudará a desarrollar planes de conservación para proteger esta especie.

Palabras clave: Corriente de Humboldt, nicho trófico, estado nutricional, recurso alimenticio.

ABSTRACT

Elasmobranchs form an important part of artisanal fishery in Peru that is primarily related to fin export to China and Smooth Hammerhead *Sphyrna zygaena* is among the most frequently captured species. The fishery pressure that Smooth Hammerhead is subjected to is concentrated in its three described nursery areas, Máncora, San José and Salaverry (from North to South), located at the northern edge of the Humboldt Current. Juvenile population dynamics and contribution of these three nursery areas to adult populations is unknown. To contribute knowledge on food sources and nutritional status of juvenile Smooth Hammerhead in Peruvian waters for its informed conservation this study aimed to: a) compare the environmental variables among the three nursery areas; b) compare the trophic niche of juveniles Smooth Hammerhead among the nursery areas using stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) and fatty acid composition in muscle and liver; c) compare the nutritional condition of juveniles Smooth Hammerhead among the nursery areas by comparing lipid, protein and energy content and fatty acids composition in muscle and liver. Máncora nursery area was characterised by the highest water temperature and the lowest concentration of chlorophyll *a*. In contrast, San José and Salaverry nursery areas were characterised by high concentration of chlorophyll *a* and low temperature due to the Humboldt Current influence. Juveniles of Smooth Hammerhead from Máncora and Salaverry were characterised by low protein concentration, however low concentration of fatty acids was recorded only in Máncora. Joined analyses of stable isotope and fatty acid composition showed that Smooth Hammerhead juveniles captured in Salaverry formed two separate groups. One of these groups was characterised by significantly lower values of both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and lower concentrations of fatty acids probably as an effect of feeding in offshore zones. Smooth Hammerhead juveniles from San José were characterised by an enriched isotopic signal of carbon and nitrogen and higher protein and fatty acid content compared to individuals from the other two areas. Better nutritional status of juveniles in San José in comparison with those from Salaverry and Máncora suggests high potential importance of San José nursery area for recruitment of adult population. This finding in combination with future study of Smooth Hammerhead population structure in the area will help to prioritize conservation planning.

Key words: Humboldt Current, trophic niche, nutritional condition, food resources.

INTRODUCCIÓN

Ecología del tiburón martillo sedoso

El tiburón martillo sedoso *Sphyrna zygaena* es un Carcharhiniforme de la familia Sphyrnidae (Eschmeyer et al., 2019). Esta especie se caracteriza por tener el margen anterior de la cabeza dividida en 3 lóbulos, la línea media de la cabeza redondeada o casi recta y la base de la aleta anal es igual o ligeramente más larga que la base de la segunda aleta dorsal (Chirichigno y Vélez, 1998) (Figura 1). El tiburón martillo sedoso es una especie cosmopolita, en la costa de América se distribuye desde el norte de California hasta Chile (Castro, 1983) (Figura 2). Los juveniles suelen formar cardúmenes cerca de la costa donde se mantienen a los 10 m de profundidad llegando rara vez a los 40 m (Bass et al., 1975; Francis, 2016). Los adultos se distribuyen en aguas oceánicas y pueden llegar hasta los 200 m de profundidad (Compagno, 1984; Ebert, 2003).

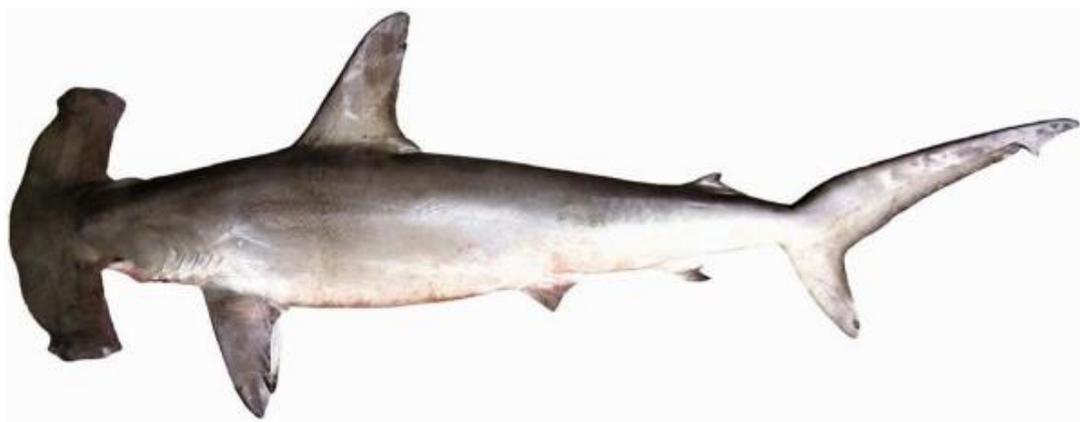


FIGURA 1:

Tiburón martillo sedoso (*Sphyrna zygaena*). Fuente: Australian National Fish Collection, CSIRO (Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation).

El tiburón martillo sedoso es una especie vivípara con un periodo de gestación de 10 a 11 meses y una fecundidad de 20 a 49 embriones por camada con alta inversión de energía en las crías de parte de la hembra durante la preñez (Cortés, 2000; Fowler et al., 2005). Su talla de maduración sexual varía según el sexo, los machos maduran entre los 250 y 260 cm de Longitud Total (LT) y las hembras maduran por encima de los 265 cm LT (Stevens, 1984). Las crías, al nacer, miden entre 50 y 60 cm LT (Ebert, 2003), y la talla máxima registrada es de 370 cm LT

en machos y 400 cm LT en hembras (Compagno, 1984). La mayor edad registrada para el tiburón martillo sedoso fue una hembra de 322 cm LT con 25 años de vida según bandas de crecimiento en vértebras (Rosa et al., 2017), pero al haberse registrado individuos de mayor tamaño la esperanza de vida de esta especie podría ser mayor. A pesar de toda la información anteriormente reportada, aún se desconoce la temporada y frecuencia reproductiva del tiburón martillo sedoso.

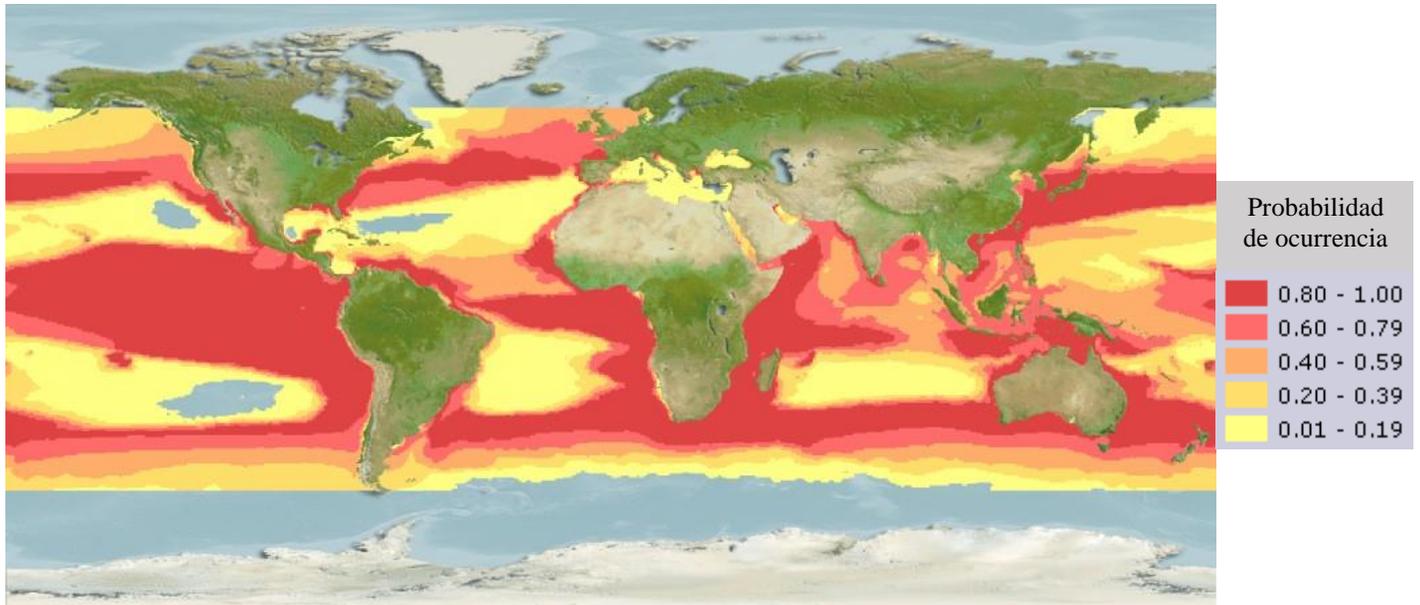


FIGURA 2:

Distribución geográfica del tiburón martillo sedoso. Fuente: AquaMaps + FishBase + GBIF + OBIS.

En esta especie se ha reportado que durante el verano las hembras se acercan a la costa para parir a sus crías y luego de la parición se separan de los recién nacidos por lo que no presentan cuidado parental (Jacoby et al., 2011; González-Pestana, 2014; Francis, 2016). Los tiburones recién nacidos, llamados neonatos, están provistos de reservas de energía en forma de un hígado agrandado que es herencia de la madre y usado como fuente de alimentación endógena durante el desarrollo post natal (Gilmore, 1983; Gilmore et al., 1983; Francis y Stevens, 2000). Las áreas en las cuales las hembras dejan a sus crías se llaman áreas de crianza y los tiburones se mantienen en estas áreas hasta ser juveniles capaces de moverse largas distancias y migrar (Dicken et al., 2018).

Problemática

Los tiburones adultos y de mayor tamaño son depredadores tope por lo cual tienen un rol esencial en los ecosistemas marinos controlando la dinámica comunitaria a través de la regulación de presas (Fowler et al., 2005; Young et al., 2015; Frisch et al., 2016). Sin embargo, muchas especies de tiburón se encuentran globalmente amenazados por la pesquería debido a una importante demanda de aleta de tiburón por países asiáticos (e.g. China, Corea, Vietnam), volviéndose una amenaza relevante para las poblaciones de tiburones (Clarke et al., 2006; Jacquet et al., 2008). Además, debido a las características de historia de vida de los tiburones tales como: madurez sexual tardía, fecundidad y tasa de crecimiento baja, alta longevidad y periodos de gestación extensos; muchas de las especies tienen poblaciones altamente vulnerables (Cortés, 2000). Así, la alta demanda de aleta de tiburón y sus características de historia de vida han ocasionado declives en muchas pesquerías de tiburón en los últimos 30 años (Baum et al., 2003; Baum y Myers, 2004; Campana et al., 2006; Ward y Myers, 2008).

En el caso de Perú, país que compone parte del ecosistema marino de la Gran Corriente Marina Norteña de Humboldt (GCNH), se empezó a exportar aletas de tiburón en 1997 y actualmente se encuentra entre los 20 países más importantes que pescan elasmobranchios (Fowler et al., 2005). Consecuentemente, el tiburón martillo sedoso, una de las especies más apreciadas por el mercado asiático (Clarke et al., 2006), se ha vuelto la tercera especie de tiburón más desembarcada en Perú (15 % del total de desembarque de tiburón) con la mayor captura en la zona central (43 %) y norte (57 %) principalmente con el uso de redes de enmalle (González-Pestana et al., 2016). Este hecho llevó a que se decretara la veda de la especie entre los meses de enero y marzo desde el año 2016 (R.M. N° 188-2018-PRODUCE). Además, en vista de que la población del tiburón martillo sedoso decreció globalmente cerca de un 89 % desde 1986 hasta 2005 por la pesca, fue añadida al Apéndice II de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestre (CITES, por sus siglas en inglés, www.cites.org) y clasificada como “Vulnerable” por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés) (Casper et al., 2005). Teniendo esto presente, es esencial tener mayor información sobre varios aspectos de la ecología de las poblaciones del tiburón martillo sedoso en Perú para reconocer áreas que al ser protegidas permitan un buen desarrollo de los individuos y mayor reclutamiento.

Marco Teórico

Áreas de crianza

Un área de crianza es una zona donde se encuentran neonatos y juveniles de una especie (Beck et al., 2001). Además, las áreas de crianza deben otorgar cierto beneficio a la población de neonatos y juveniles de la especie, como disponibilidad de recursos alimentarios o temperatura idónea del mar (Simpfendorfer y Milward, 1993). Heupel et al. (2007) propusieron tres criterios para que una zona sea considerada un área de crianza para especies de elasmobranquios: i) la presencia de la especie debe ser más común en esa área que en aledañas, ii) los individuos de la especie nacidos en esa área deben tener una tendencia a permanecer o volver por largos periodos y iii) el área debe ser usada repetidamente a través de los años.

Varias áreas de crianza han sido descritas a nivel mundial para el tiburón martillo sedoso: en el océano Atlántico en las aguas costeras de Uruguay en zonas marinas y estuarinas con temperaturas de entre 17 y 24 °C (Doño, 2008); en la plataforma sur de Brasil con temperaturas de 22.5 a 24.5 °C y salinidad de 34 a 36.5 ups (Vooren, Klippel, and Galina, 2005); y en aguas templadas en la costa de Sudáfrica (Smale, 1991). También se pueden encontrar áreas de crianza para esta especie en aguas templadas en la costa occidental de Isla Norte de Nueva Zelanda (Francis, 2016).

En el ecosistema de la GCNH se han descrito tres áreas de crianza del tiburón martillo sedoso con presencia de neonatos y juveniles entre 53 y 150 cm LT: 1) una ubicada entre los puntos de desembarque Acapulco y Cancas aproximadamente a los 4°S, frente al puerto de Máncora; 2) la segunda localizada frente al punto de desembarque de San José aproximadamente a los 6°40'S; 3) la tercera frente al punto de desembarque de Salaverry aproximadamente a los 8°15'S (Figura 3) (González-Pestana, 2014, 2018). El área de crianza ubicada frente al puerto de Máncora se encuentra cercana a la costa, ubicada en la Provincia Marina Pacífico Este Continental (PM PEC) con temperaturas superficiales de entre 23-26 °C (Spalding et al., 2007). El área de crianza frente a San José se encuentra también cercana a la costa y rodea dos islas llamadas Isla Lobos de Tierra e Isla Lobos de Afuera. Está ubicada en la Provincia Marina Pacífico Sudeste Templado-Cálido (PM PSTC) con temperaturas superficiales de entre 19-23 °C e influenciada por la GCNH con aguas ricas en nutrientes generando alta productividad primaria y biomasa de peces (Spalding et al., 2007; Chavez et al.,

2008). Además, esta área de crianza se ubica cercana al ecotono o área transicional llamado Frente Ecuatorial (aproximadamente a los 5°S) donde influyen las PM PEC y PM PSTC donde se observa un quiebre en la diversidad de varios ensamblajes de especies (Paredes et al., 1998; Hooker, 2009; Hooker et al., 2013; Ibanez-Erquiaga et al., 2018). El área de crianza frente a Salaverry se ubica dentro de la PM PSTC y también está influenciado por la GCNH. Las áreas de crianza frente a San José y Salaverry son afectadas por una fuerte zona de surgencia dada por la amplitud de la plataforma continental entre los 6°30'S y 10°S que llega a ser mayor de los 100 km desde la costa mientras que en Máncora el talud continental tiene una longitud de 60 km en la zona más amplia (Morales et al., 2019). Las áreas de crianza San José y Salaverry son áreas con alta biomasa de peces gracias a la alta productividad pero baja diversidad de especies (Chavez et al., 2008; Ibanez-Erquiaga et al., 2018). El área de Máncora, por el contrario, tiene productividad más baja que en San José y Salaverry pero la diversidad de especies es más alta que las otras dos áreas (Ibanez-Erquiaga et al., 2018). Las tres áreas de crianza se encuentran en alta presión pesquera al ser las principales zonas de extracción por parte de pescadores artesanales al norte del país (González-Pestana et al., 2016).

El tiburón martillo sedoso tiene una permanencia de aproximadamente 6 meses en el área de crianza, en verano entre diciembre y mayo, con una alta cantidad de crías recién nacidas en diciembre y juveniles entre marzo y mayo (González-Pestana, 2014). Recientemente, González-Pestana (2018) identificó la salinidad como el factor ambiental determinante del hábitat idóneo para la distribución del tiburón martillo sedoso en el ecosistema de la GCNH, encontrando una gran área con salinidad cercana a los 33 ups que contiene una alta abundancia de juveniles. González-Pestana (2014) mencionó que en el área de crianza del tiburón martillo sedoso también hay presencia de adultos de otras especies de tiburón, que podrían depredar sobre tiburones juveniles sugiriendo que el área de crianza no es un refugio contra la depredación. Entonces, es posible que exista una compensación en la estrategia de vida del tiburón martillo sedoso al tener una gran cantidad de recursos alimenticios para los juveniles viéndose también enfrentados a una posible alta competencia o depredación (Heupel et al., 2007). Por otro lado, se conoce que el espectro trófico del tiburón martillo sedoso varía según el área ya que en el puerto de San José las presas más importantes en contenido estomacal fueron *Dosidicus gigas* y *Dosidicus gahi* mientras que en los puertos Acapulco y Cancas las presas más importantes fueron *D. gahi* y *Mastigotheuthis dentata* (González-Pestana et al., 2017). Sin embargo, ningún

estudio ha evaluado aún el ingreso nutricional de estas áreas de crianza a la población del tiburón martillo sedoso.

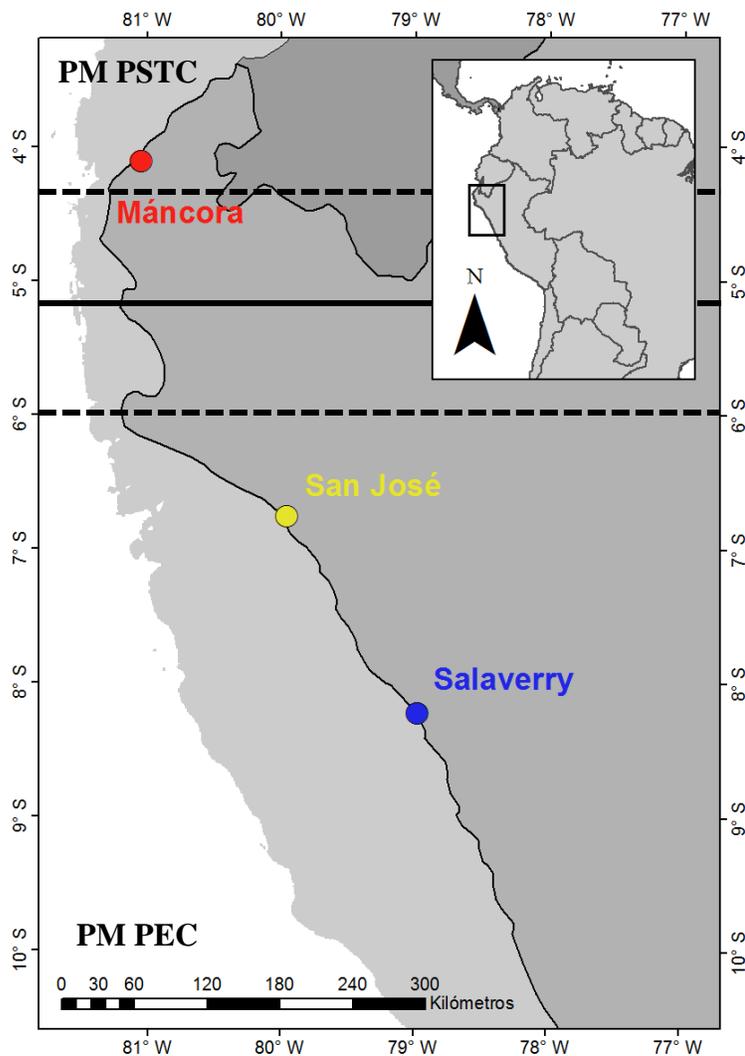


FIGURA 3:

Puertos de desembarque (puntos) de tiburón martillo sedoso. La línea separa las provincias marinas. PM PEC: Provincia Marina Pacífico Este Continental. PM PSTC: Provincia Marina Pacífico Sudeste Templado-Cálido. La línea punteada marca el ecotono transicional.

Es importante caracterizar estas áreas de crianza a nivel ambiental, evaluar la ecología de los juveniles del tiburón martillo sedoso y el hábitat en el cual estos se ubican para conocer qué posibles ventajas otorgan las áreas a las poblaciones. Debido a la declinación de poblaciones de tiburones como resultado de la sobrepesca, reconocer el beneficio que otorga el área donde la especie habita permitirá reforzar las bases para desarrollar áreas marinas protegidas para la conservación de la especie y un manejo sustentable del recurso (Bush, 2003; Heupel et al., 2007; Graham et al., 2016). Aquella área de crianza que se identifique con características beneficiosas a nivel nutricional para el tiburón martillo sedoso, podría ser considerada para convertirse en área marina protegida (i.e. sin actividad pesquera) permitiendo incrementar la tasa de supervivencia de juveniles de la especie a un valor óptimo e incrementando su abundancia poblacional.

Nicho trófico

El nicho ecológico es el espacio definido por todas las combinaciones de condiciones ambientales, bióticas y abióticas, en el cual las especies pueden persistir, utilizar recursos e impactar en su ambiente (Sexton et al. 2016). El nicho trófico es aquella parte del nicho ecológico definida como el rango de recursos alimentarios y el área utilizada para el forrajeo y las interacciones tróficas relacionadas (Potapov et al., 2018; Shipley et al., 2018). Debido a que la composición bioquímica de un animal se encuentra directamente influenciada por su alimentación se puede aproximar el nicho trófico de una especie a través del análisis de isótopos estables y ácidos grasos (Bec et al., 2011).

El análisis de isótopos estables es una herramienta que permite evaluar las características ecológicas de una especie. La composición isotópica de un organismo, su nicho isotópico, dependerá de su alimentación por lo que su composición isotópica reflejará su interacción trófica con el hábitat permitiendo tener una aproximación del nicho trófico (Newsome et al., 2007). La señal isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) se encuentra relacionada a la producción primaria del hábitat permitiendo conocer si dos individuos o poblaciones se alimentan en fuentes distintas (Barros et al., 2010). La señal isotópica de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) está relacionada a la posición trófica ya que tiene un enriquecimiento significativo conforme sube en la cadena trófica (Post, 2002). Entonces, un análisis combinado de estos elementos permitirá evaluar diferentes dimensiones del nicho trófico de una especie.

A su vez, los ácidos grasos funcionan como marcadores tróficos ya que se puede identificar su origen al estar relacionados a la reserva de lípidos obtenida del alimento (Dalsgaard et al., 2003). La mayoría de los ácidos grasos pueden ser sintetizados por el organismo pero su principal ingreso es a partir de la dieta pues no son degradados en la digestión y aquellos con cadena de 14 carbonos o más pasan intactos a la circulación y son generalmente incorporados en los tejidos (Iverson et al., 2004). El análisis de ácidos grasos permite tener una revisión de la alimentación de una especie, cuál presa fue la más común y revela cambios de dieta durante la ontogenia (Iverson et al., 2004; Belicka et al., 2012; Couturier et al., 2013). Los ácidos grasos también se encuentran relacionados a la variación en factores ambientales y permiten evaluar el perfil nutricional y energético en diferentes etapas de vida de una especie (Rainuzzo et al., 1995; Pethybridge et al., 2014; Rosumek et al., 2018). Un estudio combinado de isótopos estables y ácidos grasos permite tener información integrada sobre la asimilación alimentaria de un depredador en un periodo de tiempo entre semanas a años, siendo un acercamiento amplio a su nicho trófico (Hooker et al., 2001).

Análisis del estado nutricional

En la dieta de un depredador se necesitan principalmente lípidos que son fuente de energía disponible y proteínas para la formación de tejido (Machovsky-Capuska y Raubenheimer, 2020). A diferencia de los peces teleósteos, los peces elasmobranquios carecen de tejido adiposo y poseen un hígado agrandado que sirve como principal depósito de almacenamiento de lípidos con rol importante para la flotabilidad (Leigh et al., 2017). Los lípidos almacenados en el hígado son utilizados como fuente de energía que se moviliza según requerimientos fisiológicos (García-Garrido et al., 1990; Valls et al., 2016). La concentración de lípidos en el hígado de los elasmobranquios está relacionada a su estado nutricional y fisiológico por lo que necesitan de presas de alta calidad nutricional para mantener una alta reserva de lípidos (Leigh et al., 2017). Con respecto a las proteínas, los peces las consumen para obtener amino-ácidos y usan el exceso de amino-ácidos como una fuente de energía para sintetizar nuevas proteínas (García-Garrido et al., 1990). Las proteínas representan el mayor porcentaje del material orgánico en el tejido de los peces. Una dieta baja en energía en relación a las proteínas resultaría en una reducción del crecimiento y pérdida de peso debido a que las proteínas serían usadas para el mantenimiento básico en vez de crecimiento (Wilson y Halver, 1986).

Los ácidos grasos esenciales poliinsaturados (AGEP) son aquellos necesarios para ciertas funciones de un organismo pero que este no puede sintetizar por lo que se deben obtener a través de la dieta. Dentro de los AGEP, el ácido Oleico (18:1n-9) es el precursor de todos los ácidos grasos poliinsaturados n-3 y n-6 que son esenciales para los organismos heterotróficos, entre los cuales se encuentran 20:5n-3 (EPA) y 22:6n-3 (DHA) que son necesarios para un crecimiento y desarrollo normal del individuo (Dalsgaard et al., 2003). Sin embargo, sólo los productores primarios (e.g. diatomeas, microalgas, dinoflagelados) poseen las enzimas necesarias para formar n-3 y n-6 (Dalsgaard et al., 2003). Es esencial para el tiburón tener alimentación de calidad pues la deficiencia de AGEP en un organismo puede generar una menor tasa de crecimiento y desarrollo corporal, y como consecuencia pudiendo afectar negativamente en su tasa de supervivencia (Fuiman y Perez, 2015).

Los parámetros climáticos pueden influir directa o indirectamente a la fisiología de una especie (Rossman et al., 2016). Las tres áreas de crianza descritas para el tiburón martillo sedoso en la GCNH se encuentran frente a la costa norte peruana, un área especial con respecto a sus parámetros climáticos debido a que se encuentra influenciado por periodos cálidos (evento El Niño) y fríos (evento La Niña) que pueden cambiar drásticamente las condiciones oceanográficas y alterar factores bióticos en un hábitat como las áreas de crianza (Arntz y Valdivia, 1985; Samame et al., 1985; Stapp et al., 1999; Kämpf y Chapman, 2016). Además, cada área de crianza del tiburón martillo sedoso se encuentra influenciada por distintas masas de agua que las hacen opuestas en los recursos. Esta diferenciación de recursos podría generar variación en las presas disponibles y en los componentes bioquímicos del depredador, por lo que se esperaría distintos valores en la composición bioquímica (glucosa, lípidos, proteínas) y perfil de ácidos grasos entre las tres áreas de crianza (Paredes et al., 1998; Hooker, 2009; Ibanez-Erquiaga et al., 2018).

HIPÓTESIS

Hipótesis General

Debido a la ubicación geográfica de las áreas de crianza del tiburón martillo sedoso *Sphyrna zygaena*, cada una es influenciada en distinto grado por la Gran Corriente Marina Noroeste de Humboldt (GCNH) generando hábitats distintos. Las áreas de crianza de Salaverry y San José (Figura 3) se encuentran influenciadas por aguas de la GCNH, con alta concentración de nutrientes, mientras el área de crianza de Máncora está empobrecida de nutrientes porque el efecto de la GCNH en esta área es insignificante. Debido a estas diferencias notorias entre áreas se propone la siguiente hipótesis:

Las áreas de crianza del tiburón martillo sedoso *Sphyrna zygaena* en el ecosistema de la GCNH tienen condiciones ambientales y niveles de biodiversidad distintos. Entonces, el nicho trófico y estado nutricional de los juveniles del tiburón martillo sedoso diferirán entre las áreas de crianza. Debido a la alta biodiversidad y pocos nutrientes en el área de crianza de Máncora, se espera un nicho trófico más amplio y menor contenido nutricional en los juveniles del tiburón martillo en el área en comparación con las áreas de San José y Salaverry.

Hipótesis Específicas

1. Las condiciones ambientales (temperatura superficial del mar y clorofila *a*) entre las tres áreas de crianza del tiburón martillo sedoso son contrastantes.
2. El nicho trófico de los juveniles del tiburón martillo sedoso, según isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) y ácidos grasos, es más amplio en el área de Máncora en comparación con las áreas de San José y Salaverry.
3. El estado nutricional de los juveniles de tiburón martillo sedoso, medido como la composición bioquímica (lípidos, proteínas y energía) y contenido de ácidos grasos, es más bajo en los juveniles del tiburón martillo en área de Máncora en comparación con las áreas de San José y Salaverry.

OBJETIVOS

Objetivo General

Caracterizar las condiciones ambientales (temperatura y clorofila *a*) de las tres áreas de crianza del tiburón martillo sedoso *Sphyrna zygaena* en el ecosistema de la GCNH (Máncora, San José, Salaverry), y comparar el nicho trófico y el estado nutricional de juveniles del tiburón martillo sedoso entre esas tres áreas de crianza mediante el análisis de isótopos estables y composición bioquímica (proteínas, lípidos y ácidos grasos).

Objetivos Específicos

- O1: Caracterizar y comparar las condiciones ambientales (temperatura superficial del mar y clorofila *a*) de las tres áreas de crianza del tiburón martillo sedoso.
- O2: Evaluar y comparar el nicho trófico a través del análisis de isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) y ácidos grasos en juveniles de tiburón martillo sedoso en las tres áreas de crianza.
- O3: Determinar y comparar el estado nutricional de los juveniles de tiburón martillo sedoso en las tres áreas de crianza a través de la composición bioquímica (cantidad de lípidos, proteínas y energía) y contenido de ácidos grasos.

MÉTODOS

Área de estudio y caracterización ambiental

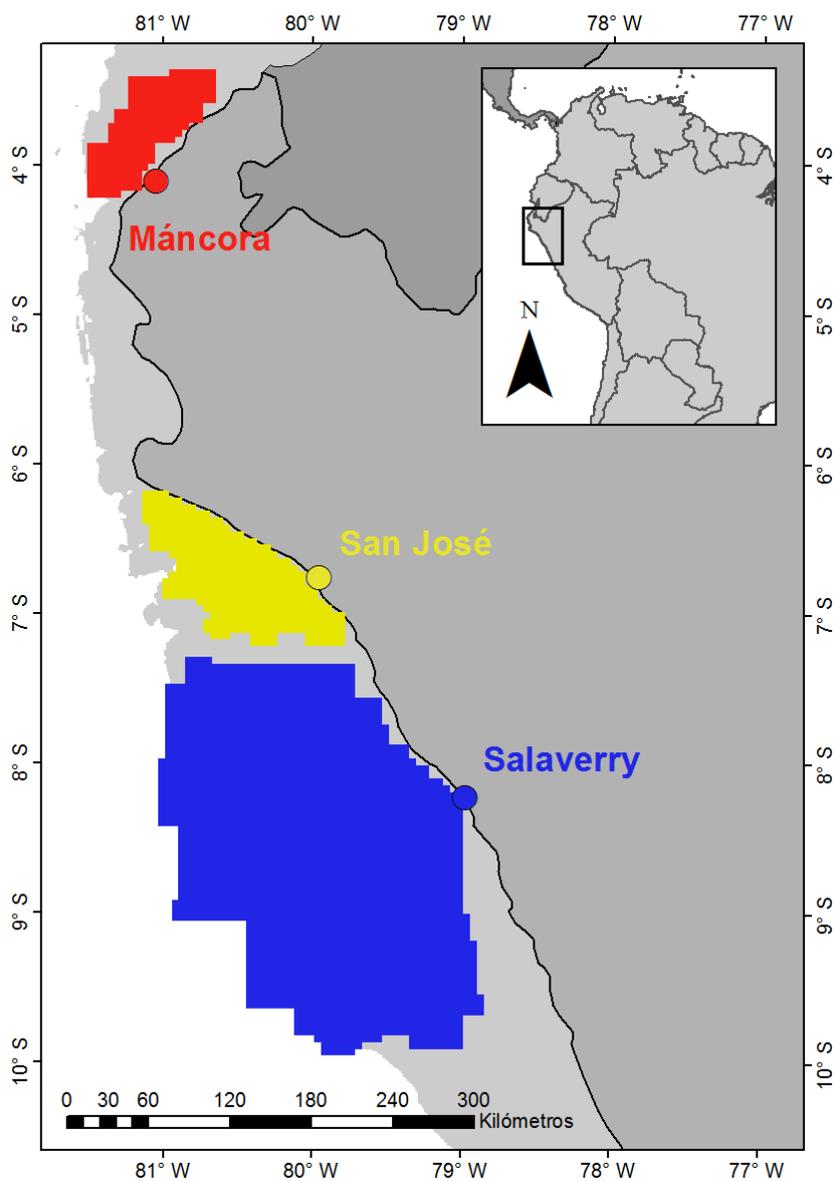


FIGURA 4:

Puertos de desembarque (puntos) y áreas con presencia del tiburón martillo sedoso (coloreado). Las áreas fueron delimitadas a partir de puntos de lances de pesca artesanal con presencia de tiburón martillo sedoso. Fuente de datos: ProDelphinus.

Las áreas de estudio se ubican en el ecosistema de la Gran Corriente Marina Norteña de Humboldt (GCNH) frente a la costa norte peruana en tres áreas de crianza del tiburón martillo sedoso *Sphyrna zygaena*, tiburón martillo de aquí en adelante. Para delimitar las áreas de crianza se utilizaron puntos de lances con red de enmalle de pesca artesanal donde hubo presencia de juveniles de tiburón martillo entre junio 2014 y diciembre 2018 (Fuente: ProDelphinus, Figura 4). Con uso del programa ArcGIS 10.2 se extrajeron los valores ambientales para cada área de crianza delimitada a partir de las capas con datos de la temperatura superficial del mar (TSM) °C y Clorofila *a* mg m⁻³.

Los registros de variables ambientales de las áreas de crianza fueron obtenidos de MODIS-Aqua (Moderate Resolution Imaging Spectrometer Aqua) vía la página web de la NASA, Oceancolor Data Downloader (<https://oceandata.sci.gsfc.nasa.gov/MODIS-Aqua/>). Se descargaron capas de 4 km² de resolución de temperatura superficial del mar (TSM °C) y clorofila *a* (mg m⁻³), en escala estacional entre los años 2010 y 2019. Las estaciones fueron verano (diciembre a febrero), otoño (marzo a mayo), invierno (junio a agosto) y primavera (septiembre a noviembre). Adicionalmente, se utilizó el portal de la NOAA Climate Prediction Center (<https://www.cpc.ncep.noaa.gov/>) para saber durante qué años y estaciones sucedió un evento El Niño y La Niña como variable adicional llamada El Niño – Oscilación del Sur (ENOS).

Obtención de muestras

Las crías del tiburón martillo nacen con un hígado engrandecido con reserva para su crecimiento por herencia materna (Francis y Stevens, 2000; Olin et al., 2011) por lo que los valores de isótopos, ácidos grasos y valores de bioquímica podrían estar sesgados por dicho factor. La influencia de la herencia materna será menor a mayor talla tenga el individuo y dependerá también de la actividad metabólica del tejido evaluado (Olin et al., 2011). Es por ello que al realizar un análisis de señales bioquímicas una implicación importante es la tasa de renovación del tejido, que es el tiempo que se demora el tejido en cambiar su señal isotópica después que el individuo cambie de dieta (Bearhop et al., 2004). Un tejido con tasa de renovación rápida como la sangre o el hígado puede dar información de interacciones tróficas recientes, mientras que un tejido con tasa de renovación lenta como el hueso o el músculo puede dar información en periodos temporales más extensos (Matich y Heithaus, 2014). El muestreo

considerado en este estudio se limitó a individuos juveniles mayores a 1 año de edad. Para determinar que un individuo es juvenil se tomó en cuenta lo siguiente: i) la relación de edad con Longitud Total (LT) siendo individuos de 1 año con 85 cm LT, 2 años con 115 cm LT y 3 años con 145 cm LT (Francis 2016); ii) según características sexuales externas e internas, 70 cm LT es la talla máxima que pueden tener los neonatos (Nava y Márquez-Farías 2014); y iii) el cambio en la dispersión del tiburón martillo, siendo a los 120 cm LT que empiezan a movilizarse a aguas más profundas o a alejarse del área donde nacieron (Smale, 1991; Dicken et al., 2018). Entonces, el muestreo se realizó en individuos juveniles con Longitud Total entre 70-120 cm LT (Figura 5) entre marzo y abril del 2019. Se extrajo muestra (aproximadamente de 2.5 cm³ de tejido) de músculo, con tasa de renovación isotópica baja, e hígado, con tasa de renovación isotópica media (MacNeil et al., 2006; Kim, et al., 2012). Las salidas de pesca realizadas no tuvieron al tiburón martillo como pesca objetivo, sino que se aprovechó de aquellos individuos que los pescadores hayan pescado incidentalmente. Se muestrearon en total 47 individuos juveniles de tiburón martillo entre las tres áreas (Tabla 1). De cada individuo colectado se registró el sexo, longitud total (LT), longitud de horquilla (LH), ancho de cabeza (AC), ancho de boca (AC) y condición de cicatriz umbilical (CU) (Figura 5 y 6). Las muestras de músculo e hígado fueron preservadas en 80 % etanol. Hay antecedentes de que al usar el etanol como preservante, tiene un potencial efecto sobre los isótopos de carbono y nitrógeno, sin embargo, no hay consenso sobre si se debe aplicar un factor de corrección o no (Sarakinis et al., 2002; Xu et al., 2011). A pesar de ello, se usó el mismo procedimiento para las muestras de las tres áreas de crianza, por lo tanto las comparaciones entre las áreas están válidas.

TABLA 1:

Número de muestras de músculo e hígado obtenidas de tiburón martillo sedoso en cada área de crianza. M/H: individuos que se les extrajo músculo e hígado. M: número de individuos que sólo se extrajo músculo. H: número de individuos que sólo se extrajo hígado. Total: número de individuos muestreados para cada área de crianza sea ambos tejidos o sólo uno de ellos.

Área	M / H	M	H	Total
Máncora	10	-	3	13
San José	16	3	1	20
Salaverry	14	-	-	14

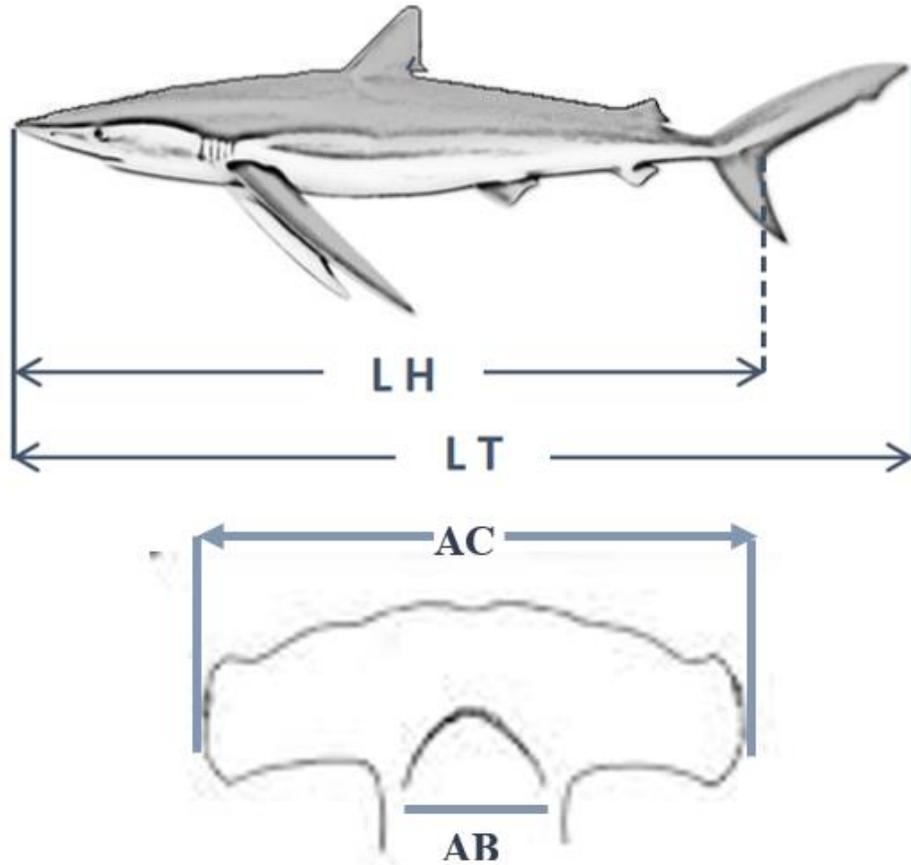


Figura 5:

Mediciones realizadas al tiburón martillo sedoso. Arriba: Longitud total (LT) y longitud de horquilla (LH). Abajo: Ancho de cabeza (AC) y ancho de boca (AB).

Con fines de evaluar la línea base isotópica y de ácidos grasos se muestrearon especies simpátricas del tiburón martillo de las cuales se extrajo una porción de músculo por individuo. Este muestreo se realizó en paralelo al de los tiburones martillo en las mismas embarcaciones. Cuando las muestras llegaron a laboratorio fueron liofilizadas para mantenerlas hasta el inicio de los análisis.

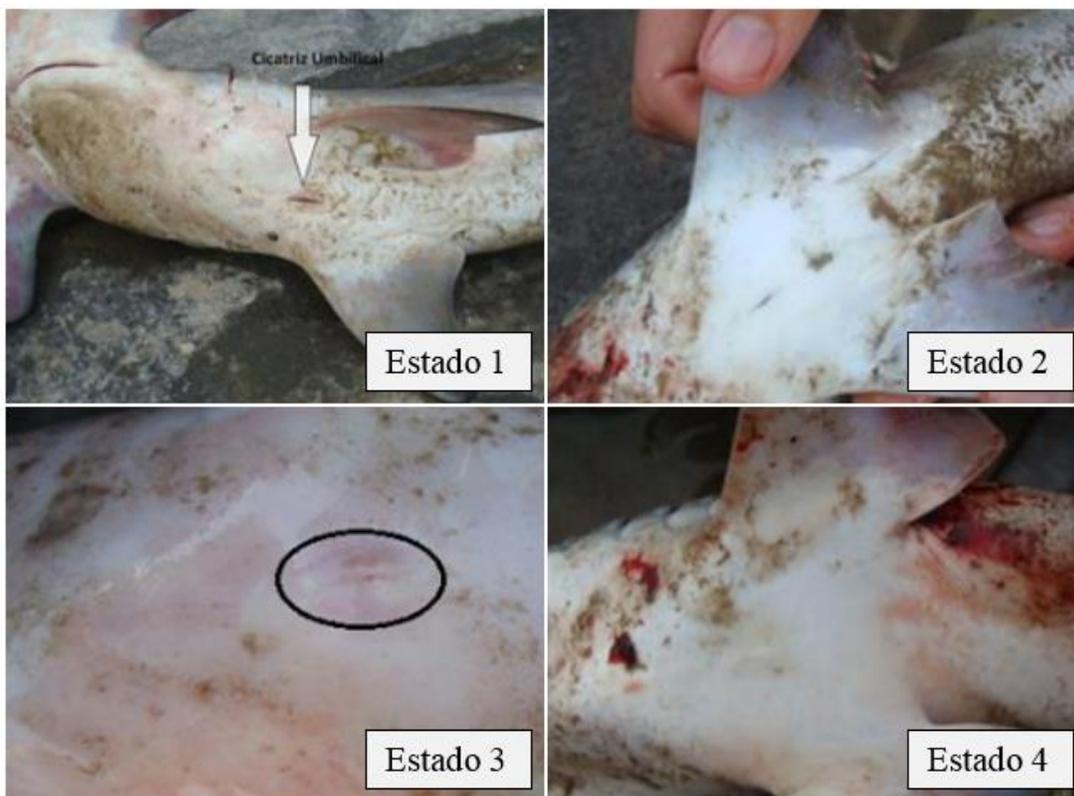


FIGURA 6:

Condición de cicatriz umbilical (CU) del tiburón martillo sedoso. Estado 1: abertura umbilical abierta. Estado 2: abertura umbilical iniciando la cicatrización. Estado 3: abertura umbilical parcialmente cerrada. Estado 4: abertura umbilical cicatrizada o cerrada. Fotos: González-Pestana (2014).

Análisis en laboratorio

Análisis de lípidos totales

Se evaluó la concentración de lípidos a partir de 20 mg de tejido (músculo o hígado) liofilizado usando una balanza analítica SARTORIUS (LA230S) con una precisión de 0.1 mg. La determinación de lípidos totales se realizó aplicando el método de Folch et al. (1957) modificado por Cequier-Sánchez et al. (2008) y luego por Urzúa y Anger (2013). Se procedió con el siguiente protocolo:

En un frasco ámbar se colocó 20 mg de tejido con 5 ml de la solución diclorometano: metanol (2:1) y se colocó en un equipo de sonicación (AC-120H, MRC), equipo que trabaja

mediante el proceso de baño de ultrasonido con el uso de agua ultra pura por un tiempo de 15 min a 6°C. Luego, se dejaron las muestras en reposo frío durante 12 h con la finalidad de que se liberen los lípidos presentes en los tejidos. Pasado el periodo de reposo se pasaron los lípidos extraídos del tejido a frascos Falcon previamente cebados con la solución diclorometano: metanol. Luego, se agregó 4 ml de KCl al 88 % y se agitaron los frascos con uso de un vortex (SBS100-2, Select vortexer) durante 15 s. Posteriormente, se realizó un centrifugado de la solución por 5 min a una velocidad aproximada de 1550 RPM con el uso de una centrífuga FASCIO (TG1650-S).

Terminado el proceso de centrifugado en la muestra se observan dos fases fácilmente identificables, se extrajo la fase inferior al ser la que concentra los lípidos del tejido. La fase extraída se colocó en un frasco ámbar previamente cebado con diclorometano: metanol y pesado en la balanza analítica con precisión de 0.1 mg. Se procedió a secar con inyección de Nitrógeno mediante el uso del equipo GLAS COL (109A YH-1). Luego del secado, se pesó el frasco nuevamente con los lípidos impregnados en las paredes usando la balanza analítica para determinar el peso de lípidos presentes en 20 mg de tejido. Finalmente, después de pesar el frasco ámbar con los lípidos se agregó 5 ml de diclorometano: metanol para extraer 1 ml de la solución y realizar el proceso de metilación para conocer la composición de los ácidos grasos presentes en el tejido.

Análisis de isótopos estables

Las muestras de tejido (músculo e hígado) fueron liofilizadas durante 48 h, luego trituradas hasta llegar a un polvo fino. Se utilizó 1 mg de tejido para la evaluación de composición isotópica de carbono y nitrógeno. Se extrajo los lípidos de las muestras colocando ~1 ml de diclorometano-metanol 2:1 para evitar el efecto del carbono de los lípidos en los resultados. Se dejó decantar y se extrajo el sobrenadante amarillo con una pipeta. Si la solución se saturaba rápidamente de lípidos se hicieron varios recambios. Este proceso se repitió hasta que el líquido sobrenadante era completamente transparente. Luego, se pusieron las muestras a secar en un horno por aproximadamente dos horas a 60°C o hasta que la muestra se seque. Este proceso de extracción de lípidos se realizó para evitar que se alteren los valores de $\delta^{13}\text{C}$ debido a que la cantidad de lípidos en tejidos es variable por lo que la extracción del mismo permite comparar entre organismos o tejidos disminuyendo el sesgo de las diferencias de concentración lipídica (Sweeting et al., 2006).

Las muestras fueron enviadas en cápsulas de estaño a las instalaciones de isótopos estables de la Universidad de California en Davis (EE.UU.; <https://stableisotopefacility.ucdavis.edu>) para analizar la composición isotópica de carbono y nitrógeno). Para cada individuo se calculó $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ siguiendo la ecuación:

$$\delta^X = \left(\frac{R_{\text{muestra}}}{R_{\text{estándar}}} - 1 \right)$$

Donde X es la proporción en unidades delta (δ) con respecto a un estándar, y R_{muestra} y $R_{\text{estándar}}$ son las proporciones isotópicas absolutas de la muestra y el estándar, respectivamente. El estándar para el carbono fue de Vienna PeeDee Belemnite (VPDB) y el estándar para el nitrógeno fue del nitrógeno atmosférico, las relaciones serán expresadas en partes por mil (‰) (Fry, 2006).

Al trabajar con isótopos estables en tejido de elasmobranchios se recomienda realizar extracción de lípidos y urea (Ingram et al., 2007; Li et al., 2016; Carlisle et al., 2017). En este estudio, como no se realizó la extracción de urea se utilizó el factor de corrección de Li et al. (2016) para tiburón martillo *Sphyrna zygaena* para corregir los valores $\delta^{15}\text{N}$ siguiendo la ecuación:

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{EL+EU}} = 0.984 * \delta^{15}\text{N}_{\text{EL}} + 2.063$$

Donde $\delta^{15}\text{N}_{\text{EL+EU}}$ es el valor de $\delta^{15}\text{N}$ corregido con extracción de lípidos (EL) y extracción de urea (EU).

Análisis de ácidos grasos

El perfil de ácidos grasos fue evaluado mediante evaluación de los Esteres Metílicos de Ácidos Grasos (EMAG) en el Laboratorio de Recursos Hidrobiológicos de la Universidad Católica de la Santísima Concepción. Este método es presentado por Urzúa y Anger (2011) y es la continuación del proceso de extracción de lípidos totales. El análisis se realizó tanto para los tejidos del tiburón martillo sedoso como de las especies simpátricas muestreadas en cada sitio. Se extrajo 1 ml de lípidos de la solución del frasco ámbar con lípidos del tejido y se colocó en frascos de reacción. La muestra fue esterificada agregando 2 ml de Ácido sulfúrico metanólico al 10% e incubada a 70 °C durante 1 h en un Thermo-Shaker (MRC modelo DBS-001), luego de ese tiempo las muestras se dejaron enfriar.

A continuación, se agregó n-Hexano en 3 repeticiones (6, 3, 3 ml) lo que generó dos fases en la muestra. Se extrajo la fase superior donde se concentran los EMAG la cual se colocó en tubos ámbar previamente cebados con n-Hexano. Se procedió a secar los EMAG con inyección de Nitrógeno mediante el uso del equipo GLAS COL. Después de tener los frascos ámbar secos, se lavaron las paredes en tres oportunidades con chorros cortos de n-Hexano y se traspasó un volumen ~1ml a frascos de 1.5 ml. Terminado el proceso, se procedió a medir los EMAG mediante el uso de un cromatógrafo de gases (Agilent, modelo 7890A) el cual se encuentra equipado con una columna DB 225 (J & W Scientific, 30 m de longitud, 0.25 mm de diámetro interno y la película de 0.25 μm). Se utilizó el programa Agilent ChemStation para la evaluación de datos para cromatógrafo de gases. La identificación individual de cada uno de los ácidos grasos se realizó comparando con un perfil de ácidos grasos estándar de origen marino (material certificado, Supelco 37 FAME mix 47885-U) (Malzahn et al., 2007; Urzúa y Anger, 2013) que fueron cuantificadas por medio del factor respuesta al estándar interno (23:0 AG agregada antes de la transmetilación) (Malzahn et al., 2007; Urzúa y Anger, 2011).

Análisis de proteínas

Se utilizó 20 mg de tejido liofilizado para el análisis de proteínas, las muestras fueron depositadas en tubos Eppendorf con capacidad de 1.5 ml. Se agregó 0.5 ml de agua destilada y con ayuda de un molino se trituró el tejido para tener una muestra homogénea. Las muestras fueron llevadas a baño ultrasónico en el equipo MRC (AC-120H). Para el análisis se utilizó el kit de Bio-Rad DC Protein Assay que es un ensayo colorimétrico para la concentración de proteínas. Este ensayo sigue la metodología aplicada por Lowry et al. (1951) que constituye en tres tipos de reactivos A, B y S. En un tubo Eppendorf se combinó los reactivos A (20 μl) y S (1 ml) para obtener el reactivo A'. Se agregó 5 μl de muestra, 20 μl del reactivo A' y 200 μl del reactivo B en una microplaca y se mezclaron con el uso de una micropipeta para evitar la formación de burbujas. Con la microplaca con las muestras mezcladas con los reactivos se procedió a colocarlos en un espectrofotómetro BIOTECK (ELx808) a 750 nm de longitud de onda. El valor de las proteínas se obtuvo de la curva de calibración de proteínas con el uso de suero de albúmina.

Análisis de combustible bioenergético

El análisis de combustible bioenergético del tiburón martillo sedoso y las especies simpátricas se realizó a partir de los componentes bioquímicos (lípidos y proteínas) evaluados.

Los factores de conversión a utilizar es de 39.54 kJ g^{-1} para lípidos y 23.64 kJ g^{-1} para proteínas (Brett y Groves 1979, citado por Schaafsma et al., 2018). Para los resultados de bioenergética se utilizaron sólo aquellos individuos a los que se lograron muestrear ambos tejidos sumando los valores de lípidos y proteínas de cada tejido transformados en energía.

Análisis estadísticos

Análisis de variables ambientales

Para comparar las variables ambientales, temperatura superficial del mar (TSM °C) y clorofila *a* (Ch-*a* mg m^{-3}), entre áreas de crianza se realizó la prueba Análisis de varianza de mediciones repetidas (ANDEVA-MR). Los factores usados en el modelo fueron: las áreas de crianza como grupo, los años como el factor intra-caso y las estaciones como los casos. Para evaluar si los datos cumplen con el supuesto de normalidad se realizó la prueba de Shapiro-Wilk. Se utilizó el paquete “rstatix” el cual al realizar un ANDEVA-MR realiza en conjunto la prueba de Mauchly, para evaluar el supuesto de esfericidad, y si encontrase que no se cumple el supuesto se realiza automáticamente la corrección de Greenhouse-Geisser. Para aquellos factores con resultados estadísticamente significativos se les realizó una prueba post-hoc con corrección Bonferroni.

Análisis de nicho trófico

Los resultados de la señal isotópica se compararon entre áreas de crianza y tejidos con la prueba PERMANOVA con 999 permutaciones, luego de evaluar la homogeneidad de dispersión con la prueba PERMDISP. Luego, al observar diferencia se evaluó el tamaño y traslape de nicho en músculo e hígado entre áreas de crianza con uso del paquete nicheROVER (Lysy et al., 2014; Swanson et al., 2015). El paquete permite calcular el tamaño de nicho (N_R) como el 95 % de la región ocupada por una especie en el espacio multivariado donde cada una de las variables es la señal isotópica de un elemento. Este paquete usa un marco Bayesiano con 95% del área de las elipses formados por los datos para calcular el traslape de nicho siendo la probabilidad de que un tiburón martillo del área A comparta el espacio isotópico con un tiburón del área B y viceversa. Se consideró un traslape significativo aquel mayor al 60 % basado en criterios utilizados en estudios de nicho (Seubert et al., 2019). Adicionalmente, para evaluar la posición trófica del tiburón martillo en cada área de crianza se utilizó el paquete tRophicPosition que

permite realizar estimaciones Bayesianas de la posición trófica de una especie a partir de datos de señal isotópica de $\delta^{15}\text{N}$ y línea base (Quezada-Romegialli et al., 2018). Para los valores del factor de discriminación trófica en tRophicPosition se utilizaron los obtenidos por Kim et al. (2012) siendo 1.7 ± 0.5 para $\delta^{13}\text{C}$ y 3.7 ± 0.4 para $\delta^{15}\text{N}$. Para estimación de la posición trófica, se utilizaron los valores de isótopos estables del tiburón martillo y como línea base el de las especies simpátricas capturadas por área de crianza. Se marcó a las especies simpátricas con una posición trófica de 3.6, siendo el valor promedio de la posición trófica de estas especies en la GCNH (Espinoza et al., 2017).

Se evaluó la diversidad de ácidos grasos por muestra usando el índice de Shannon (H') por muestra y tejido. Para comparar la diversidad de ácidos grasos de los tejidos entre áreas de crianza se realizó la prueba ANDEVA (Análisis de Varianza). Para evaluar si los datos cumplen con el supuesto de normalidad se realizó la prueba de Shapiro-Wilk y para la homogeneidad de varianza se usó la prueba de Levene. Para aquellos factores con resultados estadísticamente significativos se les realizó una prueba post-hoc de Tukey. Para comparar la señal isotópica y concentración de ácidos grasos en conjunto de los individuos en músculo entre áreas de crianza se realizó la prueba PERMANOVA con 999 permutaciones, luego de evaluar la homogeneidad de dispersión con la prueba PERMDISP. Previamente a los análisis los datos fueron normalizados a una escala común debido a que las variables (isótopos y ácidos grasos) fueron medidas en distintas unidades y luego se realizó una matriz de semejanza de Distancia Euclidiana. Para evaluar qué variables afectan a la diferenciación entre áreas de crianza se realizó el análisis CAP (Canonical Analysis of Principal Coordinates) que permite hacer discriminación de grupos (Anderson y Willis, 2003). Se seleccionaron los ácidos grasos e isótopos estables con una correlación mayor a 0.5 con los factores (áreas de crianza) como aquellos de mayor interés (Meyer et al., 2019). Los análisis estadísticos multivariados fueron realizados con el programa PRIMER 6 (Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research) (Clarke y Warwick, 2001).

Análisis de estado nutricional

Para comparar la composición bioquímica (lípidos, proteínas y energía) de los tejidos entre áreas de crianza se realizó la prueba ANDEVA (Análisis de Varianza). Para evaluar si los datos cumplen con el supuesto de normalidad se realizó la prueba de Shapiro-Wilk y para la homogeneidad de varianza se usó la prueba de Levene. Para aquellos factores con resultados

estadísticamente significativos se les realizó una prueba post-hoc de Tukey. Con respecto a la composición bioquímica de las especies simpátricas, los lípidos y proteínas se graficaron en conjunto a los resultados de tiburón martillo para observar qué organismos podrían dar mayor aporte de lípidos o proteínas. Los ácidos grasos (mg g PS^{-1}) obtenidos en las especies simpátricas se compararon entre áreas de crianza con la ordenación PCO (Principal Coordinate Analysis) (Gower, 1966). Sin embargo, como se observó en el resultado de PCO que existe una relación entre el primer y segundo componente que genera un efecto arco en la distribución de los datos, se optó por utilizar la ordenación de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) (Podani y Miklós, 2002; Zare, 2013).

RESULTADOS

Caracterización ambiental de áreas de crianza

El ANOVA-MR de dos vías mostró diferencias significativas en TSM (Área * Año: $F_{(16,3)} = 2.26$; $p = 0.02$) y clorofila *a* (Área * Año: $F_{(16,3)} = 4.78$; $p < 0.001$) entre áreas de crianza por estación (Anexo 1). El área de Máncora supera por encima de los 2°C en la TSM a las otras dos áreas (Figura 7) mientras que Salaverry supera en 1°C en la TSM a San José. Por el contrario, la concentración de clorofila *a* en el área de San José fue mayor, cerca de 2 mg m⁻³, que las concentraciones encontradas en las otras dos áreas de crianza (Figura 8). Se observó también una correlación negativa entre la concentración de *ch-a* y TSM en las áreas de Máncora y San José, pero no hubo correlación entre estas variables en el área de Salaverry (Figura 9, Anexo 1).

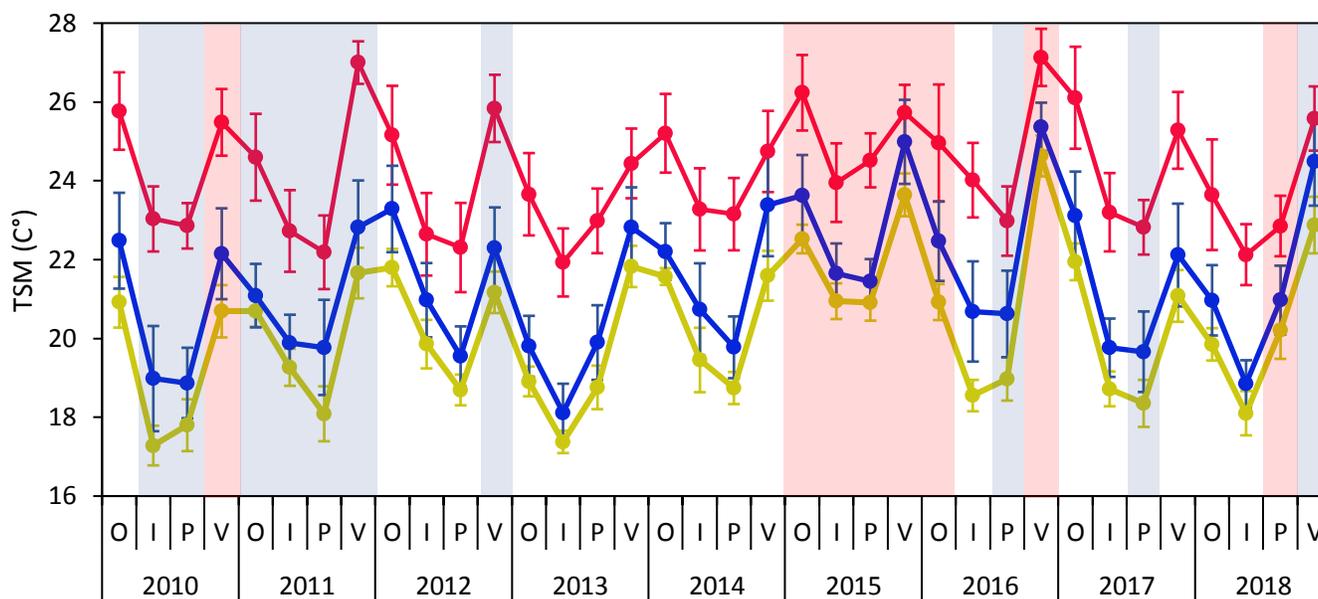


FIGURA 7:

Temperatura superficial del mar (TSM C°) promedio y desviación estándar estacional entre los años 2010-2019 de las áreas de crianza Máncora (rojo), San José (verde) y Salaverry (azul). O: Otoño; I: Invierno; P: Primavera; V: Verano. El fondo rojo en las estaciones indica un evento El Niño, el fondo azul un evento La Niña. Valores extraídos de la página web Oceancolor

Data Downloader.

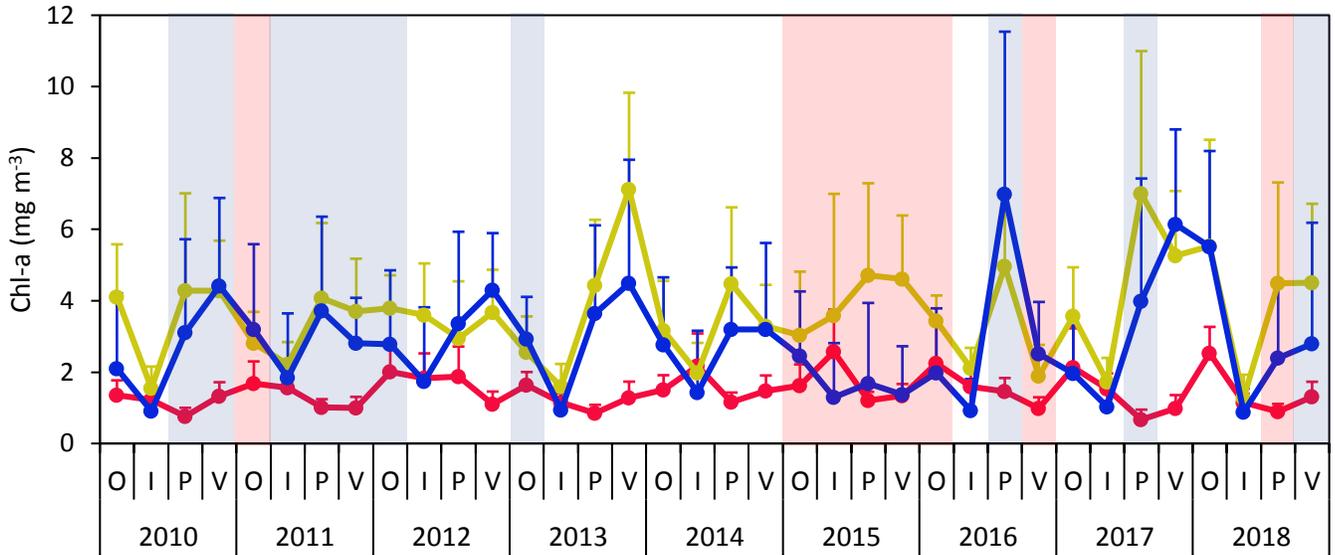


FIGURA 8:

Clorofila a superficial del mar ($\text{Chl-a } \text{mg m}^{-3}$) promedio y desviación estándar estacional entre los años 2010-2019 de las áreas de crianza Máncora (rojo), San José (verde) y Salaverry (azul). O: Otoño; I: Invierno; P: Primavera; V: Verano. El fondo rojo en las estaciones indica un evento El Niño, el fondo azul un evento La Niña. Valores extraídos de la página web Oceancolor Data Downloader.

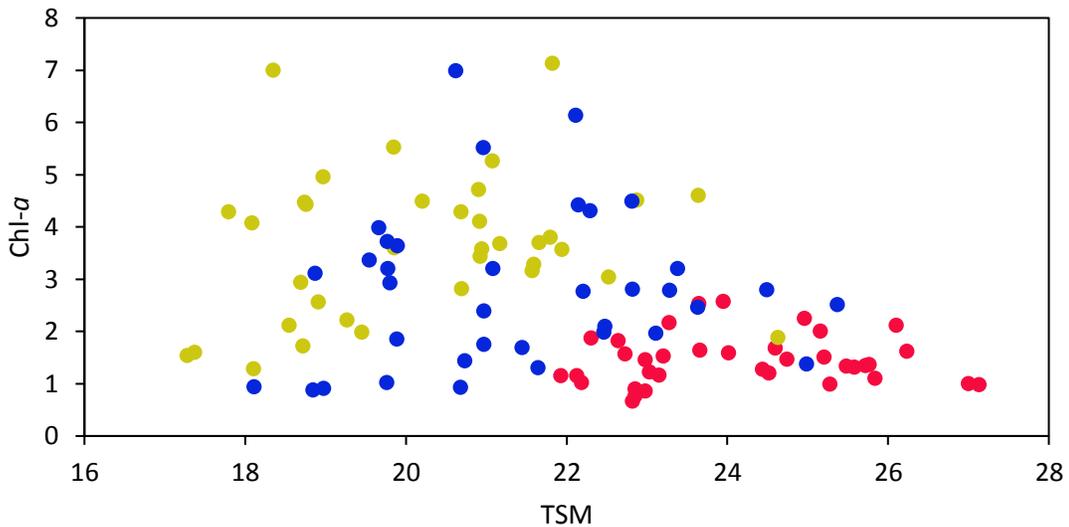


FIGURA 9:

Dispersión de datos de clorofila a ($\text{chl-a } \text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$) y temperatura superficial del mar (TSM $^{\circ}\text{C}$) de las tres áreas de crianza del tiburón martillo, Máncora (rojo), San José (amarillo) y Salaverry (azul).

Evaluación del nicho trófico

Recolección de muestras

En total se muestrearon $n = 47$ individuos de tiburón martillo entre las 3 áreas de crianza (Tabla 1). Los individuos provenientes de Máncora con LT de 114 ± 5.2 cm ($n = 13$) fueron significativamente más grandes en comparación con los individuos de San José ($n = 20$) con LT de 80 ± 6.2 y Salaverry ($n = 14$) con LT de 81.1 ± 2.5 cm (Tabla 2, Figura 10; Anexo 2).

TABLA 2:

Promedios y desviación estándar de las medidas tomadas a los individuos de tiburón martillo muestreados en las tres áreas de crianza. El superíndice indica diferencias significativas por ANDEVA.

	Longitud Total (cm)	Longitud de Horquilla (cm)	Ancho de cabeza (cm)	Ancho de boca (cm)
Máncora	114.4 ± 5.2^a	89.4 ± 4.1^a	24.1 ± 4.0^a	9.9 ± 1.7^a
San José	80.0 ± 6.2^b	61.8 ± 4.0^b	20.7 ± 1.7^b	6.0 ± 0.5^b
Salaverry	81.1 ± 2.5^b	63.0 ± 2.6^b	21.4 ± 0.9^b	6.2 ± 0.3^b

Nicho isotópico

La señal isotópica de carbono y nitrógeno en músculo del tiburón martillo (Figura 11) fueron más enriquecidas en San José (-15.6 ± 0.6 ‰ y 14.1 ± 0.4 ‰) seguidos por Salaverry (-16.4 ± 0.6 ‰ y 13.9 ± 0.4 ‰) y Máncora (-16 ± 0.6 ‰ y 13.7 ± 0.5 ‰). Los resultados en hígado del tiburón martillo siguen la misma tendencia con una señal de carbono y nitrógeno más enriquecida en San José (de -16.9 ± 1.3 ‰ y 12.6 ± 0.4 ‰) seguidos por Salaverry (-18.7 ± 1 ‰ y 12.3 ± 0.4 ‰) y Máncora (-18.7 ± 1.3 ‰ y 11.9 ± 0.5 ‰). El análisis de PERMANOVA cruzado (Área * tejido) mostró diferencias significativas entre áreas de crianza y tejido ($F = 39$; $p = 0.001$). La prueba de PERMANOVA por pares mostró que la señal isotópica de músculo e hígado de los tiburones de San José fueron significativamente distintas de los tiburones de Salaverry y Máncora (Anexo 3).

La señal isotópica de carbono y nitrógeno en hígado mostró una alta variabilidad y empobrecimiento a comparación de las señales isotópicas en músculo. Las proyecciones elípticas de las señales isotópicas mostraron un traslape significativo del nicho isotópico (>60%) del tiburón martillo entre las tres áreas de crianza para ambos tejidos (Figura 12 y 13). El tamaño de nicho del tiburón martillo por área de crianza fue proporcional entre tejidos presentándose siempre más amplio el nicho de los tiburones de Mánкора y menos amplio de aquellos provenientes de Salaverry (Tabla 3 y 4). Además, el nicho isotópico del tiburón martillo en hígado fue más amplio en las tres áreas de crianza comparación con el tamaño del nicho en músculo.

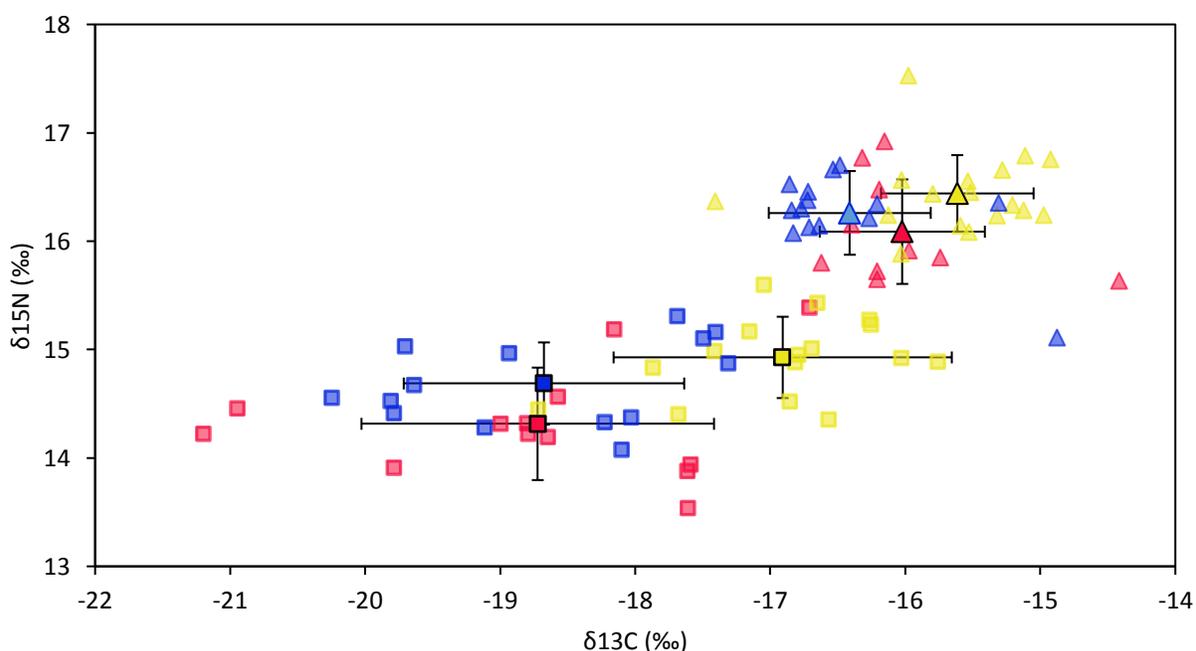


FIGURA 11:

Dispersión de valores $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por área de crianza. Mánкора en rojo, San José en amarillo y Salaverry en azul. Valores de músculo en triángulos e hígado en cuadrados. Promedios y desviación estándar con borde negro.

Los tiburones de Máncora obtuvieron la mayor posición trófica en ambos tejidos (músculo $PT_{(Me)} = 3.93$; hígado $PT_{(Me)} = 3.75$), seguidos por tiburones de San José (músculo $PT_{(Me)} = 3.86$; hígado $PT_{(Me)} = 3.66$) y Salaverry (músculo $PT_{(Me)} = 3.78$; hígado ($PT_{(Me)} = 3.63$). Sin embargo, no se observaron diferencias significativas en la posición trófica entre áreas de crianza (Anexo 3). La posición trófica en músculo fue más alta que en hígado (Figura 14). Se observó una baja probabilidad de que la posición trófica de los individuos de Salaverry sea mayor que en los individuos de San José. También se observó baja probabilidad de que en los individuos de San José tengan una mayor posición trófica que los individuos de Máncora (Anexo 3).

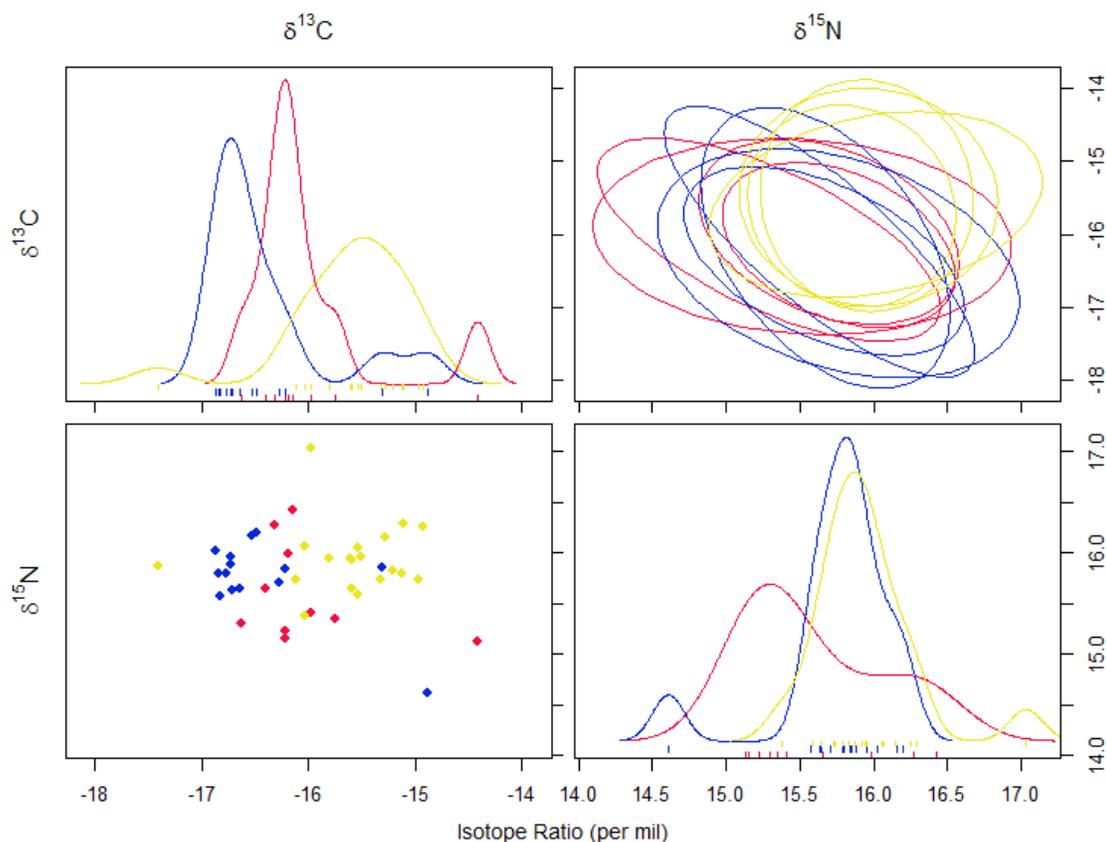


FIGURA 12:

Diez proyecciones elípticas de la región de nicho (N_R) del tiburón martillo en cada área de crianza y para los isótopos ($\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$) en músculo (plot elíptico). También se muestran plots uni-dimensional de densidad (líneas) y de dos dimensiones (puntos). Las tres áreas de crianza presentadas son Máncora (rojo), San José (amarillo) y Salaverry (azul). Los plots de densidad y de puntos indican que no hay violación del supuesto de normalidad.

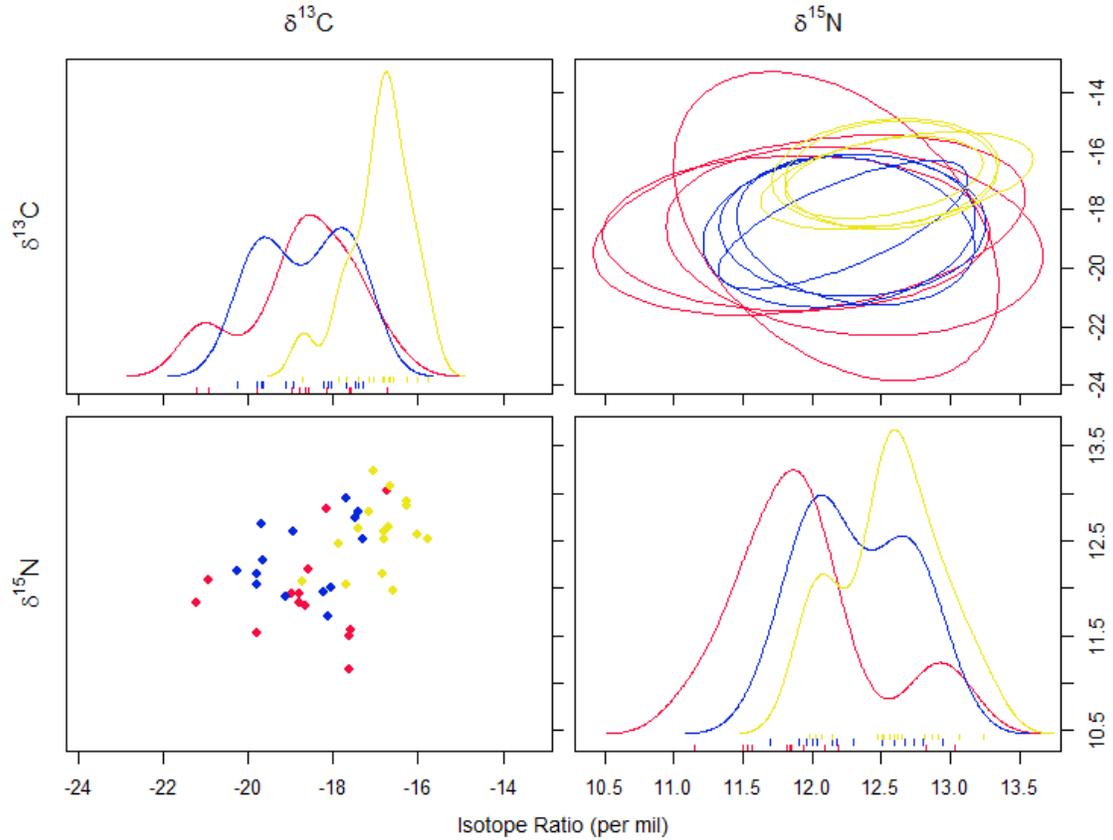


FIGURA 13:

Diez proyecciones elípticas de la región de nicho (N_R) del tiburón martillo en cada área de crianza y para los isótopos $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ en hígado (plot elíptico). También se muestran plots uni-dimensional de densidad (líneas) y de dos dimensiones (puntos). Las tres áreas de crianza presentadas son Máncora (rojo), San José (amarillo) y Salaverry (azul). Los plots de densidad y de puntos indican que no hay violación del supuesto de normalidad.

TABLA 3:

Promedio de traslape de nicho calculado a través de iteraciones del tamaño de nicho (N_T) de las tres regiones a partir de los isótopos estables $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ del músculo del tiburón martillo.

Músculo	Máncora	San José	Salaverry	N_T
Máncora	-	71.39	74.31	5.23
San José	69.92	-	87.27	3.75
Salaverry	62.37	84.26	-	3.43

Con respecto a las especies simpátricas, en San José y Salaverry se observa que los peces tuvieron valores de $\delta^{13}\text{C}$ mayores a los observados por el tiburón martillo (Figura 15), siendo la merluza el pez con mayor similitud en señal isotópica al tiburón martillo. Igualmente, en Máncora se observó que las especies muestreadas tienen señales isotópicas más enriquecidas en carbono que los resultados de hígado del tiburón martillo.

TABLA 4:

Promedio de traslape de nicho calculado a través de iteraciones del tamaño de nicho (N_T) de las tres regiones a partir de los isótopos estables $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del hígado del tiburón martillo.

Hígado	Máncora	San José	Salaverry	N_T
Máncora	-	67.35	75.02	12.57
San José	70.28	-	88.91	4.82
Salaverry	64.71	82.91	-	7.13

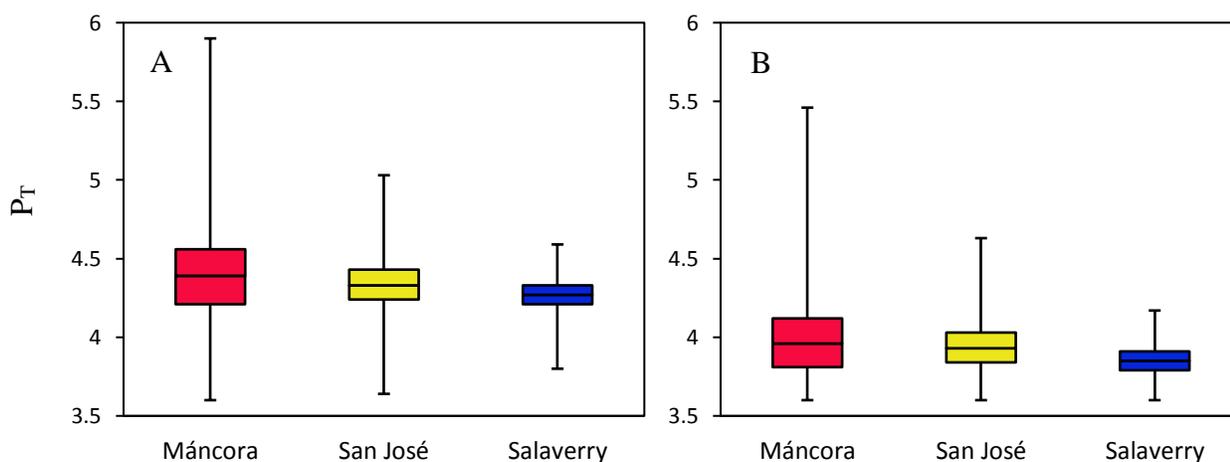


FIGURA 14:

Resultados de la Posición Trófica Posterior (P_T) obtenidos del paquete “tRophicPosition” por áreas de crianza y tejidos músculo (A) e hígado (B).

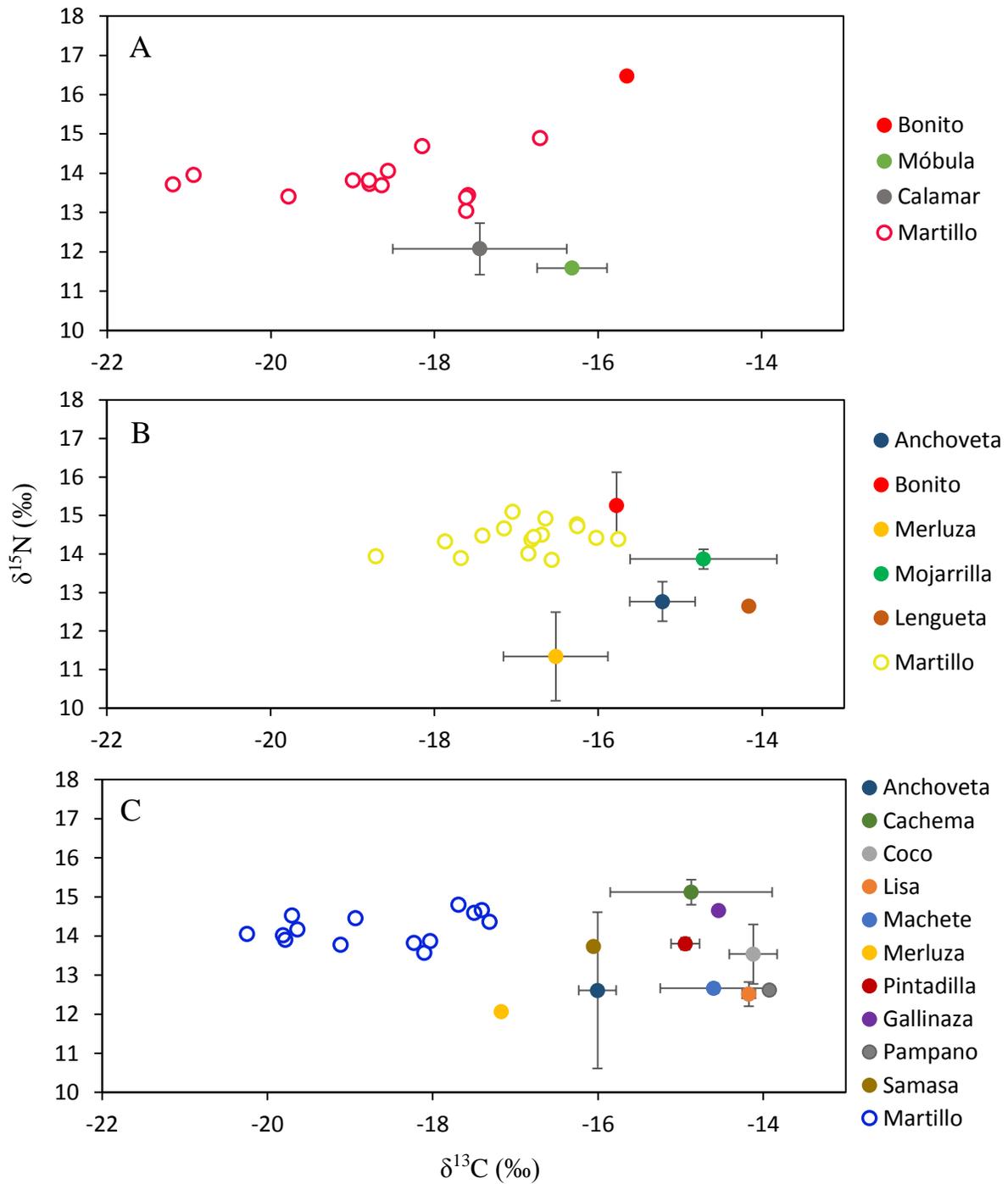


FIGURA 15:

Promedio y desviación estándar de valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las especies simpátricas y dispersión de datos de hígado de tiburón martillo por área de crianza (A: Máncora, B: San José, C: Salaverry).

Nicho trófico basado en la composición isotópica y concentraciones de ácidos grasos

Se encontraron un total de nueve ácidos grasos distintos en músculo y 28 ácidos grasos distintos en hígado de tiburón martillo (Tabla 5). El ácido graso con mayor concentración en tiburones de las tres áreas de crianza fue el C16:0 (ácido palmítico) seguido por el C18:0 (ácido esteárico) en músculo. En hígado ácido graso de mayor concentración fue también el C16:0 seguido de C18:1n9 (ácido oleico) y C22:6n3 (Ácido docosahexaenoico – DHA).

El índice de Shannon dio una diversidad de ácidos grasos en músculo de 0.5 ± 0.3 en los tiburones de Máncora, 1 ± 0.4 en los tiburones de San José y 1 ± 0.6 en los tiburones de Salaverry. Se observaron diferencias significativas en la diversidad de ácidos grasos ($F = 6.42$; $p = 0.004$) en músculo entre los individuos de Máncora con los de San José y Salaverry. Con respecto a los ácidos grasos en hígado, el índice de Shannon dio una diversidad de 1.8 ± 0.2 en los tiburones de Máncora, 1.9 ± 0.2 en los tiburones de San José y 1.9 ± 0.1 en los tiburones de Salaverry. En hígado se observaron diferencias significativas ($F = 3.7$; $p = 0.03$) sólo entre individuos de Máncora y San José (Anexo 4). Los individuos de Máncora mostraron la menor concentración de ácidos grasos poliinsaturados, más específicamente en ácidos grasos poliinsaturados n3 ($F = 4.11$; $p = 0.02$) que individuos de San José y Salaverry.

El PERMANOVA, basado en las señales isotópicas ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) y concentraciones de ácidos grasos en músculo en conjunto, reveló diferencias significativas ($F = 2.89$; $p = 0.002$) en nicho trófico de los juveniles de tiburones martillo entre las tres áreas de crianza (Figura 16, Anexo 4). Los tiburones del área de San José se diferencian de los tiburones de las otras dos áreas principalmente por la señal isotópica de carbono enriquecidas y alta concentración de los ácidos grasos C16:0, C18:0, C20:5n3 y C22:0 (Tabla 6). Además, los tiburones de San José y Salaverry se diferencian de los tiburones de Máncora por tener mayor concentración de ácidos grasos y señal enriquecida de carbono. Cabe resaltar que los individuos del área de Salaverry formaron dos grupos en el análisis CAP, uno de estos grupos fue caracterizado por baja concentración de ácidos grasos parecidos a los individuos de Máncora.

Con respecto al nicho trófico con uso de señales isotópicas ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) y concentraciones de ácidos grasos en hígado en conjunto, el PERMANOVA reveló también diferencias significativas entre las tres áreas de crianza (Figura 17, Tabla 7, Anexo 4). Los tiburones de las áreas de San José y Salaverry tienen una mayor concentración de ácidos grasos

que los tiburones de Máncora. Además, la señal isotópica de los tiburones de San José, al ser enriquecida, los diferencian de los tiburones de Salaverry. Cabe resaltar que los individuos del área de Salaverry en los resultados de hígado también formaron dos grupos en el análisis CAP, pero con este tejido la diferencia se dio con un grupo con una señal isotópica más empobrecida.

TABLA 5:

Contenido y perfil de ácidos grasos en músculo e hígado del tiburón martillo por área de crianza; promedio \pm desviación estándar en mg por g de peso seco (PS). Letras minúsculas en superíndice indican diferencias significativas según ANDEVA. AGS = Ácidos grasos saturados. AGMI = Ácidos grasos monoinsaturados. AGPI = Ácidos grasos poliinsaturados.

	Músculo			Hígado		
	Máncora	San José	Salaverry	Máncora	San José	Salaverry
C11:0 Ácido undecanoico	-	0.03 \pm 0.1	0.05 \pm 0.2	0.05 \pm 0.2	0.04 \pm 0.2	-
C12:0 Ácido láurico	-	-	-	0.06 \pm 0.2	0.08 \pm 0.2	-
C13:0 Ácido tridecanoico	-	-	-	0.04 \pm 0.2	0.05 \pm 0.2	-
C14:0 Ácido mirístico	-	0.11 \pm 0.3	0.31 \pm 0.4	7.77 \pm 2.1 ^a	12.86 \pm 4.7 ^b	14.08 \pm 4.6 ^b
C15:0 Ácido pentadecanoico	-	-	-	1.9 \pm 0.5 ^a	2.25 \pm 0.7 ^{a,b}	2.14 \pm 0.4 ^b
C16:0 Ácido palmítico	1.35 \pm 0.2 ^a	2.40 \pm 0.9 ^b	2.22 \pm 1.0 ^b	82.3 \pm 18.8 ^a	88.6 \pm 25.9 ^b	91.36 \pm 22.2 ^b
C17:0 Ácido margárico	-	-	-	4.11 \pm 0.8 ^a	4.14 \pm 1 ^a	5.71 \pm 0.1 ^b
C18:0 Ácido esteárico	0.60 \pm 0.4 ^a	1.59 \pm 0.7 ^b	1.23 \pm 0.9 ^{a,b}	23.9 \pm 2.5 ^a	27.67 \pm 5.5 ^{a,b}	29.6 \pm 5.1 ^b
C20:0 Ácido araquídico	-	-	-	0.24 \pm 0.5	0.14 \pm 0.4	0.18 \pm 0.6
C22:0 Ácido behénico	-	-	0.33 \pm 0.9	-	0.39 \pm 1.6	1.32 \pm 3.7
C23:0 Ácido tricosanoico	-	-	-	0.69 \pm 1.7	2.01 \pm 3.8	-
C24:0 Ácido lignocérico	-	-	-	-	0.08 \pm 0.3	0.08 \pm 0.3
TOTAL AGS	1.95 \pm 0.6^a	4.12 \pm 1.7^b	4.14 \pm 2.2^b	121.1 \pm 22.5	138.3 \pm 37.5	143.9 \pm 29.3
C14:1 Ácido tetradecenoico	-	-	-	0.13 \pm 0.5	0.05 \pm 0.2	-
C16:1 Ácido palmitoleico	-	0.09 \pm 0.3	0.28 \pm 0.6	17.7 \pm 14.1	27 \pm 13.3	23.54 \pm 7.6

C17:1 Ácido heptadenoico	-	-	-	0.48 ± 1	0.68 ± 1.4	-
C18:1n9 Ácido Oleico	-	1.03 ± 1.1	0.98 ± 1.1	44.63 ± 19.4	41.18 ± 14.4	48.81 ± 20.5
C20:1 Ácido eicosenoico	-	-	-	5.35 ± 4.9 ^a	3.39 ± 3.2 ^b	7.97 ± 5.6 ^{a,b}
C22:1n9 Ácido erúxico	-	-	-	0.26 ± 0.7	-	0.26 ± 0.8
C24:1 Ácido nervónico	-	-	-	1.11 ± 1.3	1.46 ± 1.8	0.23 ± 1
TOTAL AGMI	-	1.12 ± 1.3	1.26 ± 1.5	69.7 ± 33.6	73.8 ± 29	80.8 ± 25.1
C18:3n3 Ac. Gama-linolénico	-	-	-	0.94 ± 1.5	1.09 ± 1.5	1.1 ± 1.5
C20:3n3 Ac. Docosatrienoico	-	-	-	1.57 ± 3.4	2.83 ± 3.5	2.07 ± 3.5
C20:5n3 Ác. Eicosapentaenoico	-	0.08 ± 0.3	-	11.32 ± 18.9	20.97 ± 25.1	33.74 ± 25.6
C22:6n3 Ác. Docosahexaenoico	-	0.94 ± 1.8	1.41 ± 1.8	11.07 ± 14.2 ^a	52.12 ± 41.2 ^b	42.99 ± 43.5 ^{a,b}
TOTAL AGPI_{n3}	-	1.02 ± 2.1	1.41 ± 1.8	24.9 ± 35.4^a	77 ± 63.4^b	79.9 ± 61.1^b
C18:2n6c Ácido linolénico	-	-	-	-	0.28 ± 0.8	-
C18:2n6t Ácido linolénico	-	-	-	1.21 ± 1.9 ^a	2.1 ± 2.1 ^{a,b}	3.55 ± 2.3 ^b
C18:3n6 Ácido γ-linolénico	-	-	-	0.2 ± 0.7	0.62 ± 1.1	-
C20:3n6 Ac. eicosatrienoico	-	-	-	-	0.05 ± 0.2	-
TOTAL AGPI_{n6}	-	-	-	1.4 ± 2.5^a	3.1 ± 3.5^b	3.5 ± 2.3^b
C20:2 Ácido eicosadienoico	-	-	-	0.2 ± 0.7	0.26 ± 0.7	-
TOTAL AGPI	-	1.02 ± 2.1	1.41 ± 1.8	26.5 ± 38	80.3 ± 64.1	83.4 ± 62.2
TOTAL AGs	1.95 ± 0.6^a	6.26 ± 4.5^b	6.82 ± 4.6^b	217.2 ± 70.1^a	292.4 ± 98.8^b	308.1 ± 90.4^b

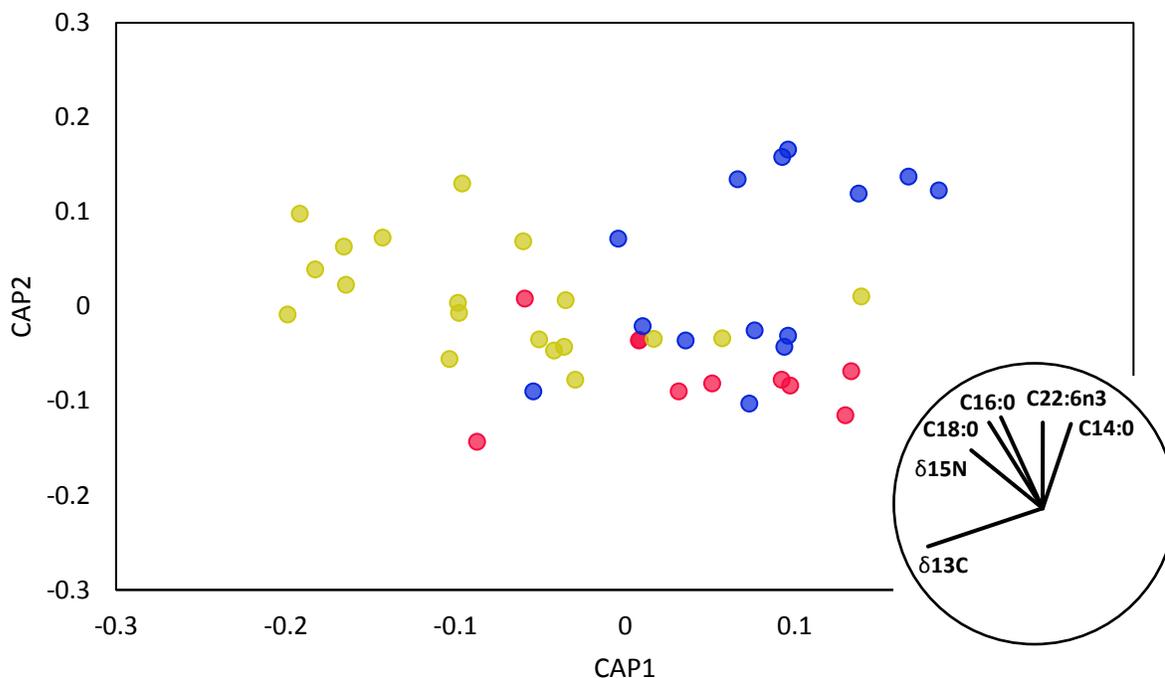


FIGURA 16:

Análisis canónico de coordenadas principales (CAP) con uso de los valores de ácidos grasos y los isótopos $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en músculo del tiburón martillo en las tres áreas de crianza Máncora (rojo), San José (amarillo) y Salaverry (azul).

TABLA 6:

Correlación de Pearson entre los componentes del CAP con los ácidos grasos e isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) de músculo del tiburón martillo.

	CAP 1	CAP 2
C11:0	0.04	0.32
C14:0	0.19	0.64
C16:0	-0.28	0.69
C16:1	0.21	0.47
C18:0	-0.36	0.65
C18:1n9	0.16	0.46
C20:5n3	-0.29	0.19
C22:0	0.34	0.33
C22:6n3	0.01	0.65
$\delta^{13}\text{C}$	-0.77	-0.29
$\delta^{15}\text{N}$	-0.48	0.44

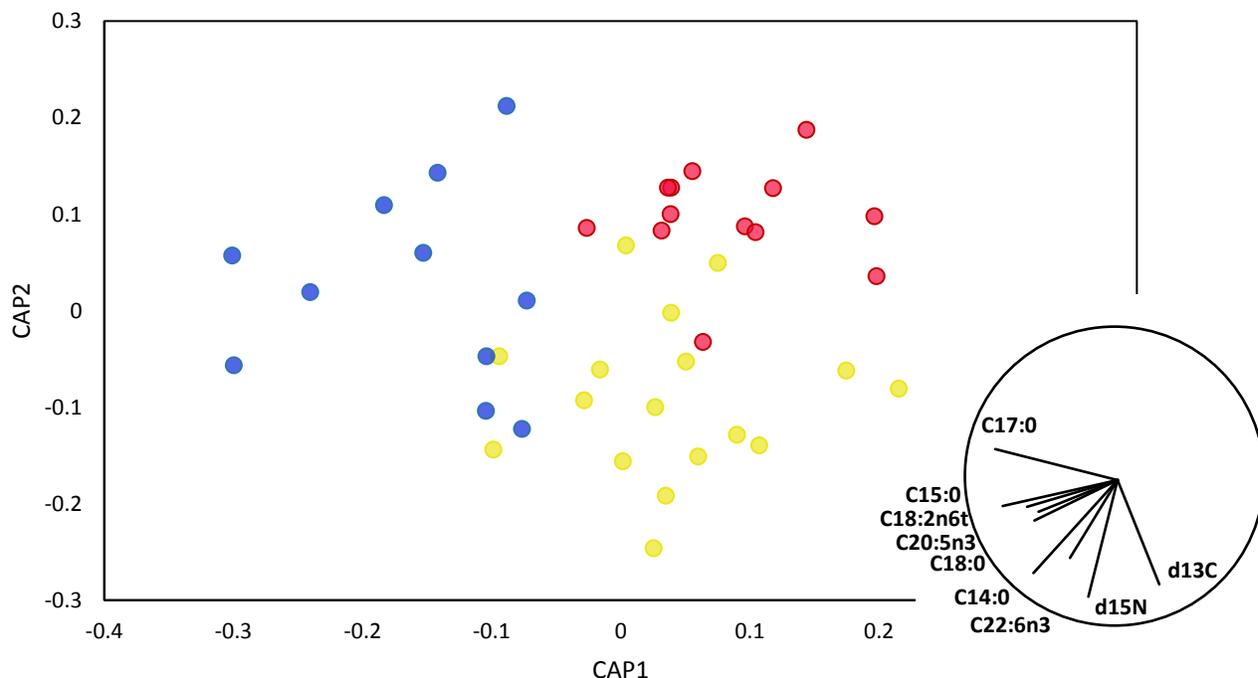


FIGURA 17:

Análisis canónico de coordenadas principales (CAP) con uso de los valores de ácidos grasos y los isótopos $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en hígado del tiburón martillo en las tres áreas de crianza Máncora (rojo), San José (amarillo) y Salaverry (azul).

TABLA 7:

Correlación de Pearson entre los componentes del CAP con los ácidos grasos e isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) en hígado del tiburón martillo con correlación mayor a 0.5.

	CAP 1	CAP 2
C14:0	-0.49	-0.59
C15:0	-0.67	-0.17
C17:0	-0.71	0.19
C18:0	-0.48	-0.26
C18:2n6t	-0.53	-0.17
C20:5n3	-0.46	-0.20
C22:6n3	-0.28	-0.49
$\delta^{13}\text{C}$	0.24	-0.66
$\delta^{15}\text{N}$	-0.17	0.74

Evaluación del estado nutricional

Contenido bioquímico-energético

La concentración de lípidos totales (mg g PS^{-1}) en músculo fue más alta en Salaverry (4.6 ± 1.4) seguido de San José (4.5 ± 1.5) y Máncora (4 ± 1.8). En hígado la concentración de lípidos totales de tiburón martillo fue mayor en Salaverry (70.4 ± 12.6), seguido de Máncora (65.6 ± 10.6) y San José (61.8 ± 14.9). Sin embargo, no se observaron diferencias significativas en lípidos totales entre los tiburones de las tres áreas de crianza en ninguno de los tejidos (Tabla 8, Figura 18). La concentración de proteínas totales (mg g PS^{-1}) en músculo de tiburón martillo fue significativamente mayor ($F = 7.48$; $p = 0.002$) en San José (33.5 ± 9.9) a diferencia de los tiburones de Máncora (24.6 ± 6.6) y Salaverry (23.3 ± 6.1) (Figura 19). En hígado la mayor concentración de proteínas totales en tiburón martillo fue también en San José (7.3 ± 4.1) seguido en Máncora (4.9 ± 2.4) y Salaverry (4.8 ± 3.1), pero no se observaron diferencias significativas entre las áreas. Aunque los tiburones provenientes de San José se caracterizaron por valores energéticos más altos (Figura 20) estos resultados no fueron estadísticamente significativos ($F = 0.322$; $p = 0.727$).

TABLA 8:

Valores mínimos, máximos, promedios y desviación estándar de los análisis de composición bioquímica realizados en músculo e hígado de los tiburones martillo muestreados en cada área de crianza. Letras minúsculas en superíndice indican diferencias significativas según ANDEVA.

	Músculo		Hígado	
	Lípidos Totales (mg g PS^{-1})	Proteínas Totales (mg g PS^{-1})	Lípidos Totales (mg g PS^{-1})	Proteínas Totales (mg g PS^{-1})
Máncora	1.5 – 6.8	14.6 – 31.8	47.2 – 78.2	1.7 – 10.5
	4.0 ± 1.8	24.6 ± 6.6^a	65.6 ± 10.1	4.9 ± 2.4
San José	1.8 – 7.3	21.3 – 55.9	29.8 – 95.0	3.3 – 18.3
	4.5 ± 1.5	33.5 ± 9.9^b	61.8 ± 14.9	7.3 ± 4.1
Salaverry	1.8 – 7.0	14.3 – 32.3	47.8 – 97.2	0.9 – 12.9
	4.6 ± 1.4	23.3 ± 6.1^a	70.4 ± 12.6	4.8 ± 3.1

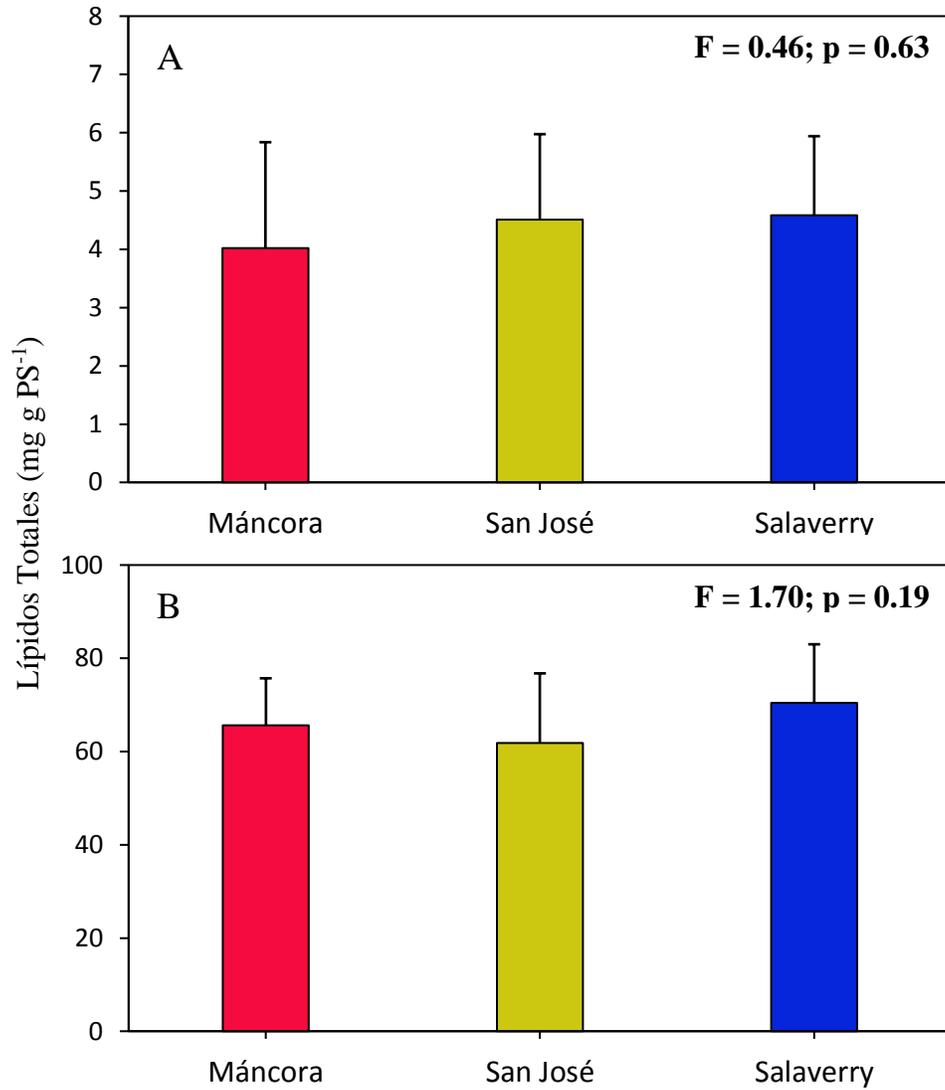


FIGURA 18:

Promedio y desviación estándar de Lípidos Totales (mg g PS⁻¹) en músculo (A) e hígado (B) del tiburón martillo sedoso en las áreas de crianza Máncora (A n = 10, B n = 13), San José (A n = 19, B n = 17) y Salaverry (A n = 14, B n = 14).

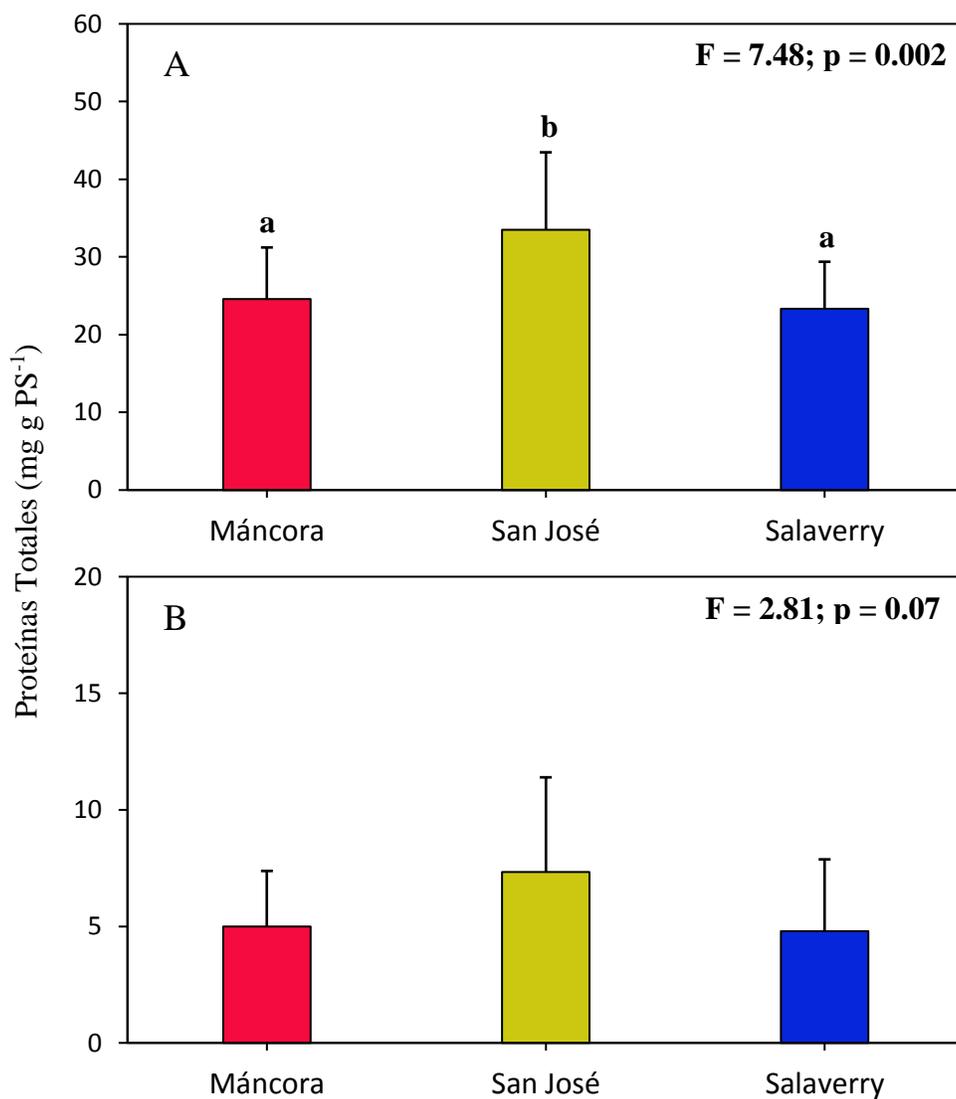


FIGURA 19:

Promedio y desviación estándar de Proteínas Totales (mg g PS⁻¹) en músculo (A) e hígado (B) del tiburón martillo sedoso en las áreas de crianza Máncora (A n = 10, B n = 13), San José (A n = 19, B n = 17) y Salaverry (A n = 14, B n = 14). Letras en minúscula sobre las barras de desviación indican las diferencias significativas.

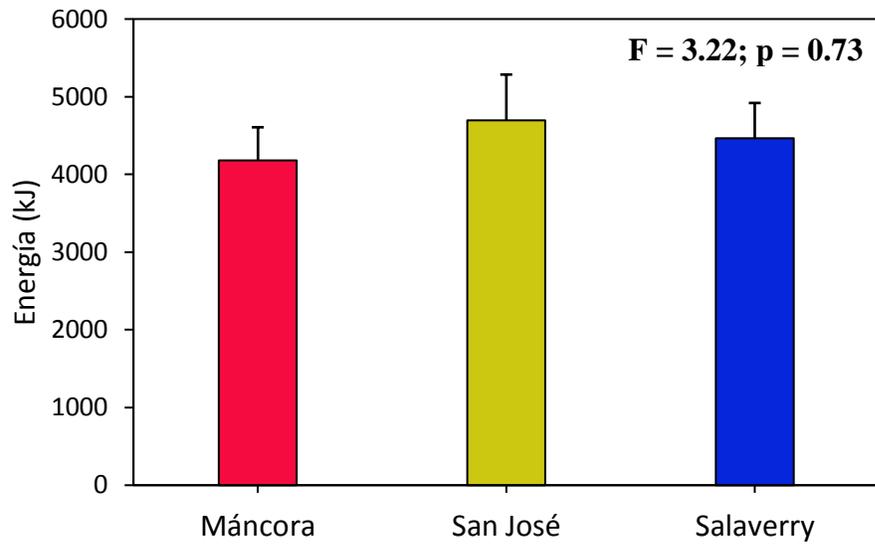


FIGURA 20:

Promedio y desviación estándar de Energía (kJ cm) provenientes de proteínas y lípidos en músculo e hígado del tiburón martillo sedoso en las áreas de crianza Máncora (n = 10), San José (n = 16) y Salaverry (n = 14).

Potencial aporte nutricional de las especies simpátricas

Las especies simpátricas analizadas tuvieron altas concentraciones de proteínas y lípidos en comparación con las concentraciones del tiburón martillo (Figura 21). No se encontraron diferencias significativas en la composición de ácidos grasos de las especies simpátricas entre áreas de crianza según el análisis de PERMANOVA (Pseudo-F = 0.41; p = 0.89). Los peces tuvieron alta concentración de ácidos grasos que también han sido observados en el tiburón martillo en este estudio, como C14:0, C16:0, C18:0 o C22:6n3 (Tabla 9, Figura 22, Anexo 5).

TABLA 9:

Correlación de Pearson entre los componentes del nMDS con los ácidos grasos de las especies simpátricas muestreadas en las tres áreas de crianza e hígado de tiburón martillo.

	nMDS1	nMDS2
C11:0	-0.06	-0.30
C12:0	0.17	-0.02
C13:0	0.15	-0.26
C14:0	0.75	0.07
C14:1	0.10	-0.03
C15:0	0.83	-0.04
C16:0	0.85	0.02
C16:1	0.71	0.10
C17:0	0.83	0.01
C17:1	0.15	-0.32
C18:0	0.87	0.03
C18:1n9	0.78	0.04
C18:2n6c	0.20	-0.01
C18:2n6t	0.57	0.29
C18:3n6	0.33	-0.01
C18:3n3	0.32	0.33
C20:0	0.28	-0.26
C20:1	0.58	0.02
C20:3n6	0.15	-0.07
C20:3n3	0.46	0.18
C20:5n3	0.49	0.37
C22:0	0.12	-0.28
C23:0	0.32	-0.22
C22:6n3	0.50	0.22
C24:0	0.17	-0.07
C24:1	0.44	-0.38

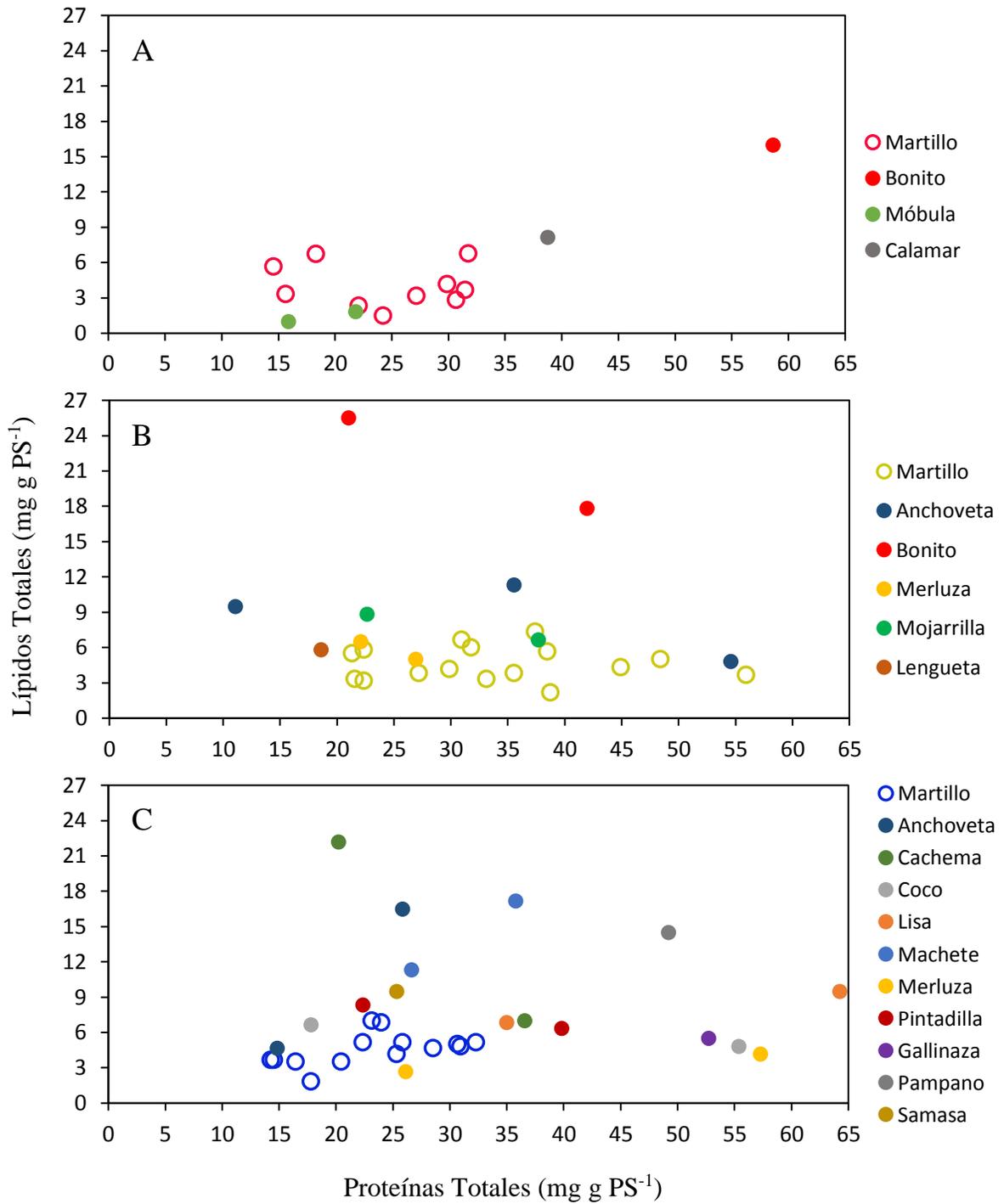


FIGURA 21:

Valores de Lípidos Totales versus Proteínas Totales de músculo del tiburón martillo en cada área de crianza (A: Máncora, B: San José, C: Salaverry) y de las especies simpátricas muestreadas.

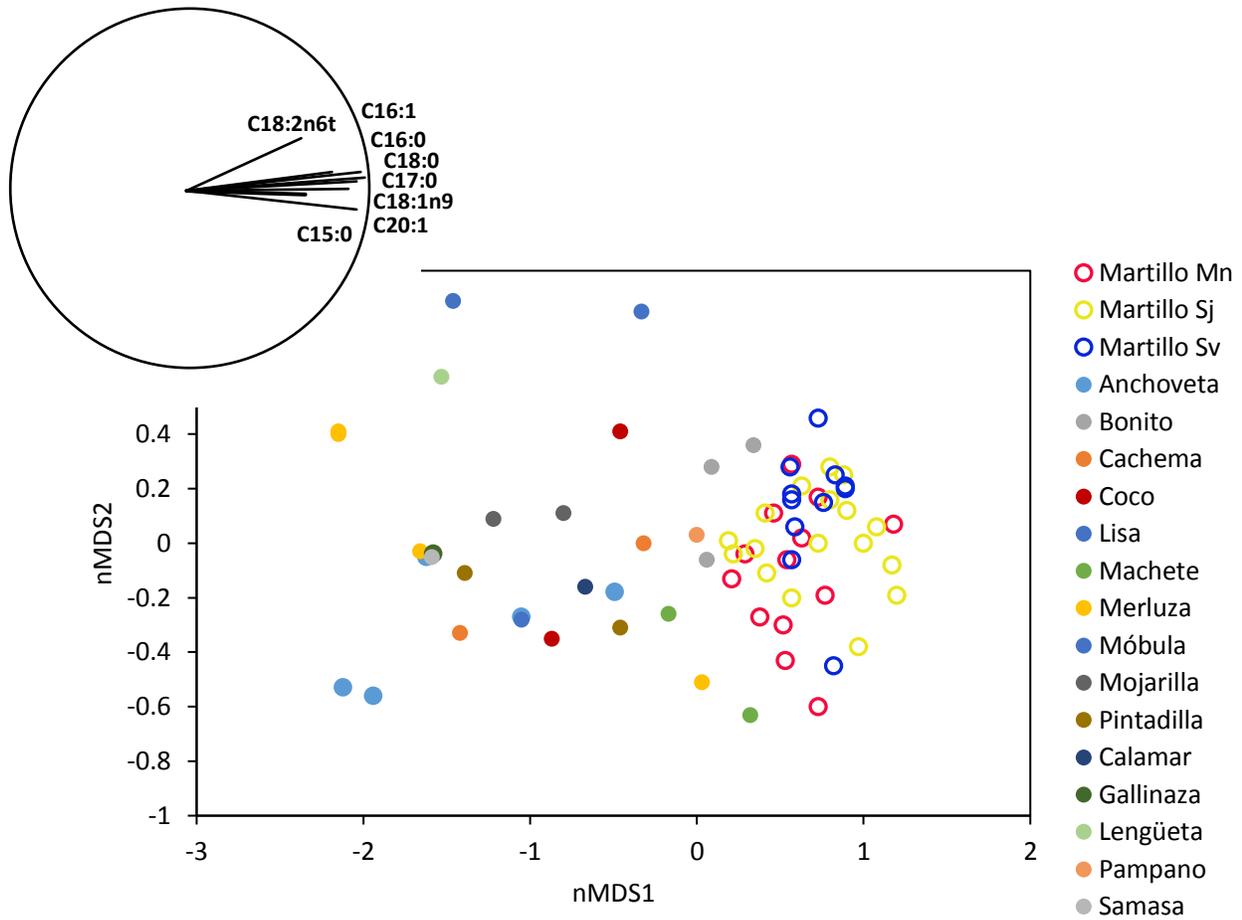


FIGURA 22:

Ordenación de Coordenadas Principales (PCO) con uso de los resultados de ácidos grasos de las especies simpátricas e hígado de tiburón martillo muestreados por área de crianza (Mn: Máncora; Sj: San José; Sv: Salaverry).

DISCUSIÓN

Caracterización ambiental

Las áreas de crianza San José y Salaverry se diferencian del área de Máncora por tener temperaturas bajas influenciadas por la surgencia de la GCNH que también trae consigo alta concentración de nutrientes (Chavez et al., 2008). La surgencia de la GCNH es amplificada por una plataforma continental amplia en San José y Salaverry (Morales et al., 2019). Entonces, se esperaría también observar alta concentración de clorofila *a* en las áreas de crianza de San José y Salaverry, pero eso sólo sucede en San José. La baja concentración de clorofila *a* en Salaverry en verano y primavera se puede atribuir a una disminución en el efecto de la surgencia durante estas estaciones (Chavez et al., 2008). Sin embargo, también se observa alta variabilidad en la concentración de clorofila *a* en el área de Salaverry. La variabilidad de la TSM y concentración de clorofila *a* en el área de Salaverry puede estar siendo afectada por el tamaño del área abarcando aguas oceánicas y costeras. Las zonas costeras están influenciadas con mayor intensidad por la GCNH mientras que en las zonas oceánicas la temperatura superficial varía ligeramente pero la concentración de clorofila *a* disminuye aumentando la variabilidad en el área de Salaverry. Esto explicaría la alta desviación estándar en clorofila *a* en Salaverry al ser el área más amplia. Por otro lado, Máncora pertenece a la Provincia Marina Pacífico Este Continental (PM PEC) (Spalding et al., 2007) con mayores temperaturas y menor concentración de nutrientes que en el ecosistema de la GCNH. Por último, las diferencias observadas entre las áreas de crianza se mantienen a lo largo del tiempo a pesar de la variabilidad estacional. El ecosistema de la GCNH tiene una variabilidad natural relativamente fuerte debido al ciclo océano-atmosférico llamado Oscilación Sureña El Niño (OSEN) (Fiedler, 2002).

Nicho trófico

Isótopos estables

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ del tiburón martillo en músculo en las tres áreas de crianza fueron parecidos a lo reportado por Alfaro-Cordova et al. (2018) en la misma especie y área en años anteriores, pero los resultados de $\delta^{15}\text{N}$ fueron levemente menores. La señal enriquecida y de baja variabilidad encontrada en músculo, a diferencia del hígado, puede darse por tener aún la

señal materna ya que el músculo tiene una tasa de renovación lenta, mayor a un año, en comparación con hígado, aproximadamente 3 meses (Olin et al., 2011; Hussey et al., 2012). En otras especies de tiburón se ha registrado un empobrecimiento de la señal isotópica con el tiempo relacionado al crecimiento o cambios en la interacción trófica que se atribuye a la pérdida de la señal isotópica materna (Matich et al., 2015; Rosende-Pereiro et al., 2020). Los tiburones adultos altamente migratorios, como el tiburón martillo, suelen moverse entre áreas con poca productividad pero se alimentan en regiones altamente productivas por lo que se esperaría que tengan señales isotópicas de nitrógeno y carbono enriquecidas (Compagno, 1984; Ebert, 2003; Bird et al., 2018). Entonces, la señal enriquecida en músculo en este estudio podría atribuirse a la influencia de la señal materna que aún se observa en el tejido por su baja tasa de renovación.

En el hígado se observó una alta variabilidad en la señal isotópica de carbono y nitrógeno (Figura 10) la cual arrojó el nicho isotópico más amplio. Además, el nicho isotópico de los tiburones provenientes de Máncora fue más amplio en comparación con los tiburones de San José y Salaverry. También en otros estudios realizados en la misma área han encontrado que el tiburón martillo tiene un nicho de gran amplitud a comparación de otros elasmobranquios (Looorandrade et al., 2015; Alfaro-Cordova et al., 2018). Sin embargo, estos estudios tuvieron un área de muestreo más amplia y una gran variedad de tallas incluyendo individuos neonatos, juveniles y maduros, lo que podría haberles generado la variabilidad en sus resultados. Rosende-Pereiro et al. (2020) encontraron que aquellos individuos de otra especie de tiburón martillo, *Sphyrna lewini*, con una mayor diversidad de presas tienen mayor variabilidad en la señal isotópica de carbono y nitrógeno. En el presente estudio, la alta variabilidad en las señales isotópicas de Máncora se puede atribuir a la diversidad de presas disponibles en las áreas. El área de Máncora se caracteriza por alta diversidad pero baja biomasa de peces mientras que las áreas de San José y Salaverry tienen alta biomasa de peces pero poca diversidad (Chavez et al., 2008; Ibanez-Erquiaga et al., 2018).

En el tiburón martillo, se observó que la señal isotópica de carbono es la que aporta más a las diferencias entre las áreas de crianza al ser más enriquecida en isotopo más pesado en San José. En el ecosistema de la GCNH, la señal isotópica del carbono varía con la latitud observándose aumento en el enriquecimiento en isotopo más pesado de norte a sur (Argüelles et al., 2012). De hecho entre de los 7 y 15°S la $\delta^{13}\text{C}$ se encuentra más alta frente a la costa relacionado a la alta concentración de clorofila en la costa (Echevin et al., 2008; Argüelles et

al., 2012). Esto explicaría las diferencias de la señal de carbono enriquecida en San José y empobrecida en Máncora.

Existe diferencia en la señal isotópica de nitrógeno entre áreas, siendo $\delta^{15}\text{N}$ menor al norte en Máncora y aumentando hacia el sur. Esta variación puede atribuirse tanto a la alimentación de los tiburones en cada área como a diferencias en la señal isotópica de la base de la cadena alimentaria (Fry, 2006). En algunas especies de calamares se ha observado esta diferencia latitudinal en la señal de $\delta^{15}\text{N}$ (Takai et al., 2000; Ruiz-Cooley et al., 2010). Específicamente en el ecosistema de la GCNH, estudios encontraron un aumento latitudinal de la $\delta^{15}\text{N}$ del calamar gigante *D. gigas* de aproximadamente 8‰ de 3 a 18°S (Argüelles et al., 2012; Espinoza et al., 2017). Igualmente, Popp et al. (2007) y Olson et al. (2010) reportaron variación latitudinal en la señal de $\delta^{15}\text{N}$ en el atún de aleta amarilla *Thunnus albacores* en el este tropical Pacífico. En dichos estudios la variación de la razón de $\delta^{15}\text{N}$ fue atribuida al efecto de una fuerte desnitrificación en la región observada afectando la señal isotópica de nitrógeno de la línea base, mesozooplancton en Popp et al. (2007) y Olson et al. (2010), y euphausidos y copépodos en Argüelles et al. (2012). Liu y Kaplan (1989) observaron altos valores de $\delta^{15}\text{N}$ en nitrato dados por un fuerte proceso de desnitrificación de la columna de agua en el este tropical del Pacífico. Este efecto de desnitrificación en aguas del Pacífico esta intensificado en el ecosistema de la GCNH al abarcar una de las Zonas Mínimas de Oxígeno (ZMO) más intensas y costeras del mundo (Chavez et al., 2008; Paulmier y Ruiz-Pino, 2009). La ZMO es un sitio con alta desnitrificación que genera déficit de nitrato en el área. Debido a que la intensidad de la ZMO aumenta latitudinalmente de norte a sur, igualmente se incrementa la pérdida de nitrógeno en el ambiente enriqueciendo la señal isotópica de nitrógeno (Ward et al., 1989; Naqvi et al., 2000; Helly y Levin, 2004; Silva et al., 2009). Esto sugiere que los valores de línea base son impulsores importantes de la señal isotópica de nitrógeno en los depredadores superiores generando en el tiburón martillo la variación entre las áreas de crianza.

Cabe resaltar que la señal isotópica de carbono y nitrógeno del tiburón martillo en Salaverry se observó empobrecida a comparación con la de los tiburones de San José a pesar de ser Salaverry el área más sureña. Esta tendencia se puede observar en el traslape de las proyecciones elípticas de la región de nicho de las áreas, especialmente en hígado donde, las proyecciones de los tiburones de Salaverry se encuentran traslapadas por las de los tiburones de Máncora, las dos áreas más lejanas entre sí. Resultados parecidos fueron obtenidos por Alfaro-

Cordova et al. (2018) quienes en la misma área de estudio observaron un aumento de la razón de $\delta^{15}\text{N}$ hasta los 7°S y volviendo a disminuir más hacia el sur. Esta variación se puede relacionar con el cambio de la señal isotópica desde aguas costeras hacia zonas oceánicas y la capacidad móvil del tiburón martillo, el cuál puede desplazarse a grandes distancias (Pennington et al., 2006; Nance et al., 2011; Argüelles et al., 2012; Santos y Coelho, 2018). Es posible que algunos individuos de Salaverry se estén alimentando en zonas lejanas a la costa como sucede con otros elasmobranquios (Rabehagaso et al., 2012). Esto se puede corroborar con la amplitud del área de crianza en Salaverry siendo la más grande y al comparar la señal isotópica del tiburón martillo con las especies simpátricas obtenidas. Estas zonas lejanas a la costa están empobrecidas isotópicamente y por lo tanto la señal de carbono y nitrógeno de los individuos que se alimentan en estas zonas puede resultar parecida a la de los individuos de Máncora (Echevin et al., 2008; Argüelles et al., 2012). Futuros análisis con un mayor número de individuos podrían confirmar el patrón de alimentación del tiburón martillo relacionado a su señal isotópica.

Con respecto a las especies presas, los trabajos en análisis estomacales en distintas especies de tiburón martillo demostraron que los calamares son sus presas más importantes (Bornatowski y Costa, 2007; Estupiñán-Montaña et al., 2009; Galván-magaña et al., 2013; Dicken et al., 2018). González-Pestana et al. (2017) concluyen que los calamares *Doryteuthis gahi* y *Dosidicus gigas* son las presas más relevantes para el tiburón martillo en el norte de Perú. En otros estudios donde evaluaron el nicho trófico del tiburón martillo con uso de isótopos estables especulan que los calamares podrían no ser las presas que aporten más a la dieta y la señal isotópica del tiburón martillo (Kiszka et al., 2015; Loor-andrade et al., 2015; Rosende-Pereiro et al., 2020). En este estudio, las especies simpátricas obtenidas mostraron señales isotópicas enriquecidas en carbono al compararlas con la señal del hígado del tiburón martillo. Esto indicaría poca probabilidad que estas especies son presas del tiburón martillo. Para poder concluir la importancia de las presas, se recomienda realizar un estudio con un muestreo más amplio de especies simpátricas y presas que permita conocer el aporte de cada especie a la señal isotópica del tiburón martillo y reconocer la más relevante en su alimentación.

Ácidos grasos

El número de ácidos grasos (diversidad) encontrados en músculo de tiburón martillo en este estudio es baja en comparación con las encontradas en estudios anteriores (Davidson et al., 2011, 2014). Estas diferencias se pueden atribuir a que en este estudio se utilizó alcohol para la

preservar las muestras lo que pudo reducir la concentración de lípidos y de ácidos grasos principalmente en músculo. Sin embargo, las concentraciones de lípidos en músculo por área de crianza en este estudio no fueron distintas de las de músculo de tiburón martillo en el estudio de Davidson et al. (2014). Entonces, las diferencias se pueden atribuir a la metodología de extracción de ácidos grasos debido a que en los estudios mencionados usaron 20 mg de lípidos mientras que en este estudio se usaron los lípidos obtenidos en 20 mg de tejido. La temporalidad es un factor que también puede afectar en la diversidad y concentración de ácidos grasos, Davidson et al. (2014) encontraron una tendencia a ser menor la concentración de ácidos grasos en verano pero no observaron diferencias significativas entre estaciones en tiburones martillo incluyendo *S. zygaena*. El número y diferencias de ácidos grasos en el tiburón martillo podría atribuirse al estrés ya que fueron pescados durante el muestreo (Barton et al., 2002). Sin embargo, Gallagher et al. (2019) registraron que no hubo efecto de la captura a corto plazo (1.5 h) en amino ácidos y ácidos grasos en plasma del tiburón blanco *Carcharodon carcharias*. Con esto podemos suponer que los valores de ácidos grasos no fueron afectados por la captura y las diferencias encontradas con otros estudios se pueden atribuir a la metodología de extracción. Si bien se observó baja diversidad de ácidos grasos en músculo, los pocos ácidos grasos observados se toman como aquellos de mayor abundancia en el tejido, aún así se debe interpretar con precaución.

Los ácidos grasos como biomarcadores permiten hacer un análisis de mayor profundidad sobre el nicho trófico del tiburón martillo llevando a clarificar y concluir las diferencias en nicho isotópico observadas entre las áreas de crianza. La presencia de ácidos grasos saturados (AGS) y poliinsaturados (AGPI), reflejan una alimentación con variedad de presas pelágicas como calamares y peces al estar los AGS y AGPI relacionados al zooplancton (Pethybridge et al., 2010; Rohner et al., 2013). Entonces, al observar mayor concentración de estos ácidos grasos en tiburones de San José y Salaverry en hígado, probablemente indicaría una mayor biomasa de presas pelágicas en esas áreas. Además, el ácido mirístico (C14:0) detectado tanto en músculo como hígado de los tiburones es indicador de la presencia de proteobacterias y diatomeas en el sitio de alimentación por lo que probablemente estas sean parte de la producción primaria en las áreas de San José y Salaverry (Dalsgaard et al., 2003).

Los ácidos grasos monoinsaturados (AGMI) están relacionados a la presencia de copépodos o predadores de alto nivel trófico lo que explicaría la baja concentración de estos en

los tres sitios al haberse muestreado tiburones juveniles (Phillips et al., 2001). De estos, el de mayor concentración en hígado y en músculo fue el ácido oleico (C18:1n9), relacionado a una alimentación variada en especies pelágicas (Pethybridge et al., 2010). En otros estudios encontraron en alta concentración de AGMI en tiburones toro *Carcharinus leucas* juveniles de un año por lo que su presencia se atribuye también al aporte de la madre (Belicka et al., 2012). Esto podría explicar la baja presencia de AGMI en tiburones de este estudio al ser individuos juveniles de más de un año de edad.

Los AGPI son los más relevantes como indicadores dietarios ya que estos no pueden ser sintetizados en cantidades suficientes para asegurar un óptimo rendimiento fisiológico (Turner y Rooker, 2005). Este tipo de ácido graso, y en especial el ácido graso eicosapentanoico (C20:5n3, EPA), suele ser más abundante en especies pelágicas y oceánicas (Dunstan et al., 1988). Por otro lado, debido a que el ácido graso docohexaenoico (C22:6n3, DHA) se encuentra normalmente en alta concentración en músculo de tiburones es considerado uno de los AGPI más importantes (Pethybridge et al., 2010). Los ácidos grasos EPA y DHA aumentan su concentración a menor temperatura se encuentre el organismo (Semeniuk et al., 2007) lo que explicaría su presencia en músculo y alta concentración en hígado de tiburones de las áreas de San José y Salaverry a diferencia de individuos de Máncora que se encuentran en un área con mayor temperatura. Además, ambos ácidos grasos, EPA y DHA, suelen encontrarse en alta concentración en peces migratorios debido a que AGS y AGMI son metabolizados por la demanda energética en la migración (Bell et al., 1986; Saito et al., 1997). Entonces, la baja concentración registrada de EPA y DHA en el tiburón martillo de este trabajo podría también indicar su baja movilidad al ser juveniles con alta fidelidad al área de crianza en el que nacieron (Holland et al., 1993).

Integrando isótopos estables y ácidos grasos

La relación de las características ambientales de las áreas de crianza y los resultados de isótopos estables indicaron que los tiburones martillo muestreados se alimentan en áreas distintas. La influencia de la GCNH se ve reflejado en las señales isotópicas de carbono y nitrógeno del tiburón martillo (Argüelles et al., 2012). Adicionalmente, la composición de ácidos grasos en los tiburones permitió reconocer que se alimentan en sitios con distinta disponibilidad de nutrientes o presas. Estos resultados aclaran la idea de que las características ambientales de cada área de crianza influenciarían en la composición bioquímica del

depredador. Sin embargo, el comportamiento del depredador y la disponibilidad de presas son también factores importantes (Post, 2002). En los tiburones del área de Salaverry se observó que el conjunto de variables, isótopos estables y ácidos grasos, separó a los individuos en dos grupos en ambos tejidos. Al observar los resultados de músculo, un grupo de tiburones del área de Salaverry resultó con una composición bioquímica parecida a la de individuos de Máncora. Mientras que, con los resultados de hígado, un grupo de tiburones del área de Salaverry resultó con una señal isotópica de nitrógeno levemente enriquecida y con concentración de ácidos grasos parecido a individuos de San José. Si bien es conocida que la capacidad motriz del tiburón martillo le permitiría movilizarse entre estas dos áreas, también es parte de su comportamiento la fidelidad de mantenerse en el área en que nacieron (Nance et al., 2011; Santos and Coelho, 2018). Por lo tanto, este agrupamiento de los individuos de Salaverry podría atribuirse al tamaño del área de crianza. La delimitación del área de Salaverry mostró que esta era el área de mayor tamaño lo que indicaría que el tiburón martillo se está movilizandando entre aguas costeras y oceánicas en el área de Salaverry. Este comportamiento se ve reflejado en algunos individuos de Salaverry con baja concentración de ácidos grasos en músculo, pero con señal isotópica de nitrógeno enriquecida en hígado. Cabe resaltar que este comportamiento se podría dar también en las áreas de San José y Máncora, pero no se observa así en los resultados. En estudios futuros, esto se debería clarificar con un mayor muestreo de tiburones y presas en las áreas de crianza que permita evaluar la variación de la concentración de ácidos grasos de aguas costeras a aguas oceánicas.

Estado nutricional

Contenido bioquímico-energético

El metabolismo de los elasmobranquios y peces óseos está basado principalmente en la utilización y oxidación de proteínas y lípidos, y en menor medida de carbohidratos (Dalsgaard et al., 2003). La evaluación de la concentración de lípidos y proteínas en los órganos del tiburón martillo realizada en este estudio permitió un acercamiento al estado nutricional de los individuos por área de crianza. Las áreas de crianza no tienen diferencias en valores nutricionales (Figuras 11 y 12) a excepción de San José que tiene valores más altos de proteínas totales. La principal fuente de energía metabólica en los tiburones la extraen de las proteínas del músculo y lípidos almacenados en el hígado (Pethybridge et al., 2010). Los valores de energía fueron ligeramente mayores en los tiburones de San José pero no se observaron diferencias significativas. Esto último debido a que las proteínas aportan energéticamente 40 % menos de energía (kJ) que los lípidos (Brett y Groves 1979, citado por Schaafsma et al., 2018). Entonces, el tiburón martillo parece ser capaz de mantener el mismo contenido de lípidos y energía entre áreas de crianza a pesar de las diferencias en las variables ambientales entre las áreas, que afectarían en la composición bioquímica de las presas (Barton et al., 2002).

Los tiburones tienen una baja dependencia de los lípidos como sustrato oxidativo, dejando esta función a los cuerpos cetónicos (Ballantyne, 1997; Speers-Roesch et al., 2006). Además, la alta concentración de urea en el cuerpo de los tiburones afecta en el transporte y metabolismo de los lípidos, principalmente en el catabolismo extrahepático de lípidos posiblemente evitando la pérdida de lípidos en el hígado (Ballantyne, 1997). Sin embargo, la función específica de los lípidos en el hígado de tiburones es desconocida actualmente y se cree que pueden servir como almacenamiento de energía o flotabilidad por no presentar vejiga natatoria (Pethybridge et al., 2010). Con esto presente, se puede considerar que el tiburón martillo es capaz de almacenar lípidos en alta concentración a pesar de las diferencias en concentraciones de lípidos en las presas. A pesar de que no haya diferencias estadísticamente significativas en lípidos, los tiburones del área de Máncora tuvieron los valores nutricionales, proteínas y ácidos grasos, más bajos posiblemente por presas con déficit en la concentración de lípidos. Sin embargo, al ser esta área la de mayor temperatura podría explicarse los resultados de menor concentración de lípidos como un efecto de un metabolismo más acelerado del tiburón martillo a diferencia de las

otras dos áreas. Esto se puede aclarar observando aquellos ácidos grasos relacionados a los valores de la temperatura como el C18:1n9 que tiene tendencia a ser más alto en tiburones martillo (como *S. zygaena* y *S. lewini*) cuando se analizan en verano (Davidson et al., 2014; Meyer et al., 2019). Con esto, se esperaría mayor concentración del C18:1n9 en el tiburón martillo en Máncora, pero al no ser así se induce que probablemente no están siendo afectados por la temperatura.

Con respecto a las proteínas, para los peces es necesario consumir continuamente altas concentraciones de amino ácidos porque son usados para construir nuevas proteínas. Una dieta baja en proteínas resultaría en reducción en crecimiento y pérdida de peso (Wilson and Halver, 1986). En este estudio se observó que los individuos de San José tuvieron concentración de proteínas significativamente mayor a individuos de las otras áreas. Esto indicaría que el tiburón martillo en San José tiene un mayor aporte proteico que se puede observar en la concentración de proteínas de las presas capturadas en la misma área. Además, en el área San José hay una alta abundancia de copépodos y euphausidos que se consideran especies de aporte proteico importante por su alto porcentaje de proteínas y diverso perfil de amino-ácidos (Clarke, 1980; Espinoza y Bertrand, 2008; Van der Meeren et al., 2008). Por otro lado, el contenido proteico de los tiburones de Salaverry está por debajo de lo observado en las especies simpátricas y presas de la misma área. Esto sugiere que los individuos de tiburón martillo de Salaverry se están alimentando en una zona distinta y por lo tanto su contenido proteico no refleje lo esperado.

En la Figura 22 se observa una comparación entre los resultados de concentración de proteínas y lípidos del tiburón martillo en las tres áreas estudiadas con la de otros tiburones en el resto del mundo (Machovsky-Capuska y Raubenheimer, 2020). Es notable que los tiburones del área de San José tienen la mayor concentración de proteínas y lípidos, superando tanto individuos de tiburón martillo de Máncora y Salaverry considerados en este estudio como elasmobranquios considerados en otros estudios (Figura 22). La principal diferencia de las tres áreas de crianza con otras áreas del mundo es que se encuentran influenciadas por la GCNH (Morales et al., 2019). Esta diferencia demuestra que los nutrientes traídos por la GCNH traídos por la surgencia son un aporte relevante en la nutrición del tiburón martillo en las áreas de crianza evaluadas.

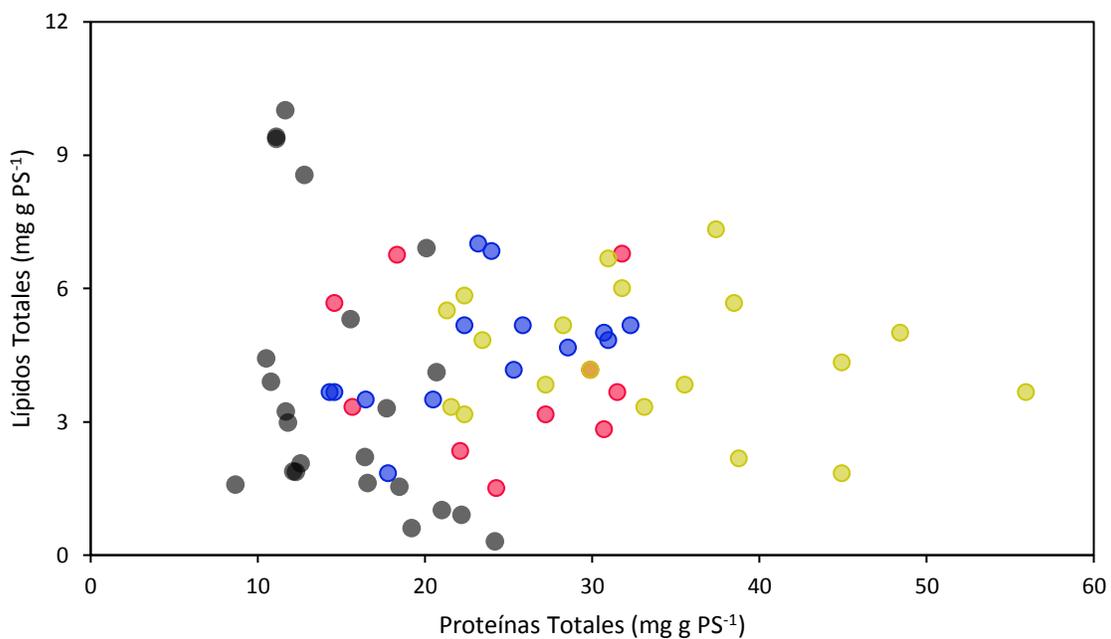


FIGURA 23:

Dispersión de datos de concentración de proteínas y lípidos totales del tiburón martillo de las áreas de crianza Mánкора (rojo), San José (verde) y Salaverry (Azul) y valores promedios de distintos estudios de composición bioquímica en elasmobranquios (gris). Datos extraídas de Machovsky-Capuska y Raubenheimer (2020).

Valor nutritivo de los ácidos grasos

Dalsgaard et al. (2003) mencionan que en tiburones los lípidos almacenados son similares a los de sus presas por lo que responden a lo obtenido por su dieta. Si bien en este trabajo no hay diferencia en lípidos totales entre áreas, sí se encontraron diferencias en el perfil de los ácidos grasos en músculo e hígado entre áreas. La calidad de los lípidos se puede evaluar según el contenido de ácidos grasos, aunque no todos son relevantes a nivel nutricional debido a su utilidad en el organismo (Dalsgaard et al., 2003). Entonces, a pesar de que la concentración lipídica es la misma entre las áreas, la calidad de los lípidos no lo es.

Los ácidos grasos saturados de mayor concentración fueron C16:0 y C18:0 debido a que estuvieron presentes en las tres áreas. Estos ácidos grasos se encuentran en altos niveles en especies mesopelágicas como calamares, peces y crustáceos (Pethybridge et al., 2010) lo que confirmaría que el tiburón martillo se alimenta de estos en las tres áreas. Sin embargo, la presa en cual se reportó la mayor concentración de estos ácidos grasos (C16:0 y C18:0) fue el bonito (especie con alto contenido lipídico en músculos). Para el metabolismo de los tiburones los AGS son importantes por ser el combustible preferido para la β -oxidación en mitocondrias del hígado para la producción de acetyl-CoA como precursor para la síntesis de acetoacetato (cetonas) (Davidson et al., 2014), que serán exportadas para tejidos extrahepáticos (Ballantyne, 1997). En San José y Salaverry se observaron un mayor número y concentración de AGS en el tiburón martillo a diferencia de los tiburones en Máncora. Esto podría indicar que en las áreas de San José y Salaverry el tiburón martillo tienen mayor disponibilidad de presas con alta concentración de AGS para generar cuerpos cetónicos en comparación con área de Máncora.

En trabajos anteriores ya se ha descrito el efecto de la temperatura en el ácido graso C18:0 y ácidos grasos monoinsaturados (AGMIs) en tiburones (Meyer et al., 2019). El C18:0 es precursor del C18:1n9 (Dalsgaard et al., 2003) y debido a que es posible que los tiburones sintetizen este ácido graso, un alto consumo del C18:0 conllevaría a una mayor producción del C18:1n9, que se podría relacionar a la alta concentración observado en el hígado del tiburón martillo (Henderson y Toucher, 1987 citado por Pethybridge et al., 2010). El ácido graso C18:1n9 también está relacionado con crías de tiburón en su primer año pues pudieron haberlo heredado de la madre (Belicka et al., 2012 citado por Meyer et al., 2019) por lo que se debe interpretar con precaución su relación con el metabolismo de tiburones juveniles.

Los ácidos grasos poliinsaturados (AGPI) son usualmente usados como indicadores dietarios pues no pueden ser sintetizados a cantidades suficientes para un óptimo funcionamiento fisiológico (Rooker et al., 2006). Para encontrar ácidos grasos como C20:5n3 (EPA) y C22:6n3 (DHA), estos son sintetizados por las algas a partir del C18:0 (Dalsgaard et al., 2003). La presencia del DHA en músculo es considerado un “marcapaso” para el metabolismo de los animales pues una alta concentración de DHA indicaría un metabolismo más eficiente (Hulbert, 2007 citado por Meyer et al., 2019). Además, Pethybridge et al. (2010) lo consideraron como el ácido graso más importante en músculo por su alta concentración en otras especies de tiburón. En aguas frías es necesario un mayor grado de fluidez de los lípidos para que el hígado de los tiburones logre tener alta flotabilidad (Ballantyne, 1997). Para ello es necesario concentraciones altas de AGPI, principalmente de n-3 AGPI, especialmente cuando los tiburones inicien su etapa migratoria al ser adultos (Davidson et al., 2014). Todo lo anterior se podría relacionar con la baja concentración de C18:0, EPA y DHA (n-3 AGPIs) en el tiburón martillo en Máncora, especialmente en músculo. Cabe resaltar que el DHA también se observó en este estudio en otras especies presa en Máncora como el bonito lo que conlleva a entender que una dieta alta en peces podría ser bueno nutritivamente para el tiburón martillo.

Las presas tienen una alta variabilidad en la concentración de lípidos y proteínas totales generando que no haya diferencias en los valores nutricionales de las presas entre las áreas. Entonces, según los resultados de este trabajo son los peces los que podrían otorgar un mayor aporte de proteínas, lípidos y ácidos grasos en cualquiera de las áreas. A pesar de que en trabajos anteriores en esta zona del Pacífico se describe al tiburón martillo como depredador de especies pelágicas con mayor consumo de calamares (Castañeda, 2001; Castañeda-Suárez and Sandoval-Londoño, 2004; Bolaño, 2009; Loor-Andrade, 2013; González-Pestana et al., 2017; Estupiñán-Montaña et al., 2019) es posible que gran parte de su nutrientes y energía sea adquirida principalmente de los peces aunque es necesario un mayor muestreo de presas y análisis de contenidos estomacales para afirmarlo.

CONCLUSIONES

1. Las diferencias oceanográficas entre las áreas generan diferencias relevantes en las variables ambientales (temperatura superficial del mar y clorofila *a*) de San José y Salaverry de Máncora.
2. La baja disponibilidad y/o el bajo perfil nutricional de las presas en el área de Máncora causa un estado nutricional menos beneficioso y un nicho trófico amplio en los juveniles de tiburón martillo capturados en esta área en comparación con los capturados en San José y Salaverry.
3. El área de crianza del tiburón martillo en Salaverry parece abarcar aguas costeras y aguas oceánicas explicando la señal isotópica de carbono empobrecida y baja concentración de ácidos grasos probablemente debido a su alimentación en aguas oceánicas.
4. El tiburón martillo parece tener un estado nutricional más beneficioso en San José que en Máncora y Salaverry, ya que tiene mayor concentración de proteínas y mayor diversidad número y concentración de ácidos grasos.

RECOMENDACIONES PARA FUTUROS ESTUDIOS

1. Se recomienda estudios futuros enfocados en individuos del tiburón martillo presentes en las áreas de crianza de San José y Salaverry. Para poder tomar decisiones informadas sobre la conservación del tiburón matillo en estas zonas es importante evaluar la estructura poblacional del tiburón martillo en las dos áreas y el nivel de conectividad entre ellas.
2. Para reconocer los efectos de la variabilidad temporal de la Corriente de Humboldt en el nicho trófico y valores nutricionales del tiburón martillo se recomienda estudios que abarquen distintas estaciones en años con y sin influencia de El Niño.
3. Se recomienda estudios que evalúen el aporte de las presas al tiburón martillo evaluando la señal isotópica con un muestreo de mayor amplitud en número de muestras y diversidad de presas del tiburón martillo en las áreas de crianza.
4. Para evaluar si la distribución del tiburón martillo afecta su estado nutricional es importante conocer la variación en concentración y número de ácidos grasos latitudinalmente y de aguas costeras a aguas oceánicas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alfaro-Cordova, E., Del Solar, A., González-Pestana, A., Acuña-Perales, N., Coasaca-Céspedes, J.J., Cordova-Zavaleta, F., Alfaro-Shigueto, J., and Mangel, J.C. 2018. Isotopic niches of four commercially important pelagic elasmobranch species captured by the small-scale driftnet fishery of northern Peru Short Communication Isotopic niches of four commercially important pelagic elasmobranch species captured by the small. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 46:482–488. <https://doi.org/10.3856/vol46-issue2-fulltext-24>.

Anderson, M.J., and Willis, T.J. 2003. Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology* 84:511–525. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084).

Argüelles, J., Lorrain, A., Cherel, Y., Graco, M., Tafur, R., Alegre, A., Espinoza, P., Taïpe, A., Ayón, P., and Bertrand, A. 2012. Tracking habitat and resource use for the jumbo squid *Dosidicus gigas*: A stable isotope analysis in the Northern Humboldt Current System. *Mar. Biol.* 159:2105–2116. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-1998-2>.

Arntz, W.E., and Valdivia, E. 1985. Incidencia del fenómeno “El Niño” sobre los mariscos en el litoral Peruano. *In* “El Niño” Su impacto en la fauna Mar. (Arntz, W.E., A. Landa, and J. Tarazona, eds). p. 91–101. Vol. Extr. Bol. Inst. Mar Peru.

Ballantyne, J.S. 1997. Jaws: The Inside Story. The Metabolism of Elasmobranch Fishes. *Comp. Biochem. Physiol. Part B Biochem. Mol. Biol.* 118:703–742. [https://doi.org/10.1016/S0305-0491\(97\)00272-1](https://doi.org/10.1016/S0305-0491(97)00272-1).

Barros, N.B., Ostrom, P.H., Stricker, C.A., and Wells, R.S. 2010. Stable isotopes differentiate bottlenose dolphins off west-central Florida. *Mar. Mammal Sci.* 26:324–336

Barton, B.A., Morgan, J.D., and Vijayan, M.M. 2002. Physiological and Condition-Related Indicators of Environmental Stress in Fish. *In* *Biol. Indic. Aquat. Ecosyst. Stress* (Adams SM, ed). p. 111–148. American Fisheries Society, Bethesda.

Bass, A.J., D’Aubrey, J.D., and Kistnasamy, N. 1975. Sharks of the east coast of Southern Africa. III. The families Carcharhinidae (excluding *Mustelus* and *Carcharhinus*) and Sphyrnidae. *Investig. Rep. Oceanogr. Res. Inst.* 38:1–100

Baum, J.K., and Myers, R.A. 2004. Shifting baselines and the decline of pelagic sharks in the Gulf of Mexico. *Ecol. Lett.* 7:135–145. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2003.00564.x>.

Baum, J.K., Myers, R.A., Kehler, D.G., Worm, B., Harley, S.J., and Doherty, P.A. 2003. Collapse and conservation of shark populations in the Northwest Atlantic. *Science* (80-). 299:389–392. <https://doi.org/10.1126/science.1079777>.

Bearhop, S., Adams, C.E., Waldron, S., Fuller, R.A., and Macleod, H. 2004. Determining trophic niche width: A novel approach using stable isotope analysis. *J. Anim. Ecol.* 73:1007–1012. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x>.

Bec, A., Perga, M.E., Koussoroplis, A., Bardoux, G., Desvillettes, C., Bourdier, G., and Mariotti, A. 2011. Assessing the reliability of fatty acid-specific stable isotope analysis for trophic studies. *Methods Ecol. Evol.* 2:651–659. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00111.x>.

Beck, M.W., Heck, K.L., Able, K.W., Childers, D.L., Eggleston, D.B., Gillanders, B.M., Halpern, B., Hays, C.G., Hoshino, K., Minello, T.J., Orth, R.J., Sheridan, P.F., and Weinstein, M.P. 2001. The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *Bioscience* 51:633–641

Belicka, L.L., Matich, P., Jaffé, R., and Heithaus, M.R. 2012. Fatty acids and stable isotopes as indicators of early-life feeding and potential maternal resource dependency in the bull shark *Carcharhinus leucas*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 455:245–256. <https://doi.org/10.3354/meps09674>.

Bell, M. V, Henderson, R.J., and Sargent, J.R. 1986. The role of polyunsaturated fatty acids in fish. *Comp. Biochem. Physiol. Part B Comp. Biochem.* 83:711–719. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(86\)90135-5](https://doi.org/10.1016/0305-0491(86)90135-5).

Bird, C.S., Veríssimo, A., Magozzi, S., Abrantes, K.G., Aguilar, A., Al-reasi, H., Barnett, A., Bethea, D.M., Biais, G., Borrell, A., Bouchouca, M., Boyle, M., Brooks, E.J., Brunnschweiler, J., Bustamante, P., Carlisle, A., Catarino, D., Caut, S., Cherel, Y., Chouvelon, T., Churchill, D., Ciancio, J., Claes, J., Colaco, A., Courtney, D.L., Cresson, P., Daly, R., de Necker, L., Endo, T., Figueiredo, I., Frisch, A.J., Holst, J.H., Heithaus, M.R., Hussey, N.E., Iitemby, J., Juanes, F., Kinney, M.J., Kiszka, J.J., Klarian, S.A., Kopp, D., Leaf, R., Li, Y., Lorrain, A., Madigan, D.J., Maljkovic, A., Malpica-Cruz, L., Matich, P., Meekan, M.G., Ménard, F., Menezes, G.M., Munroe, S.E.M., Newman, M.C., Papastamatiou, Y.P., Pethybridge, H.R., Plumlee, J.D., Polo-silva, C., Quaeck-Davies, K., Raoult, V., Reum, J., Torres-Rojas, Y.E., Shiffman, D.S., Shipley, O.N., Speed, C.W.,

Staudinger, M.D., Teffer, A.K., Tilley, A., Valls, M., Vaudo, J.J., Wai, T.-C., Wells, R.J.D., Wyatt, A.S.J., Yool, A., and Trueman, C.N. 2018. A global perspective on the trophic geography of sharks. *Nat. Ecol. Evol.* 2:299–305. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0432-z>.

Bolaño, N.M. 2009. Ecología trófica de juveniles del tiburón martillo *Sphyrna zygaena* (Linnaeus, 1758). Instituto Politécnico Nacional.

Bornatowski, H., and Costa, L. 2007. Hábitos alimentares de tubarões-martelo jovens, *Sphyrna zygaena* (Carcharhiniformes: Sphyrnidae), no litoral sul do Brasil. *Biota Neotrop.* 7:213–216

Bush, A. 2003. Diet and diel feeding periodicity of juvenile scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, in Kāneʻohe Bay, Oʻahu, Hawaiʻi. *Environ. Biol. Fishes* 67:1–11

Campana, S.E., Marks, L., Joyce, W., and Kohler, N.E. 2006. Effects of recreational and commercial fishing on blue sharks (*Prionace glauca*) in Atlantic Canada, with inferences on the North Atlantic population. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 63:670–682. <https://doi.org/10.1139/f05-251>.

Carlisle, A.B., Litvin, S.Y., Madigan, D.J., Lyons, K., Bigman, J.S., Ibarra, M., and Bizzarro, J.J. 2017. Interactive effects of urea and lipid content confound stable isotope analysis in elasmobranch fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 74:419–428. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0584>.

Casper, B.M., Domingo, A., Gaibor, N., Heupel, M.R., Kotas, E., Lamónaca, A.F., Pérez-Jiménez, J.C., Simpfendorfer, C.A., Smith, W.D., Stevens, J.D., Soldo, A., and Vooren, C.M. 2005. *Sphyrna zygaena*, Smooth Hammerhead. IUCN Red List Threat. Species e.T39388A10193797. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2005.RLTS.T39388A10193797.en>.

Castañeda-Suárez, D., and Sandoval-Londoño, A. 2004. Hábitos alimentarios de los tiburones martillo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) y *Sphyrna zygaena* (Linnaeus, 1758) en el Pacífico ecuatoriano. Universidad de Bogota Jorge Tadeo Lozano.

Castañeda, J. 2001. Biología y pesquería del “tiburón martillo” (*Sphyrna zygaena*) en Lambayeque, 1991-2000. *Inf. Prog. Inst. Mar Perú.* p. 17–32.

Castro, J. 1983. *The Sharks of North America*. (O. USA, ed.). A & M University Press,

Texas.

Cequier-Sánchez, E., Rodríguez, C., Ravelo, Á.G., and Zárate, R. 2008. Dichloromethane as a Solvent for Lipid Extraction and Assessment of Lipid Classes and Fatty Acids from Samples of Different Natures. *J. Agric. Food Chem.* 56:4297–4303

Chavez, F.P., Bertrand, A., Guevara-Carrasco, R., Soler, P., and Csirke, J. 2008. The northern Humboldt Current System: Brief history, present status and a view towards the future. *Prog. Oceanogr.* 79:95–105. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.012>.

Chirichigno, N.F., and Vélez, J. 1998. Clave para identificar los peces marinos del Perú. *Inst. Mar Peru, Callao., Segunda.*

Clarke, A. 1980. The biochemical composition of krill, *Euphausia superba* Dana, from South Georgia. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 43:221–236. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(80\)90049-0](https://doi.org/10.1016/0022-0981(80)90049-0).

Clarke, K.R., and Warwick, R.M. 2001. Change in marine communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation. *Am. J. Clin. Nutr. PRIMER-E: Plymouth, Plymouth., Second.* <https://doi.org/1>.

Clarke, S.C., McAllister, M.K., Milner-Gulland, E.J., Kirkwood, G.P., Michielsens, C.G.J., Agnew, D.J., Pikitch, E.K., Nakano, H., and Shivji, M.S. 2006. Global estimates of shark catches using trade records from commercial markets. *Ecol. Lett.* 9:1115–1126. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00968.x>.

Compagno, L.J. V. 1984. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 2. Carcharhiniformes. *In* *FAO SPECIES Cat.* (Fischer, W., and C.E. Nauen, eds). p. 251–655. *FAO Fisheries Synopsis, Roma., First.*

Cortés, E. 2000. Life History Patterns and Correlations in Sharks. *Rev. Fish. Sci.* 8:299–344. <https://doi.org/10.1080/10408340308951115>.

Couturier, L.I.E., Rohner, C.A., Richardson, A.J., Marshall, A.D., Jaime, F.R.A., Bennett, M.B., Townsend, K.A., Weeks, S.J., and Nichols, P.D. 2013. Stable Isotope and Signature Fatty Acid Analyses Suggest Reef Manta Rays Feed on Demersal Zooplankton. *PLoS One* 8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077152>.

Dalsgaard, J., St. John, M., Kattner, G., Muller-Navarra, D., and Hagen, W. 2003. Fatty acids as trophic markers in the pelagic marine environment. *In* *Adv. Mar. Biol.* p. 225–340., Vol. 46

Davidson, B.C., Nel, W., Rais, A., Namdarizandi, V., Vizarra, S., and Cliff, G. 2014. Comparison of total lipids and fatty acids from liver, heart and abdominal muscle of scalloped (*Sphyrna lewini*) and smooth (*Sphyrna zygaena*) hammerhead sharks. *Springerplus* 3:521. <https://doi.org/10.1186/2193-1801-3-521>.

Davidson, B.C., Sidell, J., Rhodes, J., and Cliff, G. 2011. A comparison of the heart and muscle total lipid and fatty acid profiles of nine large shark species from the east coast of South Africa. *Fish Physiol. Biochem.* 37:105–112. <https://doi.org/10.1007/s10695-010-9421-8>.

Dicken, M.L., Winker, H., Smale, M.J., and Cliff, G. 2018. Sharks caught in the KwaZulu-Natal bather protection programme, South Africa. 14. The smooth hammerhead shark *Sphyrna zygaena* (Linnaeus). *African J. Mar. Sci.* 40:157–174. <https://doi.org/10.2989/1814232X.2016.1198276>.

Doño, F.M. 2008. Identificación y caracterización de áreas de cría del tiburón martillo (*Sphyrna* spp) en las Costas de Uruguay. Universidad de la Republica.

Dunstan, G.A., Sinclair, A.J., O’Dea, K., and Naughton, J.M. 1988. The lipid content and fatty acid composition of various marine species from southern Australian coastal waters. *Comp. Biochem. Physiol. Part B Comp. Biochem.* 91:165–169. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(88\)90130-7](https://doi.org/10.1016/0305-0491(88)90130-7).

Ebert, D.A. 2003. *Sharks, Rays, and Chimaeras of California*. University of California Press, California., First.

Echevin, V., Aumont, O., Ledesma, J., and Flores, G. 2008. The seasonal cycle of surface chlorophyll in the Peruvian upwelling system: A modelling study. *Prog. Oceanogr.* 79:167–176. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.026>.

Eschmeyer, W.N., Fricke, R., and Van der Laan, R. 2019. *Catalog of Fishes: genera, species, references*. Updat. 01 July 2019. <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>

Espinoza, P., and Bertrand, A. 2008. Revisiting Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*)

trophodynamics provides a new vision of the Humboldt Current system. *Prog. Oceanogr.* 79:215–227. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.022>.

Espinoza, P., Lorrain, A., Ménard, F., Cherel, Y., Tremblay-Boyer, L., Argüelles, J., Tafur, R., Bertrand, S., Tremblay, Y., Ayón, P., Munaron, J.-M., Richard, P., and Bertrand, A. 2017. Trophic structure in the northern Humboldt Current system: new perspectives from stable isotope analysis. *Mar. Biol.* 164:86. <https://doi.org/10.1007/s00227-017-3119-8>.

Estupiñán-Montaño, C., Cedeño-Figueroa, L., Estupiñán-Ortiz, J.F., Galván-Magaña, F., Sandoval-Londoño, A., Castañeda-Suarez, D., and Polo-Silva, C.J. 2019. Feeding habits and trophic level of the smooth hammerhead shark, *Sphyrna zygaena* (Carcharhiniformes: Sphyrnidae), off Ecuador. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 99:673–680. <https://doi.org/10.1017/S0025315418000474>.

Estupiñán-Montaño, C., Cedeño-Figueroa, L.G., and Galván-Magaña, F. 2009. Hábitos alimentarios del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) (Chondrichthyes) en el Pacífico ecuatoriano. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 44:379–386. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572009000200011>.

Fiedler, P.C. 2002. Environmental change in the eastern tropical Pacific Ocean: Review of ENSO and decadal variability. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 244:265–283. <https://doi.org/10.3354/meps244265>.

Folch, J., Lees, M., and Sloane, S.G.H. 1957. A simple Method for the Isolation and purification of total lipides from animal tissues. *J. Biol. Chem.* 226:497–509

Fowler, S.L., Cavanagh, R.D., Camhi, M., Burgess, G.H., Cailliet, G.M., Fordham, S. V, Simpfendorfer, C.A., and Musick, J.A. 2005. Sharks, rays and chimaeras: the status of the chondrichthyan fishes. IUCN/SSC Shark Specialist Group, Switzerland and Cambridge., 1st ed. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2005.SSC-AP.9.en>.

Francis, M.P. 2016. Distribution, habitat and movement of juvenile smooth hammerhead sharks (*Sphyrna zygaena*) in northern New Zealand. *New Zeal. J. Mar. Freshw. Res.* p. 506–525., Vol. 50. <https://doi.org/10.1080/00288330.2016.1171244>.

Francis, M.P., and Stevens, J.D. 2000. Reproduction, embryonic development, and growth of the porbeagle shark, *Lamna nasus*, in the southwest Pacific Ocean. *Fish. Bull.* 98:41–63. <https://doi.org/10.1016/j.neuropharm.2006.06.006>.

Frisch, A.J., Ireland, M., Rizzari, J.R., Lönnstedt, O.M., Magnenat, K.A., Mirbach, C.E., and Hobbs, J.-P.A. 2016. Reassessing the trophic role of reef sharks as apex predators on coral reefs. *Coral Reefs* 35:459–472. <https://doi.org/10.1007/s00338-016-1415-2>.

Fry, B. 2006. *Stable Isotope Ecology*. Springer International Publishing, LA., third.

Fuiman, L.A., and Perez, K.O. 2015. Metabolic programming mediated by an essential fatty acid alters body composition and survival skills of a marine fish. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 282. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1414>.

Gallagher, A.J., Meyer, L., Pethybridge, H.R., Huveneers, C., and Butcher, P. 2019. Effects of short-term capture on the physiology of white sharks *Carcharodon carcharias*: amino acids and fatty acids. *Endanger. Species Res.* 40:297–308. <https://doi.org/10.3354/esr00997>.

Galván-magaña, F., Polo-silva, C., Hernández-aguilar, S.B., Sandoval-Londoño, A., Ochoa-díaz, M.R., Aguilar-castro, N., Castañeda-Suárez, D., Chavez-Costa, A., Baigorri-Santacruz, Á., Torres-Rojas, Y., and Abitia-Cárdenas, L.A. 2013. Shark predation on cephalopods in the Mexican and Ecuadorian Pacific Ocean. *Deep. Res. II* 95:52–62. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2013.04.002>.

Garcia-Garrido, L., Muñoz-Chapuli, R., and de Andres, A. V 1990. Serum cholesterol and triglyceride levels in *Scyliorhinus canicula* (L.) during sexual maturation. *J. Fish Biol.* 36:499–509. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb03552.x>.

Gilmore, R.G. 1983. Observations on the Embryos of the Longfin Mako, *Isurus paucus*, and the Bigeye Thresher, *Alopias superciliosus*. *Copeia* 1983:375–382

Gilmore, R.G., Dodrill, J.W., and Linley, P.A. 1983. Reproduction and Embryonic Development of the Sand Tiger Shark, *Odontaspis taurus* (Rafinesque). *Fish. Bull.* 81:201–226

González-Pestana, A. 2014. Ecología trófica y áreas de crianza del tiburón martillo, *Sphyrna zygaena* (Linnaeus 1758), juvenil en la zona norte del Perú. Universidad Científica del Sur.

González-Pestana, A. 2018. Habitat Suitability of Juvenile Smooth Hammerhead Shark (*Sphyrna zygaena*) off northern Peru. James Cook University.

González-Pestana, A., Acuña-Perales, N., Coasaca-Céspedes, J.J., Cordova-Zavaleta, F., Alfaro-Shigueto, J., Mangel, J.C., and Espinoza, P. 2017. Trophic ecology of the smooth hammerhead shark (*Sphyrna Zygaena*) off the coast of northern Peru. *Fish. Bull.* 115:451–459. <https://doi.org/10.7755/FB.115.2>.

González-Pestana, A., Kouri, C.J., and Velez-Zuazo, X. 2016. Shark fisheries in the Southeast Pacific: A 61-year analysis from Peru. *F1000Research* 3:164. <https://doi.org/10.12688/f1000research.4412.2>.

Gower, J.C. 1966. Some Distance Properties of Latent Root and Vector Methods Used in Multivariate Analysis. *Biometrika* 53:325. <https://doi.org/10.2307/2333639>.

Graham, F., Rynne, P., Estevanez, M., Luo, J., Ault, J.S., and Hammerschlag, N. 2016. Use of marine protected areas and exclusive economic zones in the subtropical western North Atlantic Ocean by large highly mobile sharks. *Divers. Distrib.* 22:534–546. <https://doi.org/10.1111/ddi.12425>.

Helly, J.J., and Levin, L.A. 2004. Global distribution of naturally occurring marine hypoxia on continental margins. *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 51:1159–1168. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2004.03.009>.

Heupel, M.R., Carlson, J.K., and Simpfendorfer, C.A. 2007. Shark nursery areas: Concepts, definition, characterization and assumptions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 337:287–297. <https://doi.org/10.3354/meps337287>.

Holland, K.N., Wetherbee, B.M., Peterson, J.D., and Lowe, C.G. 1993. Movements and Distribution of Hammerhead Shark Pups on Their Natal Grounds. *Copeia* 2:495–502. <https://doi.org/10.2307/1447150>.

Hooker, S.K., Iverson, S.J., Ostrom, P.H., and Smith, S.C. 2001. Diet of northern bottlenose whales inferred from fatty-acid and stable-isotope analyses of biopsy samples. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 79:1442–1454. <https://doi.org/10.1139/cjz-79-8-1442>.

Hooker, Y. 2009. Nuevos registros de peces costeros tropicales para el Perú. *Rev. Peru. Biol.* 16:33–41

Hooker, Y., Prieto-Rios, E., and Solís-Marín, F.A. 2013. Echinoderms of Peru. *In* *Echinoderm Res. Divers. Lat. Am.* (Alvarado, J.J., and F.A. Solís-Marín, eds). p. 277–299. Springer, Berlin. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-20051-9>.

Hussey, N.E., MacNeil, M.A., Olin, J.A., McMeans, B.C., Kinney, M.J., Chapman, D.D., and Fisk, A.T. 2012. Stable isotopes and elasmobranchs: Tissue types, methods, applications and assumptions. *J. Fish Biol.* 80:1449–1484. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03251.x>.

Ibanez-Erquiaga, B., Pacheco, A.S., Rivadeneira, M.M., and Tejada, C.L. 2018. Biogeographical zonation of rocky intertidal communities along the coast of Peru (3.5–13.5° S Southeast Pacific). *PLoS One* 13:1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0208244>.

Ingram, T., Matthews, B., Harrod, C., Stephens, T., Grey, J., Markel, R., and Mazumder, A. 2007. Lipid extraction has little effect on the $\delta^{15}\text{N}$ of aquatic consumers. *Limnol. Oceanogr. Methods* 5:338–342. <https://doi.org/10.4319/lom.2007.5.338>.

Iverson, S.J., Field, C., Bowen, W.D., and Blanchard, W. 2004. Quantitative fatty acid signature analysis: A new method of estimating predator diets. *Ecol. Modell.* 74:211–235. <https://doi.org/10.1890/02-4105>.

Jacoby, D.M.P., Croft, D.P., and Sims, D.W. 2011. Social behaviour in sharks and rays: analysis, patterns and implications for conservation. *Fish Fish.* 13:399–417. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2011.00436.x>.

Jacquet, J., Alava, J.J., Pramod, G., Henderson, S., and Zeller, D. 2008. In hot soup: sharks captured in Ecuador's waters. *Environ. Sci.* 5:269–283. <https://doi.org/10.1080/15693430802466325>.

Kämpf, J., and Chapman, P. 2016. *Upwelling Systems of the World. A scientific journey to the most productive marine ecosystems.* Springer Nature, Switzerland., 1st ed. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-42524-5>.

Kim, S.L., Casper, D.R., Galván-Magaña, F., Ochoa-Díaz, R., Hernández-Aguilar, S.B., and Koch, P.L. 2012. Carbon and nitrogen discrimination factors for elasmobranch soft tissues based on a long-term controlled feeding study. *Environ. Biol. Fishes* 95:37–52. <https://doi.org/10.1007/s10641-011-9919-7>.

Kim, S.L., del Rio, C.M., Casper, D.R., and Koch, P.L. 2012. Isotopic incorporation rates for shark tissues from a long-term captive feeding study. *J. Exp. Biol.* 215:2495–2500. <https://doi.org/10.1242/jeb.070656>.

Kiszka, J.J., Aubail, A., Hussey, N.E., Heithaus, M.R., Caurant, F., and Bustamante, P. 2015. Plasticity of trophic interactions among sharks from the oceanic south-western Indian Ocean revealed by stable isotope and mercury analyses. *Deep. Res. Part I* 96:49–58. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2014.11.006>.

Leigh, S.C., Papastamatiou, Y., and German, D.P. 2017. The nutritional physiology of sharks. *Rev. Fish Biol. Fish.* 27:561–585. <https://doi.org/10.1007/s11160-017-9481-2>.

Li, Y., Zhang, Y., Hussey, N.E., and Dai, X. 2016. Urea and lipid extraction treatment effects on $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values in pelagic sharks. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* 30:1–8. <https://doi.org/10.1002/rcm.7396>.

Liu, K.-K., and Kaplan, I.R. 1989. The eastern tropical Pacific as a source of ^{15}N -enriched nitrate in seawater off southern California. *Limnol. Oceanogr.* 34:820–830. <https://doi.org/10.4319/lo.1989.34.5.0820>.

Lloor-Andrade, P. 2013. Ecología trófica de los tiburones martillo *Sphyrna lewini* y *Sphyrna zygaena* en el Pacífico Ecuatoriano basada en isótopos estables. Instituto Politécnico Nacional.

Lloor-andrade, P., Galván-magaña, F., Elorriaga-Verplancken, F.R., Polo-Silva, C., and Delgado-huertas, A. 2015. Population and individual foraging patterns of two hammerhead sharks using carbon and nitrogen stable isotopes. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* 29:821–829. <https://doi.org/10.1002/rcm.7169>.

Lowry, O.H., Rosebrough, N.J., Lewis, F.A., and Randall, R.J. 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.* 193:265–275

Lysy, M., Stasko, A.D., and Swanson, H.K. 2014. nicheROVER: (Niche) (R)egion and Niche (Over)lap Metrics for Multidimensional Ecological Niches (Version 1.0). <https://cran.r-project.org/web/packages/nicheROVER/index.html>

Machovsky-Capuska, G.E., and Raubenheimer, D. 2020. The Nutritional Ecology of Marine Apex Predators. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 12. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010318-095411>.

MacNeil, M.A., Drouillard, K.G., and Fisk, A.T. 2006. Variable uptake and elimination of stable nitrogen isotopes between tissues in fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 63:345–353.

<https://doi.org/10.1139/f05-219>.

Malzahn, A.M., Aberle, N., Clemmesen, C., and Boersma, M. 2007. Nutrient limitation of primary producers affects planktivorous fish condition. *Limnol. Oceanogr.* 52:2062–2071

Matich, P., and Heithaus, M.R. 2014. Multi-tissue stable isotope analysis and acoustic telemetry reveal seasonal variability in the trophic interactions of juvenile bull sharks in a coastal estuary. *J. Anim. Ecol.* 83:199–213. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12106>.

Matich, P., Kiszka, J.J., Heithaus, M.R., Mourier, J., and Planes, S. 2015. Short-term shifts of stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) values in juvenile sharks within nursery areas suggest rapid shifts in energy pathways. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 465:83–91. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.01.012>.

Meyer, L., Pethybridge, H.R., Nichols, P.D., Beckmann, C., and Huveneers, C. 2019. Abiotic and biotic drivers of fatty acid tracers in ecology: A global analysis of chondrichthyan profiles. *Funct. Ecol.* 33:1243–1255. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13328>.

Morales, M. del C., Cerpa, L.C., Cornejo, T.S., Coaquira, F.P., Mamani, Y.P., de la Cruz, Y. de la C., and Arriola, D.A. 2019. *Estudios de Geología Marina en el Perú*. Lima.

Nance, H.A., Klimley, P., Galván-Magaña, F., Martínez-Ortíz, J., and Marko, P.B. 2011. Demographic Processes Underlying Subtle Patterns of Population Structure in the Scalloped Hammerhead Shark, *Sphyrna lewini*. *PLoS One* 6:e21459. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021459>.

Naqvi, S.W.A., Jayakumar, D.A., Narvekar, P. V, Naik, H., Sarma, V.V.S.S., D'Souza, W., Joseph, S., and George, M.D. 2000. Increased marine production of N₂O due to intensifying anoxia on the Indian continental shelf. *Nature* 408:346–349. <https://doi.org/10.1038/35042551>.

Nava, P.N., and Márquez-Farías, J.F. 2014. Talla de madurez del tiburón martillo, *Sphyrna zygaena*, capturado en el Golfo de California. *Hidrobiologica* 24:129–135

Newsome, S.D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S., and Phillips, D.L. 2007. A niche for isotopic ecology. *Front. Ecol. Environ.* 5:429–436. <https://doi.org/10.1890/060150.01>.

Olin, J.A., Hussey, N.E., Fritts, M., Heupel, M.R., Simpfendorfer, C.A., Poulakis, G.R., and Fisk, A.T. 2011. Maternal meddling in neonatal sharks: Implications for interpreting stable isotopes in young animals. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* 25:1008–1016. <https://doi.org/10.1002/rcm.4946>.

Olson, R.J., Popp, B.N., Graham, B.S., López-Ibarra, G.A., Galván-Magaña, F., Lennert-Cody, C.E., Bocanegra-Castillo, N., Wallsgrove, N.J., Gier, E., Alatorre-Ramírez, V., Ballance, L.T., and Fry, B. 2010. Food-web inferences of stable isotope spatial patterns in copepods and yellowfin tuna in the pelagic eastern Pacific Ocean. *Prog. Oceanogr.* 86:124–138. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2010.04.026>.

Paredes, C., Tarazona, J., Canahuire, E., Romero, L., Cornejo, O., and Cardoso, F. 1998. Presencia de moluscos tropicales de la provincia panameña en la costa central del Perú v su relación con los eventos "el niño. *Rev. Peru. Biol.* 5:123–128. <https://doi.org/10.15381/rpb.v5i2.8330>.

Paulmier, A., and Ruiz-Pino, D. 2009. Oxygen minimum zones (OMZs) in the modern ocean. *Prog. Oceanogr.* 80:113–128. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.08.001>.

Pennington, J.T., Mahoney, K.L., Kuwahara, V.S., Kolber, D.D., Calienes, R., and Chavez, F.P. 2006. Primary production in the eastern tropical Pacific: A review. *Prog. Oceanogr.* 69:285–317. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.012>.

Pethybridge, H., Daley, R., Virtue, P., and Nichols, P. 2010. Lipid composition and partitioning of deepwater chondrichthyans: inferences of feeding ecology and distribution. *Mar. Biol.* 157:1367–1384. <https://doi.org/10.1007/s00227-010-1416-6>.

Pethybridge, H.R., Parrish, C.C., Bruce, B.D., Young, J.W., and Nichols, P.D. 2014. Lipid, fatty acid and energy density profiles of white sharks: Insights into the feeding ecology and ecophysiology of a complex top predator. *PLoS One* 9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097877>.

Phillips, K., Jackson, G., and Nichols, P. 2001. Predation on myctophids by the squid *Moroteuthis ingens* around Macquarie and Heard Islands: stomach contents and fatty acid analyses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 215:179–189. <https://doi.org/10.3354/meps215179>.

Podani, J., and Miklós, I. 2002. Resemblance coefficients and the horseshoe effect in principal coordinates analysis. *Ecology* 83:3331–3343. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[3331:RCATHE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[3331:RCATHE]2.0.CO;2).

Popp, B.N., Graham, B.S., Olson, R.J., Hannides, C.C.S., Lott, M.J., López-Ibarra, G.A., Galván-Magaña, F., and Fry, B. 2007. Insight into the Trophic Ecology of Yellowfin Tuna, *Thunnus albacares*, from Compound-Specific Nitrogen Isotope Analysis of Proteinaceous Amino Acids. *Isot. as Indic. Ecol. Chang.* 173–190. <https://doi.org/10.1016/b978-012373627-7/50014-7>.

Post, D.M. 2002. Using Stable Isotopes to Estimate Trophic Position : Models, Methods, and Assumptions. *Ecology* 83:703–718

Potapov, A.M., Tiunov, A. V, and Scheu, S. 2018. Uncovering trophic positions and food resources of soil animals using bulk natural stable isotope composition. *Biol. Rev.* 94:37–59. <https://doi.org/10.1111/brv.12434>.

Quezada-Romegialli, C., Jackson, A.L., Hayden, B., Kahilainen, K.K., Lopes, C., and Harrod, C. 2018. tRophicPosition, an R package for the Bayesian estimation of trophic position from consumer stable isotope ratios. *Methods Ecol. Evol.* 9:1592–1599. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13009>.

Rabehagasoa, N., Lorrain, A., Bach, P., Potier, M., Jaquemet, S., Richard, P., and Ménard, F. 2012. Isotopic niches of the blue shark *Prionace glauca* and the silky shark *Carcharhinus falciformis* in the southwestern Indian Ocean. *Endanger. Species Res.* 17:83–92. <https://doi.org/10.3354/esr00418>.

Rainuzzo, J.R., Reitan, K.I., and Olsen, Y. 1995. The significance of lipids at early stage of marine fish: a review. *Aquaculture* 155:103–115. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(97\)00121-X](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(97)00121-X).

Rohner, C.A., Couturier, L.I.E., Richardson, A.J., Pierce, S.J., Prebble, C.E.M., Gibbons, M.J., and Nichols, P.D. 2013. Diet of whale sharks *Rhincodon typus* inferred from stomach content and signature fatty acid analyses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 493:219–235. <https://doi.org/10.3354/meps10500>.

Rooker, J.R., Turner, J.P., and Holt, S.A. 2006. Trophic ecology of Sargassum-associated fishes in the Gulf of Mexico determined from stable isotopes and fatty acids. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 313:249–259

Rosa, D., Coelho, R., Fernandez-Carvalho, J., and Santos, M.N. 2017. Age and growth of the smooth hammerhead, *Sphyrna zygaena*, in the Atlantic Ocean: comparison with other hammerhead species. *Mar. Biol. Res.* 13:300–313.

<https://doi.org/10.1080/17451000.2016.1267366>.

Rosende-Pereiro, A., Flores-Ortega, J.R., González-Sansón, G., and Corgos, A. 2020. Stomach content and stable isotopes reveal an ontogenetic dietary shift of young-of-the-year scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*) inhabiting coastal nursery areas. *Environ. Biol. Fishes* 103:49–65. <https://doi.org/10.1007/s10641-019-00932-0>.

Rossmann, S., Ostrom, P.H., Gordon, F., and Zipkin, E.F. 2016. Beyond carbon and nitrogen: guidelines for estimating three-dimensional isotopic niche space. *Ecol. Evol.* 6:2405–2413. <https://doi.org/10.1002/ece3.2013>.

Rosumek, F.B., Blüthgen, N., Brückner, A., Menzel, F., Gebauer, G., and Heethoff, M. 2018. Unveiling community patterns and trophic niches of tropical and temperate ants using an integrative framework of field data, stable isotopes and fatty acids. *PeerJ* 6:e5467. <https://doi.org/10.7717/peerj.5467>.

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

Saito, H., Ishihara, K., and Murase, T. 1997. The Fatty Acid Composition in Tuna (Bonito, *Euthynnus pelamis*) Caught at Three Different Localities from Tropics to Temperate. *J. Sci. Food Agric.* 73:53–59. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0010\(199701\)73:1<53::AID-JSFA707>3.0.CO;2-5](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0010(199701)73:1<53::AID-JSFA707>3.0.CO;2-5).

Samame, M., Castillo, J., and Mendieta, A. 1985. Situación de las Pesquerías Demersales y los Cambios durante “El Niño.” *In* “El Niño” Su impacto en la fauna Mar. (Arntz, W.E., A. Landa, and J. Tarazona, eds). p. 153–158. Vol. Extr. Bol. Inst. Mar Peru.

Santos, C.C., and Coelho, R. 2018. Migrations and habitat use of the smooth hammerhead shark (*Sphyrna zygaena*) in the Atlantic Ocean. *PLoS One* 13:e0198664. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198664>.

Sarakinos, H.C., Johnson, M.L., and Zanden, M.J. Vander 2002. A synthesis of tissue-preservation effects on carbon and nitrogen stable isotope signatures. *Can. J. Zool.* 80:381–387. <https://doi.org/10.1139/z02-007>.

Schaafsma, F.L., Cherel, Y., Flores, H., van Franeker, J.A., Lea, M.A., Raymond, B., and van de Putte, A.P. 2018. Review: the energetic value of zooplankton and nekton species of

the Southern Ocean. *Mar. Biol.* Springer Berlin Heidelberg., Vol. 165. <https://doi.org/10.1007/s00227-018-3386-z>.

Semeniuk, C.A.D., Speers-Roesch, B., and Rothley, K.D. 2007. Using Fatty-Acid Profile Analysis as an Ecologic Indicator in the Management of Tourist Impacts on Marine Wildlife: A Case of Stingray-Feeding in the Caribbean. *Environ. Manage.* 40:665–677. <https://doi.org/10.1007/s00267-006-0321-8>.

Seubert, E.A., Hussey, N., Powers, S.P., Valentine, J.F., and Drymon, J.M. 2019. Assessing trophic flexibility of a predator assemblage across a large estuarine seascape using blood plasma stable isotope analysis. *Food Webs* 21:e00132. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2019.e00132>.

Shipley, O.N., Murchie, K.J., Frisk, M.G., Shea, O.R.O., Winchester, M.M., Brooks, E.J., Pearson, J., and Power, M. 2018. Trophic niche dynamics of three nearshore benthic predators in The Bahamas. *Hydrobiologia* 813:177–188. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3523-1>.

Silva, N., Rojas, N., and Fedele, A. 2009. Water masses in the Humboldt Current System: Properties, distribution, and the nitrate deficit as a chemical water mass tracer for Equatorial Subsurface Water off Chile. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 56:1004–1020. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.12.013>.

Simpfendorfer, C.A., and Milward, N.E. 1993. Utilisation of a tropical bay as a nursery area by sharks of the families Carcharhinidae and Sphyrnidae. *Environ. Biol. Fishes* 37:337–345. <https://doi.org/10.1007/BF00005200>.

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

Spalding, M.D., Fox, H.E., Allen, G.R., Davidson, N., Ferdaña, Z.A., Finlayson, M.A.X., Halpern, B.S., Jorge, M.A., Lombana, A., Lourie, S.A., Martin, K.D., Mcmanus, E., Molnar, J., Recchia, C.A., and Robertson, J. 2007. Marine Ecoregions of the World : A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. *Bioscience* 57:573–583

Speers-Roesch, B., Robinson, J.W., and Ballantyne, J.S. 2006. Metabolic organization of the spotted ratfish, *Hydrolagus colliei* (Holocephali: Chimaeriformes): insight into the evolution of energy metabolism in the chondrichthyan fishes. *J. Exp. Zool. Part A Comp. Exp. Biol.* 305A:631–644. <https://doi.org/10.1002/jez.a.315>.

Stapp, P., Polis, G.A., and Sánchez, F.P. 1999. Stable isotopes reveal strong marine and El Niño effects on island food webs. *Nature* 401:467–469. <https://doi.org/10.1038/46769>.

Stevens, J.D. 1984. Biological observations on sharks caught by sport fishermen off new south wales. *Mar. Freshw. Res.* 35:573–590. <https://doi.org/10.1071/MF9840573>.

Swanson, H.K., Lysy, M., Power, M., Stasko, A.D., Johnson, J.D., and Reist, J.D. 2015. A new probabilistic method for quantifying n-dimensional ecological niches and niche overlap. *Ecology* 96:318–324

Sweeting, C.J., Polunin, N.V.C., and Jennings, S. 2006. Effects of chemical lipid extraction and arithmetic lipid correction on stable isotope ratios of fish tissues. *Rapid Commun. Mass Spectrom.* 20:595–601. <https://doi.org/10.1002/rcm.2347>.

Takai, N., Onaka, S., Ikeda, Y., Yatsu, A., Kidokoro, H., and Sakamoto, W. 2000. Geographical variations in carbon and nitrogen stable isotope ratios in squid. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 80:675–684. <https://doi.org/10.1017/S0025315400002502>.

Turner, J.P., and Rooker, J.R. 2005. Effect of diet on fatty acid compositions in *Sciaenops ocellatus*. *J. Fish Biol.* 67:1119–1138. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00816.x>.

Urzúa, Á., and Anger, K. 2011. Larval biomass and chemical composition at hatching in two geographically isolated clades of the shrimp *Macrobrachium amazonicum* : intra- or interspecific variation? *Invertebr. Rproduction Dev.* 55:236–246. <https://doi.org/10.1080/07924259.2011.576155>.

Urzúa, Á., and Anger, K. 2013. Seasonal variations in larval biomass and biochemical composition of brown shrimp, *Crangon crangon* (Decapoda, Caridea), at hatching. *Helgol. Mar. Res.* 67:267–277. <https://doi.org/10.1007/s10152-012-0321-4>.

Valls, E., Navarro, J., Barría, C., Coll, M., Fernández-Borràs, J., and Rotllant, G. 2016. Seasonal, ontogenetic and sexual changes in lipid metabolism of the small-spotted catshark (*Scyliorhinus canicula*) in deep-sea free-living conditions. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 483:59–63. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2016.07.001>.

Van der Meeren, T., Olsen, R.E., Hamre, K., and Fyhn, H.J. 2008. Biochemical composition of copepods for evaluation of feed quality in production of juvenile marine fish. *Aquaculture* 274:375–397. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.11.041>.

Vooren, C.M., Klippel, S., and Galina, A.B. 2005. Biologia e status de conservação dos tubarões martelo *Sphyrna lewini* e *S. zygaen*. *In* Ações para a Conserv. tubarões e raias no sul do Bras. (Vooren, C.M., and S. Klippel, eds). p. 97–112. Igaré, Porto Alegre.

Ward, B.B., Glover, H.E., and Lipschultz, F. 1989. Chemoautotrophic activity and nitrification in the oxygen minimum zone off Peru. *Deep Sea Res. Part A. Oceanogr. Res. Pap.* 36:1031–1051. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(89\)90076-9](https://doi.org/10.1016/0198-0149(89)90076-9).

Ward, P., and Myers, R.A. 2008. Shifts in open ocean fish communities coinciding with the commencement of commercial fishing. *Ecology* 86:835–847. <https://doi.org/10.1890/03-0746>.

Wilson, R.P., and Halver, J.E. 1986. Protein and amino acid requirements of fishes. *Annu. Rev. Nutr.* 6:225–244. <https://doi.org/10.3168/ldhm.0846>.

Xu, J., Yang, Q., Zhang, M., Zhang, M., Xie, P., and Hansson, L.-A. 2011. Preservation effects on stable isotope ratios and consequences for the reconstruction of energetic pathways. *Aquat. Ecol.* 45:483–492. <https://doi.org/10.1007/s10452-011-9369-5>.

Young, J.W., Hunt, B.P. V, Cook, T.R., Llopiz, J.K., Hazen, E.L., Pethybridge, H.R., Ceccarelli, D., Lorrain, A., Olson, R.J., Allain, V., Menkes, C., Patterson, T., Nicol, S., Lehodey, P., Kloser, R.J., Arrizabalaga, H., and Anela Choy, C. 2015. The trophodynamics of marine top predators: Current knowledge, recent advances and challenges. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 113:170–187. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2014.05.015>.

Zare, M.A.C. 2013. Classification and Ordination Methods as a Tool for Analyzing of Plant Communities. *In* *Multivar. Anal. Manag. Eng. Sci.* (Freitas, L., ed). p. 221–254. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/54101>.

ANEXO 1: CONTENIDO DE ANÁLISIS AMBIENTAL

ANEXO 1 – TABLA 1:

Resultados de normalidad, prueba de Shapiro-Wilk, de los valores de temperatura superficial del mar (TSM) y clorofila *a* (Chl-*a*) según áreas de crianza entre estaciones.

Sitio	Año	TSM		Chl- <i>a</i>	
		W	P	W	P
Máncora	2010	0.989	0.95	0.906	0.46
	2011	0.963	0.79	0.834	0.18
	2012	0.971	0.85	0.994	0.98
	2013	0.938	0.64	0.734	0.03
	2014	0.928	0.58	0.962	0.79
	2015	0.963	0.79	0.698	0.01
	2016	0.963	0.79	0.966	0.81
	2017	0.984	0.92	0.663	0.01
	2018	0.958	0.76	0.751	0.03
San José	2010	0.763	0.05	0.998	0.99
	2011	0.989	0.95	0.97	0.84
	2012	0.833	0.18	0.894	0.40
	2013	0.971	0.85	0.880	0.34
	2014	0.871	0.30	0.947	0.69
	2015	0.753	0.04	0.892	0.39
	2016	0.887	0.37	0.863	0.27
	2017	0.854	0.24	0.863	0.27
	2018	0.920	0.54	0.965	0.81
Salaverry	2010	0.860	0.26	0.883	0.35
	2011	0.801	0.10	0.744	0.03
	2012	0.773	0.06	0.885	0.36
	2013	0.773	0.06	0.907	0.47
	2014	0.854	0.24	0.834	0.18
	2015	0.920	0.54	0.911	0.49
	2016	0.864	0.28	0.846	0.21
	2017	0.828	0.16	0.985	0.93
	2018	0.799	0.09	0.940	0.65

ANEXO 1 – TABLA 2:

Análisis de varianza de medidas repetidas en dos vías (ANDEVA-MR) de la temperatura superficial del mar (°C) según áreas de crianza (área) y años. Gln, grados de libertad en el numerador; Gld, grados de libertad en el denominador; Ges, medida del efecto.

	Gln	Gld	F	P	Ges
Área	2	6	803.2	<0.001	0.89
Años	8	24	2.1	<0.001	0.2
Área * Años	16	48	2.3	<0.001	0.32

ANEXO 1 – TABLA 3:

Análisis de varianza de medidas repetidas en dos vías (ANDEVA-MR) de la clorofila *a* (mg m⁻³) según áreas de crianza (área) y años. Gln, grados de libertad en el numerador; Gld, grados de libertad en el denominador; Ges, medida del efecto.

	Gln	Gld	F	P	Ges
Área	2	6	413.8	<0.001	0.94
Años	8	24	9.6	<0.001	0.44
Área * Años	16	48	4.8	<0.001	0.51

ANEXO 1 – TABLA 4:

Análisis de prueba por pares de Bonferroni con uso de valores de Temperatura superficial del mar (TSM) entre áreas de crianza.

	Máncora	San José
San José	<0.001	-
Salaverry	<0.001	<0.001

ANEXO 1 – TABLA 5:

Análisis de prueba por pares de Bonferroni con uso de valores de Clorofila *a* (Chl-*a*) entre áreas de crianza.

	Máncora	San José
San José	<0.001	-
Salaverry	0.33	<0.001

ANEXO 1 – TABLA 6:

Correlación de Pearson (Cor) y significancia de la correlación entre los valores temperatura superficial del mar (°C) versus clorofila *a* (mg*m⁻³) de las tres áreas juntas.

	Cor	P
Máncora	0.61	< 0.001
San José	-0.44	0.006
Salaverry	0.13	0.44

**ANEXO 2: DIFERENCIAS EN LONGITUD TOTAL DEL TIBURÓN MARTILLO
ENTRE ÁREAS DE CRIANZA**

ANEXO 2 – TABLA 1:

Resultados de normalidad, prueba de Shapiro-Wilk, y homocedasticidad, prueba de Levene, de los valores de Longitud Total (cm) del tiburón martillo sedoso *Sphyrna zygaena* por área de crianza.

	Shapiro-Wilk's test		Levene's test	
	W	P	W	P
Máncora	0.917	0.23		
San José	0.967	0.69	2.824	0.07
Salaverry	0.949	0.55		

ANEXO 2 – TABLA 2:

Análisis de varianza (ANDEVA) de Longitud Total (cm) del tiburón martillo sedoso *Sphyrna zygaena* por área de crianza.

	Gl	SC	CM	Valor F	P
Área	2	10802	5401	209.9	<0.001
Residuales	44	1132	26		

ANEXO 2 – TABLA 3:

Prueba post-hoc de Tukey para comparar todos los pares de promedios de Longitud Total (cm) del tiburón martillo sedoso *Sphyrna zygaena* por área de crianza.

	Diff	Menor	Mayor	P
Máncora – San José	-34.32	-38.70	-29.94	<0.001
Máncora – Salaverry	-33.24	-37.98	-28.50	<0.001
San José – Salaverry	1.08	-3.21	5.37	0.82

ANEXO 3: ISÓTOPOS ESTABLES

ANEXO 3 – TABLA 1:

Prueba de homogeneidad de dispersión (PERMDISP) de los isótopos estables $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de músculo e hígado del tiburón martillo entre áreas de crianza.

Fuente	F	gl1	gl2	P (perm)
Área * Tejido	2.24	5	81	0.095

ANEXO 3 – TABLA 2:

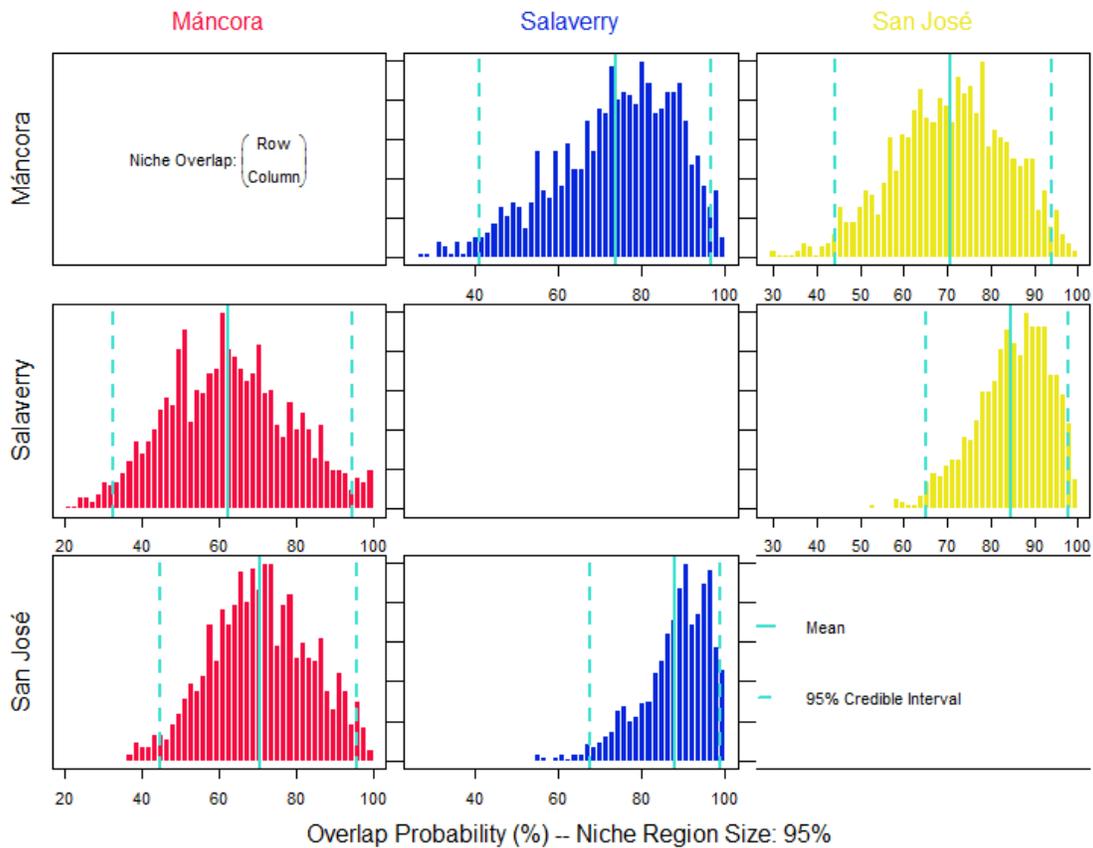
Prueba por pares del Análisis de Varianza por Permutaciones (PERMANOVA) de los isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) de músculo (M) e hígado (H) del tiburón martillo entre áreas de crianza.

Grupos	t	P (perm.)	Unique perms
Máncora (M) – San José (M)	2.09	0.023	998
Máncora (M) – Salaverry (M)	1.26	0.225	999
Máncora (M) – Máncora (H)	6.7	0.001	999
Máncora (M) – San José (H)	4.16	0.001	998
Máncora (M) – Salaverry (H)	7.54	0.001	999
San José (M) – Salaverry (M)	2.86	0.001	999
San José (M) – Máncora (H)	10.68	0.001	998
San José (M) – San José (H)	7.37	0.001	999
San José (M) – Salaverry (H)	12.05	0.001	998
Salaverry (M) – Máncora (H)	7.88	0.001	998
Salaverry (M) – San José (H)	5.12	0.001	999
Salaverry (M) – Salaverry (H)	8.71	0.001	999
Máncora (H) – San José (H)	3.05	0.004	999
San José (H) – Salaverry (H)	1.14	0.27	998
Salaverry (H) – Salaverry (H)	2.85	0.003	998

ANEXO 3 - TABLA 4:

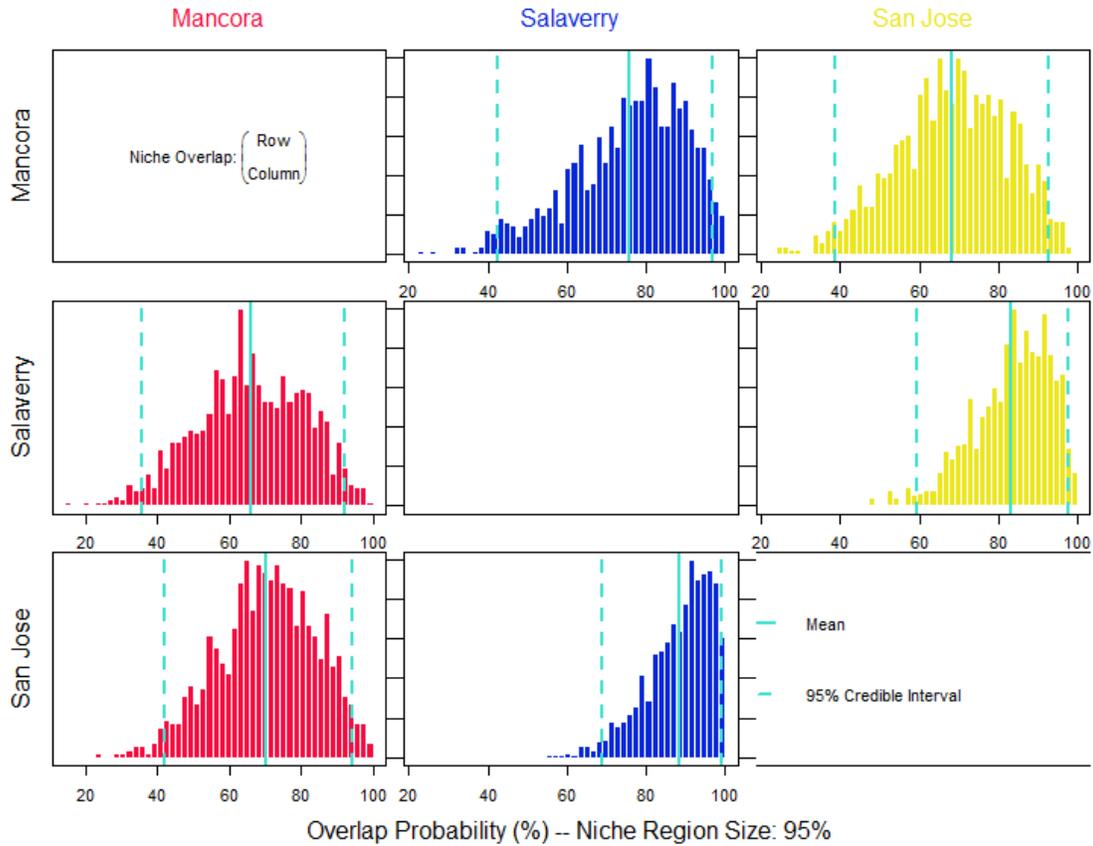
Valores promedios y desviación estándar obtenidos de los isótopos estables $\delta^{13}\text{C}$ (‰) y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) de los tejidos músculo e hígado del tiburón martillo por área de crianza.

	Músculo			Hígado		
	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n
Máncora	-16.0 ± 0.6	13.74 ± 0.48	10	-18.72 ± 1.31	11.94 ± 0.52	13
San José	-15.6 ± 0.6	14.10 ± 0.35	19	-16.91 ± 1.25	12.56 ± 0.38	16
Salaverry	-16.4 ± 0.6	13.92 ± 0.39	14	-18.68 ± 1.04	12.30 ± 0.38	14



ANEXO 3 - FIGURA 1:

Distribución posterior de la medida del traslape de nicho probabilístico (%) para una N_R en específico al 95% (probabilidad de que individuos de un área en una fila se encuentre en un área en una columna) en músculo. El promedio posterior y los intervalos de confianza del 95% se muestran en celeste.



ANEXO 3 - FIGURA 2:

Distribución posterior de la medida del traslape de nicho probabilístico (%) para una NR en específico al 95% (probabilidad de que individuos de un área en una fila se encuentre en un área en una columna) en hígado. El promedio posterior y los intervalos de confianza del 95% se muestran en celeste.

ANEXO 3 - TABLA 5:

Comparación estadística de la Posición Trófica Posterior (P_T) entre áreas (pairwise).

Probabilidad de que fila sea menor a columna.

	Músculo			Hígado		
	Máncora	San José	Salaverry	Máncora	San José	Salaverry
Máncora	-	0.348	0.221	-	0.294	0.144
San José	0.652	-	0.315	0.706	-	0.287
Salaverry	0.779	0.685	-	0.856	0.713	-

ANEXO 4: NICHOS TRÓFICOS SEGÚN ÁCIDOS GRASOS E ISÓTOPOS ESTABLES

ANEXO 4 – TABLA 1:

Resultados de normalidad, prueba de Shapiro-Wilk, y homocedasticidad, prueba de Levene, de los valores de índice de Shannon, diversidad de ácidos grasos, en músculo e hígado del tiburón martillo sedoso *Sphyrna zygaena* por área de crianza.

	Músculo				Hígado			
	Shapiro-Wilk's test		Levene's test		Shapiro-Wilk's test		Levene's test	
	W	P	W	P	W	P	W	P
Máncora	0.967	0.88			0.976	0.96		
San José	0.868	0.04	0.349	0.56	0.973	0.86	0.307	0.58
Salaverry	0.934	0.43			0.911	0.25		

ANEXO 4 – TABLA 2:

Análisis de varianza (ANDEVA) de índice de Shannon, diversidad de ácidos grasos, en músculo del tiburón martillo *Sphyrna zygaena* por área de crianza.

	GI	SC	CM	Valor F	P
Área	2	1.27	0.64	6.417	0.004
Residuales	34	3.37	0.09		

ANEXO 4 – TABLA 3:

Análisis de varianza (ANDEVA) de índice de Shannon, diversidad de ácidos grasos, en hígado del tiburón martillo *Sphyrna zygaena* por área de crianza.

	GI	SC	CM	Valor F	P
Área	2	0.24	0.12	3.705	0.03
Residuales	38	1.21	0.03		

ANEXO 4 – TABLA 4:

Prueba post-hoc de Tukey para comparar todos los pares de promedios de índice de Shannon, diversidad de ácidos grasos, en músculo del tiburón martillo sedoso *Sphyrna zygaena* por área de crianza.

	Diff	Menor	Mayor	P
Máncora – San José	0.35	0.008	0.696	0.043
Máncora – Salaverry	0.54	0.017	0.903	0.002
San José – Salaverry	-0.18	-0.471	0.104	0.27

ANEXO 4 – TABLA 5:

Prueba post-hoc de Tukey para comparar todos los pares de promedios de índice de Shannon, diversidad de ácidos grasos, en músculo del tiburón martillo sedoso *Sphyrna zygaena* por área de crianza.

	Diff	Menor	Mayor	P
Máncora – San José	0.17	0.007	0.328	0.04
Máncora – Salaverry	0.15	-0.023	0.333	0.09
San José – Salaverry	0.01	-0.16	0.181	0.98

ANEXO 4 – TABLA 6:

Prueba de homogeneidad de dispersión (PERMDISP) de los ácidos grasos e isótopos estables $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de músculo del tiburón martillo entre áreas de crianza.

Fuente	F	gl1	gl2	P (perm)
Área	4.734	2	40	0.048

ANEXO 4 – TABLA 7:

Análisis de Varianza por Permutaciones (PERMANOVA) de los ácidos grasos e isótopos estables $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de músculo del tiburón martillo entre áreas de crianza.

Fuente	gl	SC	CM	Psudo-F	P (perm)
Área de crianza	2	58.27	29.14	2.89	0.002
Residuales	40	403.73	10.09		
Total	42	462			

ANEXO 4 – TABLA 8:

Prueba por pares del Análisis de Varianza por Permutaciones (PERMANOVA) de los ácidos grasos e isótopos estable ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) de músculo del tiburón martillo entre áreas de crianza.

Grupos	t	P (perm)	Unique perms
Máncora – San José	2.124	0.006	999
Máncora – Salaverry	1.677	0.006	999
San José – Salaverry	1.468	0.023	996

ANEXO 4 – TABLA 9:

Prueba de homogeneidad de dispersión (PERMDISP) de los ácidos grasos e isótopos estables $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de hígado del tiburón martillo entre áreas de crianza.

Fuente	F	gl1	gl2	P (perm)
Área	1.449	2	38	0.397

ANEXO 4 – TABLA 7:

Análisis de Varianza por Permutaciones (PERMANOVA) de los ácidos grasos e isótopos estables $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de hígado del tiburón martillo entre áreas de crianza.

Fuente	gl	SC	CM	Psudo-F	P (perm)
Área de crianza	2	131.3	65.65	2.33	0.002
Residuales	38	1068.7	28.12		
Total	40	462			

ANEXO 4 – TABLA 8:

Prueba por pares del Análisis de Varianza por Permutaciones (PERMANOVA) de los ácidos grasos e isótopos estable ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) de hígado del tiburón martillo entre áreas de crianza.

Grupos	t	P (perm)	Unique perms
Máncora – San José	1.424	0.021	998
Máncora – Salaverry	1.816	0.001	997
San José – Salaverry	1.44	0.008	999

**ANEXO 5: ESTADO NUTRICIONAL – LÍPIDOS TOTALES, PROTEÍNAS TOTALES
Y ENERGÍA**

ANEXO 5 – TABLA 1:

Resultados de normalidad, prueba de Shapiro-Wilk, y homocedasticidad, prueba de Levene, de los valores de lípidos totales (mg g PS⁻¹) en músculo e hígado del tiburón martillo sedoso *Sphyrna zygaena* por área de crianza.

	Músculo				Hígado			
	Shapiro-Wilk's test		Levene's test		Shapiro-Wilk's test		Levene's test	
	W	P	W	P	W	P	W	P
Máncora	0.918	0.34			0.921	0.26		
San José	0.984	0.98	3.829	0.06	0.983	0.98	0.656	0.42
Salaverry	0.942	0.46			0.977	0.95		

ANEXO 5 – TABLA 2:

Análisis de varianza (ANDEVA) de Lípidos totales (mg g PS⁻¹) en músculo del tiburón martillo *Sphyrna zygaena* por área de crianza.

	GI	SC	CM	Valor F	P
Área	2	2.13	1.063	0.461	0.63
Residuales	40	92.35	2.309		

ANEXO 5 – TABLA 3:

Análisis de varianza (ANDEVA) de Lípidos totales (mg g PS⁻¹) en hígado del tiburón martillo *Sphyrna zygaena* por área de crianza.

	GI	SC	CM	Valor F	P
Área	2	569	284.3	1.70	0.19
Residuales	41	6847	167.0		

ANEXO 5 – TABLA 4:

Resultados de normalidad, prueba de Shapiro-Wilk, y homocedasticidad, prueba de Levene, de los valores de proteínas totales (mg g PS⁻¹) en músculo e hígado del tiburón martillo sedoso *Sphyrna zygaena* por área de crianza.

	Músculo				Hígado			
	Shapiro-Wilk's test		Levene's test		Shapiro-Wilk's test		Levene's test	
	W	P	W	P	W	P	W	P
Máncora	0.890	0.17			0.927	0.308		
San José	0.938	0.24	0.496	0.61	0.850	0.012	0.934	0.34
Salaverry	0.947	0.51			0.823	0.009		

ANEXO 5 – TABLA 5:

Análisis de varianza (ANDEVA) de proteínas totales (mg g PS⁻¹) en músculo del tiburón martillo *Sphyrna zygaena* por área de crianza.

	GI	SC	CM	Valor F	P
Área	2	995.5	497.7	7.476	0.002
Residuales	40	2663.1	66.6		

ANEXO 5 – TABLA 6:

Análisis de varianza (ANDEVA) de proteínas totales (mg g PS⁻¹) en hígado del tiburón martillo *Sphyrna zygaena* por área de crianza.

	GI	SC	CM	Valor F	P
Área	2	62.5	31.23	2.81	0.07
Residuales	41	455.7	11.11		

ANEXO 5 – TABLA 7:

Prueba post-hoc de Tukey para comparar todos los pares de promedios de proteínas totales (mg g PS⁻¹) en músculo del tiburón martillo sedoso *Sphyrna zygaena* por área de crianza.

	Diff	Menor	Mayor	P
Máncora – San José	8.914	1.155	16.673	0.021
Máncora – Salaverry	-1.251	-9.474	6.971	0.927
San José – Salaverry	-10.165	-17.161	-3.171	0.003

ANEXO 5 – TABLA 8:

Resultados de normalidad, prueba de Shapiro-Wilk, y homocedasticidad, prueba de Levene, de los valores de energía (kJ) en músculo e hígado sumados del tiburón martillo sedoso *Sphyrna zygaena* por área de crianza.

	Shapiro-Wilk's test		Levene's test	
	W	p-valor	W	P
Máncora	0.993	0.99		
San José	0.969	0.83	1.279	0.27
Salaverry	0.964	0.78		

ANEXO 5 – TABLA 9:

Análisis de varianza (ANDEVA) de energía (kJ) en músculo e hígado sumados del tiburón martillo *Sphyrna zygaena* por área de crianza.

	GI	SC	CM	Valor F	P
Área	2	165888	82944	0.322	0.727
Residuales	37	9533396	257659		

ANEXO 5 – TABLA 10

Contenido y perfil de ácidos grasos en músculo de especies simpátricas muestreadas; promedio \pm desviación estándar en mg por g de peso seco (PS). Letras minúsculas en superíndice indican diferencias significativas según ANDEVA. AGS = Ácidos grasos saturados. AGMI = Ácidos grasos monoinsaturados. AGPI = Ácidos grasos poliinsaturados.

Ácidos grasos (mg g PS ⁻¹)	Especies Simpátricas														
	Anchoveta n = 5	Bonito n = 3	Cachema n = 2	Coco n = 2	Lisa n = 2	Machete n = 2	Merluza n = 4	Móbula n = 1	Mojarilla n = 2	Pintadilla n = 2	Calamar n = 1	Gallinaza n = 1	Lengüeta n = 1	Pampano n = 1	Samasa n = 1
C11:0			0.5 \pm 0.8							0.3 \pm 0.5					
C14:0	2.7 \pm 2.7	4.6 \pm 2.2	3.8 \pm 2.9	2 \pm 0.6	3.7 \pm 1.4	7.5 \pm 1.1	0.9 \pm 1.3		1.5 \pm 0.5	1.4 \pm 0.1	1.41	0.81		3.59	0.88
C15:0	0.3 \pm 0.3	0.8 \pm 0.2		0.3 \pm 0.4	0.2 \pm 0.3	0.8 \pm 0.1	0.2 \pm 0.3			0.3 \pm 0.4	0.51			0.83	
C16:0	6.9 \pm 5.9	24.6 \pm 9.2	19.9 \pm 17	8.9 \pm 2.7	10.7 \pm 2.3	25.7 \pm 1.5	4.2 \pm 4.6	2.89	6.3 \pm 2.8	6.9 \pm 0.2	7.28	3.63	2.43	28.69	3.64
C17:0	0.2 \pm 0.4	1.1 \pm 0.3		0.3 \pm 0.4		0.5 \pm 0.7	0.2 \pm 0.3			0.4 \pm 0.5	0.76				
C18:0	1.8 \pm 2	6.9 \pm 2.5	5.2 \pm 4.1	2.9 \pm 0.7	2.2 \pm 0.2	6.3 \pm 0.4	1.4 \pm 0.9	1.69	1.8 \pm 0.6	3.9 \pm 0.4	3.24	1.77	1.09	9.84	1.52
C22:0					0.9 \pm 1.4	2.6 \pm 3.7	0.9 \pm 1.9								
C23:0						3.4 \pm 4.8									
Total AGS	11.9 \pm 11.1	38 \pm 14.4	29.5 \pm 23.7	14.4 \pm 4.9	17.8 \pm 2.4	46.7 \pm 6.2	7.8 \pm 9.4	4.58	9.6 \pm 3.8	13.1 \pm 1.2	13.19	6.21	3.52	42.96	6.04
C16:1		4.3 \pm 2.6	3.7 \pm 5.2	0.9 \pm 1.4		8.9 \pm 1.8	2.2 \pm 4.4		1.2 \pm 1.6	0.5 \pm 0.6				8.48	
C17:1						6.1 \pm 8.6	3.5 \pm 6.9								
C18:1n9	0.8 \pm 1.8	16.7 \pm 7.1	7.4 \pm 10.5	2.2 \pm 3.1	7.6 \pm 10.7	19.7 \pm 15.7	6.5 \pm 12.9		1.9 \pm 0.3	2.4 \pm 3.4	3.46		1.67	29.74	
C20:1		0.6 \pm 1													
C24:1		0.9 \pm 0.5				1.7 \pm 2.3									
Total AGMI	0.8 \pm 1.8	21.8 \pm 9.4	11.1 \pm 15.7	3.2 \pm 4.5	7.6 \pm 10.7	36.4 \pm 26.3	12.1 \pm 24.3		3.1 \pm 1.9	2.8 \pm 4	3.46		1.67	38.22	
C18:3n3					4.9 \pm 7										

C20:3n3		0.7 ± 0.6													
C20:5n3		3.1 ± 2.7		0.6 ± 0.9											
C22:6n3		9.9 ± 7.7		1.1 ± 1.5	1.4 ± 1.9	2.3 ± 3.2	1.1 ± 2.2	3.22						13.93	
Total 3AGPI		13.6 ± 11		1.7 ± 2.4	6.3 ± 8.9	2.3 ± 3.2	1.1 ± 2.2	3.22						13.93	
C18:2n6t		0.2 ± 0.4			0.7 ± 1										
Total AGPI		13.8 ± 11			7.1 ± 10										
Total AG	12.7 ± 12.6	73.6 ± 15	40.6 ± 38.3	19.2 ± 2	32.5 ± 18.3	85.4 ± 35.7	21 ± 35.8	7.8	12.6 ± 5.7	15.9 ± 5.2	16.66	6.21	5.18	95.11	6.04