

Variabilidad espaciotemporal de la ecología trófica
de depredadores tope coocurrentes en el Pacífico
Sur Oriental entre los años 2015 y 2018

Tesis

Entregada a La
Universidad de Valparaíso
En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos
Para Optar Al Grado De

Magister en Ciencias Biológicas Mención Biodiversidad y Conservación
Instituto de Biología
Facultad De Ciencias

Por

Andrés Cádiz Hernández

Diciembre, 2021

Directora de Tesis: Maritza Sepúlveda

INSTITUTO DE BIOLOGIA
FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE VALPARAISO

INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magister
presentada por el candidato.

ANDRÉS CÁDIZ HERNÁNDEZ

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de
Magister en Ciencias Biológicas mención Biodiversidad y Conservación, en el examen de
Defensa de Tesis rendido el día 3 de enero de 2022.

Directoras de Tesis:

Prof.	Maritza Sepúlveda
Prof.	Patricia Zárate

Comisión de Evaluación de la Tesis:

Prof.	Maritza Sepúlveda
Prof.	Patricia Zárate
Prof.	Mauricio Landaeta

Dedicatoria:

.

*Al planeta que nos permite apreciar sus maravillas en
cada forma y color que se manifiesta la vida.*

AGRADECIMIENTOS

Me gustaría agradecer la ayuda que muchas personas me han brindado durante el proceso de investigación y redacción de este trabajo. En primer lugar, quisiera agradecer a mis padres que me han ayudado y apoyado siempre en mis proyectos. También un especial agradecimiento a Maritza Sepúlveda, Patricia Zárate, Iliá Cari y Ljubitza Clavijo, por sus aportes, sugerencias y observaciones en todos los momentos que necesité sus consejos.

Así mismo, deseo expresar mi reconocimiento a las instituciones que permitieron el desarrollo de esta tesis. Al Instituto de Fomento Pesquero (IFOP) y su Programa de Monitoreo de Recursos Altamente Migratorios, por facilitarme el uso de datos sumamente completos y valiosos. A la Universidad de Valparaíso por brindarme todo el conocimiento adquirido durante estos años.

A todos mis amigos y colegas que me apoyaron desinteresadamente, gracias totales por su disposición y buena voluntad.

INDICE DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS.....	4
ÍNDICE DE CONTENIDOS.....	5
RESUMEN.....	6
ABSTRACT.....	7
I.- INTRODUCCIÓN.....	8
II.- RESULTADOS	
Capítulo 1: Partición de recursos entre depredadores coocurrentes del PSO...13	
Capítulo 2: Variabilidad de la dieta de depredadores coocurrentes del PSO....47	
Capítulo 3: Efectos de ENOS sobre la dieta de depredadores coocurrentes.....75	
III.- DISCUSIÓN.....	92
IV.- CONCLUSIONES.....	95
V.- REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	96

RESUMEN

Los estudios sobre la ecología trófica de depredadores marinos son un pilar fundamental para adquirir una mayor comprensión sobre las relaciones depredador-presa y la estructura de las comunidades. En esta tesis se utilizaron datos de contenido estomacal e isótopos estables para profundizar la caracterización de los patrones tróficos de cuatro especies de depredadores tope coocurrentes en el Pacífico Sur Oriental (PSO) correspondientes a *Xiphias gladius*, *Prionace glauca*, *Isurus oxyrinchus* y *Lamna nasus*. Los análisis tróficos de *X. gladius*, *L. nasus* y *P. glauca* indicaron una alta contribución de cefalópodos en sus dietas, mientras que *I. oxyrinchus* registró una dieta dominada por peces óseos, lo que sugiere probables procesos de partición de recursos entre depredadores. A nivel intraespecífico, la talla fue la variable de mayor importancia en la estructuración de la dieta de *X. gladius*, mientras que para los tiburones *P. glauca* e *I. oxyrinchus*, las variables de mayor importancia fueron las del tipo espacial (latitud/longitud), dando cuenta del carácter generalista/oportunista de estas especies. La dieta de *L. nasus* no presentó estas diferencias, probablemente debido a la limitada escala geográfica estudiada. Por otro lado, se registró una variabilidad interanual en las señales isotópicas de los depredadores que podría atribuirse a los efectos del fenómeno El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) sobre las tramas tróficas, que limitaría la disponibilidad de presas e impulsaría procesos de migración de los depredadores hacia zonas costeras para su alimentación. Los análisis de la dieta y su variabilidad expuestos en este estudio son inéditos para los depredadores del PSO y proporcionan una nueva visión sobre la ecología de estas especies, que puede ser utilizada como un importante insumo para el diseño de planes de manejo pesquero que garantice la sustentabilidad de los recursos y la salud de los ecosistemas del PSO.

ABSTRACT

Trophic ecology studies on marine apex predators are essential to acquire a comprehension of prey-predator relationships and marine food webs structure. In this thesis, stomach content and stable isotopes data were used to further characterize trophic patterns of four co-occurring apex predators in the Eastern South Pacific (PSO) corresponding to *Xiphias gladius*, *Prionace glauca*, *Isurus oxyrinchus* and *Lamna nasus*. Trophic analyses of *X. gladius*, *L. nasus* and *P. glauca* indicated a high contribution of cephalopods in their diets, while *I. oxyrinchus* shown a mainly teleost diet, suggesting a potential resource partition processes among predators. Intraspecifically length was the most important variable that structured the diet of *X. gladius*, while for *P. glauca* and *I. oxyrinchus* the influence of spatial variables (latitude/longitude) on the diet composition confirm the opportunistic feeding behaviour of these predators. Intraspecific differences were unclear for *L. nasus* diet probably given the limited geographic scale. On the other hand, an interannual variability was identified on the isotopic predator signals. This could be attributed to the effects of El Niño Southern Oscillation (ENOS) on the marine food webs that would limit prey availability and promote predators migration processes towards the shore. The diet analyses performed on this study are novel for marine apex predators of the PSO and provide a new perspective on the ecology of these species, which can be used as an important input for fishing management plans that guarantee the sustainability of the resources and the health of the ecosystems of the PSO.

I. INTRODUCCION

Los depredadores tope cumplen roles fundamentales en la regulación de los ecosistemas, ya que, debido a las características y hábitos de su dieta, ejercen un fuerte control sobre la distribución y abundancia de los mesodepredadores (Baum & Worm 2009, Machovsky & Raubenheimer 2019). En este sentido, los estudios de sus relaciones tróficas no solo permiten adquirir una mayor comprensión sobre la dinámica de las tramas tróficas, sino que también aportan con antecedentes relacionados con los impactos antropogénicos y naturales sobre los ecosistemas (Young *et al.* 2015).

En los ecosistemas del Pacífico Sur Oriental (PSO) cohabitan diversas especies de depredadores tope, entre los que se encuentran aves, mamíferos marinos, peces óseos y peces cartilaginosos (Young *et al.* 2015, Machovsky & Raubenheimer 2019), los cuales se caracterizan por abarcar una amplia distribución en el Océano Pacífico y por conectar ecosistemas que se encuentran a grandes distancias (e.g Machovsky & Raubenheimer 2019, Zárate *et al.* 2019). Entre estos depredadores, uno de los que tiene un mayor grado de interacción con pesquerías corresponde al pez espada (*Xiphias gladius*), un pez óseo de gran tamaño que puede superar los 3 m de longitud (Chong & Aguayo 2009) y que se distribuye desde los 45°N hasta los 45°S tolerando un amplio rango de temperaturas (Palko *et al.* 1981). En Chile, la pesquería sobre este recurso cuenta con registros de captura desde 1938 asociados a la pesca artesanal (Barbieri *et al.* 1990), sin embargo, desde los años 90's, la apertura del mercado internacional generó un incremento de la demanda que causó un auge de la flota palangrera industrial y un importante

crecimiento de la flota redera artesanal (Barbieri *et al.* 1990), cuyos desembarques totales superaron las 6.000 toneladas anuales (Barría *et al.* 2017).

En Chile, en la actualidad la pesquería de *X. gladius* se desarrolla por la flota redera, la flota espinelera y la red de enmalle (Zárate *et al.* 2021). La flota palangrera con objetivo a *X. gladius* dejó de operar en el 2018 y si bien esta medida reduce las capturas sobre la fauna asociada (ver Acuña *et al.* 2002), la flota redera, aún operativa, se caracteriza por alcanzar un número no menor de este tipo capturas, con una alta ocurrencia de múltiples especies de depredadores tope, entre las que destacan el tiburón azulejo (*Prionace glauca*), el tiburón marrajo (*Isurus oxyrinchus*) y el tiburón marrajo sardinero (*Lamna nasus*) (Zárate *et al.* 2019, Zárate *et al.* 2021). Estos tiburones son especies epipelágicas de regiones oceánicas (e.g Kohler *et al.* 2002, Zárate *et al.* 2019), cuya remoción de los ecosistemas resulta preocupante, si se considera su lento crecimiento, madurez sexual tardía y largos períodos de gestación que los convierte en especies particularmente vulnerables a la sobreexplotación (Cortés 2000, Queiroz *et al.* 2020).

La remoción de depredadores no solo afecta estas a especies particulares, sino que potencialmente podría impulsar fenómenos de cascada trófica (Baum & Worm. 2009, Heithaus *et al.* 2008), alterando dramáticamente el equilibrio de los ecosistemas (Heithaus *et al.* 2008) y por consecuencia, afectando a las pesquerías de estos depredadores y de otras especies coocurrentes del PSO (Baum & Worm *et al.* 2009, Heithaus *et al.* 2008, Queiroz *et al.* 2020).

Considerando la potencial amenaza pesquera que experimentan los depredadores tope del PSO y su importante rol en las tramas tróficas, resulta fundamental el desarrollo de estudios de su ecología trófica que proporcionen una visión integral de las interacciones depredador-presa (García & Cochrane 2005, Zárata *et al.* 2018) y permitan profundizar la comprensión de las tramas tróficas (Majdí *et al.* 2017), ya que son la base del desarrollo de modelos ecosistémicos (e.g Kuhnert *et al.* 2016) y pueden suministrar insumos indispensables para el urgente diseño e implementación de planes de manejo pesquero con enfoque ecosistémico (Heithaus *et al.* 2008, Queiroz *et al.* 2020).

En Chile, estudios sobre ecología trófica de *X. gladius* describen a esta especie como un depredador oportunista de amplio espectro trófico, que tiene a los cefalópodos y peces óseos como ítems alimentarios predominantes (e.g Ibáñez *et al.* 2004, Barría *et al.* 2007, Letelier *et al.* 2009, Zárata *et al.* 2021). Por otro lado, los comportamientos tróficos del *P. glauca*, *I. oxyrinchus* y *L. nasus* son menos conocidos en el PSO (Klarian *et al.* 2018, Zárata *et al.* 2021), aunque estudios recientes señalan comportamientos generalistas de estas tres especies, con una alta contribución de peces óseos y cefalópodos en su dieta (Klarian *et al.* 2018, Zárata *et al.* 2018, Zárata *et al.* 2019). Sin embargo, para adquirir una mayor comprensión sobre las dinámicas tróficas de los depredadores, es necesario considerar la variabilidad intraespecífica en la dieta (e.g Young *et al.* 2015), que a su vez puede estar condicionada por posibles procesos de competencia o segregación de recursos entre depredadores (Polis & Holt 1992, Papastomiteau *et al.* 2006, Gallagher *et al.* 2017), así como también por forzantes naturales, antrópicos, o una mezcla de ambos (Perry & Ommer 2003, Espino & Yamahiro 2012), proporcionando

importantes desafíos metodológicos, técnicos y económicos para su análisis (Perry & Ommer 2003, Speed *et al.* 2010).

En el PSO uno de los forzantes de mayor influencia corresponde a los eventos de El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) (Espino & Yamahiro 2012, Parada *et al.* 2013), cuyos efectos alteran radicalmente la distribución y abundancia de múltiples especies (e.g Arcos *et al.* 2001, Elorriaga-Verplancken *et al.* 2016, Hu *et al.* 2019), provocando como consecuencia efectos sobre el funcionamiento de las tramas tróficas y las pesquerías asociadas (Espino & Yamahiro 2012, Parada *et al.* 2013), sin embargo, a pesar de la magnitud de su influencia, poco se conoce sobre su efecto en los depredadores superiores (Zárate *et al.* 2021), siendo un foco de interés a desarrollar para comprender las dinámicas ecosistémicas que se producen bajo este fenómeno.

El objetivo de la presente tesis fue analizar y caracterizar la ecología trófica de cuatro especies de depredadores tope coocurrentes en el PSO, correspondientes a *X. gladius*, *P. glauca*, *I. oxyrinchus* y *L. nasus*, considerando su variabilidad intra e interspecífica y la influencia de variables espaciotemporales sobre sus patrones de dieta.

Para abordar dichas temáticas, la presente tesis se subdividió en tres (3) capítulos:

- El primer capítulo se centró en el uso de datos de análisis de contenido estomacal e isotopos estables para describir la dieta de los depredadores, además de identificar probables procesos de segregación de recursos entre especies.

- El segundo capítulo abordó la influencia de variables espaciotemporales, talla y sexo sobre los patrones tróficos de los depredadores, utilizando como modelo, un Árbol de Clasificación CART.
- Finalmente, en el tercer capítulo se caracterizaron las dinámicas del nicho trófico en función de la variabilidad interanual, infiriendo posibles efectos del fenómeno de El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) sobre los patrones tróficos de los depredadores.

II. RESULTADOS

CAPÍTULO 1.

Ecología trófica y partición de recursos entre depredadores tope coocurrentes del Pacífico Sur Oriental

Short title: Partición de recursos entre depredadores coocurrentes del PSO

Resumen

Se desarrollaron modelos mixtos de isótopos estables con inferencia bayesiana para caracterizar la dieta y los hábitos tróficos de cuatro especies de depredadores tope coocurrentes del PSO, *Xiphias gladius*, *Prionace glauca*, *Isurus oxyrinchus* y *Lamna nasus*. El modelo de mezcla identificó a los cefalópodos y peces óseos como ítems dominantes en la dieta de los depredadores, con diferencias en la contribución de cada ítem particular. *X. gladius*, *L. nasus* y *P. glauca* presentaron una dieta dominada por cefalópodos, mientras que *I. oxyrinchus* registró una mayor contribución de peces óseos en su dieta, lo que sugiere probables procesos de partición de recursos entre especies. Los depredadores registraron diferencias intraespecíficas de dieta entre individuos juveniles y adultos, cuya dinámica se puede asociar a cambios fisiológicos vinculados con la ontogenia de los depredadores. Así, individuos adultos registraron una mayor contribución de presas grandes en su dieta, respecto a los juveniles. Además, *P. glauca* y *L. nasus* exhibieron diferencias de sus señales isotópicas en función de su estado de madurez, lo que sugiere probables procesos de segregación espacial y/o dietaria de estas especies, que podría minimizar la competencia intraespecífica por recursos, permitiendo la coexistencia de múltiples individuos. Los resultados acá expuestos proporcionan antecedentes de un enfoque poco explorado y de gran utilidad hacia a la comprensión de las complejas tramas tróficas del PSO.

Keywords: Ecología trófica, nicho isotópico, isótopos estables, modelos mixtos, Pacífico sur oriental

Introducción

Los análisis de ecología trófica de los depredadores tope son una herramienta indispensable para adquirir una mayor comprensión sobre las tramas tróficas (Machovsky & Raubenheimer 2019), ya que junto con proporcionar antecedentes sobre las interacciones depredador-presa, aportan con información sobre los flujos de energía de los ecosistemas (Majdi *et al.* 2017, Klarian *et al.* 2018) y los probables efectos de perturbaciones antrópicas y/o naturales sobre los ecosistemas (e.g Young *et al.* 2015).

En el PSO, uno de los depredadores que tiene un mayor grado de interacción con pesquerías corresponde al pez espada (*Xiphias gladius*), un pez óseo de gran tamaño que puede superar los 3 m de longitud (Chong & Aguayo 2009), cuya pesquería se caracteriza por alcanzar altas tasas de captura de fauna asociada de otros depredadores tope, como el tiburón azulejo (*Prionace glauca*), el tiburón marrajo (*Isurus oxyrinchus*) y el tiburón marrajo sardinero (*Lamna nasus*), que en conjunto pueden superar al 70% del total de las capturas (Acuña *et al.* 2002). Esto genera un foco de preocupación si se considera que, debido a su lento crecimiento, tardía edad de maduración y baja fecundidad, se han registrado sostenidas reducciones de sus poblaciones a nivel global (e.g Myers *et al.* 2007, Pacoureau *et al.* 2021), calificándolos como especies particularmente vulnerables ante la acción de pesquerías y con pocas probabilidades de recuperarse rápidamente de la sobreexplotación (Cortés 2000). Además, la consecuente remoción de depredadores también podría provocar fenómenos de cascada trófica (Baum & Worm 2007, Heithaus *et al.* 2008) y por consecuencia alterar drásticamente la estructura de las comunidades y ecosistemas (Baum & Worm 2007).

En este escenario, para conservar los ecosistemas y garantizar la sustentabilidad de las poblaciones de estos depredadores, es necesario contar con información actualizada sobre sus

historias de vida, su ecología y su susceptibilidad a la sobreexplotación (e.g García & Cochrane 2005), por esta razón, los estudios de ecología trófica adquieren un carácter esencial, ya que proporcionan una visión integral de las interacciones depredador-presa (Majdi *et al.* 2018), suministrando valiosos insumos para el diseño de planes de manejo pesquero que garanticen la sustentabilidad de los recursos y de los ecosistemas (Baum & Worm 2009).

Uno de los procedimientos tradicionales para estudiar los hábitos tróficos de los depredadores marinos es el análisis de contenido estomacal (Majdi *et al.* 2018), que consiste en la identificación, mediante claves taxonómicas, de los restos de organismos que se encuentran en el interior del tracto digestivo de los individuos (Hyslop 1980, Majdi *et al.* 2018). Esta técnica tiene importantes limitantes debido a la digestión diferencial de las presas, en donde presas pequeñas y/o sin restos óseos, que son digeridas rápidamente, pueden ser ítems importantes de la dieta, pero no ser reflejados en los análisis estomacales y como consecuencia es posible subestimar o sobreestimar los ítems alimentarios encontrados (Majdi *et al.* 2018). Sin embargo, a pesar de sus limitaciones, al proporcionar un alto grado de confianza a nivel taxonómico, resulta ser una valiosa fuente de información sobre las relaciones depredador-presa y las tramas tróficas asociadas (Young *et al.* 2015).

En las últimas décadas, los métodos basados en trazadores bioquímicos (como los isótopos estables y ácidos grasos), han adquirido en rol protagónico en la caracterización de la dieta de múltiples especies (Majdi *et al.* 2018). El análisis se basa en que la concentración de los trazadores de las presas se refleja predeciblemente en los depredadores (Post 2002), proporcionando indicios sobre la contribución de cada presa en la dieta del depredador (Stock &

Semmens 2016). Su uso se ha enfocado principalmente en la cuantificación de isótopos estables de C^{13} y N^{15} en distintos tejidos de los organismos (Majdi *et al.* 2018), ya que las señales isotópicas de $\delta^{15}N$ comúnmente aumentan de 2 a 4 ‰ entre las presas y el depredador, por lo tanto es utilizado como un estimador de la posición trófica que alcanza sus mayores valores en depredadores superiores (Post 2002). Por otro lado, las señales isotópicas de $\delta^{13}C$ permanecen relativamente constantes entre presas y depredadores, proporcionando información sobre hábitats de alimentación y desplazamientos de los organismos (e.g Post 2002, Hu *et al.* 2019). De esta forma, valores enriquecidos en $\delta^{13}C$ se asocian a zonas de alta productividad primaria y regiones costeras, mientras que, señales empobrecidas de $\delta^{13}C$ indicarían una alimentación en zonas oligotróficas (e.g Post 2002, Hu *et al.* 2019). El uso de señales isotópicas para caracterizar la dieta se puede complementar mediante observaciones directas de análisis del contenido del estomacal (u otro método), de esta forma, la integración de ambos enfoques particulares permite una estimación de mayor precisión de la dieta (Majdi *et al.* 2018). Además, el uso de las señales isotópicas se puede utilizar para describir procesos de partición de recursos (Layman *et al.* 2007) e inferir la variabilidad de dieta de una población (Layman *et al.* 2007, Jackson *et al.* 2011).

Los patrones tróficos tanto de *X. gladius* como de los tiburones capturados como fauna asociada han sido estudiados previamente en el PSO, caracterizándolos tradicionalmente mediante análisis de contenido estomacal (e.g Ibáñez *et al.* 2004, Letelier *et al.* 2009, López *et al.* 2009, 2010) y recientemente por medio del uso de marcadores bioquímicos (e.g Klarian *et al.* 2018, Zárate *et al.* 2019, 2021). De esta forma, estudios sobre la ecología trófica del *X. gladius*, describen a esta especie como un depredador oportunista de amplio espectro trófico, que tiene a los cefalópodos y peces óseos como ítems alimentarios predominantes (Ibáñez *et al.* 2004, Barría

et al. 2007, Letelier *et al.* 2009). Por otro lado, los comportamientos tróficos de los tiburones son menos conocidos en el PSO (Klarian *et al.* 2018), aunque estudios recientes señalan comportamientos generalistas de estas especies, con una gran importancia de peces óseos y cefalópodos en su dieta (Klarian *et al.* 2018, Estupiñan *et al.* 2019, Zárata *et al.* 2019, 2021), y si bien estos análisis se encuentran relativamente bien desarrollados, la variabilidad intraespecífica y el componente dinámico de la dieta suele ser poco considerado (Sanford *et al.* 2003, Wieters *et al.* 2008, Young *et al.* 2015), aun cuando se ha descrito que los requerimientos energéticos y la dieta pueden variar acorde a la ontogenia, la talla o el sexo (e.g Lucifora *et al.* 2009, Estupiñan *et al.* 2019), siendo la partición de recursos un mecanismo común que permite la coexistencia de múltiples depredadores (Gallagher *et al.* 2017).

El objetivo de este estudio fue analizar y caracterizar la dieta de cuatro especies de depredadores tope coocurrentes en el PSO correspondientes a *X. gladius*, *P. glauca*, *I. oxyrinchus* y *L. nasus*, empleando modelos mixtos de dieta que consideren la variabilidad intraespecífica de la dieta de los depredadores.

Materiales y métodos

Área de estudio y colecta de depredadores tope

El área de estudio corresponde al Pacífico Sur Oriental (entre 23°-33°S y 77°-83°W) (Fig. 1) que se caracteriza por presentar condiciones ambientales dominadas por el sistema de corriente de Humboldt (Yáñez 2009), con aguas ricas en nutrientes que favorecen la producción de fitoplancton (Espíndola *et al.* 2009) y sustentan una gran biomasa de organismos de diferentes taxones y niveles tróficos (Yáñez 2009, Espino & Yamahiro 2012). Bajo el Programa de Seguimiento de Recursos Altamente Migratorios del IFOP (ver Zárata *et al.* 2021), se analizaron ejemplares de *X. gladius* (n=140), *P. glauca* (n=89), *I. oxyrinchus* (n=98) y *L. nasus* (n=70) capturados por la flota palangrera y redera que tuvo como objetivo a *X. gladius*. A cada individuo capturado se le registró la talla (longitud de horquilla, LH), se le extrajo el estómago y se le determinó el sexo. La talla de *X. gladius* se obtuvo midiendo desde el extremo anterior de la mandíbula inferior hasta la horquilla de la aleta caudal, mientras que, la talla de los tiburones se determinó midiendo desde punta del rostro hasta la horquilla de la cola, según las medidas estándar para estas especies (e.g Barria *et al.* 2017). Para el análisis de modelos mixtos de dieta, se extrajo tanto una muestra de tejido muscular de los depredadores, como de las presas identificadas en su estómago.

Los depredadores se clasificaron en dos grupos según la talla promedio de madurez sexual (L_{50}), (juveniles y adultos), con tallas de madurez diferenciadas según sexo. Se utilizó la talla de madurez sexual definida por Zárata (1997) para *Xiphias gladius* (machos 1.52 m; hembras 1.65 m) y por Francis & Duffy (2009) para *P. glauca* (machos 1.90 m; hembras 1.70 m), *I. oxyrinchus* (machos 1.80 m; hembras 2.75 m) y *L. nasus* (machos 1.40 m; hembras 1.70 m).

Análisis de isótopos estables

Las muestras de los tejidos musculares de los depredadores y de sus presas, fueron lavadas con abundante agua mili-Q y en el caso de los tiburones, adicionalmente se utilizó cloroformo-metanol (2:1) para extraer el exceso de lípidos y urea (Klarian *et al.* 2018). Las muestras (de 1 mg aproximadamente) se sometieron a agitación continua por 30 minutos, se enjuagaron con abundante agua mili-Q y posteriormente fueron secadas a 40°C por 12 h. Tras estos procedimientos, las muestras fueron reducidas con un mortero y guardadas en un desecador según lo descrito por Klarian *et al.* (2018). Finalmente, las señales isotópicas se cuantificaron con un espectrómetro de masas en modo flujo continuo, acoplado con un analizador elemental y sus valores fueron reportados en notación de δ , utilizando como estándar a Pee Dee Belemita para $\delta^{13}\text{C}$ y N atmosférico para $\delta^{15}\text{N}$. De esta forma, se determinaron las señales isotópicas según: $\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N} = [(R \text{ muestra} / R \text{ estándar}) - 1] \times 100$, donde R fue $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ o $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ respectivamente. La precisión de la medición fue de 0.01‰ tanto para $\delta^{13}\text{C}$, como para $\delta^{15}\text{N}$.

Análisis de contenido estomacal

Las presas encontradas en el interior de los estómagos fueron identificadas con una lupa estereoscópica hasta el nivel taxonómico más bajo posible a partir de claves y/o descripciones taxonómicas para peces (Nakamura *et al.* 1986, Cohen *et al.* 1990) y moluscos (Rocha 2003); sin embargo, debido a su grado de digestión y la dificultad de una identificación taxonómicamente precisa, las presas fueron agrupadas en diez grupos funcionales, que se definieron siguiendo a Klarian *et al.* (2018) (Tabla 1).

El análisis estomacal se realizó mediante los métodos clásicos Numéricos (N), Gravimétricos (G) y por Frecuencia de ocurrencia (FO) de cada ítem alimentario (Hyslop 1980).

Con estos resultados se calculó el Índice de Importancia PSIRI (Brown *et al.* 2011), que es la estandarización de Índice de importancia Relativa (IRI), ya que es un buen indicador de la contribución de las presas en la dieta de los depredadores (Brown *et al.* 2011). El %PSIRI se determinó mediante la expresión:

$$\%PSIRI_i = \frac{(\%FO_i (\%PN_i + \%PG_i))}{2}$$

Donde %FO representa al porcentaje de Frecuencia de ocurrencia, mientras que %PG y %PN corresponden a los Índices Gravimétricos y Numéricos ajustados por la Frecuencia de ocurrencia, respectivamente.

Análisis de modelos mixtos de dieta

Para el desarrollo de los modelos mixtos de dieta, se utilizaron las señales isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los depredadores y sus presas. Cuando los ítems presa contaron con pocos registros isotópicos (menor a 5 muestras), se incorporaron las señales isotópicas señaladas por Klarian *et al.* (2018) para ese ítem particular (Ver Tabla 1). Según el depredador, se utilizaron distintos factores de enriquecimiento trófico (FET), de esta forma, para los tiburones se aplicó lo propuesto por Kim *et al.* (2011) de $1,7 \pm 0,5\%$ y $3,7 \pm 0,4\%$ para $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, respectivamente, mientras que para *X. gladius* se utilizó un FET de $0,4 \pm 1,3\%$ y $3,4 \pm 1,0\%$ para $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, respectivamente (Post 2002). Se incorporaron los resultados de análisis de contenido estomacal (%PSIRI de cada presa) como información previa y se utilizó un modelo bayesiano con 1000 pseudoréplicas para obtener la probabilidad de consumo de cada ítem presa. Todos los procedimientos se realizaron mediante el paquete de R MixSIAR (Stock & Semmens 2016).

Señales isotópicas y caracterización de nicho

A partir de las señales isotópicas obtenidas de las muestras de tejido muscular, se caracterizó el nicho isotópico de los depredadores, que es una aproximación indirecta de su nicho trófico (Newsome *et al.* 2007) y proporciona antecedentes sobre la variabilidad de la dieta y posibles procesos de competencia o segregación de recursos entre depredadores (Layman *et al.* 2007, Jackson *et al.* 2011). La amplitud del nicho isotópico está determinada por la dispersión de las señales de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en un espacio bivariado (Newsome *et al.* 2007), por lo que puede ser cuantificado mediante unidades de área (Jackson *et al.* 2011). En el presente estudio se calculó el área estándar corregida de la elipse (SEAC), que es un buen indicador de la amplitud del nicho (Jackson *et al.* 2011), también se calculó la estimación bayesiana del área estándar de la elipse (SEAB) en base a 10,000 pseudorrelicas posteriores que permitió hacer comparaciones de la amplitud de nicho (Jackson *et al.* 2011). Finalmente, se calculó el grado de superposición de nicho entre especies según lo estipulado por Jackson *et al.* (2011). Todas las métricas de nicho, SEAC , SEAB y la superposición de nicho se calcularon utilizando el paquete SIBER de SIAR en R (Jackson *et al.* 2011).

Resultados

Análisis de contenido estomacal y modelos mixtos

Se analizaron 253 estómagos con contenido reconocible, correspondientes a *X. gladius* (n=170), *P. glauca* (n=36), *I. oxyrinchus* (n=33) y *L. nasus* (n=14). Las presas identificadas tuvieron una alta diversidad taxonómica abarcando cefalópodos, crustáceos, peces óseos, peces cartilagosos y mamíferos marinos (Tabla 1).

Tanto el análisis de contenido estomacal, como los modelos mixtos de dieta, identificaron a los cefalópodos, jureles, barracudas y peces pequeños, como presas comunes para todas las especies de depredadores estudiadas, sin embargo, se registraron amplias diferencias intra e interespecíficas en el grado de contribución de cada ítem particular. Así es como, los cefalópodos presentaron una alta importancia en la dieta de *X. gladius*, *L. nasus* y *P. glauca*, mientras que, *I. oxyrinchus* presentó aportes mayoritarios de peces óseos en su dieta, con una casi nula contribución los cefalópodos (Fig. 2). En general, la contribución de cada presa obtenida partir del análisis de contenido estomacal (%PSIRI) mostró tendencias similares a las contribuciones determinadas por los modelos mixtos de dieta, con una ligera sobreestimación del aporte de cefalópodos en juveniles de *P. glauca* y una subestimación del aporte de mamíferos marinos en la dieta de *P. glauca* e *I. oxyrinchus* (Fig. 2).

El estado de madurez sexual fue un factor diferenciador de la dieta todos los depredadores estudiados, con excepción de *L. nasus* que, tanto en juveniles como en adultos, registró una dieta mayoritariamente de cefalópodos (Fig. 2d). Así es como, para *X. gladius*, los juveniles de presentaron un mayor aporte de peces óseos en la dieta, mientras que ejemplares adultos registraron una alta contribución de cefalópodos (%PSIRI ~ 60%), muy por sobre lo observado en juveniles (%PSIRI ~30%). Para *P. glauca*, los juveniles presentaron una alta contribución de cefalópodos en su dieta (%PSIRI > 60%), mientras que los adultos redujeron la importancia de este ítem (%PSIRI < 30%) incrementando el aporte de presas de mayor tamaño a la dieta, tales como, peces óseos y tiburones (Fig. 2b). Para *I. oxyrinchus*, se registraron elevados aportes de peces pequeños en la dieta de individuos adultos (%PSIRI > 90%), muy por sobre lo expuesto por los individuos juveniles (%PSIRI < 20%), sin embargo, es necesario considerar,

que del total de muestras estomacales reconocibles, solo una (1) fue de individuos adultos (Fig. 2c).

Amplitud de nicho y diferencias isotópicas a nivel intra e interespecífico

Las señales isotópicas presentaron diferencias entre las distintas especies de depredadores tope, tanto para la señal de $\delta^{13}\text{C}$ (Test de Kruskal-Wallis, $\chi^2=84,35$, $p<0,0001$) como para $\delta^{15}\text{N}$ (Test de Kruskal-Wallis, $\chi^2=130,7$, $p<0,0001$). Los resultados de las comparaciones entre pares indican que estas diferencias se debieron a señales isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ significativamente más empobrecidas para *L. nasus* (Test U de Mann-Whitney, $p<0,0001$) y más enriquecidas para *X. gladius*, respecto al resto de los depredadores (Test U de Mann-Whitney, $p<0,0001$). Por otro lado, las señales isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$ de *I. oxyrinchus* y *P. glauca* registraron los valores más enriquecidos sin diferencias significativas entre ambas firmas isotópicas.

La mayor amplitud de nicho fue registrada por *X. gladius* ($\text{SEAc} = 17,29 \text{‰}^2$) que abarcó más del doble de la amplitud registrada por los tiburones (Fig. 3). Entre los tiburones, *L. nasus* fue la especie con mayor amplitud ($\text{SEAc} = 6,22 \text{‰}^2$), explicada por una alta dispersión de las señales isotópicas del $\delta^{15}\text{N}$, mientras que los tiburones *P. glauca* e *I. oxyrinchus* presentaron nichos considerablemente más pequeños ($\text{SEAc} = 4,07 \text{‰}^2$ y $5,37 \text{‰}^2$, respectivamente) (Tabla 2).

Las especies que registraron una mayor proporción de superposición de nicho fueron *L. nasus* y *X. gladius* compartiendo un $5,44 \text{‰}^2$ de unidades isotópicas, correspondientes a más del 85% del nicho isotópico de *L. nasus*. Similar a lo observado para *P. glauca* e *I. oxyrinchus* que

compartieron 3,28 ‰² unidades isotópicas, correspondientes a alrededor de un 80% del total del nicho isotópico de *P. glauca*. Por otro lado, tanto *L. nasus* como *X. gladius*, registraron una baja superposición con *P. glauca* e *I. oxyrinchus* compartiendo menos del 10% de sus nichos isotópicos.

A nivel intraespecífico, se registró una diferenciación asociada al estado de madurez en las señales isotópicas de *P. glauca* y *L. nasus*. Así es como, los juveniles de *P. glauca* presentaron señales isotópicas más empobrecidas de $\delta^{13}\text{C}$ al ser comparados con los adultos, pero con señales de $\delta^{15}\text{N}$ significativamente más enriquecidas (Tabla 3). En tanto, los individuos adultos de *L. nasus* registraron señales más empobrecidas, tanto para el $\delta^{13}\text{C}$, como para el $\delta^{15}\text{N}$ respecto a individuos juveniles. Por otro lado, *X. gladius* e *I. oxyrinchus* no presentaron diferencias intraespecíficas en sus señales isotópicas asociadas a su madurez sexual (Fig. 4, Tabla 3).

Discusión

Los resultados de la integración de modelos mixtos de dieta, con análisis de contenido estomacal, proporcionaron una visión general y clara de la ecología trófica de los depredadores tope del PSO, registrando una amplia dominancia de cefalópodos y peces óseos en sus dietas, que son patrones similares a los descritos para la zona (e.g Letelier *et al.* 2009, López *et al.* 2009, López *et al.* 2010, Klarian *et al.* 2018, Zárate *et al.* 2021). Sin embargo, se registraron diferencias intra e interespecíficas de la dieta de los depredadores, dando cuenta de una variabilidad poco descrita para el PSO, que podría ser atribuible a una posible partición de recursos entre depredadores (Polis & Holt 1992, Papastomiteau *et al.* 2006).

Caracterización de la dieta de los depredadores

La dieta de *X. gladius* tuvo a los cefalópodos como el ítem presa de mayor contribución en su dieta, con resultados similares a los registrados recientemente en el PSO (Zárate *et al.* 2019, 2021) y en el Atlántico Norte (Hernández-García 1995, Chancollon *et al.* 2006), sin embargo, se ha descrito una contribución mayoritaria de peces óseos en la dieta de *X. gladius* en el Mediterráneo y en el Atlántico Este (Salman 2004, Abib *et al.* 2017), confirmando el comportamiento generalista/oportunista de esta especie (e.g Abib *et al.* 2017). Los modelos mixtos de dieta permitieron la identificación de cambios intraespecíficos de la dieta de *X. gladius* variando desde una dieta con gran aporte de peces óseos en individuos juveniles, a una dieta compuesta principalmente por cefalópodos en individuos adultos, correspondiente a una dinámica trófica similar a la descrita por Letelier *et al.* (2009), para el PSO.

Una elevada contribución de cefalópodos también fue registrada para la dieta de *L. nasus*, que es un resultado ya observado en el PSO (Zárate *et al.* 2021), pero que presenta amplias diferencias respecto otras regiones oceánicas, así es como en el Atlántico Sur (Belleggia *et al.* 2021) o el Atlántico Norte (Joyce *et al.* 2002) se han descrito dietas con una mayor contribución de peces óseos, lo que indicaría una alta plasticidad de su dieta (Abib *et al.* 2017). Los modelos mixtos de dieta no evidenciaron diferencias ontogenéticas en *L. nasus*, pero si se registraron diferencias en sus señales isotópicas, lo que puede ser indicador de una segregación espacial de los individuos, con una preferencia de juveniles para alimentarse en zonas de mayor productividad, mientras que individuos adultos se inclinarían por una alimentación en regiones oligotróficas (Post 2002), lo que sería un comportamiento inédito para esta especie en el PSO.

Para *P. glauca* se registró una alta contribución de cefalópodos en la dieta, similar a lo registrado para el Pacífico Norte (Kohler *et al.*, 2002, Kubodera *et al.* 2007, Hernández-Aguilar *et al.* 2015). La variabilidad intraespecífica de la dieta de *P. glauca*, se ha observado previamente en el PSO, con registros de una reducción en la contribución de cefalópodos en individuos de mayor tamaño (e.g Estupiñan *et al.* 2019) que se ajustan los resultados definidos por los modelos mixtos de dieta. Para *I. oxyrinchus*, la mayor contribución en la dieta fue de peces óseos, similar a lo descrito para el Pacífico Norte (e.g Velasco 2015). Los modelos mixtos señalaron a la madurez sexual de *I. oxyrinchus* como un factor determinante en la composición de la dieta, sin embargo, solo se analizó el contenido estomacal una (1) muestra de individuos adultos, lo que proporciona gran incertidumbre sobre esta dinámica trófica. Este predominio clases de talla pequeñas es común para en esta zona del PSO (Bustamante & Bennett 2013, Klarian *et al.* 2018, Zárate *et al.* 2019), lo que sugiere que las hembras de *I. oxyrinchus* podrían utilizar esta región como una zona de crianza (Bustamante & Bennett 2013).

Los cambios ontogénicos en la dieta se expresaron con mayor claridad en *X. gladius* y *P. glauca*, cuya variabilidad puede ser una ventaja a nivel de especie que reduce los procesos de competencia por recursos (Ebert 2002). La variabilidad en la dieta se puede explicar si se considera que los individuos más grandes tienden a tener requisitos metabólicos más altos que los más pequeños (e.g Kim *et al.* 2012) y por consecuencia deben adquirir una mayor fuente de energía, lo que impulsaría la depredación sobre presas más grandes (Lucifora *et al.* 2009), además es probable que individuos de mayor talla sean más rápidos y eficientes para capturar

presas más grandes (Espinoza *et al.* 2015), lo que explicaría los cambios de dieta experimentados por *P. glauca* y *X. gladius*.

Los cefalópodos fueron uno de los ítems presa principales para los depredadores, cumpliendo un rol esencial en las tramas tróficas al vincular el micronecton con los depredadores superiores (Doubleday *et al.* 2016). Las altas contribuciones de este grupo en la dieta los depredadores estudiados, ya ha sido descrita para el PSO (e.g Zárate *et al.* 2021), y probablemente se deba a una alta abundancia relativa de este grupo en esta región (Ibáñez *et al.* 2015, Hu *et al.* 2019).

La alta contribución de mamíferos marinos para la dieta de los tiburones *P. glauca* e *I. oxyrinchus* se explica por una baja frecuencia de ocurrencia, pero una alta contribución en peso, que le proporcionó elevados valores de %PSIRI. Los comportamientos tróficos de estos tiburones sobre mamíferos marinos ya se habían descrito para estas especies en el PSO (Klarian *et al.* 2018, Zárate *et al.* 2019), y si bien en este estudio no se identificaron restos de mamíferos en *L. nasus*, Zárate *et al.* (2019) registró la presencia de ácido mirístico en sus tejidos, el cual corresponde a un ácido graso que es particularmente alto en la grasa de los delfines, lo cual proporciona indicios de una probable contribución en la dieta de esta especie (Zárate *et al.* 2019). La depredación de los tiburones sobre mamíferos marinos en el PSO probablemente se deba a comportamientos oportunistas de depredación sobre delfines pequeños y jóvenes (Klarian *et al.* 2018), sin embargo, Machovsky & Raubenheimer (2019) proponen que los tiburones podrían depredar selectivamente sobre capas con alto contenido lipídico de mamíferos marinos para mantener su equilibrio nutricional.

Amplitud y superposición de nicho

Se registraron similitudes entre los nichos isotópicos de *X. gladius* y *L. nasus*, que fueron de mayor tamaño (SEAc = 17,29 ‰² y SEAc = 6,22 ‰², respectivamente) y presentaron un alto grado de superposición. Por otro lado, los nichos de *P. glauca* e *I. oxyrinchus* fueron de menor amplitud y similares entre si (SEAc = 4,07 ‰² y SEAc = 5,37 ‰², respectivamente). Sin embargo, registraron una muy baja superposición con *L. nasus* y *X. gladius*, lo que podría indicar probables procesos de partición de recursos entre depredadores, segregando los hábitos tróficos de *X. gladius* y *L. nasus*, de los hábitos tróficos de *P. glauca* e *I. oxyrinchus*.

La mayor amplitud de nicho de *X. gladius* es un indicador de la alta plasticidad de la dieta de este depredador (Layman *et al.* 2007), que se puede explicar a partir de sus adaptaciones morfológicas y fisiológicas únicas, como el sistema vascular a contracorriente y características visuales adaptadas a poca luminosidad que le permiten depredar sobre una gran diversidad de presas (Fritches *et al.* 2005), como por ejemplo, presas mesopelágicas como mictófidios y barracudas señaladas en los modelos mixtos (Logan *et al.* 2020). Esta plasticidad de la dieta se ha observado históricamente para el PSO, con descripciones de la dieta de *X. gladius* durante los años 90's que indicaban un contribución mayoritaria de peces óseos (Daza 2002), mientras que durante los años 2000's la dieta estuvo constituida casi en su totalidad por cefalópodos (e.g Letelier *et al.* 2009), siendo esta transición atribuida a un incremento de presencia y abundancia del calamar de Humboldt (*Dosidicus gigas*) en la zona centro-sur de Chile (35° - 40° S) durante los 2000's (Cubillos *et al.* 2004). Similar capacidad de plasticidad puede que posea *L. nasus*,

cuya dieta que obtuvo una alta contribución de cefalópodos difiere de otras zonas geográficas (e.g Belleggia *et al.* 2021). lo que potencialmente explicaría su mayor amplitud de nicho respecto al resto de los tiburones.

En general, los depredadores presentaron presas comunes (cefalópodos, peces pequeños jureles y barracudas), lo que indicaría probables procesos de competencia por presas cuando estas son limitantes, sin embargo, los depredadores podrían estar actuando como generalistas/oportunistas, dependiendo de la disponibilidad de las presas (Layman *et al.* 2007, Zárate *et al.* 2019), por lo que es necesario incrementar la escala espaciotemporal de este estudio para obtener conclusiones de mayor precisión (Zárate *et al.* 2021).

Impactos de pesquerías sobre hábitos tróficos de depredadores tope del PSO

La alta productividad marina del PSO sustenta diversas pesquerías (Espino & Yamahiro 2012), cuyos efectos sobre las tramas tróficas no son bien comprendidos (Gallagher *et al.* 2017, Queiroz *et al.* 2020). Por un lado, se encontrarían las pesquerías que tienen como objeto a las presas de los depredadores tope, que reducirían su disponibilidad y potenciarían probables procesos de competencia entre depredadores (Zárate *et al.* 2019). Por otro lado, las pesquerías que tienen como objetivo a depredadores tope, han demostrado sus impactos negativos no solo en las poblaciones de las especies objetivo, sino también en la estructura y funcionalidad del ecosistema, provocando en el peor de los casos, stocks insostenibles de estas especies (Griffiths *et al.* 2010).

Efectos de las pesquerías ya se han descrito para los depredadores del PSO, así es como, tanto *P. glauca* como *I. oxyrinchus* han registrado un descenso del nivel trófico en función del tiempo (Klarian *et al.* 2016), que es atribuido a cambios dietarios, probablemente debido a la disponibilidad de las presas y/o a los efectos indirectos de la pesquería en aguas del Pacífico Sur Oriental (Klarian *et al.* 2016). En este contexto, particularmente de interés resulta la intensa pesquería sobre el jurel (*Trachurus murphyi*), que es una presa de gran importancia para en la dieta de los depredadores superiores en el PSO (e.g Ibáñez *et al.* 2003, López *et al.* 2009). Sus efectos sobre las tramas tróficas son desconocidos (Klarian *et al.* 2018). Un posible impacto de su pesquería podría ser el incremento de las poblaciones de cefalópodos, ya que se ha descrito que reducciones de stocks de peces permitirían un incremento del reclutamiento de cefalópodos (Doubleday *et al.* 2016), incrementado como consecuencia sus abundancias en el PSO (Keyl *et al.* 2008, Young *et al.* 2015). En este contexto, la alta plasticidad de la dieta de *X. gladius*, puede ser una ventaja para sobrellevar la potencial dinámica de la estructura de las tramas tróficas; sin embargo, los efectos podrían ser adversos para las poblaciones de *I. oxyrinchus* que no tienen a los cefalópodos como ítem presa dominante en su dieta (Klarian *et al.* 2018), por lo que la reducción de sus potenciales presas podría impulsar un incremento de la competencia por ellas, generando un mayor grado de amenaza para sus poblaciones (Polis & Holt 1992).

Si bien los modelos mixtos de dieta proporcionaron una visión clara respecto de los patrones de alimentación de los depredadores tope del PSO, la dieta de los depredadores está determinada por muchos componentes ecológicos, incluido el comportamiento de alimentación, la variabilidad espaciotemporal del uso del hábitat, la diversidad y disponibilidad de presas y su aporte energético, además de sus interacciones interespecíficas e intraespecíficas y el

forzamiento ambiental (e.g Alegre *et al.* 2015), por lo que estos resultados proporcionan solo el primer paso para comprender la dinámica de las tramas tróficas, por lo que son necesarios estudios que pongan a prueba hipótesis relacionadas con estos patrones.

Agradecimientos

Al programa de Recursos Altamente Migratorios del Instituto de Fomento Pesquero (IFOP) y sus profesionales, por su trabajo en la recolección y procesamiento de muestras utilizadas en este estudio.

Literatura citada

Abib N, A Laglaoui, A Arakrak, M, Bakkali. 2017. The role of fish in the diet of swordfish (*Xiphias gladius*) in the Strait of Gibraltar. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 98(4): 1-13.

Acuña E, JC Villarroel & R Grau. 2002. Fauna íctica asociada a la pesquería de pez espada (*Xiphias gladius* Linnaeus). *Gayana* 66(2): 263-267.

Alegre A, A Bertrand, M Espino, P Espinoza, T Dioses, M Ñiquen, I Navarro, M Simier & F Ménard. 2015. Diet diversity of jack and chub mackerels and ecosystem changes in the northern Humboldt Current system: A long-term study. *Progress in Oceanography*. 137: 299-313.

Baum J & D Worm. 2009. Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. *Journal of Animal Ecology* 78(4): 699-714.

Barbieri M, E. Yañez, L. Ortiz & A. González. 1990. La pesquería del pez espada: tendencias y perspectivas. *Perspectiva de la actividad pesquera en Chile*. Escuela de Ciencias del Mar, UCV, Valparaíso 195-214 pp.

Barría P, A González, S Mora, D Devia, L Cid, H Miranda & J Ortega. 2017. Seguimiento de estado de situación de las principales pesquerías nacionales. Investigación situación recursos altamente migratorios, 2016. Informe final. Valparaíso.

Belleggia M, J Colonello, F Cortés & D Figueroa. 2021. Eating catch of the day: the diet of porbeagle shark *Lamna nasus* (Bonnaterre 1788) based on stomach content analysis, and the interaction with trawl fisheries in the south-western Atlantic (52° S–56° S). *Journal of Fish Biology*, 1:1-11.

Brown SC, JJ Bizarro, GM Cailliet, DA Ebert. 2012. Breaking with tradition: Redefining measures for diet description with a case study of the Aleutian skate *Bathyraja aleutica* (Gilbert 1896). *Environmental Biology of Fishes* 95: 3-20.

Bustamante C & MB Bennett. 2013. Insights into the reproductive biology and fisheries of two commercially exploited species, shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) and blue shark (*Prionace glauca*), in the south-east Pacific Ocean. *Fisheries Research* 143: 174-183.

Chancollon O, C Pusineri & V Ridoux. 2006. Food and feeding ecology of Northeast Atlantic swordfish (*Xiphias gladius*) off the Bay of Biscay. *ICES Journal of Marine Science* 63: 1075-1085.

Chong J & M Aguayo. 2009. Edad y crecimiento del pez espada (*Xiphias gladius* Linnaeus, 1758) en el Pacífico suroriental (Diciembre 1994-Septiembre 1996). *Latin American Journal of Aquatic Research* 37(1): 1-15.

Cohen D, T Inada, T Iwamoto & N Scialabba. 1990. FAO species catalogue. Vol. 10. Gadiform fishes of the world (Order Gadiformes). An annotated and illustrated catalogue of cods, hakes, grenadiers and other gadiform fishes known to date. *FAO Fisheries Synopsis* 125(10): 1-442.

Cortés E. 2000. Life History Patterns and Correlations in Sharks. *Reviews in Fisheries Science*, 8(4), 299– 344.

Daza, E. 2002. Dinámica trófica del pez espada *Xiphias gladius* Linnaeus, 1758, asociada a la pesquería del recurso en el Pacífico sur oriental. Tesis de Biología Marina, Universidad de Concepción, Concepción, 120 pp.

Dean M, J Bizzarro, A Summers. 2007. The evolution of cranial design, diet, and feeding mechanisms in batoid fishes. *Integrative and Comparative Biology* 47:70–81.

Doubleday Zoë, T Prowse, A Arkhipkin, G Pierce, J Semmens, M Steer, S Leporati, S Lourenço, A Quetglas, W Sauer & B. Gillanders. 2016, Global proliferation of cephalopods. *Current Biology* 26: 387-407.

Ebert 2002. Ontogenetic changes in the diet of the sevengill shark (*Notorynchus cepedianus*). Marine and Freshwater Research 53: 517–523.

Espíndola F, R Vega & E Yáñez. 2009. Identification of the spatial-temporal distribution pattern of swordfish (*Xiphias gladius*) in the southeastern Pacific. Latin American Journal of Aquatic Research 37(1): 43-57.

Espinoza M, SE Munroe, TM Clarke, AT Fisk, IS Wehrtmann. 2015. Feeding ecology of common demersal elasmobranch species in the Pacific coast of Costa Rica inferred from stable isotope and stomach content analyses. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 470: 12-25.

Estupiñán C, F Galván-Magaña, A Sánchez-González, F Elorriaga-Verplancken, A Delgado-Huerta, D Páez-Rosas. 2019. Dietary ontogeny of the blue shark, *Prionace glauca*, based on the analysis of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in vertebrae. Marine Biology 166:101.

Francis M & C Duffy. 2009. Length at maturity in three pelagic sharks (*Lamna nasus*, *Isurus oxyrinchus*, and *Prionace glauca*) from New Zealand. Fish. Bull. 103:489–500.

Fritsches K, R Brill & E. Warrant. 2005. Warm Eyes Provide Superior Vision in Swordfishes. Current Biology. 15: 55-58.

Gallagher A, D Shiffman, E Byrnes, C Hammerschlag-Peyer & N. Hammerschlag. 2017. Patterns of resource use and isotopic niche overlap among three species of sharks occurring within a protected subtropical estuary. Aquatic Ecology 51: 435-448.

Garcia S & K Cochrane. 2005. Ecosystem approach to fisheries: a review of implementation guidelines. Journal of Marine Science 62: 311-318.

Griffiths SP, Young JW, Lansdell JW, Campbell RA, Hampton J, Hoyle SD, Langley A, Bromhead D, Hinton MG. 2010. Ecological effects of longline fishing and climate change on the pelagic ecosystem off eastern Australia. Reviews in Fish Biology and Fisheries 20:239–272.

Heithaus M, A Frid, AJ Wirsing, B Worm. 2008. Predicting ecological consequences of marine top predator declines. Trends in Ecology and Evolution 23(4):

Hernández-García V. 1995. The diet of the swordfish *Xiphias gladius* Linnaeus, 1758, in the Central East Atlantic, with emphasis on the role of cephalopods. US Fish. Bull., 93: 403-411.

Hernandez-Aguilar S, O Escobar, F Galvan & L Abitia. 2015. Trophic ecology of the blue shark (*Prionace glauca*) based on stable isotopes ($d^{13}C$ and $d^{15}N$) and stomach content. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom: 1-8.

Hyslop E. 1980. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. J Fish Biol, 17(4): 411-429.

Hu G, R Boenishd, C Gao, B Li, X Chen, Y Chen & AE Puntg. 2019. Spatio-temporal variability in trophic ecology of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the southeastern Pacific: Insights from isotopic signatures in beaks Fisheries Research 212: 56-62.

Ibáñez C, C González & L Cubillos. 2003. Dieta del pez espada *Xiphias gladius* Linnaeus, 1758, en aguas oceánicas de Chile central en invierno de 2003. Investigaciones marinas 32(2): 113-120.

Ibáñez C, R Sepúlveda, P Ulloa, F Keyl & M Pardo-Gandarillas. 2015. The biology and ecology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda) in Chilean waters: a review. Latin American Journal of Aquatic Research 43(3): 402-414

Jackson A, R Inger, A Parnell & S Bearhop. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. J. Anim. Ecol., 80: 595-602.

Keyl F, J Arguelles, L Mariategui, R Tapur, M Wolff, M and C Yamashiro. 2008. A Hypothesis on range expansion and spatio-temporal shifts in size-at-maturity of jumbo squid (*Dosidicus Gigas*) in the easter Pacific Ocean 49: 119-128.

Kim SL, Casper DR, Galván-Magaña F, Ochoa-Díaz R, Hernández-Aguilar SB, Koch PL. 2012. Carbon and nitrogen discrimination factors for elasmobranch soft tissues based on a long-term controlled feeding study. Environmental Biology of Fishes 95: 37-52.

Klarian S, A Cornejo, P Sallaberry-Pincheira, P Barría & R Meléndez. 2016. Assessing the trophic position of two sharks from the open waters of the southeastern Pacific Ocean. Latin American Journal of Aquatic Research 44(2): 429-432.

Klarian S, C Canales-Cerro, P Barría, P Zárate, F Concha, S Hernández, M Heidemeyer, P Sallaberry-Pincheira & R Meléndez. 2018. New insights on trophic ecology of blue (*Prionace glauca*) and mako sharks (*Isurus oxyrinchus*) from the oceanic eastern South Pacific. Marine Biology Research 14(2): 173-182.

Kohler NE, PA Turner, JJ Hoey, LJ Natanson, R Briggs. 2002. Tag and recapture data for three pelagic shark species, blue shark (*Prionace glauca*), shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*), and Porbeagle (*Lamna nasus*) in the North Atlantic Ocean. Col.Vol. Sci.Pap. ICCAT 54(4): 1231-1260.

Kubodera T, H Watanabe & T Ichii. 2007. Feeding habits of the blue shark, *Prionace glauca*, and salmon shark, *Lamna ditropis*, in the transition region of the Western North Pacific. Reviews in Fish Biology and Fisheries 17: 111-124.

Layman C, D Arrington, CG Montaña & DM Post. 2007a. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?. Ecology 88: 42-48.

Letelier S, R Meléndez, E Carreño, S Lopez & P Barría 2009. Alimentación y relaciones tróficas del pez espada (*Xiphias gladius* Linnaeus, 1758), frente a Chile centro-norte durante 2005. Latin American Journal of Aquatic Research 37(1): 107-119.

Logan J, W Golet, S Smith, J Neilson, L Van Guelpen. 2020. Broadbill swordfish (*Xiphias gladius*) foraging and vertical movements in the north-west Atlantic.

López S, R Meléndez & B Patricio. 2009. Alimentación del tiburón marrajo *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810 (Lamniformes: Lamnidae) en el Pacífico suroriental. Revista de Biología Marina y Oceanografía 44(2): 439-451.

López S, R Meléndez & P Barría. 2010. Preliminary diet analysis of the blue shark *Prionace glauca* in the eastern South Pacific. Revista de Biología Marina y Oceanografía 45(1): 745-749.

Lucifora L, García V, Menni R, Escalante A, Hozbor N. 2008. Effects of body size, age and maturity stage on diet in a large shark: ecological and applied implications. Ecology Research 24: 109-118.

Machovsky G & D Raubenheimer. 2019. The Nutritional Ecology of Marine Apex Predators. Annual Review of Marine Science. 11:14.

Majdi N, N Hette-Tronquart, E Auclair, A Bec, T Chauvelon, B Cognie, M Danger, P Decottignies, A Dressier, C Desvillettes, S Dubois, C Dupuy, C Fritsch, C Gaucherel, M Hedde, F Jabot, S Lefebvre, MP Marzloff, B Pey, N Peyard, T Powolny, R Sabbadin, E Thebault & ME Perga. 2018. There's no harm in having too much: a comprehensive toolbox of methods in trophic ecology. Food Webs 17: e00100.

Myers R, J Baum, T. Shepherd, S Powers & C Peterson. 2007. Cascading Effects of the Loss of Apex Predatory Sharks from a Coastal Ocean. *Science* 315: 1846-1850.

Nakamura I. 1986. Important fishes trawled off Patagonia, 369 pp. Japan Marine Fishery Resource Research Center, Tokyo

Newsome S, C Martínez del Rio, S Bearhop & D Phillips. 2007. A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5: 429–436.

Pacoureau N, L C Rigby, P Kyne, R. Sherley, H Winker, JK Carlson, S Fordham, R Barreto, D Fernando, M Francis, R Jabado, K Herman, K Liu, A Marshall, R Pollom, E Romanov, C Simpfendorfer, J Yin, H. Kindsvater & N Dulvy. 2020. Half a century of global decline in oceanic sharks and rays. *Nature* 589: 563-571.

Papastamatiou Y, B Wetherbee, C Lowe, G Crow. 2006. Distribution and diet of four species of carcharhinid shark in the Hawaiian Islands: evidence for resource partitioning and competitive exclusion. *Marine Ecology Progress Series* 320: 239-251.

Post DM. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83 (3), 703–718.

Polis & Holt 1992. Intraguild Predation: The Dynamics of Complex Trophic Interaction 7 (5)

Queiroz N, N Humphries, A Couto, M Vedor, I da Costa, A Sequeira, G Mucientes, A Santos, F Abascal, D Abercrombie, K Abrantes, D Acuña-Marrero, A Afonso, P Afonso, D Anders, G Araujo, R Arauz, P Bach, A Barnett, D Bernal, M Berumen, S Bessudo-Lion, N Bezerra, A Blaison, B Block, M Bond, R Bonfil, R Bradford, C Braun, E Brooks, A Brooks, J Brown, B Bruce, M Byrne, S Campana, A. Carlisle, D Chapman, T Chapple, J Chisholm, C Clarke, E Clua, J Cochran, E Crochelet, L Dagorn, R Daly, D Devia-Cortés, T. Doyle, M Drew, C Duffy, T Erikson, E Espinoza, L Ferreira, F Ferretti, J Filmalter, G Fischer, R Fitzpatrick, J Fontes, F Forget, M Fowler, M Francis, A Gallagher, E Gennari, S Goldsworthy, M Gollock, J Green60, J Gustafson, T Guttridge, H Guzman, N Hammerschlag, L Harman, F Hazin, M Heard, A Hearn, J Holdsworth, B Holmes, L Howey, M Hoyos, R Hueter, N Hussey, C Huveneers, D Irion, D Jacoby, O Jewell, R Johnson, L Jordan, S Jorgensen, W Joyce, C Daly, J Ketchum, A Klimley, A Kock, P Koen, F Ladino, F Lana, J Lea, F Llewellyn, W Lyon, A MacDonnell, B Macena, H Marshall, J McAllister, R McAuley, M Meýer, J Morris, E Nelson, Y Papastamatiou, T Patterson, C Peñaherrera-Palma, J Pepperell, S Pierce, F Poisson, L Quintero, A Richardson, P Rogers, C Rohner, D Rowat, M Samoily, J Semmens, M Sheaves, G Shillinger, M Shivji, S Singh, G Skomal, M Smale, L Snyders, G Soler, M Soria, K Stehfest, J Stevens, S Thorrold, M

Tolotti, A Towner, P Travassos, J Tyminski, F Vandeperre, J Vaudo, Y Watanabe, S Weber, B Wetherbee, T White, S Williams, P Zárate, R Harcourt, G Hays, M Meekan, M Thums, X Irigoien, V Eguiluz, C Duarte, L Sousa, S Simpson, E Southall & D Sims. 2020. Global spatial risk assessment of sharks under the footprint of fisheries. *Nature* 572: 461-466.

Rocha F. 2003. Biología, ecología, cultivo y pesquerías de cefalópodos. Curso de Postgrado, 207 pp. Universidad Austral de Chile, Instituto de Investigaciones Marinas (CSIC), Valdivia /Vigo.

Salman A. 2004. The role of cephalopods in the diet of swordfish (*Xiphias gladius* Linnaeus, 1758) in the Aegean Sea (Eastern Mediterranean). *Bulletin of Marine Science* 74, 21–29.

Sanford E, M Roth, G Johns, J Wares, G. Somero. 2003. Local Selection and Latitudinal Variation in a Marine Predator-Prey Interaction. *Science*. 300: 1135 – 1137.

Stock B & X Semmens. 2013. MixSIAR GUI User Manual. Version 3.1. <https://github.com/brianstock/MixSIAR>. doi:10. 5281/zenodo.56159.

Velasco 2015. Hábitos alimenticios e isótopos de ^{13}C y ^{15}N del tiburón mako *Isurus oxyrinchus* (Rafinesque, 1810) en la costa occidental de Baja California Sur, Tesis. Instituto Politécnico Nacional. La Paz, Baja California Sur 103 pp.

Wieters E, S Gaines, S Navarrete, C Blanchette & B Menge. 2008. Scales of Dispersal and the Biogeography of Marine Predator-Prey Interactions. *The American Naturalist* 171(3): 405–417.

Yáñez E. 2009. Environmental conditions associated with swordfish size compositions and catches off the Chilean coast. *Latin American Journal of Aquatic Research* 37(1), 71-81.

Young JW, BP Hunt, T Cook, J Llopiz, E Hazen, H Pethybrigde, D Ceccarelli, A Lorrain, RJ Olson, V Allain, C Menkes, T Patterson, S Nicol, P Lehodey, RJ Kloser, H Arrizabalaga, CA Choy. 2015. The trophodynamics of marine top predators: current knowledge, recent advances and challenges. *Deep-Sea Research II* 113:170–187.

Zárate P 1997. Biología reproductiva del pez espada *Xiphias gladius* Linnaeus, 1758 en aguas chilenas, Tesis, Universidad Católica del Norte, Coquimbo 111 pp,

Zárate P, Cari I, Clavijo L, Azócar J, Saavedra JC, Devia D, Salinas C, Klarian S, Harrod C, Vargas F, Fernandoy F, Moreno Y, Cárcamo C, Quintanilla I, Curaz S, Julca J, Fernández M, Benidraña L, Hucke R, Viddi F, LaCasella E, Roden S, Dutton PH, Bello R,

González D 2019. Pesquería Recursos Altamente Migratorios, Enfoque Ecosistémico, año 2018. Informe Final. Convenio de Desempeño 2018. Instituto de Fomento Pesquero. 374 pp.

Zárate P, I Cari, L Clavijo, D Devia, P Romero, L Bedriñana, R Hucke, F Viddi, J Acosta, J Bonicelli, U Cifuentes, A Bustamante, R Bello, E Quiroga, N Salinas, C Muñoz, C Vásquez. 2021. Pesquería Recursos Altamente Migratorios, Enfoque Ecosistémico, año 2020. Informe Final. Convenio de Desempeño 2020. Instituto de Fomento Pesquero. 476 pp. más anexos.

TABLAS

Tabla 1. Grupos funcionales de las presas identificadas en los análisis de contenido estomacal y sus señales isotópicas (± 1 SD).

Ítem	Grupo	N	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	Taxas
ALEP	Barracuda	6	$-16,8 \pm 1,6$	$20,8 \pm 0,6$	<i>Alepisaurus ferox</i>
CEF	Cefalópodos	138	$-16,4 \pm 2,2$	$19,5 \pm 2,1$	<i>Todarodes filippovae</i> <i>Doscidicus gigas</i> <i>Onychoteuthis sp.</i> Cefalópodos indet.
CRU	Crustáceos	15	$-17,2 \pm 1,5$	$18,6 \pm 2,6$	Crustáceos indet.
JUR	Mackerel	49	$-16,7 \pm 2,0$	$18,3 \pm 3,4$	<i>Trachurus murphyi</i> <i>Scomber japonicus</i>
MAM*	Mamíferos	5	$-17,9 \pm 1,4$	$14,8 \pm 3,7$	Delphinidae Mamíferos indet.
MIC	Mictófidos	21	$-16,3 \pm 2,1$	$19,8 \pm 1,6$	Mictófidos indet.
PECPEQ	Peces pequeños	21	$-18,3 \pm 2,4$	$17,0 \pm 2,2$	<i>Cubiceps pararradiatus</i> <i>Bleekeria spp.</i> Sygnathidae Peces indet.
TIB	Condriictios	1	$-13,9 \pm 1,0$	$22,2 \pm 1,0$	<i>Isurus oxyrinchus</i> Carcharhinidae Tiburones indet.
TUNA	Atún	16	$-15,6 \pm 1,1$	$20,5 \pm 1,2$	<i>Thunnus spp.</i>
XIPHIAS	Pez espada	1	$-14,1 \pm 1,0$	$17,0 \pm 1,0$	<i>Xiphias gladius</i>

*Señales isotópicas extraídas de Klarian *et al.* (2018).

Tabla 2. Área de superposición de nicho isotópico corregida por tamaño de muestra para depredadores tope que cohabitan en el PSO (SEAc)

Interacción	<i>X. gladius</i> (17,29 ‰ ²)	<i>P. glauca</i> (4,07 ‰ ²)	<i>I. oxyrinchus</i> (5,37 ‰ ²)	<i>L. nasus</i> (6,22 ‰ ²)
<i>X. gladius</i>	X	1,35	1,46	5,44
<i>P. glauca</i>	1,35	X	3,28	0,08
<i>I. oxyrinchus</i>	1,46	3,28	X	0,46
<i>L. nasus</i>	5,44	0,08	0,46	X

Tabla 3. Señales isotópicas (± 1 SD) de tejido muscular de depredadores que cohabitan en el PSO separados por su estado de madurez sexual

Depredador	Estado	N	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
<i>X. gladius</i>	Inmaduro	27	-16,1 \pm 2,5	17,3 \pm 2,4
	Maduro	128	-15,7 \pm 1,9	18,0 \pm 2,3
<i>P. glauca</i>	Inmaduro	85	-16,7 \pm 1,4**	20,3 \pm 1,5***
	Maduro	19	-15,1 \pm 1,7**	19,0 \pm 1,9***
<i>I. oxyrinchus</i>	Inmaduro	105	-16,7 \pm 1,5	20,5 \pm 1,9
	Maduro	5	-16,6 \pm 0,9	20,4 \pm 1,3
<i>L. nasus</i>	Inmaduro	48	-17,5 \pm 1,1*	17,9 \pm 2,5***
	Maduro	36	-17,8 \pm 1,1*	16,4 \pm 3,0***

Diferencias significativas intraespecíficas en señales isotópicas (Test U de Mann Whitney

* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,00001$)

FIGURAS

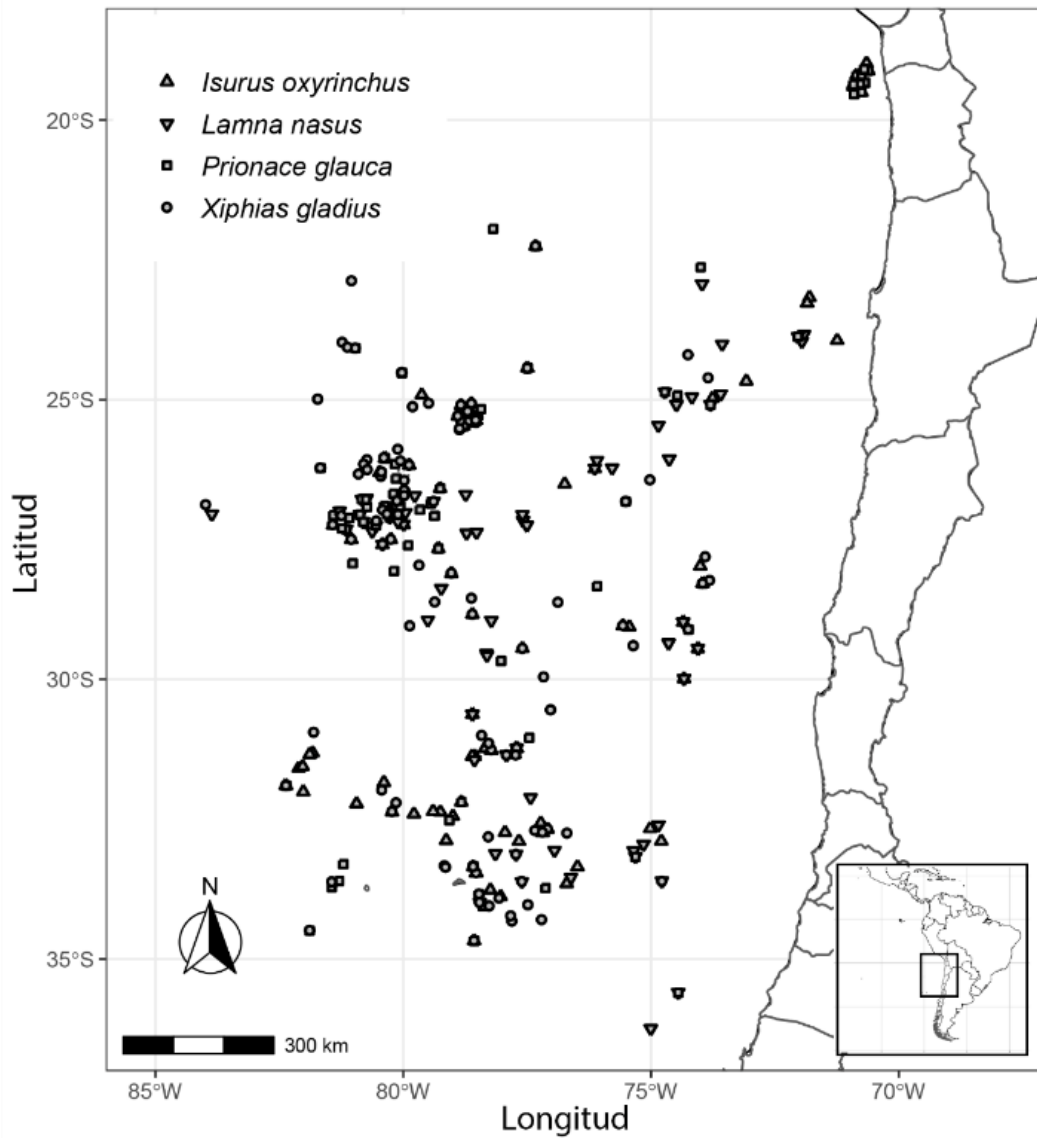


Figura 1. Mapa del área de estudio en el Pacífico Sur Oriental. Se señalan los puntos de captura de *I. oxyrinchus*, *L. nasus*, *P. glauca*, *X. gladius* y divisiones políticas regionales de Chile.

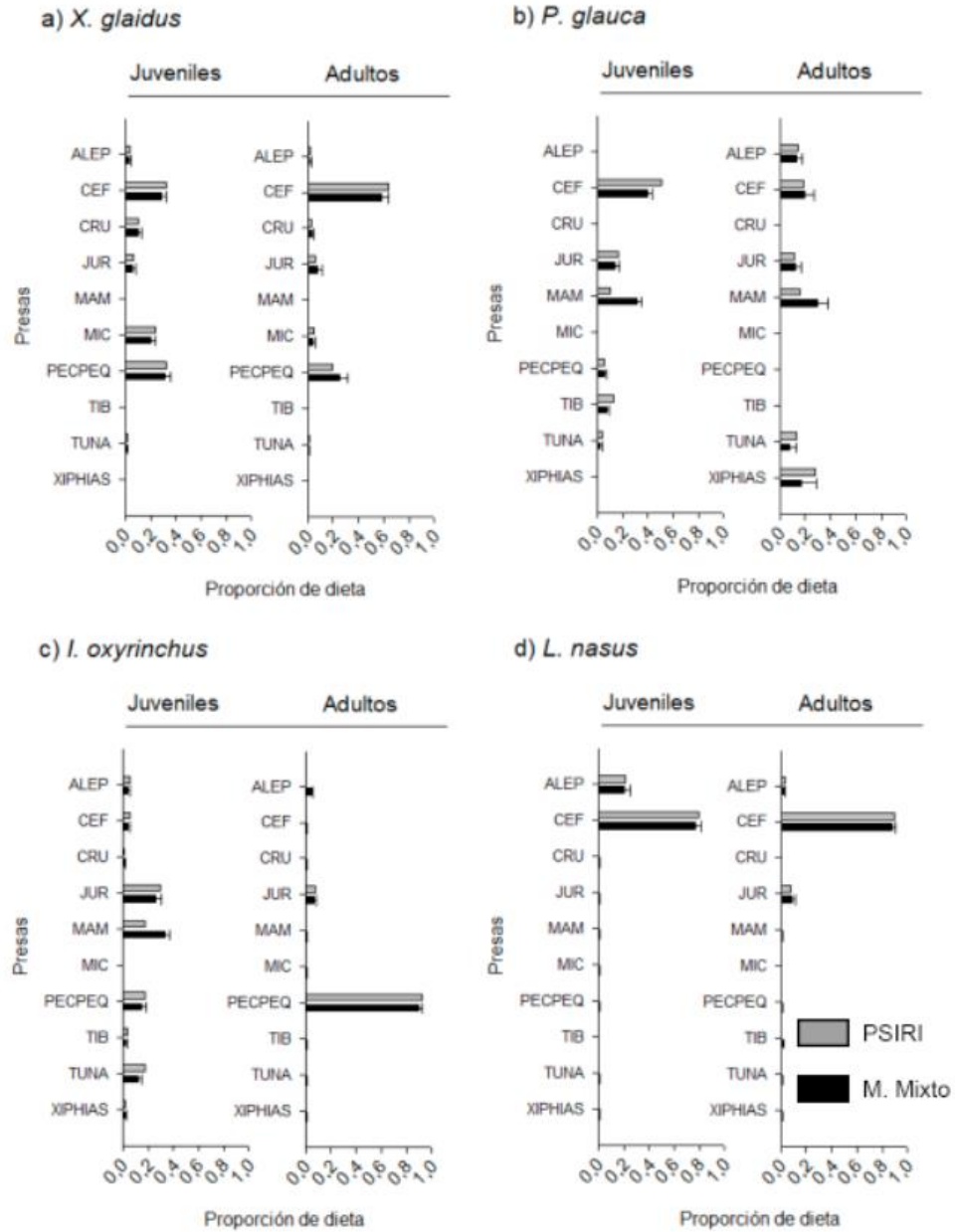


Figura 2. Contribución de las presas en la dieta de depredadores. Las barras negras indican la contribución determinada a partir de los modelos mixtos de dieta (+ 1 SD), mientras que la barra gris corresponde a los resultados del análisis del contenido estomacal (%PSIRI de cada presa).

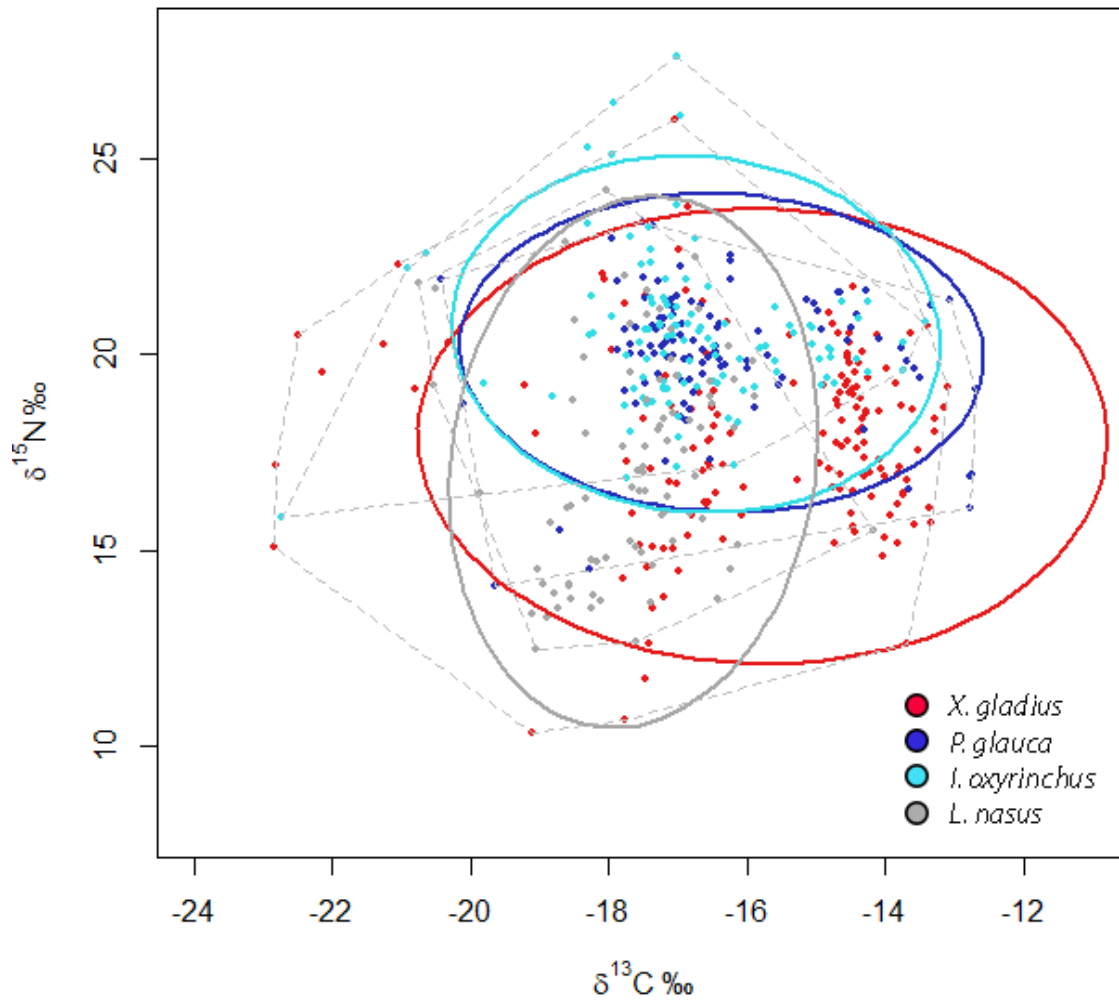


Figura 3. Señales isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ correspondientes a *X. gladius* (rojo), *P. glauca* (azul), *I. oxyrinchus* (celeste) y *L. nasus* (gris) capturados entre los años 2015 y 2018. Las líneas discontinuas muestran extremos convexos de todas las muestras (Convex Hull Area) de una especie determinada, mientras que las líneas gruesas de color corresponden a elipses bivariadas para cada especie con un intervalo de confianza del 95% (SEAc).

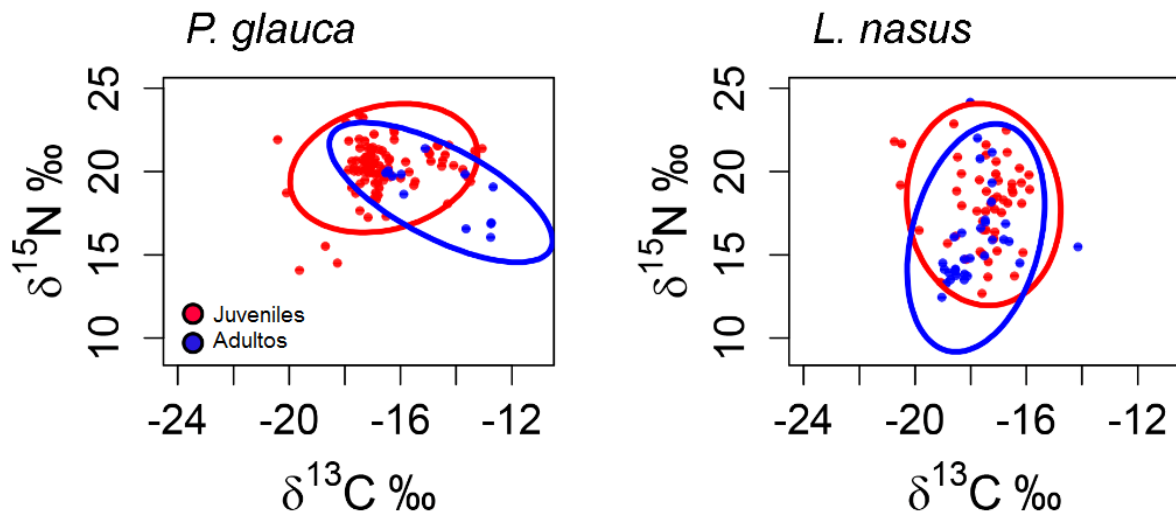


Figura 4. Señales isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de depredadores *P. glauca* y *L. nasus* según su estado de madurez sexual y elipses bivariadas con un intervalo de confianza del 95%. (SEAc)

CAPÍTULO 2

Variabilidad en la ecología trófica de depredadores tope que cohabitan en las aguas oceánicas del Pacífico Sur Oriental: Una aproximación bajo un Modelo CART

Short title: Variabilidad de la dieta de depredadores coocurrentes del PSO

Resumen

El estudio de la trofodinámica de los organismos que habitan en los ecosistemas pelágicos es un componente esencial para adquirir un mayor grado de comprensión sobre funcionamiento de las tramas tróficas y de los ecosistemas. Sin embargo, los estudios sobre la variabilidad de la ecología trófica de depredadores tope que cohabitan en el Pacífico Sur Oriental (PSO) aún se encuentran poco desarrollados. En el presente estudio se analizaron 224 estómagos de tres especies de depredadores tope correspondientes a *Xiphias gladius* (n=158), *Prionace glauca* (n=34) e *Isurus oxyrinchus* (n=32) capturados entre los años 2015 y 2018. Los análisis de contenido estomacal permitieron la identificación de los cefalópodos y peces óseos como los ítems presa dominantes de los depredadores estudiados, con aportes ocasionales de mamíferos marinos y tiburones en la dieta de *I. oxyrinchus* y *P. glauca*. Para analizar la variabilidad intraespecífica de los patrones de dieta, se utilizó un modelo de árbol de clasificación CART en función de covariables espaciotemporales, talla y sexo. El modelo permitió la identificación de dietas diferenciadas asociadas a variables espaciales, que es una característica común expresada por depredadores generalistas/oportunistas. La talla de los depredadores también se identificó como una covariable determinante para estructurar la dieta de *X. gladius* y *P. glauca*, lo que probablemente sea producto de mayores requerimientos energéticos de individuos grandes y cambios en sus capacidades sensoriales que influirían sobre su capacidad de depredar ciertas presas. Finalmente, este trabajo aportó nuevos antecedentes sobre la ecología trófica de los depredadores tope, proporcionando una nueva visión sobre la dinámica de los ecosistemas marinos del Pacífico Sur Oriental.

Keywords: ecología trófica, Pacífico Sur Oriental, depredadores tope, modelos mixtos

Introducción

El conocimiento y la caracterización de las relaciones tróficas de organismos marinos son componentes clave para alcanzar un mayor grado de comprensión sobre funcionamiento de las tramas tróficas (e.g Griffiths *et al.* 2010). En este sentido, es particularmente relevante la profundización de los antecedentes relacionados con la ecología trófica de depredadores tope, ya que, debido a las características y hábitos de su dieta, ejercen un fuerte control sobre la distribución y abundancia de mesodepredadores (e.g Baum & Worm 2009), estructurando las tramas tróficas y reflejando el estado de salud de los ecosistemas (e.g Heithaus *et al.* 2008).

En los ecosistemas pelágicos del Pacífico Sur Oriental (PSO), uno de los depredadores que tiene un mayor grado de interacción con pesquerías corresponde al pez espada (*Xiphias gladius*), cuya pesquería se caracteriza por alcanzar elevadas tasas de captura de fauna asociada de diversas especies (Zárate *et al.* 2021), entre ellas dos especies de depredadores tope del PSO, el tiburón azulejo (*Prionace glauca*) y el tiburón marrajo (*Isurus oxyrinchus*) (Klarian *et al.* 2018, Zárate *et al.* 2019, 2021). Además, a menor escala se desarrolla una pesquería que tiene como objetivo a estos tiburones, incrementando la presión pesquera sobre estas especies (Barría *et al.* 2017). Esto resulta preocupante si se considera que debido a su lento crecimiento, edad tardía de maduración y baja fecundidad, las poblaciones de elasmobranquios han disminuido sostenidamente a lo largo del mundo (e.g Myers *et al.* 2007), calificándolos como especies particularmente vulnerables ante la acción de pesquerías (Queiroz *et al.* 2021) y con pocas probabilidades de recuperarse rápidamente de la sobreexplotación (Cortés 2000).

Además, se ha descrito que una consistente remoción de estos depredadores podría potencialmente generar efectos de cascada trófica (Baum & Worm 2007, Heithaus *et al.* 2008), provocando cambios en la distribución, búsqueda de alimento y el uso del hábitat de sus presas (e.g Madin *et al.* 2010, Barnett & Semmens 2012), alterando la estructura y funcionalidad de los ecosistemas (e.g Heithaus *et al.* 2008 Griffiths *et al.* 2010). Particularmente vulnerable son las poblaciones de *I. oxyrinchus* que tiene un potencial reproductivo muy bajo (Bustamante & Bennet 2012), por lo que sus poblaciones podrían encontrarse bajo graves amenazas (Canales-Cerro *et al.* 2015, Zárate *et al.* 2019). En este contexto, los estudios de la ecología trófica son fundamentales (Majdi *et al.* 2015), ya que permiten comprender las relaciones depredador-presa, analizar los flujos de energía del ecosistema y describir la influencia de las especies sobre la estructura comunitaria (Majdi *et al.* 2017), proporcionando antecedentes que son indispensables para el desarrollo de planes de manejo pesquero que garanticen sustentabilidad de los recursos y de los ecosistemas (Sutinen & Soboi 2003).

En la actualidad, los estudios disponibles relacionados con ecología trófica de los depredadores tope del PSO se han centrado en describir cualitativa y cuantitativamente la dieta de los depredadores (e.g Letelier *et al.* 2009, Klarian *et al.* 2018, Zárate *et al.* 2021), pero usualmente sus análisis presentan sesgos hacia algunos aspectos de la dinámica trófica (Letelier *et al.* 2009), omitiendo probables fuentes de variabilidad de los patrones tróficos, como el componente espaciotemporal, la talla o sexo (e.g Letelier *et al.* 2009, Young *et al.* 2015). En efecto, la variabilidad espaciotemporal del hábitat puede condicionar la disponibilidad de presas y por consiguiente la dieta de los depredadores (e.g Perry & Omer 2003), del mismo modo que las características fisiológicas de los depredadores, tales como la talla o el sexo, pueden

influenciar el comportamiento del depredador y por lo tanto el acceso a presas, por lo que son factores necesarios a considerar en los estudios tróficos de los depredadores (e.g Lucifora *et al.* 2015, Kuhnert *et al.* 2016).

Para abordar esta variabilidad dietaria se propone analizar los patrones tróficos de *I. oxyrinchus*, *P. glauca* y *X. gladius* bajo un modelo de árbol de clasificación CART (Classification Association and Regression Trees). Este modelo fue creado por Breiman (1984) y consiste en un enfoque no paramétrico, que permite la identificación de la variable independiente que mejor agrupa un conjunto determinado de datos (Kuhnert *et al.* 2012). Los árboles de clasificación son un método utilizado en diversas disciplinas como modelo de predicción y usualmente son representados como diagramas de flujo que basan su división mediante una regla determinada (Kuhnert *et al.* 2012). En estudios de ecología trófica, el modelo de árbol de clasificación permite agrupar a individuos que presentan una dieta similar, utilizando covariables de entrada que actúan como regla para su agrupación, siendo un enfoque de gran utilidad para analizar la variabilidad intraespecífica de los patrones tróficos de los depredadores marinos (e.g Kuhnert *et al.* 2012, Duffy *et al.* 2017). En este contexto, el objetivo de esta investigación fue caracterizar la variabilidad de los patrones tróficos de depredadores coocurrentes del PSO por medio del análisis de modelos CART, proporcionando una nueva visión sobre la ecología trófica de estas especies y las tramas tróficas del Pacífico Sur Oriental.

Materiales y métodos

Área de estudio y colecta de depredadores tope

El área de estudio corresponde a las regiones oceánicas de la zona centro-norte de Chile ubicada en el PSO (18°~40° S; 75°~85° W) (Fig. 1), que se caracteriza por presentar condiciones ambientales dominadas por el sistema de corriente de Humboldt (Yáñez 2009), con aguas ricas en nutrientes en estratos superficiales que favorecen la producción de fitoplancton (Espíndola *et al.* 2009) y sustentan una gran biomasa de organismos de diversos taxa y niveles tróficos (Yáñez 2009). Para el periodo 2015-2018, mediante la acción de la flota redera y palangrera dirigida a *X. gladius*, se capturaron ejemplares de esta especie (n=158), además de los tiburones *P. glauca* (n=34) e *I. oxyrinchus* (n=32) como fauna acompañante. La captura y posterior procesamiento de muestras se realizó bajo el Programa de Seguimiento de Recursos Altamente Migratorios del Instituto de Fomento Pesquero (IFOP).

Se registró la talla de *X. gladius* midiendo desde el extremo anterior de la mandíbula inferior, hasta la horquilla de la aleta caudal, mientras que para *P. glauca* e *I. oxyrinchus* la talla se determinó midiendo desde punta del rostro hasta la horquilla de la cola, que son medidas estándar para estas especies (e.g Barria *et al.* 2017). A cada individuo se le realizó una disección para extraer el estómago y se le registró el sexo. Las muestras de tejido estomacal se almacenaron para su posterior análisis.

Análisis de contenido estomacal

Las presas encontradas en el interior de los estómagos fueron identificadas con una lupa estereoscópica hasta el nivel más bajo posible a partir de claves y/o descripciones taxonómicas para peces (Nakamura 1986, Cohen *et al.* 1990) y moluscos (Rocha 2003). El alto grado de

digestión dificultó una precisa identificación taxonómica, por lo que las presas fueron clasificadas acorde a nueve grupos funcionales representativos, basados en el trabajo de Klarian *et al.* (2018) (Tabla 1). Se separó cada ítem presa y se calculó la proporción de biomasa que representó respecto al total de muestras identificadas, ya que se ha descrito como un buen indicador de la dieta, que es usualmente aplicado en modelos tróficos (Kuhnert *et al.* 2012). De acuerdo con lo propuesto por Kuhnert *et al.* (2012), se descartaron del análisis aquellos ítems con una contribución $< 1\%$ de la biomasa total de las presas.

Variabilidad de la composición de la dieta

La variabilidad la dieta de los depredadores tope se analizó por medio de un modelo de árbol de clasificación CART, descrito por Breiman *et al.* (1984) y ampliado por Kuhnert *et al.* (2012). Para este modelo se utilizó la proporción en biomasa de los items presa de cada individuo, como insumo de su dieta y se incorporaron las variables continuas de latitud (lat), longitud (lon), talla (LH) y variables categóricas de sexo, estación (est) y año, como covariables explicativas de la dieta observada. Como criterio de división se utilizó el Índice de Gini, de acuerdo a Breiman *et al.* (1984), que indica el grado de disimilaridad entre las presas encontradas en los estómagos, permitiendo agrupar los individuos con una composición de items presa similares.

El tamaño del árbol de clasificación se seleccionó por medio del análisis del Error de Validación Cruzada (*cv*), que proporciona antecedentes sobre el número de divisiones óptimas del modelo. Se seleccionó el árbol con el menor *cv* en las primeras divisiones del modelo, el cual es un criterio comúnmente usado para este tipo de análisis (e.g Baker & Sheaves 2005). El

modelo además permitió identificar la importancia de cada covariable en la estructuración de los patrones tróficos por medio de un ranking de importancia relativa (Breiman *et al.* 1984). Todos los procedimientos se realizaron mediante el paquete R "diet" (Kuhnert *et al.* 2012), que incorpora al paquete de árbol de clasificación "rpart" (Therneau *et al.* 2015).

La fidelidad de los patrones determinados por el modelo CART se analizaron bajo una comparación visual con un gráfico de dependencia parcial (DDP), el cual indica las relaciones entre la contribución de los items presa y las covariables estudiadas (Kuhnert *et al.* 2012). Todos los grupos definidos por el análisis CART (de todos los depredadores), fueron agrupados bajo un análisis de conglomerados utilizando al Índice de Similitud de Bray-Curtis (Bloom 1981) como método de agrupación. Este análisis permitió identificar similitud de dieta y probables patrones de competencia y/o segregación de recursos a niveles intra e interespecíficos.

Resultados

Modelos de clasificación CART para los depredadores tope del PSO

El modelo CART de *I. oxyrinchus* permitió la identificación de cuatro grupos con presas diferenciadas, representados en los cuatro nodos terminales del modelo ($cv=0,97$). La primera división fue determinada por el año de captura, registrándose una diferenciación de los individuos capturados en 2016 y 2018, respecto a los capturados en 2015 y 2017. El primer grupo se caracterizó por presentar elevados aportes de barracuda, atunes y cefalópodos en la dieta (Figs. 2a y 3a). Por otro lado, en el segundo grupo se identificaron tres nodos terminales que fueron definidos por la latitud de captura de los individuos. Los jureles fueron la presa dominante entre las latitudes 26,3° y 32,2° S, alcanzando una biomasa superior al 70% del total

de las presas identificadas (segundo nodo terminal). En latitudes bajas del área de estudio ($\text{Lat} < 26,3^\circ \text{ S}$), se registraron elevados aportes de peces pequeños (Tabla 1), cefalópodos y atunes en la dieta. Por otro lado, en latitudes altas del área de estudio ($\text{Lat} > 26,3^\circ \text{ S}$), se identificó una dominancia absoluta de peces pequeños (cuarto nodo terminal). Estos patrones permitieron identificar a la latitud como la covariable más importante para explicar la estructuración en la dieta de *I. oxyrinchus*, con una influencia menor del año, la longitud y con aportes casi nulos de las otras covariables analizadas (Fig. 2a).

El modelo CART de *I. oxyrinchus* se ajustó a lo representado por el gráfico de dependencia parcial (DDP), el cual que define a los jureles como presas de gran importancia entre las latitudes $26,3^\circ$ y $32,2^\circ \text{ S}$. Por otro lado, el gráfico DDP registró mayores aportes de jureles y peces pequeños, en zonas más orientales del área de estudio ($\text{Lon} < 78^\circ \text{ W}$) (Fig. 4a), incrementando la proporción dietaria de cefalópodos y atunes en zonas más alejadas de la costa ($\text{Lon} > 78^\circ \text{ W}$), patrón que no fue evidenciado en el modelo CART.

El modelo CART de *P. glauca* permitió la identificación de 6 nodos terminales ($\text{cv}=0,98$). Al igual que para el modelo CART de *I. oxyrinchus*, la primera división en los patrones de dieta fue determinada por el año de captura, que presentó una clara dominancia de los cefalópodos, con una importante contribución de barracudas en los individuos capturados durante 2016 y 2018 (Figs. 2b y 3b). En los años 2015 y 2017 los individuos capturados en zonas más oceánicas del área de estudio ($\text{Lon} > 80,1^\circ \text{ W}$) registraron una dominancia de jureles en la dieta (sexto nodo terminal). Los individuos más pequeños ($\text{LH} \leq 1,75\text{m}$), registraron una alta proporción de mamíferos en su dieta (tercer nodo terminal), por otro lado, los individuos de una

mayor longitud de horquilla ($LH > 1,9$ m) presentaron elevados aportes de *X. gladius* en su dieta (quinto nodo terminal). Las variables que más explicaron el modelo fueron la longitud, la longitud de horquilla y el año de captura con un aporte sustancialmente menor de las otras covariables analizadas (Figs. 2b y 3b). Los gráficos DDP para *P. glauca* mostraron una tendencia a aumentar la proporción de jureles en zonas de mayores longitudes (más oceánicas), e incrementar el aporte de cefalópodos y presas de gran tamaño como *X. gladius* y mamíferos marinos en zonas cercanas a la costa, siendo un patrón registrado por el modelo CART. Los gráficos DDP al igual que el modelo CART, identificaron a la talla como un factor determinante en la dieta de *P. glauca*, incrementando los aportes de *X. gladius* y disminuyendo la proporción de cefalópodos en individuos de mayor tamaño. Además, los mamíferos marinos tuvieron una mayor importancia en la dieta en individuos pequeños que coincide con lo expuesto en el modelo CART (Fig. 4b).

En el caso de *X. gladius*, el modelo CART identificó 8 nodos terminales ($cv=0,98$). La primera división fue definida por la talla, con una agrupación de individuos grandes ($LH > 1.67$ m) un único nodo terminal (primer nodo terminal), que presentó una alta contribución cefalópodos en la dieta, superando del 70% del total de biomasa de las presas de ese nodo (Fig. 3c). Por otro lado, individuos de menor talla, registraron una mayor contribución de peces pequeños en la dieta (sexto y octavo nodo terminal). A nivel espacial, la longitud actuó como criterio de división en una de las ramas superiores del modelo, y separó regiones más costeras del área de estudio, agrupando a individuos que depredaron preferentemente sobre peces pequeños, diferenciándola con regiones más oceánicas del área de estudio, donde los cefalópodos fueron el ítem presa dominante (Fig. 2c y Fig. 3c). En latitudes altas del área de estudio ($Lat >$

26° S), fue posible identificar un grupo que alcanzó una alta proporción de mictófidios en la dieta (>70% de biomasa), con una muy baja contribución de otros grupos presa, siendo el único grupo de estas características (quinto nodo terminal). La talla fue la variable que mejor explicó la estructuración de la dieta, con una menor influencia de las covariables espaciales (latitud – longitud) y una casi nula influencia de las variables asociadas a la dimensión temporal (Fig. 2c y Fig. 3c). Finalmente, los gráficos DDP para *X. gladius* indicaron que los individuos de mayor talla presentaron una mayor proporción de cefalópodos y jureles, respecto a los individuos pequeños, siendo una información que concuerda con los patrones identificados por el modelo CART. El gráfico DDP también registró gradientes asociados a la latitud, donde los cefalópodos tienden a disminuir su contribución en latitudes bajas, a su vez que los peces pequeños y jureles tienden a aumentar, información que se condice con lo determinado por el modelo (Fig. 4c).

Análisis interespecífico de la dieta

El análisis de conglomerados permitió la identificación del grado de similitud entre los grupos definidos a partir de los modelos CART (de todos los depredadores). Se identificaron tres conglomerados con diferentes presas dominantes: peces pequeños, cefalópodos y jureles (Fig. 5). En el conglomerado de los peces pequeños, estos superaron el 50% de contribución de la biomasa total de las presas. En este conglomerado se agruparon individuos pequeños de *X. gladius* (LH < 1,67m), que alcanzaron una alta similitud de dieta con dos grupos de *I. oxyrinchus*. En el conglomerado de los cefalópodos, fue posible identificar a cuatro grupos de *X. gladius* de diversas las tallas y regiones geográficas y dos grupos de *P. glauca* capturados en regiones más oceánicas del área de estudio. El conglomerado de los jureles fue el único en el cual se identificaron a las tres especies de depredadores estudiadas. De esta forma pertenecieron

al conglomerado, un grupo de *X. gladius*, capturado en la zona norte del área de estudio (Latitud $< 26,1^{\circ}$ S), un grupo de *I. oxyrinchus*, de individuos capturados en el sur del área de estudio (Latitud $> 26,3^{\circ}$ S) y dos grupos de *P. glauca* capturados tanto en regiones costeras como oceánicas (Fig. 3b).

Entre los grupos con mayor disimilaridad se encuentra el grupo correspondiente al cuarto nodo del modelo CART de *X. gladius* ($< 20\%$ de similitud) y a los individuos de gran tamaño de *P. glauca* agrupados en el quinto nodo terminal del modelo CART ($< 10\%$ de similitud), que son grupos con altos aportes de mictófidios y de *X. gladius*, respectivamente.

Discusión

Se realizó la primera aproximación de la variabilidad de la ecología trófica de los depredadores tope del PSO bajo el modelo de árbol de clasificación CART, proporcionando nuevos antecedentes y características de la variabilidad de la dieta a nivel intraespecífico de los depredadores. El modelo CART identificó una estructuración de los patrones de dieta todos los depredadores del PSO, con diversos grados y tipos de influencia de las variables analizadas, lo que es un indicador clave que señala la importancia de considerar estas covariables para describir y caracterizar la ecología trófica de los depredadores (Kuhnert *et al.* 2012).

Variabilidad en la composición de la dieta asociada a la talla y el sexo

Los cambios ontogenéticos en la dieta han sido descritos como usuales para una gran diversidad de especies (e.g Ibáñez *et al.* 2003, Lucifora *et al.* 2015, Klarian *et al.* 2018). Pese a ello, en un elevado número de estudios de dieta no son considerados, o son analizados desde la

implementación de clases de talla arbitrarias que no consideran patrones biológicos o ecológicos relacionados con la especie (e.g., Letelier *et al.* 2009). El modelo CART permitió identificar estos gradientes sin clasificaciones arbitrarias, proporcionando un método útil para comprender de mejor forma la dinámica de los patrones de dieta que experimentan los depredadores del PSO. Los cambios ontogenéticos de la dieta (asociados a la talla) se expresaron con mayor claridad en *X. gladius* y *P. glauca*, donde los primeros variaron de una dieta con gran aporte de peces óseos en individuos pequeños, a una dieta compuesta principalmente por cefalópodos en individuos de mayor tamaño (Fig. 3a), siendo una dinámica trófica similar a la descrita por Letelier *et al.* (2009). Por el contrario, *P. glauca* mostró una tendencia inversa, reduciendo su consumo de cefalópodos en individuos de mayor tamaño e incrementando el aporte de *X. gladius* a su dieta (Fig. 3b), resultados que difieren con los descritos para el Norte de Perú, donde las tallas menores alcanzan una alta contribución sobre peces óseos en la dieta, mientras que los individuos de mayor tamaño presentan una mayor contribución de cefalópodos en su dieta (Cordova 2018). Estas dinámicas tróficas asociadas a la talla pueden ser debido a que los individuos más grandes tienen requisitos metabólicos más altos que los más pequeños (e.g Kim *et al.* 2012) y por consecuencia deben modificar su dieta hacia presas más grandes, que proporcionan un mayor retorno energético (Lucifora *et al.* 2008). Asimismo, es probable que individuos de mayor talla sean más rápidos y eficientes para capturar presas más grandes (Espinoza *et al.* 2015), lo que explicaría el aporte de *X. gladius* a la dieta de individuos de mayor tamaño de *P. glauca*.

Se registraron importantes aportes de mamíferos marinos en la dieta de individuos pequeños de *P. glauca*, con resultados similares a los observados por Klarian *et al.* (2018),

quienes identificaron restos de delfines en análisis de contenido estomacal y modelos mixtos de dieta. La depredación de los tiburones sobre mamíferos marinos en el PSO probablemente se deba a comportamientos oportunistas de depredación sobre delfines pequeños y jóvenes (Klarian *et al.* 2018), sin embargo, Machovsky & Raubenheimer (2019) proponen que los tiburones podrían depredar selectivamente sobre capas con alto contenido lipídico de mamíferos marinos para mantener su equilibrio nutricional.

En el caso de *I. oxyrinchus*, el modelo no registró a la talla como una covariable importante en la estructuración de la dieta, sin embargo, las muestras consideradas en el presente estudio fueron en su mayor parte juveniles (indicar rango de tamaños). La baja diversificación de la dieta asociada a la talla también fue identificada por Klarian *et al.* (2018) para individuos de tallas medias y pequeñas. Sin embargo, si identificaron cambios ontogenéticos en los patrones alimentarios de *I. oxyrinchus* en individuos de gran tamaño (LH>2,65m) (no analizados en este estudio), por lo que resulta necesaria la integración de registros estomacales de individuos de mayores tallas para obtener patrones ontogénicos concluyentes. Este predominio clases de talla pequeñas es común para en esta zona del PSO (Bustamante & Bennett 2013, Klarian *et al.* 2018, Zárate *et al.* 2019), lo que sugiere que las hembras de *I. oxyrinchus* podrían utilizar esta región como una zona de crianza (Bustamante & Bennett 2013).

El modelo CART no evidenció al sexo como una variable determinante en la composición de la dieta de las especies analizadas. Este mismo patrón ya había sido descrito en el PSO para *X. gladius* por Letelier *et al.* (2009) e Ibáñez *et al.* (2003) y para *I. oxyrinchus* por López *et al.* (2009), lo que reforzaría la hipótesis de comportamientos tróficos similares entre

sexos. Se desconocen los comportamientos tróficos asociados al sexo en *P. glauca* en el área de estudio, sin embargo, en descripciones realizadas en el Atlántico Norte se ha señalado una significativa segregación espacial por sexos y por estadios de vida (Kohler *et al.* 2002). Sin perjuicio de lo anterior, la poca influencia de esta variable en el modelo, indicaría que, en caso de existir procesos de segregación espacial entre sexos en el PSO, estos no se reflejarían en los patrones de dieta.

Variabilidad espaciotemporal de la dieta de depredadores tope

El modelo CART evidenció gradientes espaciotemporales de la dieta para los tres depredadores tope estudiados, con distinta importancia y efecto para cada uno de ellos, siendo la presencia de estos patrones, una confirmación del comportamiento generalista/oportunista de estas especies (Abib *et al.* 2017). A nivel espacial, la latitud fue una variable determinante en la estructuración de la dieta de *I. oxyrinchus*, destacando a los jureles que fueron un ítem importante para latitudes medias del área de estudio (26°- 32° S), coincidente con una zona de alta productividad e intenso reclutamiento de jureles (Arcos *et al.* 2001, Yáñez *et al.* 2009).

A nivel espacial, la longitud fue una variable importante en la diferenciación de los patrones de dieta de *X. gladius* y *P. glauca*. Así es como el modelo identificó una alimentación diferenciada para *X. gladius*, con una mayor proporción de cefalópodos en aguas más oceánicas y una mayor proporción de peces óseos en las zonas más costeras (Fig. 3a), similar patrón que se ha observado en el océano Atlántico nororiental (Hernández-García 1995, Chancollon *et al.* 2006) y en el Este de Australia (Young *et al.* 2006) en donde *X. gladius* se alimentó principalmente de cefalópodos en zonas oceánicas, registrando, al igual que en este estudio, una

mayor importancia de la proximidad de la costa (variación longitudinal), por sobre la latitud, en la estructuración de la dieta (Abib *et al.* 2017). Por otro lado, *P. glauca* registró un mayor aporte de cefalópodos en zonas más costeras del área de estudio, con mayores aportes de peces óseos en regiones más oceánicas (Fig. 3b) y si bien *P. glauca* es una especie principalmente oceánica de comportamiento pelágico, se ha descrito que en ocasiones individuos de tallas pequeñas exploran los bordes continentales donde depredarían intensamente sobre cefalópodos (Córdoba 2018, Vandepierre *et al.* 2014) lo que coincidiría con los resultados obtenidos por el modelo.

El modelo CART identificó al año de captura como una variable determinante en la estructuración en la dieta de *P. glauca* e *I. oxyrinchus*, siendo la elevada presencia de barracuda en los estómagos de ambos depredadores en los periodos 2016 y 2018, uno de los componentes que provocó esta diferenciación (Figs. 3b y 3c). Esta variabilidad temporal de la dieta se puede deber a una mayor abundancia relativa de barracudas durante estos periodos, que finalmente dado el carácter generalista de estas especies, se reflejó en su dieta.

El modelo CART no identificó a la dinámica temporal como una covariable importante en la estructuración de la dieta de *X. gladius*, sin embargo, históricamente se ha registrado una variabilidad temporal en sus patrones de dieta, así es como hay registros de una amplia dominancia de peces óseos durante otoño e invierno (Espíndola *et al.* 2009), por sobre el resto de las estaciones e incluso se ha descrito que durante los años 90's la dieta de *X. gladius* estaba constituida mayoritariamente de peces óseos (Daza 2002), mientras que durante los años 2000's la dieta estuvo constituida casi en su totalidad por cefalópodos (e. Letelier *et al.* 2009), cuya variabilidad es atribuida a un incremento de presencia y abundancia del calamar de Humboldt

(*Doscidicus gigas*) en la zona centro-sur de Chile (Cubillos *et al.* 2004), dando cuenta del carácter generalista/oportunista de esta especie. La poca influencia del componente temporal en la estructuración de la dieta del presente estudio también pudo ser causada por una invisibilización producto a una mayor significancia del efecto de las otras covariables analizadas (Kuhnert *et al.* 2012).

Limitaciones del estudio

Si bien las tendencias de los gráficos de dependencia parcial mostraron patrones alimentarios similares a los obtenidos a partir de los modelos CART, la limitada escala espaciotemporal, la baja precisión en la identificación taxonómica de las presas y el limitado número y diversidad de tallas analizadas, hace necesario tomar estos resultados con cautela. Además, para contar con resultados más precisos, en futuros estudios hay que considerar factores que pueden condicionar la distribución de las presas, como por ejemplo la batimetría, la temperatura, la luminosidad y la hora del día entre otras, que podrían tener incidencia en su disponibilidad (Young *et al.* 2006) y por lo tanto son variables que pueden influir en los patrones tróficos de los depredadores. Pese a estas limitaciones, el árbol fue útil porque identificó covariables importantes y puntos de corte en los que cambió la dieta, con divisiones interpretables que coincidían las descripciones del PSO resultando un modelo válido que proporciona nuevos antecedentes sobre las complejas dinámicas de las tramas tróficas del PSO.

Agradecimientos

Al programa de Recursos Altamente Migratorios del Instituto de Fomento Pesquero (IFOP) y sus profesionales, por su trabajo en la recolección y procesamiento de muestras utilizadas en este estudio.

Literatura citada

Abib N, A Laglaoui, A Arakrak, M, Bakkali. 2017. The role of fish in the diet of swordfish (*Xiphias gladius*) in the Strait of Gibraltar. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 98(4): 1-13.

Alfaro E, A Del Solar, A Gonzalez-Pestana, N Acuña-Perales, J Coasaca, F Cordova-Zavaleta, J Alfaro-Shigueto & J C Mangel. 2017. Isotopic niches of four commercially important pelagic elasmobranch species captured by the small-scale driftnet fishery of northern Peru. *Latin American Journal of Aquatic Research* 46(2): 482-488.

Alegre A, A Bertrand, M Espino, P Espinoza, T Dioses, M Ñiquen, I Navarro, M Simier & F Ménard. 2015. Diet diversity of jack and chub mackerels and ecosystem changes in the northern Humboldt Current system: A long-term study. *Progress in Oceanography*. 137: 299-313.

Baker R & M Sheaves. 2005. Redefining the piscivore assemblage of shallow estuarine nursery habitats. *Marine Ecology Progress Series*. 291:197–213.

Baum J & D Worm. 2009. Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. *Journal of Animal Ecology* 78(4): 699-714.

Barbieri M, E. Yañez, L. Ortiz & A. González. 1990. La pesquería del pez espada: tendencias y perspectivas. *Perspectiva de la actividad pesquera en Chile*. Escuela de Ciencias del Mar, UCV, Valparaíso 195-214 pp.

Barnett A & J Semmens 2012. Sequential movement into coastal habitats and high spatial overlap of predator and prey suggest high predation pressure in protected áreas. *Oikos* 1–9.

Barría P, A González, S Mora, D Devia, L Cid, H Miranda & J Ortega. 2017. Seguimiento de estado de situación de las principales pesquerías nacionales. *Investigación situación recursos altamente migratorios, 2016*. Informe final. Valparaíso.

Bloom S. 1981. Similarity Indices in Community Studies: Potential Pitfalls. *Marine Ecology Progress Series* 5:125-128.

Breiman L, J Friedman, CJ Stone, RA Olshen. 1984. Classification and regression trees. Wadsworth, California.

Bustamante C & MB Bennett. 2013. Insights into the reproductive biology and fisheries of two commercially exploited species, shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) and blue shark (*Prionace glauca*), in the south-east Pacific Ocean. Fisheries Research 143: 174-183.

Chancollon O, C Pusineri & V Ridoux. 2006. Food and feeding ecology of Northeast Atlantic swordfish (*Xiphias gladius*) off the Bay of Biscay. ICES Journal of Marine Science 63: 1075-1085.

Cohen D, T Inada, T Iwamoto & N Scialabba. 1990. FAO species catalogue. Vol. 10. Gadiform fishes of the world (Order Gadiformes). An annotated and illustrated catalogue of cods, hakes, grenadiers and other gadiform fishes known to date. FAO Fisheries Synopsis 125(10): 1-442.

Cordova 2018. Análisis de la dieta del tiburón azul *Prionace Glauca* (Linnaeus, 1758) en la zona norte del Perú durante el 2015. Tesis. Universidad Nacional Agraria. Lima 147 pp.

Cortés E. 2000. Life History Patterns and Correlations in Sharks. Reviews in Fisheries Science, 8(4), 299– 344.

Duffy L, P Kuhnertb, HR Pethybridgec, JW. Young, RJ. Olson, JM Logand, N Goñie, E Romanov, V Allain, M Staudinger, M Abecassis, C Choy, A Hobday, M Simier, F Galván-Magañan , M Potierm , F Ménard. 2017. Global trophic ecology of yellowfin, bigeye, and albacore tunas: understanding predation on micronekton communities at ocean-basin scales. Deep-Sea Research Part II.

Ebert 2002. Ontogenetic changes in the diet of the sevengill shark (*Notorynchus cepedianus*). Marine and Freshwater Research 53: 517–523.

Espíndola F, R Vega & E Yáñez. 2009. Identification of the spatial-temporal distribution pattern of swordfish (*Xiphias gladius*) in the southeastern Pacific. Latin American Journal of Aquatic Research 37(1): 43-57.

Espinoza M, SE Munroe, TM Clarke, AT Fisk, IS Wehrtmann. 2015. Feeding ecology of common demersal elasmobranch species in the Pacific coast of Costa Rica inferred from stable isotope and stomach content analyses. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 470: 12-25.

Estupiñán C, F Galván-Magaña, A Sánchez-González, F Elorriaga-Verplancken, A Delgado-Huerta, D Páez-Rosas. 2019. Dietary ontogeny of the blue shark, *Prionace glauca*, based on the analysis of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in vertebrae. *Marine Biology* 166:101.

Griffiths SP, Young JW, Lansdell JW, Campbell RA, Hampton J, Hoyle SD, Langley A, Bromhead D, Hinton MG. 2010. Ecological effects of longline fishing and climate change on the pelagic ecosystem off eastern Australia. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 20:239–272.

Heithaus M, A Frid, AJ Wirsing, B Worm. 2008. Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in Ecology and Evolution* 23(4):

Hernández-García V. 1995. The diet of the swordfish *Xiphias gladius* Linnaeus, 1758, in the Central East Atlantic, with emphasis on the role of cephalopods. *US Fish. Bull.*, 93: 403-411.

Ibáñez CM, C González & L Cubillos. 2003. Dieta del pez espada *Xiphias gladius* Linnaeus, 1758, en aguas oceánicas de Chile central en invierno de 2003. *Investigaciones marinas* 32(2): 113-120.

Klarian S, C Canales-Cerro, P Barría, P Zárate, F Concha, S Hernández, M Heidemeyer, P Sallaberry-Pincheira & R Meléndez. 2018. New insights on trophic ecology of blue (*Prionace glauca*) and mako sharks (*Isurus oxyrinchus*) from the oceanic eastern South Pacific. *Marine Biology Research* 14(2): 173-182.

Kim SL, Casper DR, Galván-Magaña F, Ochoa-Díaz R, Hernández-Aguilar SB, Koch PL. 2012. Carbon and nitrogen discrimination factors for elasmobranch soft tissues based on a long-term controlled feeding study. *Environmental Biology of Fishes* 95: 37-52.

Kohler NE, PA Turner, JJ Hoey, LJ Natanson, R Briggs. 2002. Tag and recapture data for three pelagic shark species, blue shark (*Prionace glauca*), shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*), and Porbeagle (*Lamna nasus*) in the North Atlantic Ocean. *Col.Vol. Sci.Pap. ICCAT* 54(4): 1231-1260.

Kuhnert P, L Duffy, J Young, R Olson. 2012. Predicting fish diet composition using a bagged classification tree approach: a case study using yellowfin tuna (*Thunnus albacares*). *Marine Biology* 159: 87–100.

Letelier S, R Meléndez, E Carreño, S Lopez & P Barría 2009. Alimentación y relaciones tróficas del pez espada (*Xiphias gladius* Linnaeus, 1758), frente a Chile centro-norte durante 2005. *Latin American Journal of Aquatic Research* 37(1): 107-119.

Lowry D, Motta PJ, Hueter RE. 2007. The ontogeny of feeding behavior and cranial morphology in the leopard shark *Triakis semifasciata* (Girard 1854): a longitudinal perspective. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 341:153–167.

López S, R Meléndez & B Patricio. 2009. Alimentación del tiburón marrajo *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810 (Lamniformes: Lamnidae) en el Pacífico suroriental. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 44(2): 439-451.

López S, R Meléndez & P Barría. 2010. Preliminary diet analysis of the blue shark *Prionace glauca* in the eastern South Pacific. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 45(1): 745-749.

Lucifora L, V García, R Menni, A Escalante & N Hozbor. 2008. Effects of body size, age and maturity stage on diet in a large shark: ecological and applied implications. *Ecology Research* 24: 109-118.

Madin E, S Gaines & R Warner. 2010. Field evidence for pervasive indirect effects of fishing on prey foraging behavior. *Ecology* 91(12): 3563–3571.

Majdi N, N Hette-Tronquart, E Auclair, A Bec, T Chauvelon, B Cognie, M Danger, P Decottignies, A Dressier, C Desvillettes, S Dubois, C Dupuy, C Fritsch, C Gaucherel, M Hedde, F Jabot, S Lefebvre, MP Marzloff, B Pey, N Peyard, T Powolny, R Sabbadin, E Thebault & M Perga. 2018. There's no harm in having too much: a comprehensive toolbox of methods in trophic ecology. *Food Webs* 17: e00100.

Myers R, J Baum, T. Shepherd, S Powers, C Peterson. 2007. Cascading Effects of the Loss of Apex Predatory Sharks from a Coastal Ocean. *Science* 315: 1846-1850.

Nakamura I. 1986. Important fishes trawled off Patagonia, 369 pp. Japan Marine Fishery Resource Research Center, Tokyo.

Parada C, B Yannicelli, S Hormazábal, S Vásquez, J Porobic, B Ernst, C Gatica, M Arteaga, A Montecinos, S Núñez & A Gretchina. 2013. Variabilidad ambiental y recursos pesqueros en el Pacífico suroriental: estado de la investigación y desafíos en el asesoramiento para el manejo pesquero. *Latin American Journal of Aquatic Research* 41(1): 1-28.

Perry RI & RE Ommer. 2003. Scale issues in marine ecosystems and human interactions. *Fisheries Oceanography* 12: 513-522.

Sutinen J & M Soboil. 2003. The Performance of Fisheries Management Systems and the Ecosystem Challenge. *Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem*, 291–309.

Therneau T, B Atkinson, B Ripley & M Ripley. 2015. “Rpart: Recursive 573 Partitioning and Regression Trees.” R Package Version 4.1-10.

Vandeperre F, A Aires-da-Silva, J Fontes, M Santos, R Serrão Santos & P Alfonso. 2014. Movements of Blue Sharks (*Prionace glauca*) across Their Life History. *Plos one* 9(8): 14.

Yáñez E. 2009. Environmental conditions associated with swordfish size compositions and catches off the Chilean coast. *Latin American Journal of Aquatic Research* 37(1), 71-81.

Yáñez E, R Vega, C Silva, J Letelier, M Barbieri & F Espíndola. 2008. An integrated conceptual approach to study the swordfish (*Xiphias gladius* Linnaeus, 1758) fishery in the eastern South Pacific. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 43(3): 641-652.

Young J, M Lansdell, S Riddoch & A Revil. 2006. Feeding ecology of broadbill swordfish, *Xiphias gladius*, off eastern Australia in relation to physical and environmental variables. *Bulletin of Marine Science* 79(3): 793–809.

Young JW, BP Hunt, T Cook, J Llopiz, E Hazen, H Pethybrigde, D Ceccarelli, A Lorrain, RJ Olson, V Allain, C Menkes, T Patterson, S Nicol, P Lehodey, RJ Kloser, H Arrizabalaga, CA Choy. 2015. The trophodynamics of marine top predators: current knowledge, recent advances and challenges. *Deep-Sea Research II* 113:170–187.

Zárate P, Cari I, Clavijo L, Azócar J, Saavedra JC, Devia D, Salinas C, Klarian S, Harrod C, Vargas F, Fernandoy F, Moreno Y, Cárcamo C, Quintanilla I, Curaz S, Julca J, Fernández M, Benidraña L, Hucke R, Viddi F, LaCasella E, Roden S, Dutton PH, Bello R, González D 2019. Pesquería Recursos Altamente Migratorios, Enfoque Ecosistémico, año 2018. Informe Final. Convenio de Desempeño 2018. Instituto de Fomento Pesquero. 374 pp.

Zárate P, I Cari, L Clavijo, D Devia, P Romero, L Bedriñana, R Hucke, F Viddi, J Acosta, J Bonicelli, U Cifuentes, A Bustamante, R Bello, E Quiroga, N Salinas, C Muñoz, C Vásquez. 2021. Pesquería Recursos Altamente Migratorios, Enfoque Ecosistémico, año 2020. Informe Final. Convenio de Desempeño 2020. Instituto de Fomento Pesquero. 476 pp. más anexos.

TABLAS

Tabla 1. Grupos funcionales de las presas identificadas a partir de los análisis de contenido estomacal y proporción de la biomasa por depredador.

Ítem	Grupo	Taxones	<i>X. gladius</i> (%W)	<i>P. glauca</i> (%W)	<i>I. oxyrinchus</i> (%W)
ALEP	Barracuda	<i>Alepisaurus ferox</i>	3,5	10,8	6,4
CEF	Cefalópodos	<i>Todarodes filippovae</i> <i>Doscidicus gigas</i> <i>Onychoteuthis sp.</i> Cefalópodos indet.	71,8	22,3	4,1
JUR	Mackerel	<i>Trachurus murphyi</i> <i>Scomber japonicus</i>	7,5	13,0	24,7
MAM	Mamíferos	Delphinidae Mamíferos indet.	-	16,2	11,7
MIC	Mictófidos	Mictófidos indet.	2,8	-	-
PECPEQ	Peces pequeños	<i>Cubiceps pauciradiatus</i> <i>Bleekeria spp.</i> Sygnathidae Peces indet.	14,0	1,4	6,1
TIB	Condriictios	<i>Isurus oxyrinchus</i> Carcharhinidae Tiburones indet.	-	10,7	1,6
TUNA	Atún	<i>Thunnus spp.</i>	0,3	8,9	43,0

FIGURAS

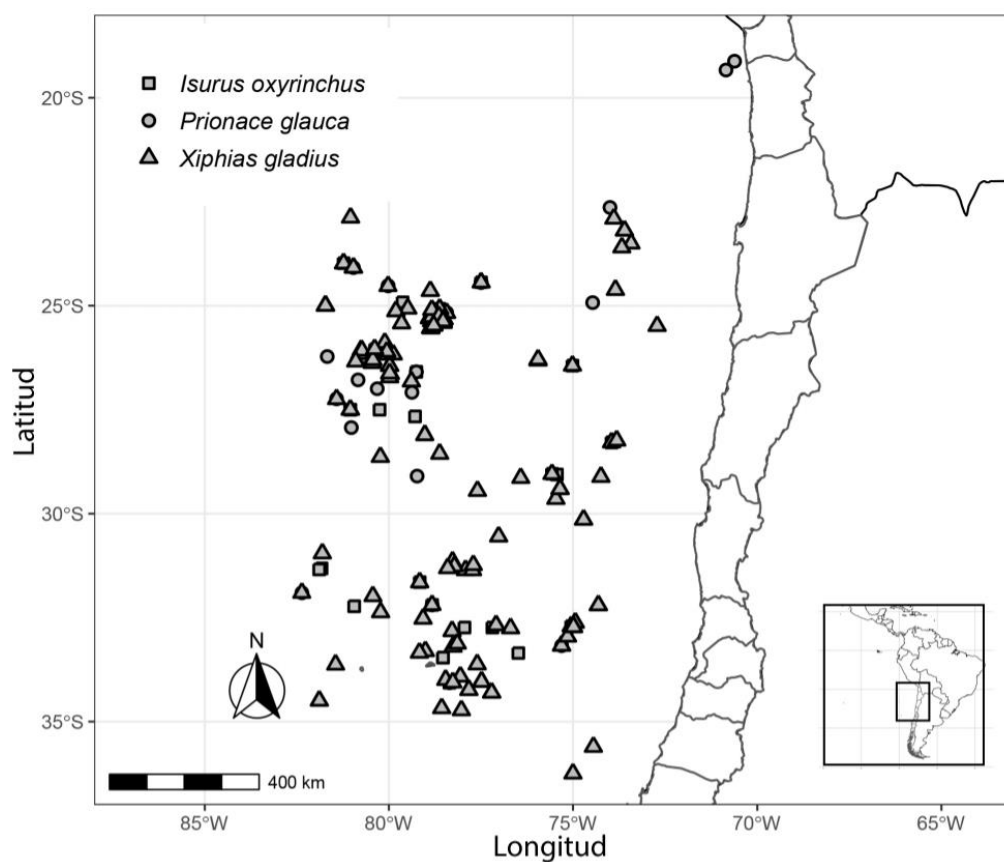


Figura 1. Mapa del área de estudio en el Pacífico Sur Oriental. Se señalan los puntos de captura de *I. oxyrinchus*, *P. glauca* y *X. gladius* y divisiones políticas regionales de Chile.

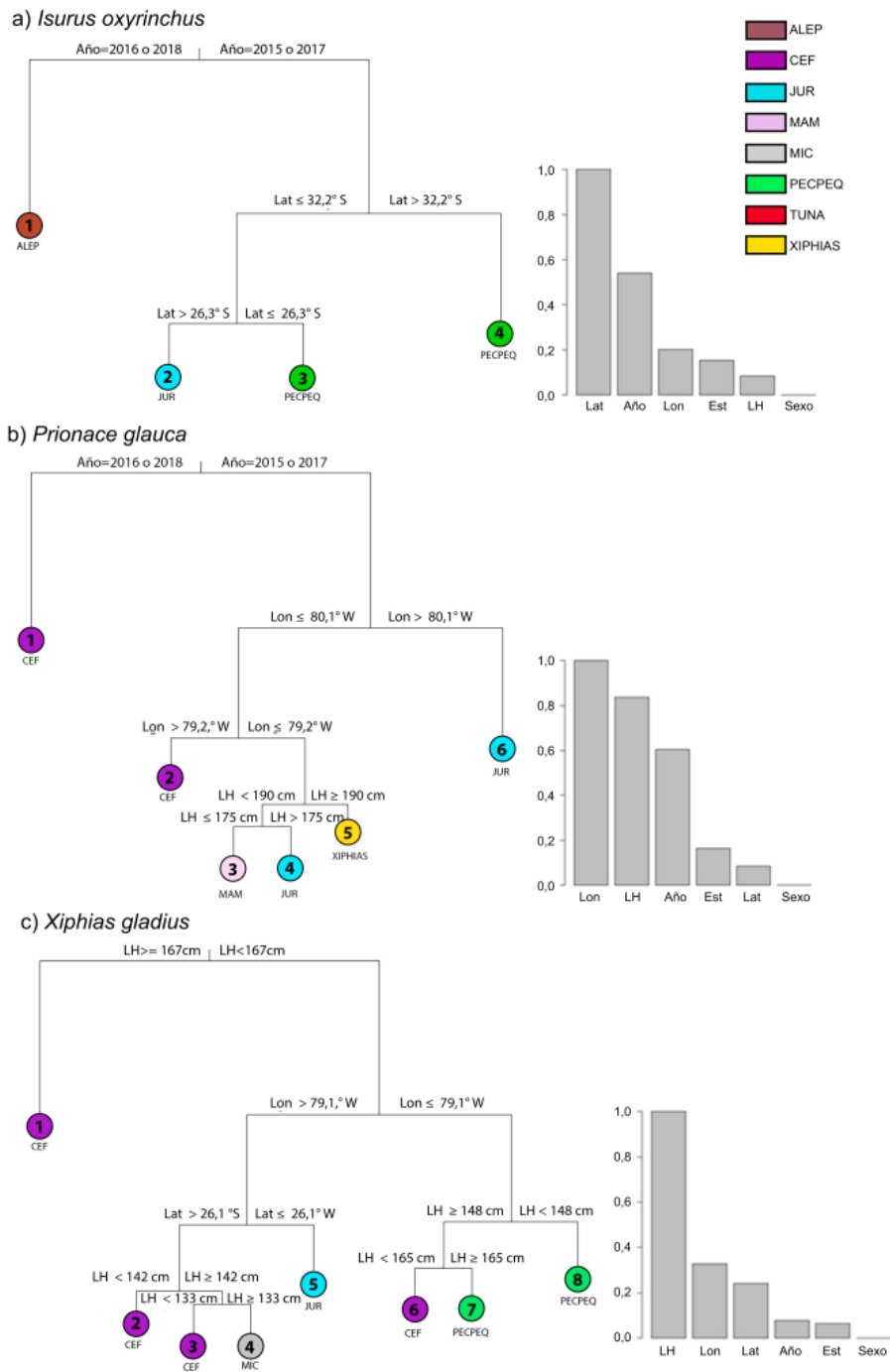


Figura 2. Modelo de árbol de clasificación CART de especies de depredadores tope coocurrentes en el Pacífico Sur Oriental. Cada número indica un nodo terminal y su coloración representa a la presa dominante de cada nodo. a) Modelo CART de *I. oxyrinchus*, ($cv=0,97$), b) Modelo CART de *P. glauca*, ($cv=0,98$) y c) Modelo CART de *X. gladius*, ($cv=0,98$).

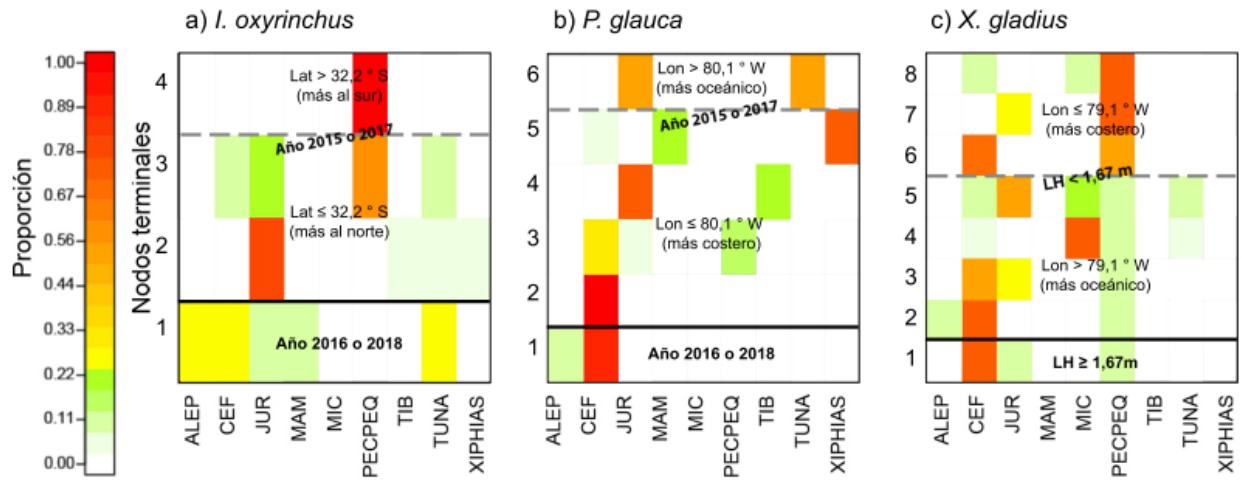


Figura 3. Proporción de presas por biomasa de: a) *I. oxyrinchus*, b) *P. glauca* y c) *X. gladius*, determinadas para cada nodo terminal de los modelos CART (Fig. 2). La línea negra y la línea segmentada representan la primera y segunda división del modelo CART respectivamente.

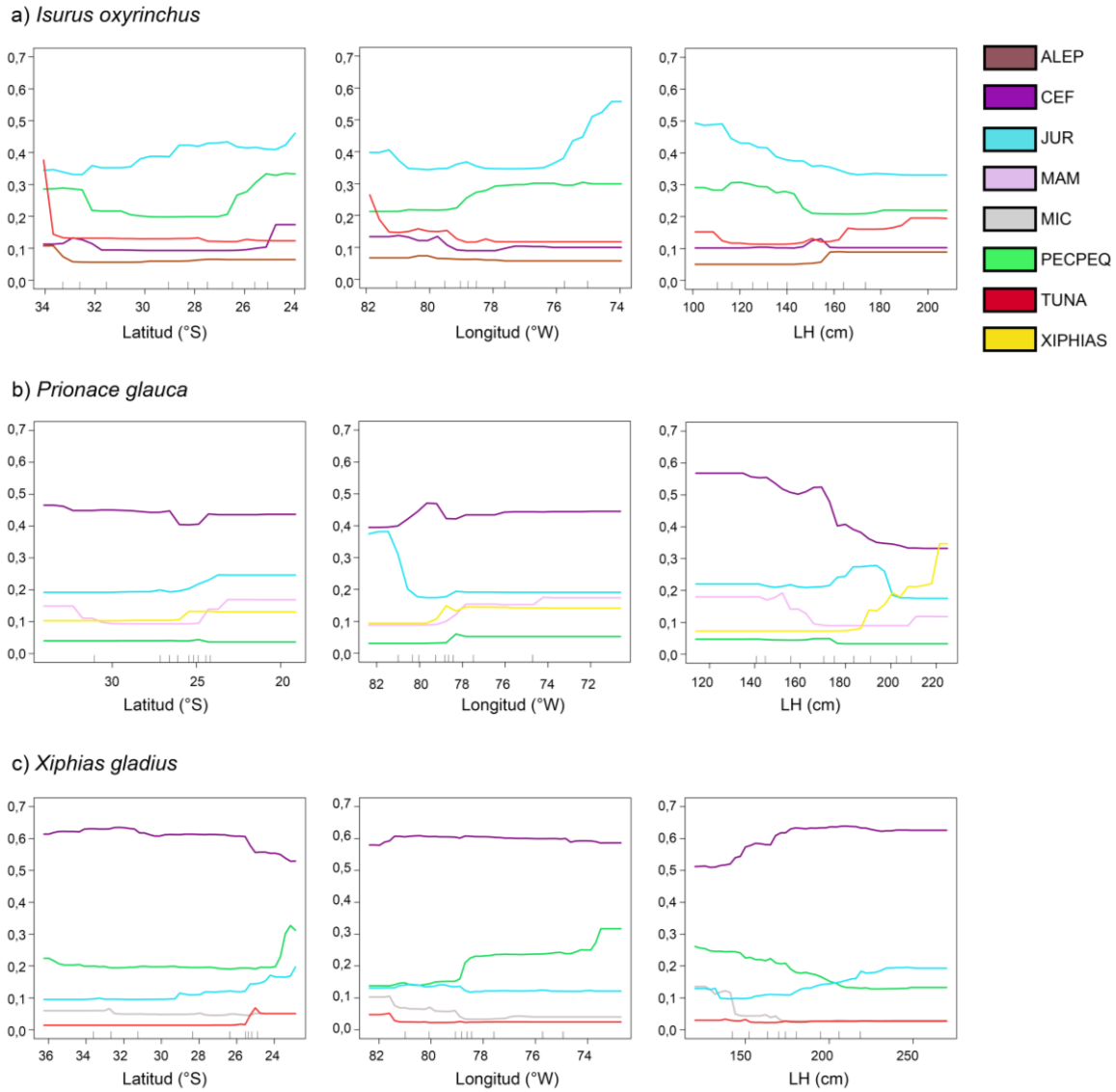


Figura 4. Gráficos de dependencia parcial (DDP), de presas de mayor contribución en la dieta de los depredadores tope en función de variables de latitud, longitud y talla, los colores indican el grupo presa representado para: a) *I. oxyrinchus* b) *P. glauca* y c) *X. gladius*.

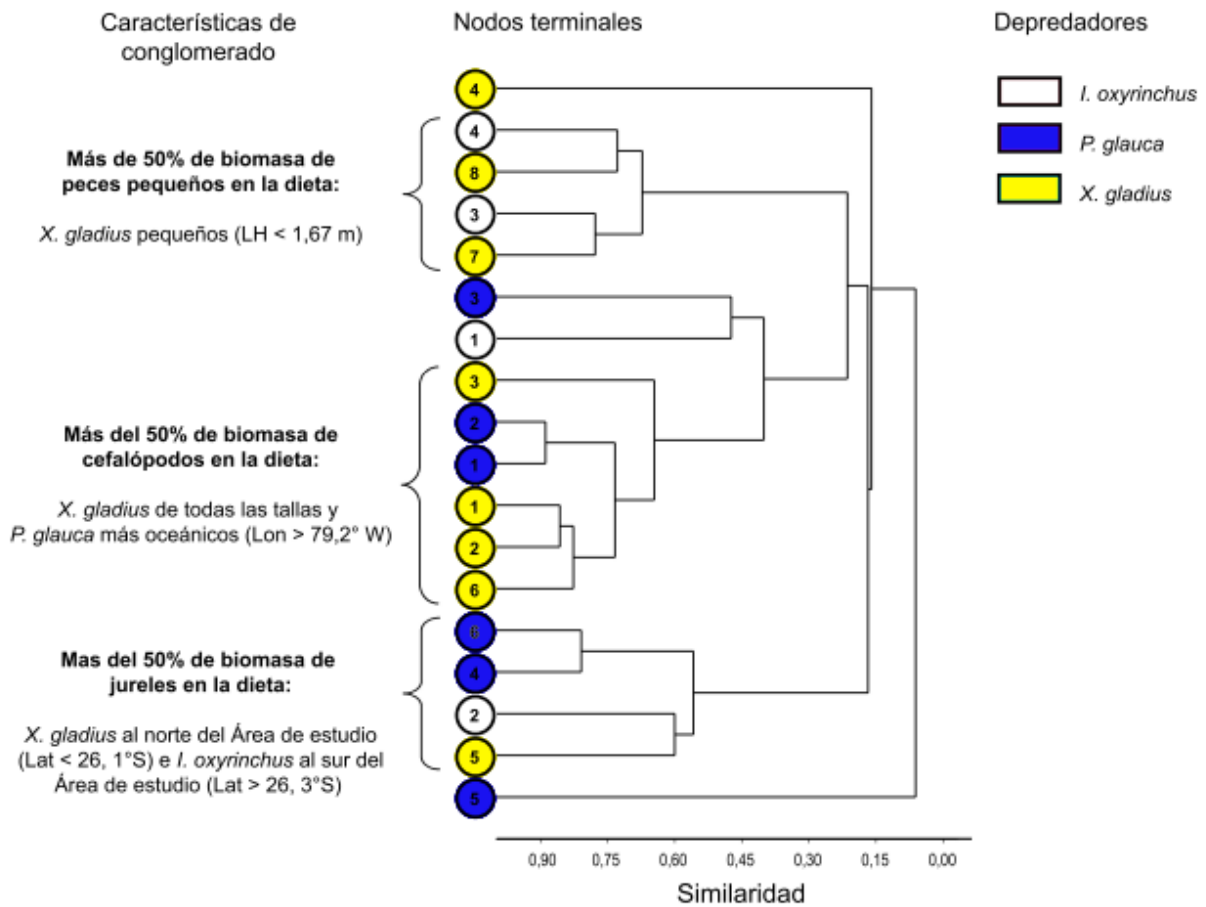


Figura 5. Análisis de conglomerados de grupos identificados mediante el modelo CART, utilizando el Índice de Similitud de Bray-Curtis (para todos los depredadores). Cada número indica el nodo terminal correspondiente al modelo CART de Fig. 2. Los colores indican el depredador al que corresponde nodo blanco: *I. oxyrinchus*, azul: *P. glauca*, amarillo: *X. gladius*. Se identifican los tres conglomerados presentes en la figura.

CAPÍTULO 3

Variabilidad en los patrones tróficos de depredadores tope
coocurrentes del Pacífico Sur Oriental asociados a eventos de El
Niño: Una aproximación utilizando señales isotópicas
de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$

Short title: Efectos de ENOS sobre la dieta de depredadores coocurrentes

Resumen

En el Pacífico Sur Oriental (PSO) los fenómenos de El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) alteran dramáticamente los ecosistemas y la estructura de las tramas tróficas, sin embargo, sus efectos e impactos solo han sido descritos para algunas especies particulares. En el presente estudio se analizó la dinámica temporal de los patrones tróficos de cuatro especies de depredadores tope coocurrentes en el PSO correspondientes a *X. gladius*, *P. glauca*, *I. oxyrinchus* y *L. nasus*, por medio del análisis de las señales isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de sus tejidos musculares. Todos los depredadores presentaron dinámicas similares, con una abrupta compresión de nicho durante años con eventos ENOS, lo que sugiere una probable disminución de la variabilidad y disponibilidad de sus presas. En este contexto, los depredadores podrían migrar hacia zonas costeras para alimentarse, hipótesis que se ve respaldada por el enriquecimiento de las señales de $\delta^{13}\text{C}$ asociadas a eventos ENOS y por registros pesqueros que señalan una mayor abundancia de depredadores tope cercanos a la costa durante eventos ENOS. Este estudio es la primera aproximación isotópica de este comportamiento y proporciona insumos sobre las posibles dinámicas tróficas del PSO.

Keywords: Trofodinámica, ecología trófica depredadores tope, El Niño-Oscilación del Sur (ENOS), Pacífico Sur Oriental.

Introducción

Los depredadores marinos pueden experimentar cambios en sus patrones tróficos producto de la variabilidad ambiental (Kohler *et al.* 2002, Perry & Ommer 2003, Layman *et al.* 2007, Zárate *et al.* 2019), provocada por forzamientos naturales, antrópicos o una mezcla de ambos (e.g Baum & Worm 2009, Perry & Ommer 2003). En este contexto, la comprensión y el análisis de la variabilidad de las interacciones depredador presa, son de gran importancia para la modelación ecosistémica y el diseño de planes de manejo que garanticen la sustentabilidad de los ecosistemas (Perry & Ommer 2003).

Uno de los principales forzamientos ambientales en el Pacífico Sur Oriental (PSO) está asociado a la alternancia de eventos El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) y La Niña (e.g Parada *et al.* 2013), cuyos orígenes se encuentran en el Pacífico tropical, pero a través de teleconexiones tanto atmosféricas como oceánicas, impactan sobre extensas regiones a nivel global (e.g Bertrand *et al.* 2004, Elorriaga-Verplancken *et al.* 2016). Los eventos ENOS en el PSO se caracterizan por presentar un aumento de la temperatura superficial del mar, una profundización de la termoclina y una reducción del oxígeno disuelto (Espíndola *et al.* 2012), sin embargo, en la última década se han identificado una gran diversidad de eventos ENOS que difieren en su intensidad y estructura (e.g Takahashi & Dewitte 2016). Los eventos ENOS influyen en la distribución y abundancia de múltiples especies que cohabitan en el PSO (e.g Arcos *et al.* 2001, Bertrand *et al.* 2004, Hu *et al.* 2019), sin embargo, la caracterización de sus impactos se ha centrado en descripciones puntuales para algunas especies particulares (e.g Arcos *et al.* 2001, Parada *et al.* 2013) con descripciones poco desarrolladas para los depredadores superiores (Zárate *et al.* 2021).

En los ecosistemas pelágicos del PSO el pez espada (*Xiphias gladius*) cohabita con otros depredadores tope, como el tiburón azulejo (*Prionace glauca*), el tiburón marrajo (*Isurus oxyrinchus*) y el tiburón marrajo sardinero (*L. nasus*) (Klarian *et al.* 2018, Zárata *et al.* 2018, 2019), cuyas dinámicas atribuibles a los diversos forzamientos del PSO aún son poco comprendidas (Espíndola *et al.* 2009, Zárata *et al.* 2021), en parte debido a que su carácter altamente migratorio que propone desafíos metodológicos, técnicos y económicos para su análisis e interpretación (Perry & Ommer 2003, Speed *et al.* 2010).

En este sentido, los análisis de trazadores bioquímicos como los isótopos estables pueden proporcionar información útil sobre los patrones tróficos de los depredadores, y por lo tanto inferir los efectos de forzantes ambientales sobre las tramas tróficas (Layman *et al.* 2007a). Su uso se basa en que la concentración de los isótopos de las presas se refleja predeciblemente en los depredadores (Post 2002), así es como las señales isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$ aumentan entre la presa y el depredador, por lo tanto es utilizado como estimador de la posición trófica, alcanzando los mayores valores en depredadores superiores (Post 2002), mientras que los valores $\delta^{13}\text{C}$ proporcionan información de las zonas de alimentación y desplazamientos de los organismos, ya sea con valores enriquecidos en ^{13}C , que asocian a zonas de alta productividad, como con señales empobrecidas de $\delta^{13}\text{C}$ se asocian a zonas de alimentación en áreas oligotróficas (e.g Hu *et al.* 2019). Además, la variabilidad de las señales isotópicas permite caracterizar el nicho isotópico de las poblaciones (Gallagher *et al.* 2017), el cual corresponde a una aproximación indirecta del nicho trófico y proporciona información de gran utilidad respecto a la diversidad de presas y los procesos de partición de recursos a niveles intraespecíficos e interespecíficos (Layman *et al.* 2007). De esta forma, cuando la competencia intraespecífica se reduce y/o los recursos son

abundantes, los nichos tróficos de población deberían experimentar una expansión, ya sea por el consumo de mayor diversidad de presas (Layman *et al.* 2007b) o por individuos que se especializan en diferentes recursos, expandiendo acumulativamente el nicho trófico de la población (Young *et al.* 2015) y reflejando como consecuencia el efecto de los forzantes sobre su ecología trófica.

El objetivo de este estudio fue caracterizar la variabilidad temporal de las señales isotópicas de los depredadores tope coocurrentes en el PSO correspondientes a *Xiphias gladius*, *Prionace glauca*, *Isurus oxyrinchus* y *Lamna nasus*, considerando incidencia eventos ENOS sobre las tramas tróficas del PSO.

Materiales y métodos

Colecta de depredadores y procesamiento de muestras

En el marco del Programa de Seguimiento de Pesquerías de Recursos Altamente Migratorios del Instituto de Fomento Pesquero (IFOP) se capturaron ejemplares de *X. gladius* (n=162), *P. glauca* (n=114), *I. oxyrinchus* (n=114) y *L. nasus* (n=85). La actividad pesquera se desarrolló desde enero de 2015 hasta noviembre de 2018 en el PSO (entre 23°-33°S y 77°-83°W) a bordo de embarcaciones rederas y palangreras con objetivo a *X. gladius*. A cada individuo capturado se le extrajo una muestra de tejido muscular para su posterior análisis.

Las muestras fueron lavadas con abundante agua mili-Q y en el caso de los tiburones, adicionalmente se utilizó cloroformo-metanol (2:1) para extraer el exceso de lípidos y urea (Klarian *et al.* 2018). Las muestras (de 1 mg aproximadamente) se sometieron a agitación

continua por 30 min, se enjuagaron con abundante agua mili-Q y posteriormente fueron secadas a 40°C por 12 h. Tras estos procedimientos, las muestras fueron reducidas con un mortero y guardadas en un desecador según lo descrito por Klarian *et al.* (2018). Finalmente, las señales isotópicas se cuantificaron por medio de un espectrómetro de masas en modo flujo continuo, acoplado con un analizador elemental y sus valores fueron reportados en notación de δ , utilizando como estándar a Pee Dee Belemnita para $\delta^{13}\text{C}$ y N atmosférico para $\delta^{15}\text{N}$. De esta forma, se determinaron las señales isotópicas según: $\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N} = [(R \text{ muestra} / R \text{ estándar}) - 1] \times 100$, donde R fue $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ o $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ respectivamente. La precisión de la medición fue de 0.01% tanto para $\delta^{13}\text{C}$, como para $\delta^{15}\text{N}$.

Señales isotópicas y caracterización de nicho

A partir de las señales isotópicas obtenidas de las muestras de tejido muscular, se caracterizó el nicho isotópico de los depredadores, que es una aproximación indirecta de su nicho trófico (Newsome *et al.* 2007) y proporciona antecedentes sobre la variabilidad de la dieta y posibles procesos de competencia o segregación de recursos entre depredadores (Layman *et al.*, 2007, Jackson *et al.* 2011). La amplitud del nicho isotópico está dada por la dispersión de las señales de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en un espacio bivariado (Newsome *et al.* 2007), por lo que puede ser cuantificado mediante unidades de área (Jackson *et al.* 2011). En el presente estudio se calculó el área estándar corregida de la elipse (SEAC), que es un buen indicador de la amplitud del nicho (Jackson *et al.* 2011). También se calculó la estimación bayesiana del área estándar de la elipse (SEAB) en base a 10,000 pseudorreplikas posteriores, que permitió hacer comparaciones de la amplitud de nicho (Jackson *et al.* 2011). Todas las métricas de nicho, SEAC , SEAB se calcularon utilizando el paquete SIBER de SIAR en R (Jackson *et al.* 2011).

Data temporal de ENOS

Para caracterizar la dinámica de ENOS en el PSO, se utilizó el Índice de Niño Oceánico (ONI), que es un indicador estándar utilizado para identificar eventos de El Niño y La Niña (Palacios-Hernández *et al.* 2017), cuyo valor corresponde a la media móvil de la anomalía de temperatura superficial del mar (TSM), durante tres meses consecutivos, para la región del Niño 3.4 (NOAA 2021). Los registros de ONI fueron extraídos desde NOAA (2021), y se definieron como periodos ENOS cuando las anomalías de fueron superiores a +0,5 °C o en su defecto, como periodos con predominancia de La Niña cuando las anomalías de temperatura estuvieron por debajo de -0.5°C (NOAA 2021).

Resultados

Variabilidad señales isotópicas de depredadores tope

Las señales isotópicas de los depredadores presentaron diferencias según el año de captura, con dinámicas similares en las cuatro especies de depredadores analizadas (Fig. 1). Así es como, las señales isotópicas más enriquecidas de $\delta^{13}\text{C}$ se presentaron en los individuos capturados durante el 2015, mientras que la mayor dispersión isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ se registró en los individuos capturados durante el 2017, características aplicables para las cuatro especies de depredadores estudiadas (Fig. 1). La señal isotópica de $\delta^{15}\text{N}$ presentó valores más enriquecidas durante los periodos 2016 y 2017, con la excepción de *P. glauca* que no presentó diferencias entre periodos (Fig. 1), mientras que la mayor dispersión isotópica fue registrada para el año 2016.

Los nichos isotópicos también presentaron dinámicas similares para los depredadores, así es como la menor amplitud fue observada en los años 2015 y 2018 (Tabla 1). En los años 2016 y 2017, los depredadores registraron un incremento de la amplitud de su nicho isotópico, así es como durante el año 2016, se desarrolló una particular expansión en la señal de $\delta^{15}\text{N}$ de los depredadores, mientras que, en el año 2017 la expansión se registró en la señal isotópica de $\delta^{13}\text{C}$. Para todos los depredadores la mayor amplitud de nicho fue alcanzada durante el 2017.

A nivel de especie, la amplitud de nicho isotópico fue mayor para *X. gladius* en todos los periodos, salvo en el 2018, donde *L. nasus* registró la mayor amplitud de nicho ($4,61\text{‰}^2$) (Tabla 1). La mayor variabilidad de la amplitud de nicho entre años contiguos se registró para todos los depredadores entre los años 2017 y 2018, con una abrupta compresión en *X. gladius* ($-11,24\text{‰}^2$), *P. glauca* ($-10,22\text{‰}^2$), *I. oxyrinchus* ($-10,14\text{‰}^2$) y *L. nasus* ($-4,11\text{‰}^2$). (Tabla 1).

En el periodo de estudio (2015 y 2018) se registraron influencias tanto de El Niño como de La Niña, de esta forma se reconocieron dos periodos con una amplia incidencia de ENOS ($\text{ONI} > 0,5$) y dos periodos con una incidencia de la Niña ($\text{ONI} < -0,5$). Al contrastar dicha información con la amplitud de nicho isotópico de los depredadores, se observó que nichos de menor amplitud corresponden a periodos con predominancia de ENOS, por el contrario, en periodos donde no se registró el fenómeno de ENOS, se evidenció una mayor amplitud de los nichos isotópicos (Fig. 3)

Discusión

El análisis anual de las señales isotópicas proporcionó nuevos antecedentes relacionados con la dinámica temporal de los patrones tróficos de los depredadores tope del PSO, que registraron una alta variabilidad en sus señales isotópicas, pero con dinámicas comunes para todos los depredadores estudiados, lo que es un hallazgo inédito para esta región. Así es como, los depredadores presentaron un nicho isotópico estrecho durante los años 2015 y 2018, que es coincidente con años de anomalías positivas de ENOS ($ONI > 0,5^\circ$). En este sentido, es probable que las condiciones de El Niño reduzcan la disponibilidad y variabilidad de las presas de los depredadores (Yáñez *et al.* 2009, Alegre *et al.* 2015, Hu *et al.* 2019), reduciendo como consecuencia la amplitud de sus nichos isotópicos (e.g Layman *et al.* 2007b). Las empobrecidas señales isotópicas del $\delta^{15}N$ ‰ durante años con influencia de El Niño, efectivamente indican una simplificación de las tramas tróficas (Layman *et al.* 2007) que apoyaría esta idea.

Los análisis de dieta para estos depredadores en el PSO señalan un alimentación de presas similares (e.g Klarian *et al.* 2018, Zárate *et al.* 2021), por lo que, en caso de que las presas sean escasas, se podrían producir procesos de competencia intra e interespecíficos por recursos (Schoener 1974, Polis & Holt 1992, Layman *et al.* 2007a), provocando condiciones adversas que podrían impulsar la segregación espacial de estos depredadores (Papastamatiou *et al.* 2006), así como también, impulsar procesos de migración hacia zonas que tengan de una mayor disponibilidad de presas (Heithaus *et al.* 2008). En este sentido, es probable que los depredadores migren hacia zonas costeras durante eventos ENOS, ya que dichas zonas poseen una mayor productividad por consecuencia una probable mayor disponibilidad de presas (e.g Yáñez *et al.* 2009). Las enriquecidas señales de $\delta^{13}C$ ‰ durante eventos ENOS efectivamente indicarían una

alimentación en zonas más costeras (Post 2002), además y los registros pesqueros sugieren mayores capturas de depredadores tope en zonas costeras durante periodos ENOS (Zárate *et al.* 2021), lo que reforzaría esta idea.

Se identificaron procesos de expansión de nicho diferenciados acorde al año de estudio, así es como la expansión de nicho tras el evento ENOS del 2015, se concentró en la señal isotópica de $\delta^{15}\text{N}$, mientras que en el año 2017, se registró una expansión focalizada en la señal isotópica de $\delta^{13}\text{C}$. Una probable explicación de estos patrones, es que durante el periodo 2016 (tras el evento ENOS del 2015), las condiciones oceanográficas de La Niña, de aguas frías y altos nutrientes, permitieron una mayor disponibilidad de presas, que enriquecieron como consecuencia las señales isotópicas de los depredadores tope (Layman *et al.* 2007b).

La potencial relación entre los cambios observados en el nicho isotópico de los depredadores y los fenómenos ENOS necesita ser complementada a futuro utilizando telemetría acústica, datos de dieta y modelos espaciales que permitan correlacionar la variabilidad ambiental, con los patrones tróficos de los depredadores (e.g Young *et al.* 2015). Sin embargo, los análisis de las señales isotópicas del presente estudio fueron útiles y proporcionaron una nueva aproximación para caracterizar la influencia de ENOS sobre los patrones tróficos de depredadores tope, que resultan de gran utilidad para comprender la dinámica de las tramas tróficas del Pacífico Sur Oriental.

Agradecimientos

Al programa de Recursos Altamente Migratorios del Instituto de Fomento Pesquero (IFOP) y sus profesionales, por su trabajo en la recolección y procesamiento de muestras utilizadas en este estudio.

Literatura citada

Abascal F, M Quintans, A Ramos-Cartelle & J Mejuto. 2011. Movements and environmental preferences of the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the southeastern Pacific Ocean. *Marine Biology*.

Alegre A, A Bertrand, M Espino, P Espinoza, T Dioses, M Ñiquen, I Navarro, M Simier & F Ménard. 2015. Diet diversity of jack and chub mackerels and ecosystem changes in the northern Humboldt Current system: A long-term study. *Progress in Oceanography*. 137: 299-313.

Arcos D, LA Cubillos, SP Nuñez. 2001. The jack mackerel fishery and El Niño 1997–98 effects off Chile. *Progress in Oceanography* 49: 597–617.

Bertrand A, M Segura, M Gutierrez & L Vasquez. 2004. From small-scale habitat loopholes to decadal cycles: a habitat-based hypothesis explaining fluctuation in pelagic fish populations off Peru..

Elorriaga-Verplancken FR, G Sierra Rodríguez, H Rosales-Nanduca, K Acevedo Whitehouse & J Sandoval-Sierra J. 2016. Impact of the 2015 El Niño-Southern Oscillation on the Abundance and Foraging Habits of Guadalupe Fur Seals and California Sea Lions from the San Benito Archipelago, Mexico. *PLoS ONE* 11(5): e0155034

Espíndola F, R Vega & E Yáñez. 2009. Identification of the spatial-temporal distribution pattern of swordfish (*Xiphias gladius*) in the southeastern Pacific. *Latin American Journal of Aquatic Research* 37(1): 43-57.

Gallagher A, D Shiffman, E Byrnes, C Hammerschlag-Peyer & N. Hammerschlag. 2017. Patterns of resource use and isotopic niche overlap among three species of sharks occurring within a protected subtropical estuary. *Aquatic Ecology* 51: 435-448.

Hu G, R Boenishd, C Gao, B Li, X Chen, Y Chen & AE Puntg. 2019. Spatio-temporal variability in trophic ecology of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the southeastern Pacific: Insights from isotopic signatures in beaks Fisheries Research 212: 56-62.

Jackson A, R Inger, A Parnell & S Bearhop. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. J. Anim. Ecol., 80: 595-602.

Klarian S, C Canales-Cerro, P Barría, P Zárata, F Concha, S Hernández, M Heidemeyer, P Sallaberry-Pincheira & R Meléndez. 2018. New insights on trophic ecology of blue (*Prionace glauca*) and mako sharks (*Isurus oxyrinchus*) from the oceanic eastern South Pacific. Marine Biology Research 14(2): 173-182.

Kohler NE, PA Turner, JJ Hoey, LJ Natanson, R Briggs. 2002. Tag and recapture data for three pelagic shark species, blue shark (*Prionace glauca*), shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*), and Porbeagle (*Lamna nasus*) in the North Atlantic Ocean. Col.Vol. Sci.Pap. ICCAT 54(4): 1231-1260.

Layman C, D Arrington, CG Montaña & DM Post. 2007a. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?. Ecology 88: 42-48.

Layman C, J Quattrochi, CM Peyer & JE Allgeier 2007b. Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. Ecology Letters 10: 937-944.

Machovsky G & D Raubenheimer. 2019. The Nutritional Ecology of Marine Apex Predators. Annual Review of Marine Science. 11:14.

Newsome S, C Martinez del Rio, S Bearhop & D Phillips. 2007. A niche for isotopic ecology. Frontiers in Ecology and the Environment 5: 429-436.

Palacios-Hernández E, L Carrillo, I Tereshchenko, A Ortiz-Bañuelos D Ávalos-Cueva. 2017. Análisis de Datos Meteorológicos a lo largo de la costa del Océano Pacífico mexicano (Anomalías: Parte II) 13(3): 223-241.

Papastamatiou Y, B Wetherbee, C Lowe, G Crow. 2006. Distribution and diet of four species of carcharhinid shark in the Hawaiian Islands: evidence for resource partitioning and competitive exclusion. Marine Ecology Progress Series 320: 239-251.

Parada C, B Yannicelli, S Hormazábal, S Vásquez, J Porobic, B Ernst, C Gatica, M Arteaga, A Montecinos, S Núñez & A Gretchina. 2013. Variabilidad ambiental y recursos

pesqueros en el Pacífico suroriental: estado de la investigación y desafíos en el asesoramiento para el manejo pesquero. *Latin American Journal of Aquatic Research* 41(1): 1-28.

Perry RI & RE Ommer. 2003. Scale issues in marine ecosystems and human interactions. *Fisheries Oceanography* 12: 513-522.

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

Speed C, I Field, M Meekan, C Bradshaw. 2010. Complexities of coastal shark movements and their implications for management. *Marine Ecology Progress Series* 408: 275-293.

Takahashi K & B Dewitte 2016. Strong and moderate nonlinear El Niño regimes. *Climate Dynamics* 46: 1627–1645

Young JW, BP Hunt, T Cook, J Llopiz, E Hazen, H Pethybrigde, D Ceccarelli, A Lorrain, RJ Olson, V Allain, C Menkes, T Patterson, S Nicol, P Lehodey, RJ Kloser, H Arrizabalaga, CA Choy. 2015. The trophodynamics of marine top predators: current knowledge, recent advances and challenges. *Deep-Sea Research II* 113:170–187.

Zárate P, Cari I, Clavijo L, Azócar J, Saavedra JC, Devia D, Salinas C, Klarian S, Harrod C, Vargas F, Fernandez F, Moreno Y, Cárcamo C, Quintanilla I, Curaz S, Julca J, Fernández M, Benidraña L, Hucke R, Viddi F, LaCasella E, Roden S, Dutton PH, Bello R, González D 2019. Pesquería Recursos Altamente Migratorios, Enfoque Ecosistémico, año 2018. Informe Final. Convenio de Desempeño 2018. Instituto de Fomento Pesquero. 374 pp.

Zárate P, I Cari, L Clavijo, D Devia, P Romero, L Bedriñana, R Hucke, F Viddi, J Acosta, J Bonicelli, U Cifuentes, A Bustamante, R Bello, E Quiroga, N Salinas, C Muñoz, C Vásquez. 2021. Pesquería Recursos Altamente Migratorios, Enfoque Ecosistémico, año 2020. Informe Final. Convenio de Desempeño 2020. Instituto de Fomento Pesquero. 476 pp. más anexos.

TABLAS

Tabla 1. Amplitud de nicho isotópico (Seac) de depredadores coocurrentes en el Pacífico Sur

Oriental y tamaño de muestra respectiva.

	2015	2016	2017	2018
<i>X. gladius</i>	2,58‰ ² (84)	12,47‰ ² (9)	15,13‰ ² (22)	3,89‰ ² (47)
<i>P. glauca</i>	4,23‰ ² (35)	6,96‰ ² (3)	12,32‰ ² (15)	2,10‰ ² (61)
<i>I. oxyrinchus</i>	1,29‰ ² (23)	5,29‰ ² (19)	12,75‰ ² (16)	2,61‰ ² (56)
<i>L. nasus</i>	2,56‰ ² (4)	5,51‰ ² (11)	8,72‰ ² (15)	4,61‰ ² (55)

FIGURAS

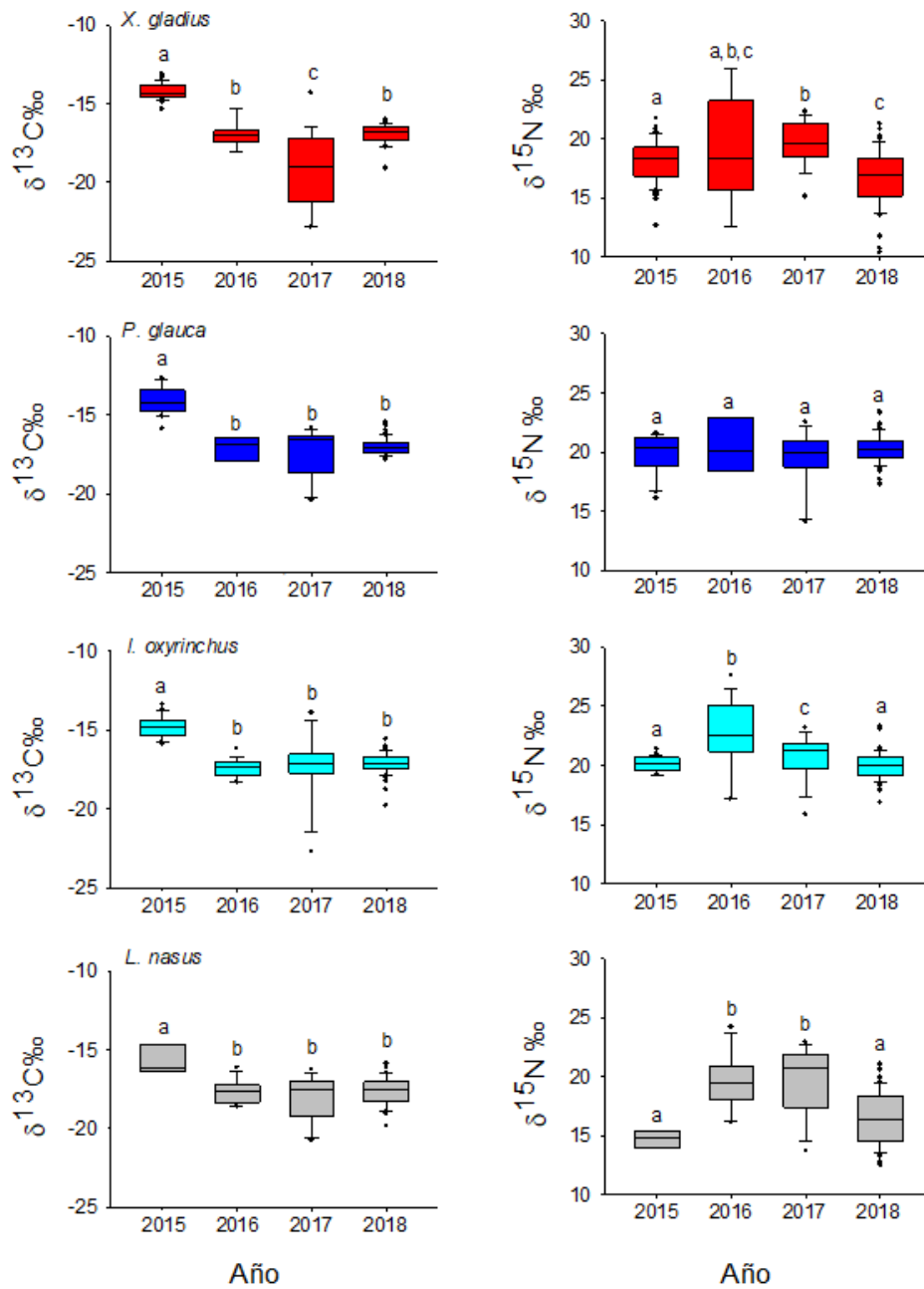


Figura 1. Diagrama de cajas de señales isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de *X. gladius*, *P. glauca*, *I. oxyrinchus* y *L. nasus*, las letras indican diferencias significativas entre periodos (Test U Mann Whitney; $p < 0,05$).

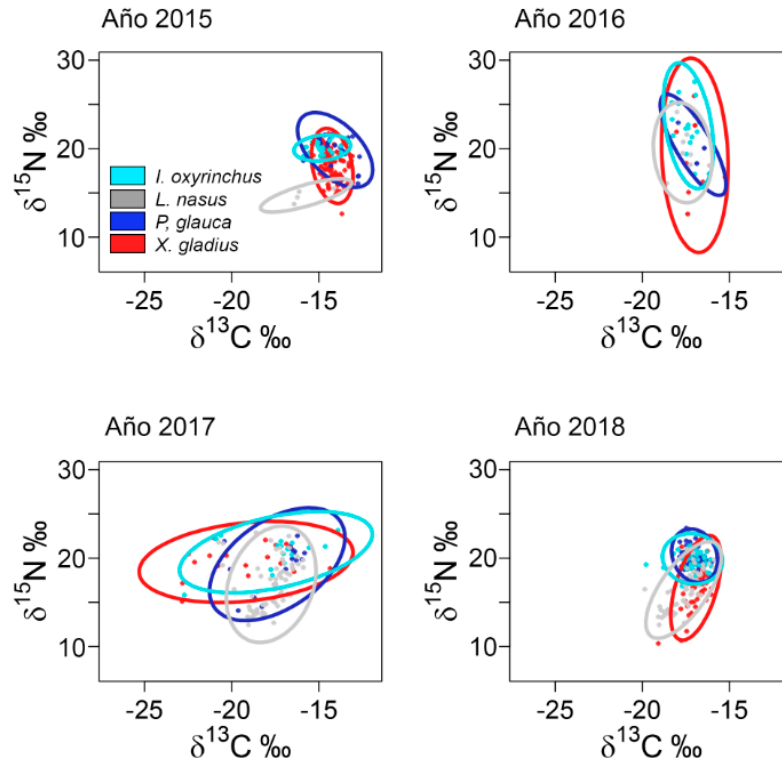


Figura 2. Gráfico de señales isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los cuatro depredadores analizados. Las elipses indican la amplitud de nicho isotópico corregido (Seac) de los depredadores con un intervalo de confianza del 95%. (SEAc)

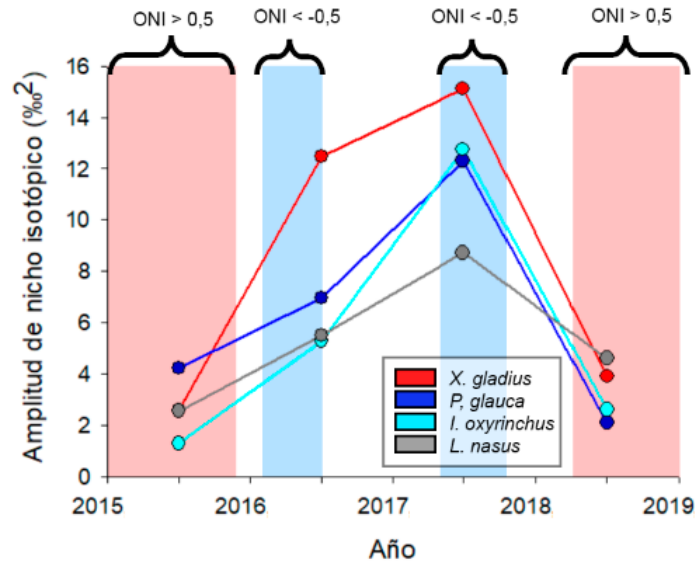


Figura 3. Amplitud de nicho determinado a partir de las señales isotópicas de los cuatro depredadores analizados (Líneas continuas). Se señalan periodos de predominancia de El Niño (ONI > 0,5) y la Niña (ONI < -0,5) como barras verticales rojas y azules respectivamente.

III. DISCUSION

El presente estudio proporcionó la primera aproximación de la ecología trófica de depredadores tope coocurrentes del PSO que además de describir su dieta, consideró e integró la potencial influencia del componente espaciotemporal sobre sus patrones tróficos. Este enfoque aportó una nueva visión sobre la dieta los depredadores tope del PSO y profundizó la comprensión tanto de sus relaciones depredador-presa, como del funcionamiento de las tramas tróficas de la región (Alegre *et al.* 2015, Young *et al.* 2015), aportando antecedentes de gran utilidad para la elaboración y desarrollo de modelos ecosistémicos (Kuhnert *et al.* 2012, Young *et al.* 2015) y para el diseño planes de manejo pesquero que tengan como objetivo la sustentabilidad de recursos del PSO (e.g Olson & Watters 2003, Duffy *et al.* 2017, Gallagher *et al.* 2017).

Los modelos mixtos desarrollados a partir de las señales isotópicas de tejido muscular y análisis del contenido estomacal, determinaron a los cefalópodos y peces óseos como ítems presa dominantes de todas las especies de depredadores estudiadas, con patrones tróficos similares a los ya descritos para estas especies en el PSO (e.g Ibáñez *et al.* 2004, López *et al.* 2009, López *et al.* 2010, Zárate *et al.* 2018). Así es como se identificaron a los cefalópodos como presas predominantes para *X. gladius*, *P. glauca* y *L. nasus*, mientras que para *I. oxyrinchus*, los peces óseos obtuvieron la mayor contribución con aportes muy reducidos de los cefalópodos, lo que sugiere probables procesos de segregación de la dieta entre depredadores (e.g Papastamatiou *et al.* 2006)

Se registraron diferencias intraespecíficas en dieta de *X. gladius* y *P. glauca* e *I. oxyrinchus*, que fueron asociadas a la talla y al componente espaciotemporal. Así es como la talla fue un factor estructurante en la dieta de *X. gladius* y *P. glauca*, donde individuos de mayor tamaño se alimentaron de presas más grandes, que es una característica común para múltiples depredadores marinos (e.g Lucifora *et al.* 2008, Klarian *et al.* 2018) Dicha variabilidad probablemente se deba a que los individuos más grandes tienden a tener requisitos metabólicos más altos que los más pequeños (e.g Kim *et al.* 2012) y por consecuencia, individuos de mayor tamaño modifiquen su dieta hacia presas que proporcionen un mayor retorno energético (Lucifora *et al.* 2008, Klarian *et al.* 2018).

La variabilidad espaciotemporal también fue un factor estructurante en la dieta de los depredadores, que es una característica propia de depredadores generalistas (e.g Abib *et al.* 2017), así es como para *X. gladius* se registró a la longitud como una variable con influencia sobre sus patrones tróficos, alcanzando una mayor proporción de cefalópodos en regiones más oceánicas del área de estudio, que es una característica descrita para otras regiones (e.g Young *et al.* 2006, Chancollon *et al.* 2006). Para *P. glauca*, de igual forma la longitud fue una variable estructurante en la dieta, así es como se registró una mayor contribución de cefalópodos en zonas más costeras del área de estudio, con mayores aportes de peces óseos en regiones más oceánicas, que son los mismos patrones ya observados para el PSO (Córdoba 2018, Vandeperre *et al.* 2014). En el caso de *I. oxyrinchus*, se registró una alta importancia de la latitud en la estructuración de la dieta, con una alta contribución de jureles entre latitudes 26° y 32° S, lo que probablemente sea provocado por una alta abundancia de esta presa en esa región (Arcos *et al.* 2001, Yáñez *et al.*

2009). Por otro lado *L. nasus* no registró diferencias intreaespecíficas en su dieta, probablemente debido a la limitada escala espaciotemporal del estudio

La dinámica temporal de los patrones tróficos se expresó con mayor claridad en las señales isotópicas de los depredadores, las que reflejaron una abrupta compresión del nicho isotópico en años con influencia del fenómeno de El Niño, lo que sugiere que las condiciones de El Niño reducen la disponibilidad y variabilidad de potenciales presas de los depredadores (Layman *et al.* 2007b). Además, las enriquecidas señales isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ ‰ sugieren cambios en la distribución de los depredadores bajo efecto ENOS, con una alimentación en tramas tróficas más productivas. Estos resultados apoyan la hipótesis de que los depredadores se desplazarían hacia zonas costeras durante eventos de El Niño, que además tiene como base, que las pesquerías operan más próximas a la costa durante estos eventos (Zárate *et al.* 2021). Sin embargo, son necesarios mayores análisis para obtener resultados concluyentes.

Los resultados expuestos en este estudio son un gran aporte para la comprensión de la ecología trófica de estas especies, ya que proporcionan nuevos antecedentes relacionados con su trofodinámica en el PSO, que es un elemento fundamental para el diseño y desarrollo de modelos ecosistémicos (Kuhnert *et al.* 2016) y planes de manejo que garanticen la sustentabilidad de los ecosistemas. Así es como esta tesis contribuye con insumos para adquirir una mayor comprensión de las comunidades marinas y tramas tróficas del PSO.

IV. CONCLUSIONES

Los peces óseos y los cefalópodos fueron los principales componentes de las dietas de los depredadores estudiados, ya que registraron una alta dominancia tanto en los modelos mixtos de dieta, como en los análisis de contenido estomacal.

Se registraron diferencias interespecíficas en la composición de la dieta de los depredadores estudiados, lo que podría sugerir procesos de partición de recursos entre las especies.

La talla fue una variable importante en la estructuración de la dieta de los depredadores, probablemente debido cambios impulsados por mayores requerimientos energéticos o variaciones en sus habilidades sensoriales.

La influencia de patrones espaciotemporales en la composición de la dieta confirma el comportamiento generalista de todas las especies de depredadores estudiadas,

En años donde predominó El Niño, el nicho isotópico de todos los depredadores se redujo significativamente, indicando probable una menor variabilidad de presas disponibles que podría estar impulsando procesos de migración hacia zonas costeras durante esos periodos.

V. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

Acuña E, J Villarroel & R Grau. 2002. Fauna íctica asociada a la pesquería de pez espada (*Xiphias gladius* Linnaeus). *Gayana* 66(2): 263-267.

Baum J & D Worm. 2009. Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. *Journal of Animal Ecology* 78(4): 699-714.

Barbieri M, E. Yáñez, L. Ortiz & A. González. 1990. La pesquería del pez espada: tendencias y perspectivas. *Perspectiva de la actividad pesquera en Chile. Escuela de Ciencias del Mar, UCV, Valparaíso* 195-214 pp.

Barría P, A González, S Mora, D Devia, L Cid, H Miranda & J Ortega. 2017. Seguimiento de estado de situación de las principales pesquerías nacionales. *Investigación situación recursos altamente migratorios, 2016. Informe final. Valparaíso.*

Chong J & M Aguayo. 2009. Edad y crecimiento del pez espada (*Xiphias gladius* Linnaeus, 1758) en el Pacífico suroriental (Diciembre 1994-Septiembre 1996). *Latin American Journal of Aquatic Research* 37(1): 1-15.

Cortés E. 2000. Life History Patterns and Correlations in Sharks. *Reviews in Fisheries Science*, 8(4), 299– 344.

Duffy L, P Kuhnertb, HR Pethybridgec, JW. Young, RJ. Olson, JM Logand, N Goñie, E Romanov , V Allain, M Staudinger, M Abecassis, C Choy, AJ Hobday, M Simier, F Galván-Magañan , M Potierm , F Ménard. 2017. Global trophic ecology of yellowfin, bigeye, and albacore tunas: understanding predation on micronekton communities at ocean-basin scales. *Deep-Sea Research Part II.*

Espino & Yamahiro 2012. La variabilidad climática y las pesquerías en el Pacífico suroriental *Latin American Journal of Aquatic Research* 40(3): 705-721.

Estupiñán C, F Galván-Magaña, A Sánchez-González, F Elorriaga-Verplancken, A Delgado-Huerta, D Páez-Rosas. 2019. Dietary ontogeny of the blue shark, *Prionace glauca*, based on the analysis of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in vertebrae. *Marine Biology* 166:101

Gallagher A, D Shiffman, E Byrnes, C Hammerschlag-Peyer & N. Hammerschlag. 2017. Patterns of resource use and isotopic niche overlap among three species of sharks occurring within a protected subtropical estuary. *Aquatic Ecology* 51: 435-448.

Heithaus M, A Frid, AJ Wirsing, B Worm. 2008. Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in Ecology and Evolution* 23(4):

Ibáñez CM, C González & L Cubillos. 2003. Dieta del pez espada *Xiphias gladius* Linnaeus, 1758, en aguas oceánicas de Chile central en invierno de 2003. *Investigaciones marinas* 32(2): 113-120.

Kohler N, P Turner, J Hoey, L Natanson, R Briggs. 2002. Tag and recapture data for three pelagic shark species, blue shark (*Prionace glauca*), shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*), and Porbeagle (*Lamna nasus*) in the North Atlantic Ocean. *Col.Vol. Sci.Pap. ICCAT* 54(4): 1231-1260.

Kuhnert P, L Duffy, J Young, R Olson. 2012. Predicting fish diet composition using a bagged classification tree approach: a case study using yellowfin tuna (*Thunnus albacares*). *Marine Biology* 159: 87–100.

Letelier S, R Meléndez, E Carreño, S Lopez & P Barría 2009. Alimentación y relaciones tróficas del pez espada (*Xiphias gladius* Linnaeus, 1758), frente a Chile centro-norte durante 2005. *Latin American Journal of Aquatic Research* 37(1): 107-119.

Lucifora L, García V, Menni R, Escalante A, Hozbor N. 2008. Effects of body size, age and maturity stage on diet in a large shark: ecological and applied implications. *Ecology Research* 24: 109-118

Machovsky G & D Raubenheimer. 2019. The Nutritional Ecology of Marine Apex Predators. *Annual Review of Marine Science*. 11:14.

Madin E, S Gaines & R Warner. 2010. Field evidence for pervasive indirect effects of fishing on prey foraging behavior. *Ecology* 91(12): 3563–3571.

Majdi N, N Hette-Tronquart, E Auclair, A Bec, T Chauvelon, B Cognie, M Danger, P Decottignies, A Dressier, C Desvillettes, S Dubois, C Dupuy, C Fritsch, C Gaucherel, M Hedde, F Jabot, S Lefebvre, MP Marzloff, B Pey, N Peyard, T Powolny, R Sabbadin, E Thebault & ME Perga. 2018. There's no harm in having too much: a comprehensive toolbox of methods in trophic ecology. *Food Webs* 17: e00100.

Pacoureau N, L C Rigby, P Kyne, R. Sherley, H Winker, JK Carlson, S Fordham, R Barreto, D Fernando, M Francis, R Jabado, K Herman, K Liu, A Marshall, R Pollom, E Romanov, C Simpfendorfer, J Yin, H. Kindsvater & N Dulvy. 2020. Half a century of global decline in oceanic sharks and rays. *Nature* 589: 563-571.

Palko RJ, GL Beardsley & WJ Richards. 1981. Synopsis of the biology of the swordfish *Xiphias gladius* Linnaeus. *FAO Fisheries Synopsis* 127: 1-21.

Papastamatiou Y, B Wetherbee, C Lowe, G Crow. 2006. Distribution and diet of four species of carcharhinid shark in the Hawaiian Islands: evidence for resource partitioning and competitive exclusion. *Marine Ecology Progress Series* 320: 239-251.

Parada C, B Yannicelli, S Hormazábal, S Vásquez, J Porobic, B Ernst, C Gatica, M Arteaga, A Montecinos, S Núñez & A Gretchina. 2013. Variabilidad ambiental y recursos pesqueros en el Pacífico suroriental: estado de la investigación y desafíos en el asesoramiento para el manejo pesquero. *Latin American Journal of Aquatic Research* 41(1): 1-28.

Perry RI & RE Ommer. 2003. Scale issues in marine ecosystems and human interactions. *Fisheries Oceanography* 12: 513-522.

Polis & Holt 1992. Intraguild Predation: The Dynamics of Complex Trophic Interaction 7 (5)

Queiroz N, N Humphries, A Couto, M Vedor, I da Costa, A Sequeira, G Mucientes, A Santos, F Abascal, D Abercrombie, K Abrantes, D Acuña-Marrero, A Afonso, P Afonso, D Anders, G Araujo, R Arauz, P Bach, A Barnett, D Bernal, M Berumen, S Bessudo-Lion, N Bezerra, A Blaison, B Block, M Bond, R Bonfil, R Bradford, C Braun, E Brooks, A Brooks, J Brown, B Bruce, M Byrne, S Campana, A. Carlisle, D Chapman, T Chapple, J Chisholm, C Clarke, E Clua, J Cochran, E Crochelet, L Dagorn, R Daly, D Devia-Cortés, T. Doyle, M Drew, C Duffy, T Erikson, E Espinoza, L Ferreira, F Ferretti, J Filmalter, G Fischer, R Fitzpatrick, J Fontes, F Forget, M Fowler, M Francis, A Gallagher, E Gennari, S Goldsworthy, M Gollock, J Green60, J Gustafson, T Guttridge, H Guzman, N Hammerschlag, L Harman, F Hazin, M Heard, A Hearn, J Holdsworth, B Holmes, L Howey, M Hoyos, R Hueter, N Hussey, C Huveneers, D Irion, D Jacoby, O Jewell, R Johnson, L Jordan, S Jorgensen, W Joyce, C Daly, J Ketchum, A Klimley, A Kock, P Koen, F Ladino, F Lana, J Lea, F Llewellyn, W Lyon, A MacDonnell, B Macena, H Marshall, J McAllister, R McAuley, M Mejer, J Morris, E Nelson, Y Papastamatiou, T Patterson, C Peñaherrera-Palma, J Pepperell, S Pierce, F Poisson, L Quintero, A Richardson, P Rogers, C Rohner, D Rowat, M Samoilys, J Semmens, M Sheaves, G Shillinger, M Shivji, S Singh, G Skomal, M Smale, L Snyders, G Soler, M Soria, K Stehfest, J Stevens, S Thorrold, M Tolotti, A Towner, P Travassos, J Tyminski, F Vandeperre, J Vaudo, Y Watanabe, S

Weber, B Wetherbee, T White, S Williams, P Zárate, R Harcourt, G Hays, M Meekan, M Thums, X Irigoien, V Eguiluz, C Duarte, L Sousa, S Simpson, E Southall & D Sims. 2020. Global spatial risk assessment of sharks under the footprint of fisheries. *Nature* 572: 461-466.

Schoener T. 1974. Resource Partitioning in Ecological Communities

Speed C, I Field, M Meekan, C Bradshaw. 2010. Complexities of coastal shark movements and their implications for management. *Marine Ecology Progress Series* 408: 275-293.

Young JW, BP Hunt, T Cook, J Llopiz, E Hazen, H Pethybrigde, D Ceccarelli, A Lorrain, RJ Olson, V Allain, C Menkes, T Patterson, S Nicol, P Lehodey, RJ Kloser, H Arrizabalaga, CA Choy. 2015. The trophodynamics of marine top predators: current knowledge, recent advances and challenges. *Deep-Sea Research II* 113:170–187.

Zárate P, Cari I, Clavijo L, Azócar J, Saavedra JC, Devia D, Salinas C, Klarian S, Harrod C, Vargas F, Fernandez F, Moreno Y, Cárcamo C, Quintanilla I, Curaz S, Julca J, Fernández M, Benidraña L, Hucke R, Viddi F, LaCasella E, Roden S, Dutton PH, Bello R, González D 2019. Pesquería Recursos Altamente Migratorios, Enfoque Ecosistémico, año 2018. Informe Final. Convenio de Desempeño 2018. Instituto de Fomento Pesquero. 374 pp.

Zárate P, I Cari, L Clavijo, D Devia, P Romero, L Bedriñana, R Hucke, F Viddi, J Acosta, J Bonicelli, U Cifuentes, A Bustamante, R Bello, E Quiroga, N Salinas, C Muñoz, C Vásquez. 2021. Pesquería Recursos Altamente Migratorios, Enfoque Ecosistémico, año 2020. Informe Final. Convenio de Desempeño 2020. Instituto de Fomento Pesquero. 476 pp. más anexos.

