

# Dieta del tiburón diamante *Isurus oxyrinchus* en el norte del Perú: Estudio preliminar

Diet of the shortfin mako shark *Isurus oxyrinchus* off northern Peru: A preliminary study

Adriana González-Pestana<sup>1,2</sup>, Francisco Córdova-Zavaleta<sup>1,3</sup>, Vania Arrese-Dávila<sup>1,2</sup>, Ruben Torrejón-Zegarra<sup>1,2</sup>, Nicolas Acuña-Perales<sup>1</sup>, Jeffrey C. Mangel<sup>1,4</sup> y Joanna Alfaro-Shigueto<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup>Pro Delphinus, Calle José Galvez 780-e, 15074, Lima, Perú

<sup>2</sup>Carrera de Biología Marina, Facultad de Ciencias Veterinarias y Biológicas, Universidad Científica del Sur, Panamericana Sur, Km 15067, Lima, Perú

<sup>3</sup>Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, Av. Instituto Politécnico Nacional s/n, Colonia Playa Palo de Santa Rita, 23096 La Paz, Baja California Sur, México

<sup>4</sup>Centre for Ecology and Conservation, College of Life and Environmental Sciences University of Exeter, Penryn Campus, Cornwall TR10 9FE, United Kingdom

\*Autor corresponsal: [jalfaros@cientifica.edu.pe](mailto:jalfaros@cientifica.edu.pe)

**Abstract.** The shortfin mako shark (*Isurus oxyrinchus*) is considered one of the most important top predators in pelagic marine food webs. The diet of the shortfin mako shark was studied in northern Peru through the analysis of 25 stomach contents. Cephalopods were the most important prey group, followed by bony fishes and crustaceans. A total of 11 prey species were identified, with the Humboldt squid *Dosidicus gigas* being the most important prey, followed by the *Ancistrocheirus lesueurii* squid. The trophic level was 4.3 (tertiary predator) and the trophic niche width was 0.47 (intermediate degree of specialization). This study contributes to the limited knowledge about the ecology of the shortfin mako shark in northern Peru.

**Key words:** Stomach contents, cephalopods, trophic ecology, fishery

## INTRODUCCIÓN

El tiburón mako de aleta corta o “tiburón diamante” *Isurus oxyrinchus* (Rafinesque, 1810) es un depredador pelágico con una distribución global en aguas templadas y tropicales (Compagno *et al.* 2005). Al igual que muchas especies de elasmobranchios, los tiburones diamante son vulnerables a la sobrepesca debido a su estrategia de vida (Hoenig & Gruber 1990, Au *et al.* 2008), la cual incluye madurez sexual tardía y periodos de gestación largos; así la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) considera a esta especie en “En Peligro” (Rigby *et al.* 2019). Desde el 2019, está incluido en el Apéndice II de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES<sup>1</sup>, por sus siglas en inglés *Convention on International Trade in Endangered Species*). A nivel mundial, esta especie constituye una proporción significativa en el comercio internacional de aletas de tiburones (Clarke *et al.* 2006, Cardeñoso *et al.* 2020).

Los tiburones son componentes importantes del ecosistema marino, ya que desempeñan roles cruciales como depredadores y mesopredadores (Heithaus *et al.* 2008, Bizzarro *et al.* 2017, Sherman *et al.* 2020). Conocer su ecología trófica es

importante para comprender la dinámica de los ecosistemas (Heithaus *et al.* 2008, 2010, Bizzarro *et al.* 2017) y predecir los impactos antropogénicos (*e.g.*, pesquería; Stevens *et al.* 2000, Schindler *et al.* 2002, Myers *et al.* 2007, Sherman *et al.* 2020) o ambientales (*e.g.*, cambio climático o eventos El Niño; Ortega-Cisneros *et al.* 2018) en la estructura y función de los mismos (*e.g.*, degradación trófica, liberación de mesopredadores; Estes *et al.* 2011, Sherman *et al.* 2020). El tiburón diamante es considerado uno de los depredadores tope más importantes en las redes tróficas marinas debido a su intervención como regulador poblacional (Pincay 2014).

En el Perú, el tiburón diamante es una especie de importancia para la pesquería artesanal, especialmente al sur del país (Doherty *et al.* 2014, González-Pestana *et al.* 2016). A nivel nacional es la segunda especie de tiburón más capturada, representando el 20% del total de desembarques nacionales de tiburones (González-Pestana *et al.* 2016). A pesar de su gran importancia ecológica y pesquera en el Perú, existen pocos estudios sobre su ecología (*e.g.*, Adams *et al.* 2016) y específicamente sobre su ecología trófica (*i.e.*, dieta) sólo existen tres reportes del Instituto del Mar del Perú (IMARPE) (Elliot *et al.* 1995, 1996, 1997).

<sup>1</sup>Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres <[www.cites.org](http://www.cites.org)>



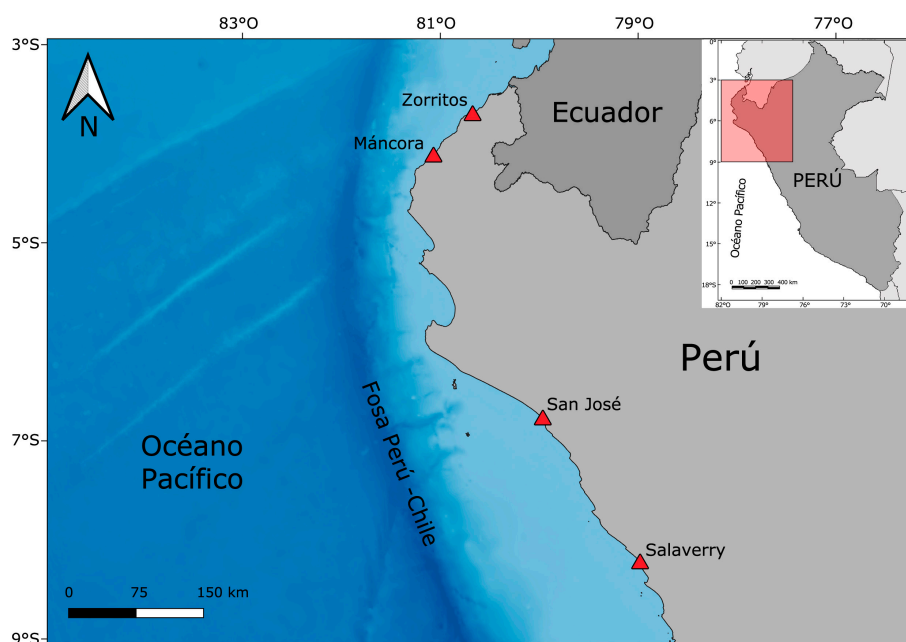
Por lo tanto, el objetivo del presente estudio fue determinar, de manera preliminar, la dieta del tiburón diamante *I. oxyrinchus* mediante el análisis de contenido estomacal en el norte del Perú e incrementar al conocimiento sobre la ecología trófica de esta especie. De esta manera, contribuir con los planes de Manejo basado en ecosistemas pesqueros (EBFM, por sus siglas en inglés *Ecosystem-Based Fishery Management*; Pikitch *et al.* 2004)

## MATERIALES Y MÉTODOS

En el norte de Perú, entre febrero y diciembre del 2015, observadores a bordo recolectaron un total de 25 estómagos del tiburón diamante desde embarcaciones pesqueras artesanales orientadas a la captura de elasmobranchios que utilizaron redes de enmalle superficiales en periodo nocturno como método de captura. Éstas zarparon y desembarcaron en cuatro localidades costeras: Zorritos, Tumbes (3°40'S, 80°40'O), Máncora, Piura (4°06'S, 81°03'O), San José, Lambayeque (6°45'S, 79°58'O) y Salaverry, La Libertad (8°13'S, 78°58'O) (Fig. 1). Los desembarques de esta especie son poco frecuentes en la zona norte, en comparación con la zona sur del Perú (González-Pestana *et al.* 2016). Se registró el sexo y la longitud total (LT) de cada individuo al centímetro más cercano (Bigelow & Schroeder 1948). Una vez en tierra, las muestras fueron preservadas inyectando

con una jeringa entre 5 y 10 mL de formalina al 10%, según el tamaño del estómago (Galván-Magaña *et al.* 1989). El procesamiento de muestras se realizó en los laboratorios de la Universidad Científica del Sur y la Universidad Nacional Agraria la Molina, donde los contenidos estomacales fueron seleccionados usando tamices de 500  $\mu\text{m}$  de abertura de malla. Luego, los ítems presa fueron identificados al menor taxón posible y pesados al más cercano 0,01 g. Para el caso de los peces, se utilizaron guías de identificación para organismos completos o esqueletos (Clothier 1950, Chirichigno & Vélez 1998) y guías de identificación de otolitos (Rivaton & Bourret 1999, García-Godos 2001). Para los cefalópodos, se utilizaron las guías de identificación basadas en picos (Wolff 1982, 1984; Clarke 1986, Xavier & Chérel 2009).

Para evaluar si el tamaño de muestra fue apropiado para describir la dieta del tiburón diamante, se construyó una curva acumulativa de presas a dos niveles: especie y filo/clase. Para el análisis y las gráficas se utilizó el software R versión 3.3.2 (R Core Team 2016) y el paquete *vegan*. El orden de las muestras fue permutado 1.000 veces para reducir el error. Cuando la curva se aproxima a la asíntota (pendiente < 0,1), el número de muestras es suficiente para describir la dieta (Soberón & Llorente 1993).



**Figura 1.** Ubicación de los cuatro puntos de muestreo en el norte del Perú para el estudio de la dieta del tiburón diamante *Isurus oxyrinchus* / Location of the four sampling points in northern Peru for the diet study of the shortfin mako shark *Isurus oxyrinchus*

La importancia relativa de cada especie presa dentro de la dieta del tiburón diamante fue determinada en base al índice de importancia relativa por especie presa (%PSIRI, siglas en inglés) (Brown *et al.* 2012), usando la siguiente fórmula:

$$\%PSIRI = 0,5\%F_i \times (\%PN_i + \%PW_i)$$

Donde,  $\%F_i$  = el número de estómagos que contienen la presa de categoría  $i$ , dividida entre el total de estómagos  $n$ ,  $\%PN_i$  = abundancia numérica por presa específica, y  $\%PW_i$  = abundancia en peso húmedo por presa específica

La abundancia específica por presa (%PA<sub>*i*</sub>) se calculó como:

$$\%PA_i = \sum_{j=1}^n \%A_{ij} n_i^{-1}$$

Donde,  $\%A_{ij}$  = abundancia [por número (%PN<sub>*i*</sub>) o peso húmedo (%PW<sub>*i*</sub>)] de las presas categoría  $i$  en el estómago  $j$ , y  $n_i$  = número de estómagos que contienen la presa  $i$ .

El índice %PSIRI es una modificación del índice de importancia relativa [%IRI, siglas en inglés Cortés (1997)] que evita redundancias de %Fi en el %IRI. Asimismo, permite sumar los índices de los niveles taxonómicos. De esa manera, el %PSIRI de una familia taxonómica será igual a la suma de los %PSIRI de las especies dentro de ese taxón (Brown *et al.* 2012).

La amplitud de nicho fue calculada con base al índice estandarizado de Levin al usar el %PN<sub>*i*</sub> convertido a proporciones a un nivel de especie/familia (Krebs 1999). Este índice tiene valores entre 0 y 1, donde valores cercanos a cero indican una dieta dominada por pocas especies presa (*i.e.*, alto nivel de especialización), mientras que valores cercanos a 1 indican una dieta más generalista (Munroe *et al.* 2014).

La posición trófica fue calculada teniendo como base el %PSIRI, usando la ecuación propuesta por Christensen & Pauly (1992):

$$TP = 1 + \left( \sum_{j=1}^n DC_{ij} \right) \times (TP_j)$$

Donde,  $DC_{ij}$  = composición de la presa  $j$  en la dieta del depredador  $i$ ,  $TP_j$  = nivel trófico de la presa  $j$ , y  $n$  = el número de especies presas en la dieta del depredador  $j$

Los valores de posición trófica para los ítems presas provienen de Cortés (1999) y Espinoza (2014).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se recolectaron un total de 25 estómagos, de los cuales 18 (72%) presentaron contenido estomacal. Los tiburones midieron entre 110 y 223 cm LT con un promedio de 161 cm LT (DE: ± 48 cm LT). Se obtuvo una proporción sexual de 9:8 (machos: hembras), con un tiburón no identificado sexualmente. La talla de primera madurez sexual para esta especie fue de 256 cm LT para hembras (Semba *et al.* 2011) y 180 cm LT para machos (Bustamante & Bennett 2013), por lo cual el 82% de las muestras analizadas fueron obtenidas de individuos inmaduros.

La curva de especie y filo/clase acumulada tuvo una pendiente de 0,41 y 0,03, respectivamente (Fig. 2). Esto indica que el esfuerzo de muestreo desplegado para este estudio no fue suficiente a nivel de especie. Por otro lado, aunque el análisis de filo/clase muestra que el número de estómagos fue suficiente, estos resultados deben de ser tratados con cuidado ya que el número muestral es bajo. Por lo tanto, en estudios posteriores se deberá aumentar el número de muestras para tener una mayor representatividad de la dieta, en especial a nivel de especie presa.

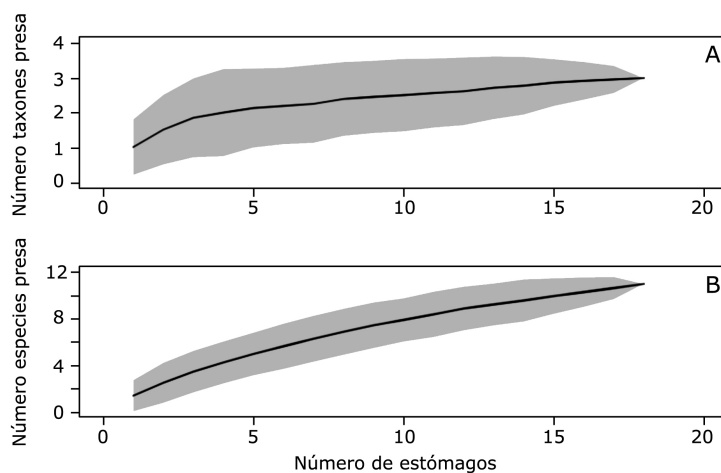


Figura 2. Curva de taxa presa (A: filo/clase, B: especie) acumulada del tiburón diamante *Isurus oxyrinchus* luego de 1.000 permutaciones (área sombreada representa la desviación estándar) / Cumulative prey taxa curve of shortfin mako shark *Isurus oxyrinchus* after 1,000 permutations (shaded area represents the standard deviation)

A nivel de especie se identificaron un total de 11 ítems-presa y a nivel de filo/clase se identificaron tres taxones (*i.e.*, cefalópodos, teleósteos y crustáceos) (Tabla 1). Para el periodo de estudio, los cefalópodos fueron el grupo más representativo (62,0 %PSIRI), seguido de los peces óseos (32,4 %PSIRI) y en tercer lugar los crustáceos (5,6 %PSIRI) (Tabla 1). El calamar de Humboldt *Dosidicus gigas* fue la presa más importante (36,3 %PSIRI), seguido por el calamar *Ancistrocheirus lesueurii* (16,8 %PSIRI), la merluza peruana *Merluccius gayi peruanus* (7,8 %PSIRI) y el barrilete negro *Auxis thazard* (7,0 %PSIRI) (Tabla 1). En un individuo se encontraron restos de delfín envueltos en bolsas de plástico, el cual se descartó por ser, posiblemente, carnada -presentaba forma de cubo- utilizada por los pescadores para capturar tiburones (Mangel *et al.* 2010, Campbell *et al.* 2020). Sin embargo, no se descarta la posibilidad de que el tiburón diamante se alimente naturalmente de delfines como lo indican otros estudios (Porsmoguer *et al.* 2014, Klarian *et al.* 2018).

El Instituto del Mar del Perú (IMARPE) tiene tres reportes de la dieta del tiburón diamante en la zona norte del Perú (frente a Piura y Lambayeque) (Elliot *et al.* 1995, 1996, 1997). Elliot *et al.* (1995), condujo el estudio más completo de la dieta del tiburón diamante, analizaron 52 individuos, encontrándose jurel *Trachurus murphyi* (30,3 %F), sardina *Sardinops sagax sagax* (27,3 %F), *D. gigas* (21,3 %F), bonito *Sarda chiliensis* (12,1 %F), merluza *M. gayi* (3,0 %F) y caballa *Scomber japonicus* (3,0 %F). Además, se ha reportado perico *Coryphaena hippurus*, peje-bagre *Aphos porosus* y peces tamborín de la familia *Tetradontidae* en el contenido estomacal del diamante en el norte del Perú (Elliot *et al.* 1996, 1997). Para estos últimos resultados, Elliot *et al.* (1996) muestreó 27 individuos y sólo 2 presentaron contenido estomacal, mientras que en Elliot *et al.* (1997) se muestrearon 3 individuos. Estos estudios indican que los peces son ítems presa importantes en su dieta, depredando una gran variedad de especies. Estos resultados son distintos a los presentados en este estudio donde los cefalópodos fueron los ítems presa más importantes. Sin embargo, en estos estudios del IMARPE sólo se registró la frecuencia. Diversos autores han recomendado integrar este índice en índices más completos (*i.e.*, IRI, PSIRI) que permite una evaluación integral de la importancia de cada ítem presa (Hyslop 1980, Cortés 1997, Brown *et al.* 2012).

La dieta del tiburón diamante en este trabajo fue similar a la de otras especies de tiburones pelágicos, como el tiburón martillo *Sphyrna zygaena* (González-Pestana *et al.* 2017), el tiburón zorro *Alopias* spp. (González-Pestana *et al.* 2018) y el tiburón azul *Prionace glauca* (Córdova-Zavaleta *et al.* 2018) en la misma zona de estudio, ya que sus presas principales fueron los cefalópodos (92,4 %IRI, 94,1 %PSIRI, 87,4 %PSIRI, respectivamente), siendo *D. gigas* una de las principales presas para los tiburones martillo y zorro. Los resultados preliminares de este estudio sugieren que el

**Tabla 1. Composición de la dieta del tiburón diamante *Isurus oxyrinchus* en el norte del Perú / Diet composition of the shortfin mako shark *Isurus oxyrinchus* off northern Peru**

Ítems presa	%F	%N	%W	%IRI	%PSIRI
Cephalopoda	94,40	59,30	64,70	86,60	62,00
<i>Dosidicus gigas</i>	44,44	31,29	41,30	65,62	36,29
<i>Ancistrocheirus lesueurii</i>	27,78	18,06	15,50	18,96	16,78
<i>Octopoteuthis nielseni</i>	5,56	5,56	5,56	1,26	5,56
<i>Stigmatoteuthis hoylei</i>	5,56	1,85	2,18	0,46	2,02
<i>Thysanoteuthis rhombus</i>	5,56	1,85	0,19	0,23	1,02
<i>Onychoteuthis banksii</i>	5,56	0,65	0,02	0,08	0,34
Teleostei	44,44	35,19	29,70	12,15	32,44
<i>Merluccius gayi peruanus</i>	11,11	8,33	7,25	3,52	7,79
<i>Auxis thazard</i>	11,11	8,33	5,72	3,18	7,02
<i>Thunnus obesus</i>	11,11	7,41	5,62	2,94	6,51
Perciformes	5,56	5,56	5,56	1,26	5,56
Peces no identificados	5,56	5,56	5,56	1,26	5,56
Crustacea	5,56	5,56	5,56	1,26	5,60
<i>Pleuroncodes monodon</i>	5,56	5,56	5,56	1,26	5,60

%F = Índice de frecuencia en porcentaje, %W= porcentaje en peso, %N= porcentaje en número, %IRI= Índice de Importancia Relativa en porcentaje y %PSIRI= Importancia Relativa Presa Especifica

tiburón diamante en conjunto con estas otras tres especies de tiburones pelágicos se estarían alimentando principalmente de cefalópodos, y en segundo lugar de peces óseos.

En el Pacífico sur central y en aguas ecuatorianas se ha determinado que una de las presas más importantes del tiburón diamante es *D. gigas* (Mucientes-Sandoval & Saborido-Rey 2008, Pincay 2014, Rosas-Luis *et al.* 2016). De igual manera, los tiburones pelágicos (*i.e.*, *S. zygaena*, *Alopias* spp., *P. glauca*, *I. oxyrinchus*) son los principales depredadores de cefalópodos (*e.g.*, *D. gigas*, *A. lesueurii*) frente a las costas del Pacífico sudeste y Baja California, México (Galván-Magaña *et al.* 1989, 2013; Rosas-Luis *et al.* 2016). Por otro lado, en el Pacífico noreste, frente a EE.UU., la dieta de estas especies (*i.e.*, *S. zygaena*, *Alopias* spp., *I. oxyrinchus*) está compuesta principalmente por peces óseos, seguido de cefalópodos, incluyendo a *D. gigas* (Vetter *et al.* 2008, Bizzarro *et al.* 2017).

En Chile, las dietas de los tiburones azul y diamante están compuestas principalmente por peces óseos, así estas especies presentan un alto traslape trófico (López *et al.* 2012); mientras que en Baja California el traslape es bajo (Meneses *et al.* 2016). Futuros estudios en el norte del Perú, que incluyan un tamaño de muestra más grande para el tiburón diamante, deberán determinar si estas especies de tiburones más capturados en el Perú (*i.e.*, *P. glauca*, *I. oxyrinchus*) (González-Pestana *et al.* 2016), presentan un rol ecológico similar.

Los resultados preliminares de este estudio, expresamente para el periodo estudiado, determinaron que el nivel trófico promedio del tiburón diamante fue de 4,3, lo que lo cataloga como un depredador terciario ya que se alimenta principalmente de cefalópodos. La amplitud de nicho fue de 0,47 lo que indica que presenta un grado de especialización intermedio. En el norte del Perú se ha determinado la posición trófica de siete especies de tiburones a través de contenido estomacal, variando entre 3,8 y 4,4 (Córdova-Zavaleta *et al.* 2018, González-Pestana *et al.* 2017, 2018, 2021). En comparación con el tiburón zorro y cobrizo *Carcharhinus brachyurus* (4,4 para ambos), tiburón martillo (4,3), tiburón azul y el cazón *Galeorhinus galeus* (4,2 para ambos), el tiburón diamante ocuparía una posición trófica similar (González-Pestana *et al.* 2021).

Las pesquerías pueden tener grandes impactos sobre especies clave por su rol en el ecosistema marino, incluyendo a depredadores cuya alimentación depende de especies comerciales para su sobrevivencia (Smith *et al.* 2011, Kaplan *et al.* 2013). Esto se evidencia en *D. gigas*, que es el calamar más capturado en el mundo, y es la segunda pesquería más importante en el Perú (Paredes & De La Puente 2014, FAO 2018). Diversos reportes y este estudio, han determinado que en el norte del Perú los tiburones pelágicos (*i.e.*, *S. zygaena*, *Alopias* spp., *I. oxyrinchus*) depredan principalmente *D. gigas* (González-Pestana *et al.* 2017, 2018), por lo cual se debería incluir un enfoque ecosistémico en el reglamento de ordenamiento pesquero de *D. gigas* (Ministerio de la Producción - PRODUCE 2011)<sup>2</sup>, y así contribuir en la conservación de este vulnerable grupo de peces marinos.

Finalmente, de acuerdo a los resultados, el presente estudio contribuye al escaso conocimiento de la ecología trófica del tiburón diamante, posicionándolo como un depredador terciario que se alimenta, principalmente, de cefalópodos y peces óseos. En futuros estudios, incrementando el número de muestras y utilizando métodos complementarios, tales como el análisis de isótopos estables (Hussey *et al.* 2012), se podrá determinar mejor el rol del tiburón diamante en el ecosistema marino del norte del Perú.

<sup>2</sup>Ministerio de la Producción – PRODUCE 2011. Decreto Supremo N° 014-2011-PRODUCE - Reglamento del Ordenamiento Pesquero del Calamar Gigante o Pota. Ministerio de la Producción, Lima. <<http://www2.produce.gob.pe/dispositivos/publicaciones/2011/octubre/ds014-2011-produce.pdf>> <<https://www.fao.org/faolex/results/details/es/c/LEX-FAOC106458/>>

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Fondo para la Innovación, Ciencia y Tecnología (PIBA-369-2014) que financió este estudio. Agradecen a la Universidad Científica del Sur y a la Universidad Nacional Agraria La Molina por facilitar los laboratorios para el análisis de las muestras. Un agradecimiento especial a los pescadores de Zorritos, Máncora, San José y Salaverry que contribuyeron con la colección de muestras y al equipo de ProDelphinus Astrid Jimenez, Eliana Alfaro y Sergio Pingo por su apoyo logístico. También, gracias a José Carlos Xavier por ayudarnos a identificar los picos del calamar.

## LITERATURA CITADA

- Adams GD, D Flores, OG Flores, KAarestrup & JC Svendsen. 2016.** Spatial ecology of blue shark and shortfin mako in southern Peru: local abundance, habitat preferences and implications for conservation. *Endangered Species Research* 31: 19-32.
- Au DW, SE Smith & C Show. 2008.** Shark productivity and reproductive protection, and a comparison with teleosts. In: Camhi MD, EK Pikitch & EA Babcock (eds). *Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation*, pp. 298-308. Blackwell Publishing, Oxford.
- Bigelow HB & WC Schroeder. 1948.** Sharks. In: Parr AE & YH Olsen (eds). *Fishes of the western North Atlantic, part 1: lancelets, cyclostomes, sharks*, pp. 59-546. Sears Foundation for Marine Research, Yale University, New Haven.
- Bizzarro JJ, AB Carlisle, WD Smith & E Cortés. 2017.** Diet composition and trophic ecology of Northeast Pacific Ocean sharks. *Advances in Marine Biology* 77: 111-148.
- Brown SC, JJ Bizzarro, GM Cailliet & DAEbert. 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.
- Campbell E, A Pasara-Pollack, J Alfaro-Shigueto & JC Campbell. 2020.** Use of small cetaceans as bait in small-scale fisheries in Peru. *Frontiers in Marine Science* 7: 817.
- Cardenaosa D, AT Fields, EA Babcock, SKH Shea, KA Feldheim & DD Chapman. 2020.** Species composition of the largest shark fin retail-market in mainland China. *Scientific Reports* 10(1): 1-10.
- Chirichigno N & J Vélez. 1998.** Clave para identificar los peces marinos del Perú, 496 pp. Instituto del Mar del Perú, Callao.
- Christensen V & D Pauly. 1992.** ECOPATH II - A software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling* 61: 169-185.
- Clarke MR. 1986.** A handbook for the identification of cephalopod beaks, 273 pp. Clarendon Press, Oxford.

- Clarke SC, MK McAllister, EJ Milner-Gulland, GP Kirkwood, CG Michielsens, DJ Agnew, EK Pikitch, H Nakano & MS Shivji. 2006. Global estimates of shark catches using trade records from commercial markets. *Ecology Letters* 9: 1115-1126.
- Clothier CR. 1950. A key to some southern California fishes based on vertebral characters. *Fishery Bulletin* 79: 1-83.
- Compagno LJV, M Dando & S Fowler. 2005. *Sharks of the world*, 368 pp. Princeton Field Guides, Princeton University Press, Princeton.
- Córdova-Zavaleta F, J Mendo, SA Briones-Hernández, N Acuña-Perales, A González-Pestana, J Alfaro-Shigueto & JC Mangel. 2018. Food habits of the blue shark, *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758), in waters off northern Peru. *Fishery Bulletin* 116: 310-322.
- Cortés E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 726-738.
- Cortés E. 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES Journal of Marine Science* 56: 707-717.
- Doherty PD, J Alfaro-Shigueto, DJ Hodgson, JC Mangel, MJ Witt & BJ Godley. 2014. Big catch, little sharks: Insight into Peruvian small-scale longline fisheries. *Ecology and Evolution* 4(12): 2375-2383.
- Elliot W, F Paredes & M Bustamante. 1995. Biología y pesquería de tiburones de las Islas Lobos, Perú. Informe Progresivo del IMARPE 16: 1-22.
- Elliot W, F Paredes & M Bustamante. 1996. II Prospección biológico-pesquero de tiburones al oeste de las Islas Lobos. Informe Progresivo del IMARPE 41: 1-17.
- Elliot W, F Paredes & M Bustamante. 1997. Estudio biológico-pesquero de tiburones frente a Paíta, marzo 1996. Informe Progresivo del IMARPE 56: 26-40.
- Espinoza P. 2014. Trophic dynamics in the northern Humboldt Current system: insights from stable isotopes and stomach content analyses. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Brest, 131 pp. <<https://core.ac.uk/download/pdf/197201038.pdf>>
- Estes JA, J Terborgh, JS Brashares, ME Power, J Berger, WJ Bond & RJ Marquis. 2011. Trophic downgrading of planet Earth. *Science* 333(6040): 301-306.
- FAO. 2018. The state of world fisheries and aquaculture 2018. Meeting the sustainable development goals. FAO, Rome. <<http://www.fao.org/documents/card/es/c/I9540EN/>>
- Galván-Magaña F, HJ Nienhuis & AP Klimley. 1989. Seasonal abundance and feeding habits of sharks of the lower Gulf of California, Mexico. *California Fish and Game* 75(2): 74-84.
- Galván-Magaña F, C Polo-Silva, BS Hernández-Aguilar, A Sandoval-Londoño, RM Ochoa-Díaz, N Aguilar-Castro & L Abitia-Cárdenas. 2013. Shark predation on cephalopods in the Mexican and Ecuadorian Pacific Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 95: 52-62.
- García-Godos I. 2001. Patrones morfológicos del otolito *Sagitta* de algunos peces óseos del mar peruano. *Boletín del Instituto del Mar del Perú* 20: 1-83.
- González-Pestana A, JC Kouri & X Vélez-Zuazo. 2016. Shark fisheries in the Southeast Pacific: A 61-year analysis from Peru. *F1000 Research* 3: 1-164.
- González-Pestana A, N Acuña-Perales, J Coasaca-Cespedes, F Córdova-Zavaleta, J Alfaro-Shigueto, JC Mangel & P Espinoza. 2017. Trophic ecology of the smooth hammerhead shark (*Sphyrna zygaena*) off the coast of northern Peru. *Fishery Bulletin* 115: 451-459.
- González-Pestana A, N Acuña-Perales, F Córdova-Zavaleta, J Coasaca-Cespedes, E Alfaro, J Alfaro-Shigueto & JC Mangel. 2018. Feeding habits of thresher sharks *Alopias* sp. in northern Peru: Predators of Humboldt squid (*Dosidicus gigas*). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 99: 695-702.
- González-Pestana A, JC Mangel, E Alfaro-Córdova, N Acuña-Perales, F Córdova-Zavaleta, E Segura-Cobeña, D Benites, M Espinoza, J Coasaca-Céspedes, A Jiménez, S Pingo, V Moscoso, J Alfaro-Shigueto & P Espinoza. 2021. Diet, trophic interactions and possible ecological role of commercial sharks and batoids in northern Peruvian waters. *Journal of Fish Biology* 98(3): 768-783.
- Heithaus MR, A Frid, AJ Wirsing & B Worm. 2008. Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 202-210.
- Heithaus MR, A Frid, JJ Vaudo, B Worm & AJ Wirsing. 2010. Unraveling the ecological importance of elasmobranchs. In: Carrier JC, JA Musick & MR Heithaus (eds). *Sharks and their relatives II: Biodiversity, adaptive physiology, and conservation*, pp. 611-638. CRC Press, Boca Raton.
- Hoenig JM & SH Gruber. 1990. Life-history patterns in the elasmobranchs: implications for fisheries management. In: Pratt HL Jr, SH Gruber & T Taniuchi (eds). *Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries*. NOAA Technical Report 90: 1-16.
- Hussey NE, MA MacNeil, JA Olin, BC McMeans, MJ Kinney, DD Chapman & AT Fisk. 2012. Stable isotopes and elasmobranchs: tissue types, methods, applications and assumptions. *Journal of Fish Biology* 80: 1449-1484.
- Hyslop EJ. 1980. Stomach contents analysis-a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17: 411-429.
- Kaplan IC, CJ Brown, EA Fulton, IA Gray, JC Field & AD Smith. 2013. Impacts of depleting forage species in the California Current. *Environmental Conservation* 40(4): 380-393.
- Klarian SA, C Canales-Cerro, P Barría, P Zárate, F Concha, S Hernández, M Heidemeyer, P Sallaberry-Pincheira & R Meléndez. 2018. New insights on the trophic ecology of blue (*Prionace glauca*) and shortfin mako sharks (*Isurus oxyrinchus*) from the oceanic eastern South Pacific. *Marine Biology Research* 14(2): 173-182.
- Krebs CJ. 1999. *Ecological methodology*, 620 pp. Addison Wesley Educational Publishers, Menlo Park.
- López SA, P Barría & R Meléndez. 2012. Feeding and trophic relationships of two highly migratory sharks in the Eastern South Pacific Ocean. *Pan-American Journal of Aquatic Science* 7: 50-56.

- Mangel JC, J Alfaro-Shigueto, K Van Waerebeek, C Cáceres, S Bearhop, MJ Witt & BJ Godley. 2010.** Small cetacean captures in Peruvian artisanal fisheries: high despite protective legislation. *Biological Conservation* 143(1): 136-143.
- Meneses CI, YE Rojas, FG Magaña, SA García & LD Carrillo. 2016.** Trophic overlap between blue sharks (*Prionace glauca*) and shortfin makos (*Isurus oxyrinchus*): trophic linkages between two shark species in the Eastern Pacific Ocean food web. *Food Webs* 7: 13-19.
- Mucientes-Sandoval G & F Saborido-Rey. 2008.** Acercamiento a la composición de la dieta de *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810 (Elasmobranchii: Lamnidae) en aguas internacionales del Pacífico Sur Central. *Revista de Investigaciones Marinas* 29(2): 145-150.
- Munroe SEM, CA Simpfendorfer & MR Heupel. 2014.** Defining shark ecological specialization: concepts, context, and examples. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 24: 317-331.
- Myers RA, JK Baum, TD Shepherd, SP Powers & CH Peterson. 2007.** Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science* 315(80): 1846-1850.
- Ortega-Cisneros K, S Yokwana, W Sauer, K Cochrane, A Cockcroft, NC James & G Pecl. 2018.** Assessment of the likely sensitivity to climate change for the key marine species in the southern Benguela system. *African Journal of Marine Science* 40(3): 279-292.
- Paredes C & S De La Puente. 2014.** Situación actual de la pesquería de pota (*Dosidicus gigas*) en el Perú y recomendaciones para su mejora. Informe Final. Proyecto Mediano Breve CIES PM-T1 (Octubre, 2014). Consorcio de Investigación Económica y Social, Instituto del Perú, Lima. 110 pp. <<https://cies.org.pe/investigacion/situacion-actual-de-la-pesqueria-de-la/>>
- Pikitch EK, C Santora, EA Babcock, A Bakun, R Bonfil, DO Conover, P Dayton, P Doukakis, D Fluharty, B Heneman & ED Houde. 2004.** Ecosystem-based fishery management. *Science* 305: 346-347.
- Pincay J. 2014.** Descripción de la dieta del tiburón mako *Isurus oxyrinchus* (Rafinesque, 1819) en el Pacífico ecuatorial. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Laica Eloy Alfaro de Manabí, Manabí, 105 pp.
- Porsmoguer SB, D Bănaru, P Béarez, I Dekeyser, MF Merchán & CF Boudouresque. 2014.** Unexpected headless and tailless fish in the stomach content of shortfin mako *Isurus oxyrinchus*. *PLoS ONE* 9(2): 1-6. <<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088488>>
- R Core Team. 2016.** R: A Language and Environment for Statistical Computing. <<https://www.R-project.org/>>
- Rigby CL, R Barreto, J Carlson, D Fernando, S Fordham, MP Francis, RW Jabado, KM Liu, A Marshall, N Pacoureaux, E Romanov, RB Sherley & H Winker. 2019.** *Isurus oxyrinchus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019. <<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-1.RLTS.T39341A2903170.en>>
- Rivatón J & P Bourret. 1999.** Les otolithes des poissons de l'Indo Pacifique, 378 pp. Institut de Recherche pour le Développement, New Caledonia.
- Rosas-Luis R, P Looor-Andrade, M Carrera-Fernández, JE Pincay-Espinoza, C Vincés-Ortega & L Chompooy-Salazar. 2016.** Cephalopod species in the diet of large pelagic fish (sharks and billfishes) in Ecuadorian waters. *Fisheries Research* 173: 159-168.
- Schindler DE, TE Essington, JF Kitchell, C Boggs & R Hilborn. 2002.** Sharks and tunas: fisheries impacts on predators with contrasting life histories. *Ecological Applications* 12(3): 735-748.
- Semba Y, I Aoki & K Yokawa. 2011.** Size at maturity and reproductive traits of shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, in the western and central North Pacific. *Marine and Freshwater Research* 62(1): 20-29.
- Sherman CS, MR Heupel, SK Moore, A Chin & CA Simpfendorfer. 2020.** When sharks are away, rays will play: effects of top predator removal in coral reef ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* 641: 145-157.
- Smith ADM, CJ Brown, CM Bulman, EA Fulton, P Johnson, IC Kaplan, H Lozano-Montes, S Mackinson, M Marzloff, LJ Shannon, YJ Shin & J Tam. 2011.** Impacts of fishing low-trophic level species on marine ecosystems. *Science* 333: 1147-1150.
- Soberón J & J Llorente. 1993.** The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7: 480-488.
- Stevens JD, R Bonfil, NK Dulvy & PA Walker. 2000.** The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (Chondrichthyan), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science* 57: 476-494.
- Vetter R, S Kohin, A Preti, SA McClatchie & H Dewar. 2008.** Predatory interactions and niche overlap between mako shark, *Isurus oxyrinchus*, and jumbo squid, *Dosidicus gigas*, in the California Current. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports* 49: 142-156.
- Wolff GA. 1982.** A beak key for eight eastern tropical Pacific cephalopod species with relationships between their beak dimensions and size. *Fishery Bulletin* 80(2): 357-370.
- Wolff GA. 1984.** Identification and estimation of size from the beaks of 18 species of cephalopods from the Pacific Ocean. NOAA Technical Report NMFS 17: 1-50.
- Xavier JC & Y Cherel. 2009.** Cephalopod beak guide for the Southern Ocean, 129 pp. British Antarctic Survey, Cambridge.

---

Editor: Francisco Concha  
 Recibido el 21 de octubre 2020  
 Aceptado el 20 de octubre 2022