



UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA  
Departamento de Biología

Tesis doctoral



Aspectos biológicos y ecológicos del  
tiburón ángel *Squatina squatina* (Linnaeus 1758)  
en la isla de Gran Canaria

**Krupskaya Narváez**

Las Palmas de Gran Canaria  
2012







D. JUAN LUIS GÓMEZ PINCHETTI, SECRETARIO DEL DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA  
DE LA UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA

**CERTIFICA,**

Que el Consejo de Doctores del Departamento en su sesión extraordinaria tomó el acuerdo de dar el consentimiento para su tramitación a la tesis doctoral titulada: “Aspectos biológicos y ecológicos del tiburón ángel *Squatina squatina* (Linnaeus, 1758) en la isla de Gran Canaria”, presentada por la doctorando Krupskaya Narváez y dirigida por el Dr. Ricardo Haroun Tabraue.

Y para que conste, y a efectos de lo previsto en el Artº 6 del Reglamento para la elaboración, defensa, tribunal y evaluación de tesis doctorales de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, firmo la presente en Las Palmas de Gran Canaria a 11 de diciembre de dos mil doce.





Programa de Doctorado:

**ECOLOGÍA Y GESTIÓN DE LOS RECURSOS VIVOS MARINOS**

Título de la Tesis:

**ASPECTOS BIOLÓGICOS Y ECOLÓGICOS DEL TIBURÓN ÁNGEL *SQUATINA*  
*SQUATINA* (LINNAEUS 1758) EN LA ISLA DE GRAN CANARIA**

Tesis doctoral presentada por **KRUPSKAYA NARVÁEZ**

Dirigida por el Dr. **RICARDO HAROUN TABRAUE**

El Director,

La Doctorando,

Las Palmas de Gran Canaria  
diciembre 2012

Impreso en el Servicio de Reprografía de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.  
Edificio de Ingenierías, Campus Universitario de Tafira, Las Palmas de Gran Canaria,  
35017 Las Palmas.

A FILIP

A mi familia



Quiero dar las gracias a:

Ricardo Haroun Tabraue por su dirección, apoyo, confianza, logística y el tiempo dedicado para la realización de esta Tesis.

A Filip por su amor, su inestimable e inagotable ayuda en todo el proceso de la tesis, su apoyo en cada momento y su enseñanza permanente.

A becas MAEC-AECID por la subvención de sostenimiento.

Al Dr. Alexander Godknecht de Shark Foundation, por la financiación parcial de este proyecto.

A la Fundación Universitaria de Las Palmas por la beca INNOVA, financiando parcialmente el capítulo 6.

Al personal de la Biblioteca de Ciencias Básicas y del servicio de obtención de documentos de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria por su ayuda en la consecución de información.

A los miembros de las cofradías de Agaete, Melenara y San Cristóbal y de la pescadería Jacinto, por su ayuda en la obtención de los especímenes, en especial a Juana Ojeda García, Chano, Carmen Rosa y José Luis Santana Calixto, a Matías y Oliver Salado, Luis Santana padre e hijo y, a Esteban y su tía.

A la Dra. María Ascensión Viera Rodríguez y a Francisco Javier Santana Suárez, por facilitarme parte de su infraestructura y material de laboratorio.

Al centro de buceo Davy Jones Diving por su constancia y compromiso en el reporte de sus avistamientos, en especial a Brian y Annette Goldthorpe, Eduardo Vera González y Andy Batty.

Al Dr. José Antonio González Pérez, por el préstamo de material de laboratorio.

Al Dr. Ángel Luque Escalona, por poner a mi disposición su infraestructura.

Al Dr. José Mario González Pajuelo y Dr. José María Lorenzo Nespereira, por cederme material biológico, analizado en el capítulo 6.

A todos los buceadores, por sus reportes de avistamiento, en especial a Claudio, Eva, Ángel, Ana, Nandú, Irene, Juan de Dios, Pablo González, Pablo Villares y Juan Bautista.

A los miembros del staff de Bioges, por su colaboración, en especial a Tony Sánchez y Leonor Ortega.

A mis compañeros Masha Stroobant y Aketza Herrero, por su ayuda en diversos aspectos.

Un especial agradecimiento a Guillermo Balzac, por su gran aportación desinteresada.

A mi familia, por su apoyo y cariño. Mijn familie voor hun steun en liefde.

## RESUMEN

Se describió aspectos históricos, contemporáneos, ecológicos y biológicos del tiburón ángel *Squatina squatina*, mediante la revisión de la bibliografía relevante desde la época de Aristóteles hasta la actualidad sobre la percepción, su uso, abundancia y la conservación de la especie.

Se generó información de diversos aspectos ecológicos y biológicos básicos de *S. squatina* en la isla de Gran Canaria. Para ello: (1) se solicitó y recopiló reportes de avistamientos oportunistas por buceadores recreativos. Se determinó la validez y la utilidad de los reportes considerando factores limitantes como los errores y las dificultades en el diseño, y en el análisis e interpretación de los datos. Se analizó la tendencia en los avistamientos relacionado con la temperatura y el sitio. (2) Se definieron 19 tipos de marcas para la identificación individual mediante la foto identificación. La localización, la prevalencia, la singularidad individual, la complejidad, la visibilidad en el campo y en las fotografías, la persistencia, la facilidad de fotografiar y la utilidad de cada marca para determinar su fiabilidad en el reconocimiento individual. (3) Se determinó la estructura poblacional, el uso de hábitat y actividades realizadas durante el día en dos localidades costeras de Gran Canaria. (4) Se caracterizó los hábitos alimenticios mediante el análisis de contenidos estomacales. Se determinó la composición trófica, la amplitud de nicho y la sobreposición en la dieta. Se realizaron comparaciones intraespecíficas por sexo, estado de madurez sexual y periodo estacional.



## ABSTRACT

Historical, contemporary, ecological and biological aspects are described from the common angel shark *Squatina squatina* by means of bibliographic revision of the relevant literature, dating from Aristoteles up to the present, about the perception, use, abundance and conservation of the species.

Information regarding several basic ecological and biological aspects of *S. squatina* in the island of Gran Canaria is provided. For this purpose (1) information of opportunistic sightings were requested from recreational divers. The validity and utility of the reports was verified taking into account limiting factors as errors and difficulties, both in design, analysis and interpretation of the data. Trending of sightings in relation with temperature and location is provided. (2) 19 types of marks are described for the individual identification, employing photo identification. Location, prevalence, individual singularity, complexity, visibility in situ and in photographs, persistence, efficiency to photograph and the utility of each mark is validated in order to determine its reliability in the identification of an individual. (3) The population structure, habitat use and activities during the day are described in two coastal locations in Gran Canaria. (4) Alimentation habits are characterized based on stomach content analysis. Trophic composition, niche breadth and diet overlap are determined. Intraspecific comparisons by sex, sexual maturity state and season are made.



# Índice

<b>1</b>	<b>INTRODUCCIÓN GENERAL .....</b>	<b>3</b>
1.1	INTRODUCCIÓN .....	3
1.2	ESTRUCTURA DEL TRABAJO .....	10
1.3	OBJETIVOS .....	11
1.3.1	Objetivo general.....	11
1.3.2	Objetivos específicos .....	11
1.4	ÁREA DE ESTUDIO .....	12
1.4.1	Localización .....	12
1.4.2	Características generales .....	13
1.4.3	Gran Canaria .....	14
1.5	BIBLIOGRAFÍA .....	16
<b>2</b>	<b>LOS TIBURONES ÁNGEL .....</b>	<b>29</b>
2.1	EVOLUCIÓN .....	29
2.2	SISTEMÁTICA .....	34
2.3	GÉNERO <i>SQUATINA</i> .....	38
2.4	EL TIBURÓN ÁNGEL <i>SQUATINA SQUATINA</i> .....	41
2.4.1	Nombre científico .....	41
2.4.2	Clasificación taxonómica.....	41
2.4.3	Sinonimias .....	41
2.4.4	Nombres comunes .....	42
2.4.5	Descripción de la especie.....	43
2.4.6	Distribución y hábitat.....	45
2.4.7	Biología.....	46
2.4.8	Comportamiento.....	46
2.4.9	Interacción con los humanos .....	47
2.4.10	Depredadores .....	49
2.4.11	Estado de amenaza .....	49

2.4.12	Legislación y figuras de protección .....	51
2.5	<i>SQUATINA SQUATINA</i> EN LAS ISLAS CANARIAS .....	53
2.6	BIBLIOGRAFÍA .....	57
<b>3</b>	<b>AVISTAMIENTO POR BUCEADORES RECREATIVOS .....</b>	<b>69</b>
3.1	INTRODUCCIÓN .....	69
3.2	MATERIALES Y MÉTODOS.....	72
3.2.1	Estrategias de obtención de los reportes de avistamiento .....	72
3.2.2	Análisis de los reportes de avistamiento .....	73
3.3	RESULTADOS .....	76
3.3.1	Estrategias de obtención de los reportes de avistamiento .....	76
3.3.2	Reportes de avistamiento .....	76
3.4	DISCUSIÓN.....	89
3.4.1	Evaluación del programa y validez de los datos .....	89
3.4.2	Reportes de avistamientos .....	94
3.5	BIBLIOGRAFÍA .....	97
<b>4</b>	<b>FOTO IDENTIFICACIÓN.....</b>	<b>105</b>
4.1	INTRODUCCIÓN .....	105
4.2	MATERIALES Y MÉTODOS.....	108
4.2.1	Área de estudio .....	108
4.2.2	Colección de datos .....	109
4.2.3	Análisis de datos .....	110
4.3	RESULTADOS .....	114
4.3.1	Identificación individual de ejemplares.....	114
4.3.2	Individuos reavistados .....	114
4.3.3	Marcas.....	115
4.4	DISCUSIÓN.....	136
4.4.1	Identificación individual de ejemplares.....	136
4.4.2	Individuos reavistados .....	136
4.4.3	Marcas.....	137

4.5	BIBLIOGRAFÍA .....	146
<b>5</b>	<b>ESTRUCTURA POBLACIONAL Y USO DE HÁBITAT .....</b>	<b>156</b>
5.1	INTRODUCCIÓN .....	156
5.2	MATERIALES Y MÉTODOS.....	158
5.2.1	Colección de datos .....	158
5.2.2	Análisis de datos .....	161
5.3	RESULTADOS .....	165
5.3.1	Estructura poblacional .....	165
5.3.2	Uso de hábitat.....	174
5.4	DISCUSIÓN.....	191
5.4.1	Estructura poblacional .....	191
5.4.2	Uso de hábitat.....	193
5.5	BIBLIOGRAFÍA .....	200
<b>6</b>	<b>HÁBITOS ALIMENTICIOS .....</b>	<b>208</b>
6.1	INTRODUCCIÓN .....	208
6.2	MATERIALES Y MÉTODOS.....	209
6.2.1	Trabajo de laboratorio .....	209
6.2.2	Análisis de datos .....	213
6.2.3	Comparaciones intraespecíficas .....	216
6.3	RESULTADOS .....	218
6.3.1	Caracterización general de la dieta .....	218
6.3.2	Comparaciones intraespecíficas .....	229
6.4	DISCUSIÓN.....	241
6.4.1	Caracterización general de la dieta .....	241
6.4.2	Comparaciones intraespecíficas .....	248
6.5	BIBLIOGRAFÍA .....	251
<b>7</b>	<b>CONCLUSIONES .....</b>	<b>259</b>

---

<b>ANEXOS .....</b>	<b>265</b>
Anexo I: Lista de abreviaciones .....	265
Anexo II: Formulario de registros diarios de inmersiones .....	271
Anexo III: Formulario de registro de avistamiento .....	272
Anexo IV: %IIR de machos y hembras por talla y periodo estacional.....	273

---

# Capítulo 1





# 1 INTRODUCCIÓN GENERAL

## 1.1 INTRODUCCIÓN

Los elasmobranquios son una pequeña parte de la vasta radiación adaptativa de peces cartilaginosos, con un registro fósil desde aproximadamente hace 400 millones de años (ma) y con más de 3000 especies extintas (Compagno 1999). En ecosistemas marinos, los elasmobranquios desempeñan un importante rol como depredadores apicales (Wetherbee & Cortés 2004) y como mesodepredadores, participando en la transferencia de energía entre niveles tróficos superiores e inferiores (Vaudo & Heithaus 2011). Sin embargo, son susceptibles a la sobrepesca (Campana *et al.* 2002; Baum *et al.* 2003) por las características de su estrategia vital, comportamiento y ecología. Entre estos rasgos se incluyen un crecimiento lento, una madurez tardía, con prolongados períodos de gestación y bajas tasas de fecundidad (Holden 1974; Cailliet *et al.* 2005) con relación a los peces. Adicionalmente, especies costeras que habitan en aguas someras están a merced de impactos antropogénicos que tienden a hacerse más frecuentes y severos como la contaminación, modificación del hábitat e incluso las actividades recreativas. Los efectos de la disminución, y en algunos casos, la eliminación de algunas especies de elasmobranquios de los ecosistemas marinos, aunque son complejos y poco predecibles, serán significativos a nivel ecológico y económico (Cailliet *et al.* 2005).

De las 1185 especies de elasmobranquios descritas hasta el momento (White & Last 2012), más de 547 son vulnerables y el 20% esta en peligro de extinción (IUCN 2006). Entre ellas el tiburón ángel *Squatina squatina* (Linnaeus, 1758), el cual estaba considerado una especie común en la mayor parte de su área de distribución, como en el litoral valenciano (Cisternas 1867) y en diferentes localidades del Reino Unido (Buffon *et al.* 1810; Couch & Smith 1822; Cunningham 1896). Sin embargo, en la actualidad las poblaciones han declinado notablemente (ICES 2004). Esta especie se considera extinta en el Mar del Norte (ICES 2005), extirpada en el Mar Adriático (Dulvy *et al.* 2003) y críticamente amenazada en el resto de su ámbito geográfico, con la posible excepción de algunas zonas del sur del Mediterráneo y las islas Canarias (Morey *et al.* 2006), no obstante su estado en Canarias se desconoce.

Las primeras reseñas sobre el tiburón ángel *S. squatina* son realizadas por los griegos y datan desde el siglo IV antes de la era común (AEC) con los aportes de Arquestrato (330 AEC, en Wilkins & Hill 2011) en su poema *Hedypatheia* (El bien comer) y en las obras *De partibus animalium* (Las partes de los animales) y *Historiæ animalium* (Historia de los animales) realizados por Aristóteles (350 AEC, en Ogle 1882 y Thompson 1910 respectivamente). Además, Arquestrato, relata que Dorion hace referencia a la especie en su libro Tratado de los peces, pero no tiene una fecha para ubicarlo cronológicamente.

La primera contribución de la cual se tiene conocimiento en la era común (EC) es realizada por Plinio el viejo (siglo I, en Holland 1601; Bostock & Riley 1857) en su libro *Naturalis historiæ* (Historia natural). Posteriormente se menciona a *S. squatina* en el poema *Haliéuticas* (Tratado de pesca) de Oppian (siglos II, en Diaper & Jones 1722) y en *Deipnosophistai* (Banquete de los eruditos) de Ateneo de Naucratis (siglo III, en Yonge 1854) que cita a Epaenetus y a Dorion como autores de algunas de las referencias que realiza de *S. squatina*.

Desde entonces solo se conoce una referencia a esta especie hecha en el siglo XIII por Magnus (1260) (en Kitchell & Resnick 1999). Posteriormente, en el siglo XVI se presentó alguna reseña, en las obras de historia natural de Belon (1553), Rondelet (1554), Salviani (1554) y Gesner (1558). En el siglo XVII hubo dos contribuciones realizadas por Grew (1681) y Willughby (1686). En el siglo XVIII las aportaciones aumentaron con los trabajos de Ray (1713), Artedi (1738), Linnaeus (1758), Pennant (1776), Bloch (1785), Lacepède (1798) y una descripción del oído por Monro (1785). Aunque el siglo XIX fue muy prolífero en publicaciones, la información nueva sobre la especie fue escasa, tratando principalmente su posición filogenética y sistemática, la distribución, la anatomía y aspectos someros sobre su biología, especialmente en los trabajos de Bloch *et al.* (1801), Duméril (1806), Buffon *et al.* (1810), Rafinesque Schmaltz (1810), Risso (1810), Cuvier (1817), Couch & Smith (1822), Fleming (1828), Cuvier *et al.* (1834), Booth (1835), Jenyns (1835), Yarrell (1836), Swainson (1838), Boursse Wils (1844), Gosse (1851), Goldsmith (1852), Baird (1858), Hunter (1861), Couch (1862), Duméril (1865), Ercolani (1879), Buckland (1880), Day (1880-1884), Doderlein (1881), Moreau (1881), Mayer (1888), Cunningham (1896), Bles (1897-1898), Schneider (1897) y Lo Bianco (1898).

Durante el siglo XX, se realizaron estudios tanto de índole anatómico y fisiológico como sobre aspectos de su biología y ecología donde, salvo algunas excepciones, las observaciones se hacen en menos de cinco o no se mencionan el número de individuos analizados como en Stewart (1903-1906) que exploró el laberinto membranoso del oído, Borcea (1904, 1906) detalló el aparato urogenital, Carazzi (1905) caracterizó el cerebro y el sistema arterial, Sterzi (1907) y Luther (1909) describieron algunos aspectos de anatomía, Wunderer (1908) definió las terminaciones nerviosas corpusculares en las aletas, Lo Bianco (1909), Tortonese (1956) y Bini (1967) describieron diversos aspectos biológicos y ecológicos, Ridewood (1921) investigó la calcificación del centro de las vertebrae, Nishio (1926) determinó la estatoconía exógena, Hogben (1936) y Wykes (1936) realizaron experimentos sobre la coordinación en los cambios en la coloración del integumento, Marples (1936) detalló el sistema vascular, Budker (1938) y Disler (1977) documentaron la distribución de los órganos sensoriales dispersos en la superficie de la piel, Bonting (1966) estudió la glándula rectal, Wheeler (1969) y Roux (1977) describieron aspectos anatómicos, biológicos y ecológicos. La reproducción la analizaron Capapé (1974) y Capapé *et al.* (1990) para individuos del Mediterráneo. Los hábitos alimenticios se determinaron a partir de los estudios de Capapé (1975) en Túnez y por Ellis *et al.* (1996) para individuos del Atlántico. Por otra parte, Bauchot *et al.* (1976) relacionaron el peso del cuerpo con el cerebro, Capapé & Roux (1980) analizaron el cráneo, huesos pelvianos y pterigopodos, Muñoz-Chápuli & Ruiz (1984) estudiaron la alometría de 9 medidas en 10 individuos, relacionándolas con otras especies de tiburones y su hábitat, Muñoz-Chápuli (1985) caracterizó su distribución geográfica y batimétrica en el Atlántico noreste (27° N y 37° N) y el Mar de Alborán (Mediterráneo occidental), Coull *et al.* (1989) determinaron la relación longitud-peso, mientras que McGill & Moffat (1992) investigaron la composición de triglicéridos en el aceite de su hígado, Muñoz-Chápuli *et al.* (1994) describieron la anatomía de la arteria coronaria, Andrés *et al.* (1998) estudiaron la disposición de las arterias coronarias y Cortés (1999) determinó el nivel trófico de la especie basado en los dos estudios de hábitos alimenticios realizados para la especie.

En el siglo XXI existen los aportes de Quigley (2006), que determinó los movimientos de la especie en Irlanda por medio de marcajes de individuos capturados por la pesca deportiva, el de Osaer (2009) que analizó la morfometría y reproducción en individuos de Gran

Canaria, el de Claeson (2010) que construyó un árbol filogenético de las relaciones de cinco especies de *Squatina* Dumeril, 1806 (incluida *S. squatina*) basado en morfologías derivadas, el de Stelbrink *et al.* (2010) que realizaron un estudio de sistemática molecular y filogeografía de 17 especies de *Squatina* (incluida *S. squatina*), el de Claeson & Hilger (2011) que describieron la región anterior del esqueleto axial de seis especies de *Squatina* (incluida *S. squatina*) y el de Mofteh *et al.* (2011) quienes mediante el análisis del código de barras de ADN (DNA Barcoding) del gen mitocondrial COI de capturas comerciales de *S. squatina* confirmaron su presencia en aguas de Egipto. Por otra parte están los datos recolectados por Compagno (1984) de diferentes fuentes (p. ej. Garman 1913; Bigelow & Schroeder 1948; entre otros) y actualizado en Compagno *et al.* (2005).

Aunque existe una larga y diversa lista de aportes sobre diferentes aspectos de *S. squatina*, la gran mayoría son someros y muchos son deducciones que han sido transmitidos o reproducidas entre autores, por lo cual la contribución real al entendimiento de la estrategia vital de la especie es limitada. Aspectos como la estructura poblacional, la edad de madurez, longevidad y crecimiento son algunas incógnitas pendientes de resolver en toda su distribución. No obstante, los aportes antiguos han resultado ser una herramienta útil para establecer una línea histórica base que contribuye a evaluar el cambio a largo plazo en la proporción de la presencia de *S. squatina* en su ámbito geográfico. Así como una visión del uso e interacción que se tenía con esta especie.

En el archipiélago canario se han reportado 81 especies de elasmobranquios hasta la fecha, 55 tiburones y 26 batoideos (Brito & Sancho Rafel 2003). El conocimiento poblacional sobre ellos es exiguo, limitándose principalmente a recopilaciones en listas y observaciones generales. La primera publicación en la que se realiza una referencia a este grupo es la de Viera y Clavijo. A pesar que dicho manuscrito fue publicado en 1866, el original lleva como fecha 1799, pero posiblemente culminado en 1810. En este se reportaron 13 especies de elasmobranquios, con observaciones ecológicas y anatómicas. Posteriormente, hubo varios trabajos concretos que aportaron nuevos registros de elasmobranquios como los de Valenciennes (1837-1844), Vinciguerra (1893), Steindachner (1865, 1891), Günther (1870), Bellón & Bardán (1931), Bravo de Laguna (1971, 1973, 1975) y Bravo de Laguna & Santos (1972), además del análisis sobre las posibilidades pesqueras de elasmobranquios en el archipiélago realizado por Bravo de Laguna & Escánez (1975).

El catálogo más completo fue realizado por Brito (1991), depurado en Brito *et al.* (2002), que recopilaron y actualizaron la información sobre este grupo, eliminando la mayoría de aquellas especies cuyo estatus específico no estuvo resuelto o no se podía corroborar con exactitud su presencia en Canarias, además de contribuir con datos referentes a su hábitat, abundancia y frecuencia en el archipiélago. En trabajos de ictiología de carácter general se aportan algunos datos sobre los tiburones y rayas más comunes (p.ej. Pizarro 1985; González *et al.* 1998; Hanquet 2004); otras menciones se realizan en obras de divulgación e información general (p.ej. Hanquet 1985; Herrero 1995; Hanquet 2000; Espino *et al.* 2006) y en inventarios faunísticos como el realizado por Brito & Sancho Rafel (2003) que publicaron el listado de especies de elasmobranquios presentes en Canarias, el cual está basado en lo realizado por Brito *et al.* (2002). Existe un estudio de Brito *et al.* (1998) sobre las posibilidades del aprovechamiento pesquero en Canarias de tiburones de aguas profundas. Además se analizaron exiguamente diferentes aspectos biológicos como la reproducción, hábitos alimenticios y biometría. La lista de condriictios de profundidad fue actualizada durante el proyecto PESCPROF (Recursos de aguas profundas del Atlántico centro-oriental) (Freitas *et al.* 2008). Báez Acosta & Marrero Escudero (2007) realizaron un manual de identificación de las principales especies pesqueras comúnmente capturadas y comercializadas en la isla de Gran Canaria sin talla de captura regulada, en las que incluyeron algunas especies de elasmobranquios, donde se hace una pequeña descripción morfológica, frecuencia, profundidad y talla de captura recomendada. Respecto a trabajos biológicos de elasmobranquios se encuentran los estudios realizados por Hernández-Pérez *et al.* (1997), donde se cuantificó el contenido de escualeno de siete especies de tiburones de aguas profundas, el de Hernández-Pérez *et al.* (2002) que analizó las diferencias sexuales en concentración de aceite de hígado en el tiburón de aguas profundas *Centroscymnus coelolepis* Barbosa du Bocage & de Brito Capello 1864, el de García *et al.* (2008) y Pajuelo *et al.* (2011) que estudiaron la reproducción, la estructura de la población y las características biológicas del galludo *Squalus megalops* (Macleay 1881). Aspectos ecológicos específicos solo se han tratado por Narváez *et al.* (2006, 2007, 2010) y Osaer *et al.* (2007, 2010) los cuales describen y reportan agregaciones de elasmobranquios en diferentes sitios de la isla de Gran Canaria.

Obras con un ámbito geográfico más amplio como las de Compagno (1981, 1984, 2001),

Whitehead *et al.* (1989), Quéro *et al.* (1990) y Compagno *et al.* (2005) aportan y amplían datos sobre especies de elasmobranquios presentes en el archipiélago, como confirmando su presencia en el archipiélago.

Existe registro que en las islas Canarias existió la pesca dirigida a tiburones de los fondos superiores del talud, especialmente los quelmes, pocos años después de la conquista (Brito *et al.* 1998). La carne seca de elasmobranquios se exportó en la década de los 40 desde las islas Canarias a África, mientras el aceite a Europa en la década de los 50 (Hernández-Pérez *et al.* 2002). A mediados de esta década, se desarrolló una notable actividad en sectores del sur y suroeste de las islas occidentales, dirigida principalmente a la obtención de aceites de hígado de tiburones de fondos medios y profundos (por debajo de 500 m). En los Cristianos, Puerto Santiago, Playa de Santiago y Tzacorte existieron fabricas para la destilación de aceite y el secado de carne, constituyéndose en un recuso importante, incluso a nivel industrial. El aceite se aprovechó en la farmacia popular, por lo menos hasta finales del siglo XX. (Brito *et al.* 1998). En la actualidad, solo se aprovecha la carne de varias especies (*Centrophorus granulosus* (Bloch & Schneider 1801), *Galeorhinus galeus* (Linnaeus 1758), *Mustelus mustelus* (Linnaeus 1758), *M. asterias* Cloquet 1819, *S. megalops* y *S. squatina* esencialmente) capturados por la flota artesanal. También existe en los puertos de Gran Canaria y Lanzarote la flota comercial (palangreros exógenos de Canarias) que descargan cuerpos y aletas (por separado) primordialmente de los tiburones *Prionace glauca* (Linnaeus 1758), *Isurus oxyrinchus* Rafinesque 1810 e *I. paucus* Guitart 1966, y con una menor frecuencia *Carcharhinus spp.* y *Sphyrna spp.*, capturados en la costa africana y en cercanías a las islas Canarias. Los cuerpos son comercializados en la península y el exterior, mientras las aletas en el mercado asiático.

Antecedentes sobre la distribución, abundancia, comportamiento y estacionalidad de *S. squatina* y otras especies de elasmobranquios en las islas, es escasa y la información recolectada sistemáticamente *in situ* es nula. Actualmente se desconoce la situación de las poblaciones de *S. squatina* en el archipiélago y dada la importancia de los elasmobranquios en la red trófica, además del rol como elemento atrayente de la actividad de buceo recreativo y su estatus de amenaza, hace necesario desarrollar diferentes estudios que permitan determinar aspectos de su estrategia vital como el uso de hábitat y hábitos alimenticios, entre otros. Estos aspectos son elementos de diagnóstico sólidos y una

importante herramienta para determinar el estatus de la población en las islas.

## 1.2 ESTRUCTURA DEL TRABAJO

La memoria de tesis está estructurada en tres partes compuesta de siete capítulos y los anexos:

La primera está constituida por los dos capítulos iniciales que presentan las generalidades del estudio realizado. Además de una revisión desde una perspectiva histórica, evolutiva, anatómica, biológica y de la conservación de la especie.

En la segunda parte se incluyen diversos aspectos ecológicos y biológicos de *S. squatina* en la isla de Gran Canaria. Estos resultados se han obtenido a partir de: avistamientos oportunistas de *S. squatina* por buceadores (capítulo 3), la identificación individual de ejemplares con marcas naturales por medio de la foto identificación (capítulo 4), La estructura poblacional y el uso de hábitat (capítulo 5) y los hábitos alimenticios mediante el análisis de contenidos estomacales (capítulo 6).

La tercera parte son las conclusiones obtenidas del análisis de los diferentes aspectos ecológicos y biológicos de *S. squatina* en la isla de Gran Canaria.

## 1.3 OBJETIVOS

### 1.3.1 Objetivo general

Como ha quedado reflejado en el apartado anterior, existe un considerable vacío de información científico-técnica sobre el tiburón ángel en Canarias, por lo tanto el objetivo general de este estudio es generar información ecológica y biológica básica sobre el tiburón ángel *S. squatina* en la isla de Gran Canaria, el cual se desarrolla a lo largo de los siguientes objetivos específicos:

### 1.3.2 Objetivos específicos

- Realizar una revisión de la bibliografía relevante en la distribución original del tiburón ángel *S. squatina* desde Aristóteles hasta la actualidad sobre estudios, percepción, su uso y abundancia.
- Describir aspectos históricos, contemporáneos, ecológicos y biológicos del tiburón ángel *S. squatina*.
- Validar el método de avistamiento del tiburón ángel *S. squatina* por voluntarios con formación no científica, que permita establecer la presencia, el uso del hábitat y el comportamiento frente a los submarinistas en áreas de buceo.
- Desarrollar un protocolo de foto identificación que posibilite el reconocimiento de individuos del tiburón ángel *S. squatina*.
- Determinar la estructura poblacional y definir los patrones de uso de hábitat y actividades realizadas del tiburón ángel *S. squatina*.
- Examinar aspectos de la ecología alimenticia mediante el análisis de contenidos estomacales.

## 1.4 ÁREA DE ESTUDIO

### 1.4.1 Localización

El archipiélago canario está compuesto de siete islas de origen volcánico, situadas en el Océano Atlántico centro-este en el hemisferio norte en una latitud subtropical entre los paralelos 27°37' y 29°26' N y los meridianos 13°19' y 18°10' O, a 96 km de la costa noroeste del continente africano (Fuerteventura-Punta Stafford, Sahara Occidental) (Fernández-Palacios & Días 2001) (Figura 1.1). Las islas ocupan 7501 km<sup>2</sup> de superficie (Carracedo 1984), con 1583 km de línea de costa (Ramírez *et al.* 2008). Las islas Canarias pertenecen a la región biogeográfica de la Macaronesia junto a los archipiélagos de Azores, Madeira, Salvajes y Cabo Verde, y se encuentran en el área de pesca FAO división 34.1.2 (FAO 2009).

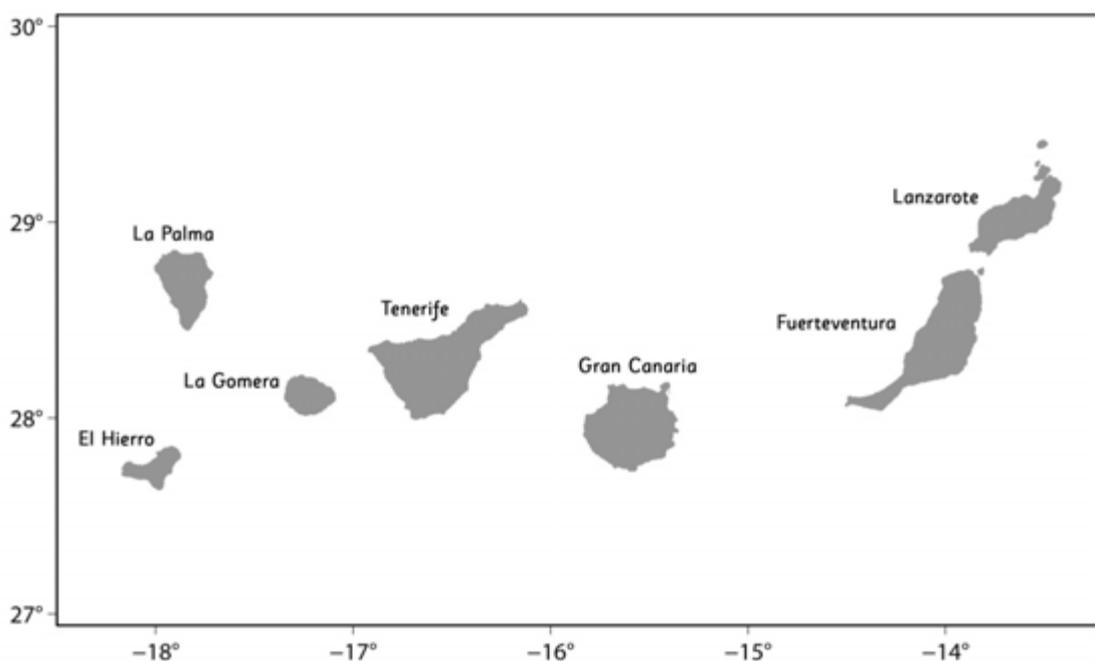


Figura 1.1: Archipiélago canario.

### 1.4.2 Características generales

Las condiciones oceanográficas del archipiélago canario están determinadas, en gran medida, por la Corriente Fría de Canarias, derivada de la del Golfo y por el afloramiento de la costa africana (Barton *et al.* 1998).

La configuración geológica y el origen volcánico hacen que la plataforma insular sea estrecha, seguida de un talud que alcanza los 200 m de profundidad a poca distancia de la costa, y que logra rápidamente profundidades de hasta 3000 m en la mayoría de las islas, exceptuado en determinados sectores de algunas del este. Por lo tanto las islas están separadas entre ellas con canales relativamente cortos y de gran profundidad (salvo entre Lanzarote y Fuerteventura) (Haroun 2001). Esto implica que las aguas que rodean al archipiélago pueden considerarse como oceánicas. Estas singularidades geológicas también se reflejan en la naturaleza de sus fondos marinos, que están representados principalmente por sustratos duros de tipo rocoso, mientras áreas de sedimentos, principalmente arenas detríticas, arcillas y conchuelas están más restringidas (Brito 1984).

Las características de las aguas superficiales Canarias dependen de las condiciones atmosféricas y de la dinámica de la capa de mezcla que genera un ambiente cálido-templado, sin grandes variaciones estacionales, oscilando entre 16 y 24 °C (Bordes 1993; Franquet & Brito 1995). La temperatura disminuye con la profundidad, con valores de 16 a 17 °C en 200 m y de 2 °C en 1500 m (Braun 1980). El afloramiento de la costa sahariana es responsable de un gradiente térmico de dirección este-oeste en las islas, presentando las ubicadas en el oeste las temperaturas más elevadas, con una diferencia de hasta 3 °C de temperatura. La salinidad en aguas superficiales del archipiélago varía poco, entre 36.54 a 36.64 ‰ en los primeros 100 m, disminuyendo a 36.54-36.25 ‰ entre 100-200 m de profundidad (Llinás *et al.* 1993).

Las aguas que circundan las islas Canarias son oligotróficas, sin embargo los filamentos de aguas afloradas en el continente africano son proveedores eficientes de nutrientes a la zona eufótica (Barton *et al.* 1998), incrementándose la productividad ligeramente hacia las islas del este (Arístegui 1990; Bordes *et al.* 1997), debido a una combinación de una serie de procesos hidrodinámicos y oceanográficos (Barton *et al.* 1998; Haroun 2001).

En las islas Canarias las mareas son semi-diurnas (Lüning & Asmus 1991), donde las mareas vivas llegan a alcanzar valores máximos de hasta 3 m (equinoccio de primavera y otoño) y valores mínimos de 0.7 m durante el solsticio (Haroun 2001).

Las características y particularidades de las comunidades marinas presentes en las islas Canarias son una consecuencia de las condiciones oceanográficas (Brito 1984; Haroun 2001), que están fuertemente influenciadas por el afloramiento del norte de África, parámetros físico-químicos, su posición geográfica, la morfología y naturaleza de los fondos. Estos factores determinan una alta diversidad de organismos marinos y una baja biomasa relativa (Aguilera-Klink *et al.* 1994). La ictiofauna canaria guarda mayor afinidad con la zona que abarca las costas del sur de Portugal hasta Cabo Blanco, incluyendo los archipiélagos de Azores, Madeira y Salvajes, las costas de Marruecos y el Mediterráneo sur y oeste (Brito 1984).

### 1.4.3 Gran Canaria

La isla de Gran Canaria es una de las siete islas principales, ubicada en la zona central del archipiélago, de forma casi circular con un diámetro de 45 km y una superficie de 1532 km<sup>2</sup> (Acosta *et al.* 2003). Localizada entre los 27°44' y 28°11' N y los 15°50' O. La isla está separada por canales de más de 1700 m de profundidad con Fuerteventura y 2500 m con Tenerife.

Su evolución geológica data desde el Mioceno, con unos 14.5 ma de antigüedad (Funck & Schmincke 1998; Schmincke & Sumita 1998), hasta el cuaternario reciente, siendo una de las islas más antiguas del archipiélago. El área con mayor plataforma insular sumergida se encuentra en la zona sur y oeste de la isla, sin embargo existe un aumento brusco de la profundidad a partir de la isobata de los 30 m. Esta zona es poco accidentada, con sectores de playas y fondos llanos, mientras que las zonas norte y noreste del litoral están expuestas a la acción de los vientos alisios durante gran parte del año y presentan fondos heterogéneos de naturaleza variada, predominando las arenas, fangos, rocas, gravas, con plataformas insulares reducidas alcanzando los 200 m de profundidad rápidamente.

Este estudio se realizó en diferentes localidades de la isla de Gran Canaria (Figura 1.2). Los avistamientos reportados por buceadores se efectuaron alrededor de toda la isla, excepto la zona oeste. En el municipio de Gáldar al noroeste de la isla en el Puerto de Sardina del norte (Sardina) y Caleta de Abajo (Caleta) se realizaron los muestreos para la identificación individual de ejemplares y determinar el uso de hábitat. Para el análisis de los hábitos alimenticios se recolectaron individuos capturados en el municipio de Agaete, al noreste de la isla, desde el sector Barranco del Juncal hasta Punta de Sardina (Cofradía de Agaete), en el municipio de las Palmas desde inmediaciones del muelle Reina Sofía hasta el Barranco de Telde (Cofradía de San Cristóbal), y en el municipio de Telde, desde el sector de la playa de Cinsa hasta la Punta de Gando (Cofradía de Melenara).



**Figura 1.2:** Mapa de la isla de Gran Canaria con los sitios utilizados en el estudio (Modificado de GRAFCAN 2009).

## 1.5 BIBLIOGRAFÍA

- Acosta J, Uchupi E, Muñoz A, Herranz P, Palomo C, Ballesteros M, ZEE Working Group (2003) Geologic evolution of the Canary Islands of Lanzarote, Fuerteventura, Gran Canaria and La Gomera and comparison of landslides at these islands with those at Tenerife, La Palma and El Hierro. *Mar Geophys Res* 24:1-40
- Aguilera-Klink F, Brito A, Castilla C, Díaz A, Fernández-Palacios JM, Rodríguez A, Sabaté F, Sánchez J (1994) Canarias: economía, ecología y medio ambiente. Francisco Lemus, La Laguna
- Andrés AV de, Durán AC, Muñoz-Chápuli R, Sans-Coma V (1998) Las arterias coronarias de *Squatina squatina* (L., 1758) y *Squatina oculata* Bonaparte, 1840 (Elasmobranchii, Squatiniformes). *Bol R Soc Esp Hist Nat (Sec Biol)* 94(1-2):67-74
- Arístegui J (1990) La distribución de la clorofila a en aguas de Canarias. *Bol Inst Esp Oceanogr* 6(2):61-71
- Artedi P (1738) *Synonymia nominum piscium fere omnium. Ichthyologie pars IV*. Conradum Wishoff, Lugduni Batavorum
- Báez Acosta A, Marrero Escudero MF (2007) *Aplica 2. Manual de identificación de las principales especies pesqueras*. Cabildo de Gran Canaria, Las Palmas de Gran Canaria
- Baird W (1858) *A cyclopaedia of the natural sciences*. Richard Griffin and company, London and Glasgow
- Barton ED, Arístegui J, Tett P, Cantón M, García-Braun J, Hernández-León S, Nykjaer L, Almeida C, Almunia J, Ballesteros S, Basterretxea G, Escáñez J, García-Weill L, Hernández-Guerra A, López-Laatzén F, Molina R, Montero MF, Navarro-Pérez E, Rodríguez JM, van Lenning K, Vélez H, Wild K (1998) The transition zone of the Canary Current upwelling region. *Prog Oceanogr* 41:455-504
- Bauchot R, Platel R, Ridet JM (1976) Brain-body weight relationships in Selachii. *Copeia* 2:305-310
- Baum JK, Myers RA, Kehler DG, Worm B, Harley SJ, Doherty PA (2003) Collapse and conservation of shark populations in the northwest Atlantic. *Science* 299:389-392
- Bellón I, Bardán E (1931) Nota sobre los peces elasmobranchios de Canarias. *Notas Resum II Inst Esp Oceanogr* 53:1-39
- Belon P (1553) *De aquatilibus, libri duo*. Carolus Stephanus (typographum), Paris
- Bigelow HB, Schroeder WC (1948) Sharks, chapter 3. In: Tee-Van J, Breder CM, Hildebrand SF, Parr AE, Schroeder WC (eds) *Fishes of the western North Atlantic*. New Haven, Mem Sears Found Mar Res (1)1:59-576
- Bini G (1967) *Atlante dei pesci delle coste Italiane, vol 1*. Leptocardi, ciclostomi, selaci. Mondo Sommerso, Rome
- Bles EJ (1897-1898) On the openings in the wall of the body-cavity of vertebrates. *Proc R Soc Lond B* 62:232-247
- Bloch ME (1785) *Naturgeschichte der ausländischen fische, vol 1*. Morino J, Berlin

Bloch ME, Castel RR, Buffon GLL (1801) Histoire naturelle des poissons, avec les figures dessinées d'après nature par Bloch. Ouvrages classé par ordres, genres et espèces d'après le système de Linné; avec les caractères génériques; par René-Richard Castel, auteur du poème de plantes. Chez Deterville, Paris

Bonting SL (1966) Studies on sodium-potassium-activated adenosinetriphosphatase. XV. The rectal gland of the elasmobranchs. *Comp Biochem Physiol* 17(3):953-966

Booth D (1835) An analytical dictionary of the English language. James Cochrane and CO, London

Borcea J (1904) Quelques considérations sur l'appareil urinaire des elasmobranchs. *Bull Soc Zool Fr* 290:143-148

Borcea J (1906) Recherches sur le système urogénital des elasmobranches. *Arch Zool Exp Gen* 4(4):199-484

Bordes F (1993) Cartografía y evaluación de recursos pesqueros de la plataforma y talud de Gran Canaria (islas Canarias). Informe del Gobierno de Canarias

Bordes F, Barrera A, Carrillo J, Castillo R, Castro JJ, Gómez JA, Hansen K, Hernández V, Pérez F, Ublein F (1997) Evaluación acústica de los recursos epipelágicos y estudio de la capa profunda de reflexión en Lanzarote, Fuerteventura y Gran Canaria (islas Canarias). Viceconsejería de Pesca. Consejería de Agricultura, Pesca y Alimentación, Telde

Bostock J, Riley HT (1857) The natural history of Pliny, vol 6 (translation of Plinius' *Naturalis historiae*). Bohn HG, London

Bourse Wils H (1844) *Observationes quasdam anatomicas comparatas de Squatina laevi*. PhD dissertation, Academia Lugduno-Batava (Leiden University), Leiden

Braun JG (1980) Estudios de producción en aguas de las islas Canarias. I. Hidrografía, nutrientes y producción primaria. *Bol Inst Esp Oceanogr* 6(1):91-96

Bravo de Laguna J (1971) Contribución para el conocimiento de los peces condroictios del archipiélago canario. Tesina (No publicada), Universidad de La Laguna, Tenerife

Bravo de Laguna J (1973) Elasmobranchii off the Canary Islands. *ICES CM/J*:17

Bravo de Laguna J (1975) Contribución para el conocimiento de los peces condroictios del archipiélago canario. *Bol Inst Esp Oceanogr* 201:1-77

Bravo de Laguna J, Escáñez J (1975) Informe sobre las posibilidades pesqueras de elasmobranquios en el archipiélago canario. *Publ Junt Est Tec Pesca* (11):169-192

Bravo de Laguna J, Santos AA (1972): Nota sobre la presencia de *Taeniura grabata* Geoff. (Dasyatidae, Pisces). *Vieraea* 113-117

Brito A (1984) Medio marino. En: Bacallado JJ, Báez M, Brito A, Cruz T, Domínguez F, Moreno E, Pérez JM (eds) Fauna marina y terrestre del archipiélago canario. Edirca, Las Palmas de Gran Canaria

Brito A (1991) Catálogo de los peces de las islas Canarias. Francisco Lemus, La Laguna

Brito A, Pascual P, Rabanal R, Hernández M, Lozano IJ, Báez A, Sancho A, González G, Falcón JM, Santana JI, González JA (1998) Peces cartilaginosos de Canarias. Los tiburones de los fondos profundos y su aprovechamiento pesquero (ed) Viceconsejería de Pesca de la Consejería de Agricultura, Pesca y Alimentación del Gobierno de Canarias y Excmo. Cabildo Insular de Tenerife, Tenerife

Brito A, Pascual PJ, Falcón JM, Sancho A, González G (2002). Peces de las islas Canarias. Catálogo comentado e ilustrado. Francisco Lemus, La Laguna

Brito Hernández A, Sancho Rafael A (2003) División Chondrichthyes. En: Moro L, Martín JL, Garrido MJ, Izquierdo I (eds) Lista de especies marinas de Canarias (algas, hongos, plantas y animales). Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente del Gobierno de Canarias, La Laguna - S/C Tenerife

Buckland F (1880) Natural history of British fishes; their structure, economic uses, and capture by net and rod. Society for Promoting Christian Knowledge, London

Budker P (1938) Les cryptes sensorielles et les denticules cutanés des plagiostomes. Ann Inst Oceanogr 18:207-288

Buffon M, Goldsmith O, others (1810) A history of the earth and animated nature, vol 2. Davison W, Alnwick

Cailliet G, Musick JA, Simpfendorfer CA, Stevens JD (2005) Ecology and life history characteristics of chondrichthyan fish. In: Sharks, rays and chimaeras: the status of the chondrichthyan fishes. IUCN SSC shark specialist group. IUCN, Gland and Cambridge

Campana S, Joyce W, Marks L, Natanson LJ, Kohler NE, Jensen CF, Mello JJ, Pratt HL Jr, Myklevoll S (2002) Population dynamics of the porbeagle in the northwest Atlantic ocean. North Am J Fish Manage 22:106-121

Capapé C (1974) Observations sur la sexualité, la reproduction et la fécondité de 16 sélaciens pleurotêrmes, vivipar. Arch Inst Pasteur Tunis 51:229-256

Capapé C (1975) Observations sur le régime alimentaire de 29 sélaciens pleurotêrmes des côtes tunisiennes. Arch Inst Pasteur Tunis 52:395-414

Capapé C, Quignard JP, Mellinger J (1990) Reproduction and development of two angel sharks, *Squatina squatina* and *S. oculata* (Pisces: Squatinidae), off Tunisian coasts: semidelayed vitellogenesis, lack of egg capsule and lecithotrophy. J Fish Biol 37:347-356

Capapé C, Roux C (1980) Étude anatomique du neurocrâne, de la ceinture pelvienne et des ptérygiopodes des Squatinidae (Pisces, Pleurotramata) des côtes tunisiennes. Bull Mus Natl Hist Nat Paris 4A 2:1161-1180

Carazzi D (1905) Sul sistema arterioso di Selache maxima e di altri Squalidi (*Acanthias vulgaris*, *Mustelus vulgaris*, *Scyllium catulus*, *Scyllium canicula*, *Squatina vulgaris*). Ann. Anat. 26:63-134

Carracedo JC (1984) Marco geográfico. En: Afonso L (dir) Geografía física. Interinsular Canaria, Santa Cruz de Tenerife, pp 17-28

Cisternas R (1867) Catálogo de los peces comestibles que se crían en las costas españolas del Mediterráneo y en los ríos y lagos de la Provincia de Valencia. José Mateu Garin, Valencia

Claeson KM (2010) Trends in evolutionary morphology: a case study in the relationships of angel sharks and batoid fishes. Unpublished Dissertation. The University of Texas at Austin

Claeson KM, Hilger A (2011) Morphology of the anterior vertebral region in elasmobranchs: special focus, Squatiniformes. *Fossil Record* 14(2):129-140

Compagno LJV (1981) Sharks. In: Fischer W, Bianchi G, Scott WB (eds) FAO species identification sheets for fishery purposes. Eastern Central Atlantic: Fishing areas 34, 47 (in part), vol 5. Canada Funds in Trust, Ottawa

Compagno LJV (1984) FAO species catalogue, vol 4 parts 1 and 2: sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. FAO fisheries synopsis No 125. FAO, Rome

Compagno LJV (1999) Systematics and body form, chapter 1. In: Hamlett WC (ed) Sharks, skates, and rays: the biology of elasmobranch fishes. The John Hopkins University Press, Baltimore, pp 1-42

Compagno LJV (2001) Sharks of the world: an annotated and illustrated catalogue of shark species known to date, vol 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). FAO species catalogue for fishery purposes No 1. FAO, Rome

Compagno LJV, Dando M, Fowler S (2005) Sharks of the world. Princeton University Press, Princeton

Cortés E (1999) Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES J Mar Sci* 56:707-717

Couch J (1862) A history of the fishes of the British Islands, vol 1. Groombridge and Sons, London

Couch J, Smith JE (1822) Some particulars of the natural history of fishes found in Cornwall. *Trans Linn Soc London* 14(1):69-92

Coull KA, Jermyn AS, Newton AW, Henderson GI, Hall WB (1989) Length-weight relationships for 88 species of fish encountered in the North East Atlantic. *Scott Fish Res Rep* 43:1-81

Cunningham JT (1896) The natural history marketable marine fishes British Islands. MacMillan and CO, LTD, London

Cuvier G (1817) Le règne animal distribué d'après son organisation pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'Introduction à l'anatomie compare, vol 2. Déterville, Paris

Cuvier G, Griffith E, Smith CH (1834) The class Pisces. Whittaker, London

Day F (1880-1884) The fishes of Great Britain and Ireland, vol 2. Williams & Noegate, London-Edinburgh

Diaper W, Jones J (1722) Oppian's Halieuticks of the nature of fishes and fishing of the ancients (translation of Oppian's *Haliéuticas*). Printed at the theater by Shippen R, Oxford

Disler NN (1977) Lateral views of the arrangement of the sense organs of sharks. *Hakya*, Moscow

Doderlein P (1881) Sottoclasse elasmobranchi, Bonaparte. In: Doderlein P (ed) Manuale ittologico del Mediterraneo: ossia sinossi metodica delle varie specie di pesci riscontrate sin qui nel Mediterraneo ed in particolare nei mari di Sicilia. Tipografia del Giornale di Sicilia, Palermo, pp 121-256

Duméril AHA (1865) Histoire naturelle des poissons ou ichthyologie générale, vol 1. Élasmobranches plagiostomes et holocéphales ou chimères, première partie. Librairie encyclopédique de Roret, Paris

Duméril AMC (1806) Zoologie analytique, ou méthode naturelle de classification des animaux. Allais, Paris

Dulvy NK, Sadovy Y, Reynolds JD (2003) Extinction vulnerability in marine populations. *Fish Fish* 4:25-64

Ellis JR, Pawson MG, Shackley SE (1996) The comparative feeding ecology of six species of shark and four species of ray (Elasmobranchii) in the north-east Atlantic. *J Mar Biol Ass UK* 76:89-106

Ercolani GB (1879) Nouvelle recherche sulla placenta nei pesci cartilaginei e nei mammiferi e delle sue applicazioni alla tassonomia zoologica e all' antropogenia. *Mem Accad Sci Bologna* 10:601-982

Espino F, Boyra A, Tuya F, Haroun R (2006) Guía visual de especies marinas de Canarias. Oceanográfica, Telde

FAO (2009) FAO. <http://www.fao.org/fishery/area/Area34/en> (accessed 10 December 2008)

Fernández-Palacios JM, Días E (2001) Marco biogeográfico Macaronésico, capítulo 2. En: Fernández-Palacios JM, Martín Esquivel JL (eds) *Naturaleza de las islas Canarias. Ecología y conservación*. Turquesa, Santa Cruz de Tenerife, pp 45-57

Fleming J (1828) A history of British animals, exhibiting the descriptive characters and systematical arrangement of the genera and species of quadrupeds, birds, reptiles, fishes, mollusca and radiata of the United Kingdom. Bell & Bradfute, Edinburgh

Franquet F, Brito A (1995) Especies de interés pesquero en Canarias. Consejería de Pesca y Transportes del Gobierno de Canarias, Tenerife

Freitas M, Biscoito M, Santana JI, García-Mederos AM, González JA, Menezes G, Aranha A, Isidro E, Sousa R, Carvalho D, PESCPROF Consortium (2008) Condriótios profundos da Macaronésia. En: resúmenes del XV Simpósio Ibérico de Estudos de Biologia Marinha (SIEBM), Funchal

Funck T, Schmincke HU (1998) Growth and destruction of Gran Canaria deduced from seismic reflection and bathymetric data. *J Geophys Res* 103:15393-15407

García S, Pajuelo JM, Lorenzo JM, Ramos AG (2008). Reproducción del galludo *Squalus megalops* (Squalidae) en aguas de las islas Canarias. En: resúmenes del XV Simpósio Ibérico de Estudos de Biologia Marinha (SIEBM), Funchal

Garman S (1913) The Plagiostoma. *Mem Mus Comp Zool Harv Coll* (36)2:1-515

Gesner C (1558) *Historiae animalium liber IIII qui est de piscium & aquatiliu animantium natura*. Christof Froschauer, Zürich

Goldsmith O (1852) A History of the earth and animated nature, vol 2. Blackie and Son, Glasgow

González J, Hernández C, Marrero P, Rapp E (1998) Peces de Canarias. Guía submarina. Francisco Lemus, La Laguna

Gosse PH (1851) Natural history fishes. The Society For Promoting Christian Knowledge, London

GRAFCAN (2009) [www.grafcan.com](http://www.grafcan.com) (consultado el 1 de marzo 2009)

Grew N (1681) *Musaeum Regalis Societatis. Or a catalogue & description of the natural and artificial rarities belonging to the Royal Society and preserved at Gresham Colledge. Whereunto is subjoynd the comparative anatomy of stomachs and guts.* Rawlins W, London

Günther A (1870) *Catalogue of the fishes in British Museum, vol 8.* The trustees, London

Hanquet S (1985) *Guía de peces, crustáceos y moluscos de interés comercial del archipiélago canario.* Gobierno de Canarias, Las Palmas de Gran Canaria

Hanquet S (2000). *Bucear en Canarias.* Hanquet S (ed), Santa Cruz de Tenerife

Hanquet S (2004) *100 peces de Canarias* Hanquet S (ed), Santa Cruz de Tenerife

Haroun RJ (2001) *El mar, capítulo 10.* En: Fernández-Palacios JM, Martín JL (eds) *Naturaleza de las islas Canarias. Ecología y conservación.* Turquesa, Santa Cruz de Tenerife, pp 103-107

Hernández-Pérez M, Gallego RMR, Carlos JG (2002) Sex difference in liver oil concentration in the deep-sea shark *Centroscymnus coelolepis*. *Mar Freshw Res* 53:883-886

Hernández-Pérez M, Rabanal Gallego RM, Pascual Alayon PJ, Brito Hernandez A (1997) Squalene content in livers from deep-sea sharks caught in Canary Island waters. *Mar Freshw Res* 48:573-6

Herrero Massieu R (1995) *Bajo el azul, fauna submarina de las islas Canarias.* UNELCO SA

Hogben LT (1936) The pigmentary effector system. VII. The chromatic function in elasmobranch fishes. *Proc Roy Soc London B* 120:142-158

Holden MJ (1974) Problems in the rational exploitation of elasmobranch populations and some suggested solutions. In: Harden-Jones FR (ed) *Sea fisheries research.* Wiley J and Sons, New York, pp 117-137

Holland P (1601) *Plinius natural history, vol 1* (translation of Plinius' *Naturalis historiae*). Wernerian Club, Bakclay G, London 1847-48

Hunter J (1861) *Essays and observations on natural history, anatomy, physiology, psychology, and geology, vol 2.* John van Voorst, London

ICES (2004) *Report of the working group on fish ecology (WGFE).* ICES, Copenhagen. ICES CM 2004/G:09

ICES (2005) *Report of the working group on elasmobranch fishes (WGEF).* ICES CM 2005/ACFM: 03

IUCN (2006) *Release of the 2006 IUCN red list of threatened species reveals ongoing decline of the status of plants and animals.* News Release 4 May

Jenyns L (1835) *A manual of British vertebrate animals.* Longman & CO, London

Kitchell KF, Resnick IM (1999) *On animals: a medieval "summa zoologica" (translation of Magnus A (1260) De animalibus).* John Hopkins, London

Lacepède BGE (1798) *Histoire naturelle des poisons, vol 1.* Plassan, Paris

Linnaeus C (1758) *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordinus, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*, vol 1. Laurentii Salvii, Holmiae

Llinás O, Rueda MJ, Pérez-Martel E (1993) Variabilidad de parámetros oceanográficos en aguas de Canarias. *Bol Inst Esp Oceanogr* 9(1):89-100

Lo Bianco S (1898) Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del Golfo di Napoli. In: Stazione zoologica di Napoli (eds) *Mittheilungen aus der zoologischen station zu Neapel: zugleich ein repertorium für Mittelmeerkunde*, vol 13. Friedländer R und Sohn, Berlin, pp 448-573

Lo Bianco S (1909) Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturita sessuale degli animali del golfo di Napoli. *Mitt zool Stn Neapel* 19:513-761

Lüning K, Asmus R (1991) Physical characteristics of littoral ecosystems with special reference to marine plants. In: Mathieson AC, Nienhuis PH (eds) *Intertidal and littoral ecosystems*, vol 24. *Ecosystems of the world*. Elsevier, Amsterdam, pp 7-26

Luther A (1909) Untersuchungen über die vom n. trigeminus innervirte muskulatur der selachier (haie und rochen) unter berücksichtigung ihrer beziehungen zu den benachbarten organen. *Acta Soc Sc Fenn Helsingfors* 36(3):1-176

Marples BJ (1936) The blood vascular system of the elasmobranch fish *Squatina squatina* (Linné). *Trans Roy Soc Edin* 58:817-840

Mayer P (1888) Über eigenthuemlichkeiten in den kreislaufsorganen der selachier. *Mitt zool St Neapel* 8:307-373

McGill AS, Moffat CF (1992) A study of the composition of fish liver and body oil triglycerides. *Lipids* 27(5):360-370

Moftah M, Abdel Aziz SH, Elramah S, Favereaux A (2011) Classification of sharks in the Egyptian Mediterranean waters using morphological and DNA barcoding approaches. *PLoS ONE* 6(11): e27001

Monro A (1785) *The structure and physiology of fishes explained and compared with those of man and other animals*. Charles Elliot, Edinburgh

Moreau E (1881) *Histoire naturelle des poissons de la France*, vol 1. Masson G (ed), Paris

Morey G, Serena F, Mancusi C, Fowler SL, Dipper F, Ellis J (2006) *Squatina squatina*. In: IUCN 2007. IUCN red list of threatened species. [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org) (accessed 17 April 2008)

Muñoz-Chápuli R (1985) Análisis de las capturas de escaulos demersales en el Atlántico NE (27°N–37°N) y mar de Alborán (Mediterráneo occidental). *Inv Pesq* 49(1):121-136

Muñoz-Chápuli R, de Andres AV, Dingerkus G (1994) Coronary artery anatomy and elasmobranch phylogeny. *Acta Zool* 75(3):249-254

Muñoz-Chápuli R, Ruiz MB (1984) Tendencias generales del crecimiento relativo en escaulos. *Inv Pesq* 48:303-317

Narváez K, Osaer F, Goldthorpe B, Vera Gonzalez E, Haroun R (2010) Sighting of the common angel shark *Squatina squatina* by recreational divers in the island of Gran Canaria, Central-East Atlantic. En: memorias del II Encuentro colombiano sobre condriictios, Cali

Narváez K, Osaer F, Haroun R (2006) Preliminary results of habitat use of the angel sharks. In: abstracts of 10th Annual Conference of the European Elasmobranchs Association, Hamburgo

Narváez K, Osaer F, Haroun R (2007) Preliminary results of sighting of the angel shark *Squatina squatina* by divers in the island of Gran Canaria, central-east Atlantic. In: abstracts of 11th Annual Conference of the European Elasmobranchs Association, Brest

Nishio S (1926) Über die otolithen und ihre entstehung. Archivohren Nasen Kehlkopfheilkd 115:19-63

Ogle W (1882) Aristotle on the parts of animals (translation of Aristotle's *De partibus animalium*). Kegan Paul, Trench & Co, Paternoster Square, London

Osaer F (2009) Morfometría y reproducción del angelote *Squatina squatina* (Linnaeus, 1758) en la isla de Gran Canaria. Tesis doctoral, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Las Palmas de Gran Canaria

Osaer F, Narváez K, Haroun R (2007) Aggregation of batoids around of sea-cage fish farm in Gran Canaria island, Eastern Atlantic. In: abstracts of 11th Annual Conference of the European Elasmobranchs Association, Brest

Osaer F, Narváez K, Haroun R (2010) Aggregation of batoid fishes around a sea cage fish farm in Gran Canaria island, Eastern Central Atlantic. En: memorias del II Encuentro colombiano sobre condriictios, Cali

Pajuelo JG, García S, Lorenzo JM, González JA (2011) Population biology of the shark, *Squalus megalops*, harvested in the Central-East Atlantic Ocean. Fish Res 108(1):31-41

Pennant T (1776) British zoology, vol 3. White B, London

Pizarro M (1985) Peces de Fuerteventura. Gobierno de Canarias. Consejería de Agricultura y Pesca, IBERDOS, SA

Quéro JC, Hureau JC, Karrer C, Post A, Saldanha L (eds) (1990) Check-list of the fishes of the eastern tropical Atlantic (CLOFETA), vol 1. JNICT, Lisbon & SEI and UNESCO, Paris

Quigley DT (2006) Angelshark (*Squatina squatina*) in Irish waters. Sherkin Comment 41:5

Rafinesque Schmaltz CS (1810) Caratteri di alcuni nuovi generi e nuove specie di animali e piante della sicilia. Palermo

Ramírez R, Tuya F, Haroun RJ (2008) El Intermareal canario. Poblaciones de lapas, burgados y cañadillas. BIOGES, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Las Palmas de Gran Canaria

Ray J (1713) *Synopsis methodica piscium*. Innys W, London

Ridewood WG (1921) On the calcification of the vertebral centra in sharks and rays. Philos Trans R Soc Lond B 210:311-407

Risso A (1810) Ichthyologie de Nice ou histoire naturelle des poissons du département des Alpes-Maritimes. Schoell F, Paris

Rondelet G (1554) *Libri de piscibus marinis*. Bonhome M, Lyon

Roux C (1977) Les anges de mer (Squatinae) de l'Atlantique et de la Méditerranée. Bull Off Natl Pêches Tunisie 1(2):159-68

Salviani H (1554) *Aquatilium animalium historiae, liber primus*. Salviani H (ed), Rome

Schmincke HU, Sumita M (1998) Volcanic evolution of Gran Canaria reconstruction from apron sediments: synthesis of VICAP project drilling. In: Weaver PPE, Schmincke H-U, Firth JV, Duffield W (eds). Proc Ocean Drill Progr Sci Res 157:443-469

Schneider G (1897) Über die niere und die abdominalporen von *Squatina angelus*. Anat Anzeiger 13:393-401

Steindachner F (1865) Vorläufiger bericht über die an der ostküste Tenerife's bei Santa Cruz gesammelten fische. Sber Akad Wiss Wien 56(1):398-404

Steindachner F (1891) Ichthyologische beiträge XV. Über einige seltene und neue fischarten aus dem Kanarischen Archipel. Sber Akad Wiss Wien 100(1): 343-374

Stelbrink B, von Rintelen T, Cliff G, Kriwet J (2010) Molecular systematics and global phylogeography of angel sharks (genus *Squatina*). Mol Phylo Evol 54:395-404

Sterzi G (1907) Il sistema nervoso centrale dei vertebrati. Ricerche anatomiche ed embriologiche. In: Sterzi G (ed) Pesci, libro 1: selaci, parte 1: anatomia. Padova, Draghi, pp 1-986

Stewart C (1903-1906) On the membranous labyrinths of *Echinorhinus*, *Cestracion* and *Rhina*. J Linnean Soc Zool 29:439-442

Swainson W (1838) On the natural history and classification of fishes, amphibians, and reptiles, or monocardian animals, vol 1. Longman, Orme, Brown, Green & Longmans, Taylor J (ed), London

Thompson DW (1910) The works of Aristotle, vol IV (translation of Aristotle's *Historiæ animalium*). Smith JA, Ross WD (eds). Clarendon Pless, Oxford

Tortonese E (1956) Leptocardia, ciclostomata, selachii, fauna d'Italia, vol 2. Calderini (ed), Bologna

Vaudo JJ, Heithaus MR (2011) Dietary niche overlap in a nearshore elasmobranch mesopredator community. Mar Ecol Prog Ser 425:247-260

Valenciennes A (1837-1844) Ichthyologie des îles Canaries. In: Webb PB, Berthelot S (1844) (eds) Histoire naturelle des îles Canaries, vol 2(2). Béthuner, Paris

Viera y Clavijo J de (1866) Diccionario de historia natural de las islas Canarias o índice alfabético descriptivo de sus tres reinos animal, vegetal y mineral. Edición de 2004. Nivaria, La Laguna

Vinciguerra D (1893) Catalogo dei pesci delle isole Canarie. Atti Soc Ital Sci nat 34:295-334

Wetherbee BM, Cortés E (2004) Food consumption and feeding habits. In: Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR (eds) Biology of sharks and their relatives. CRC Press LLC, Boca Raton, pp 225-246

Wheeler A (1969) The fishes of the British Isles and north-west Europe. Michigan State University Press, London

White WT, Last PR (2012) A review of the taxonomy of chondrichthyan fishes: a modern perspective. *J Fish Biol* 80(5):901-917

Whitehead PJP, Bauchot ML, Hureau JC, Nielsen J, Tortonese E (eds) (1989) Fishes of the North-Eastern Atlantic and the Mediterranean, vol 1. UNESCO, Paris

Wilkins J, Hill S (2011) *Archestratus: Fragments from the Life of luxury* (translation of Archestratus' *Hedypatheia*). (2 ed) Prospect books, Allaleigh House, Blackawton, Totnes, Devon, England

Willughby F (1686) *De historia piscium*. John Ray, Oxford

Wunderer H (1908) Über terminalkörperchen der anamnier. *Arch Tmcr Anat* 71:504-69

Wykes U (1936) Observations on pigmentary co-ordination in elasmobranchs. *Jour Exp Biol* 13:460-466

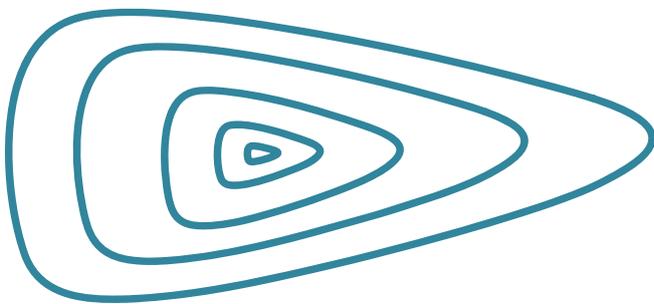
Yarrell W (1836) A history of British fishes, vol 2. John van Voorst, London

Yonge CD (1854) The deipnosophists, or, Banquet of the learned of Athenæus, vol 2. (translation of Athenæus' *Deipnosophistai*). Henry G Bohn, York Street, Covent Garden, London



---

# Capítulo 2





## 2 LOS TIBURONES ÁNGEL

### 2.1 EVOLUCIÓN

Los tiburones ángel son un antiguo linaje, conocido desde hace unos 150 ma, en el período Jurásico superior (Thies 1983) (Figura 2.1). El género *Squatina* se conoce desde el Cretáceo, con un registro fósil extenso desde el Mesozoico hasta el Cenozoico (Figura 2.2). Es posible que se haya extendido en los océanos de la Pangea tras su separación (Musick *et al.* 2004) donde parte de la distribución actual es el resultado de procesos de vicarianza (Stelbrink *et al.* 2009). Sin embargo, es necesario un estudio detallado de la relación interespecífica del género para conocer los patrones de distribución de este grupo.

Las especies de tiburones ángel extintos comparten numerosos caracteres derivados con las especies actuales (Kriwet *et al.* 2006). La morfología, en término general es conservadora (Carvalho *et al.* 2008), pudiendo ser el resultado de una lenta evolución del linaje (Rees 2005). Sus dientes por ejemplo, difieren solo en algunas características y detalles (Leidner & Thies 1999; Kriwet & Klug 2004). Precisamente estas estructuras componen el registro fósil de Squatinidae Bonaparte, 1838 el cual está formado principalmente de dientes aislados del Jurásico medio, mientras que los esqueletos son relativamente abundantes en el Jurásico superior (Kriwet *et al.* 2006), en varias localidades incluyendo Europa, América del Norte, Groenlandia, Japón y África (Underwood 2002). Sin embargo, la identificación de dientes aislados de este género a nivel específico es difícil (Herman 1977; Cappetta 1987), ya que la forma es muy conservadora, manteniéndose prácticamente la misma desde el Aptiano (Cappetta 1975; Richter & Ward 1990; Siverson 1995).

Su morfología era comprimida dorso-ventralmente, haciendo suponer que eran tiburones bentónicos. Sus dientes de bordes laterales con cúspides agudas seguramente le permitían predar sobre pequeños peces e invertebrados (Mudroch *et al.* 2005), por lo que se estima que serían depredadores al acecho (Cappetta 1986) teniendo (si no la misma) una estrategia de caza similar a la de las especies actuales.

†*Pseudorhina* (Figura 2.3) es un taxón hermano de *Squatina* (Claeson 2010) y representa un linaje extinto de tiburones ángel del Jurásico, los cuales pudieron sobrevivir hasta finales del Mesozoico. Esto implica que probablemente mientras un linaje de tiburones ángel se extinguió, otro ligeramente más joven floreció a partir de mediados del Mesozoico y sobrevive hasta el presente (Kriwet *et al.* 2006; Carvalho *et al.* 2008). El registro fósil más antiguo de este último linaje encontrado hasta el momento está representando por †*Squatina (Cretascyllum) cranei* Woodward, 1888 que data del Aptiano (112-125 ma) en el Cretáceo inferior (Rees 2005; Guinot *et al.* 2012). Las especies presentes en los diferentes periodos geológicos son:

### Jurásico:

†*Pseudorhina acanthoderma* Frass, 1854

†*Pseudorhina alifera* Münster, 1842

### Cretáceo:

†*Squatina baumbergensis* von der Marck, 1885

†*Squatina (Cretascyllum) cranei* (Woodward, 1888)

†*Squatina (Cretascyllum) hassei* Leriche, 1929

### Paleógeno

†*Squatina angeloides* Van Beneden, 1873

†*Squatina crassa* Daimeries, 1839

†*Squatina prima* Winkler, 1874

†*Squatina subserrata* Münster, 1846

### Neógeno

†*Squatina biforis* Le Hon, 1871

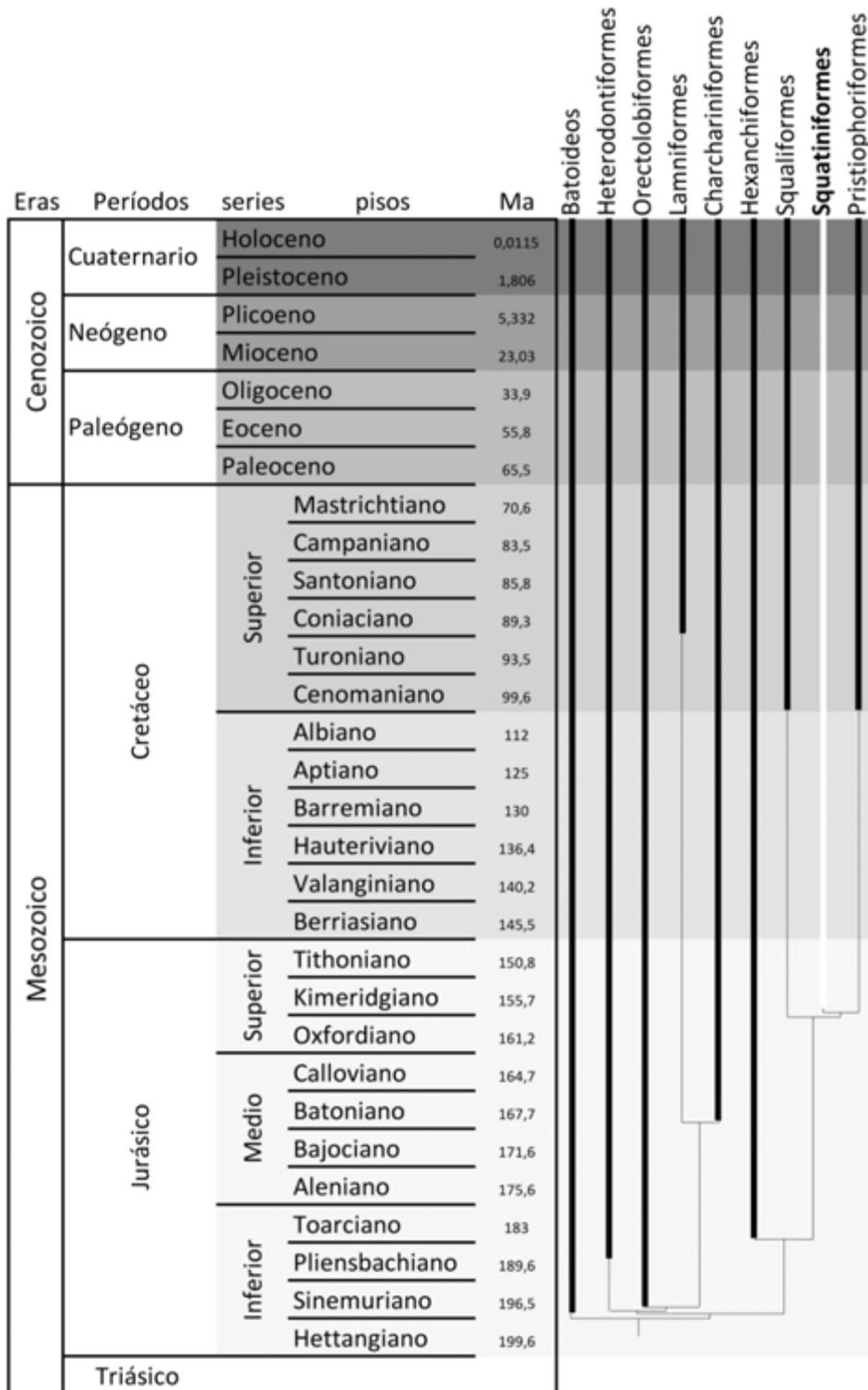


Figura 2.1: Distribución estratigráfica de los ordenes actuales de tiburones y el superorden Batoidea (Kriwet *et al.* 2009) combinada con información de sus relaciones filogenéticas basada en datos moleculares (Maisey *et al.* 2004; Winchell *et al.* 2004). Las barras gruesas corresponden a la distribución estratigráfica confirmada de los taxones, mientras las barras delgadas representan linajes fantasma (vacíos en el registro fósil). Edades tomadas de Gradstein *et al.* (2004).

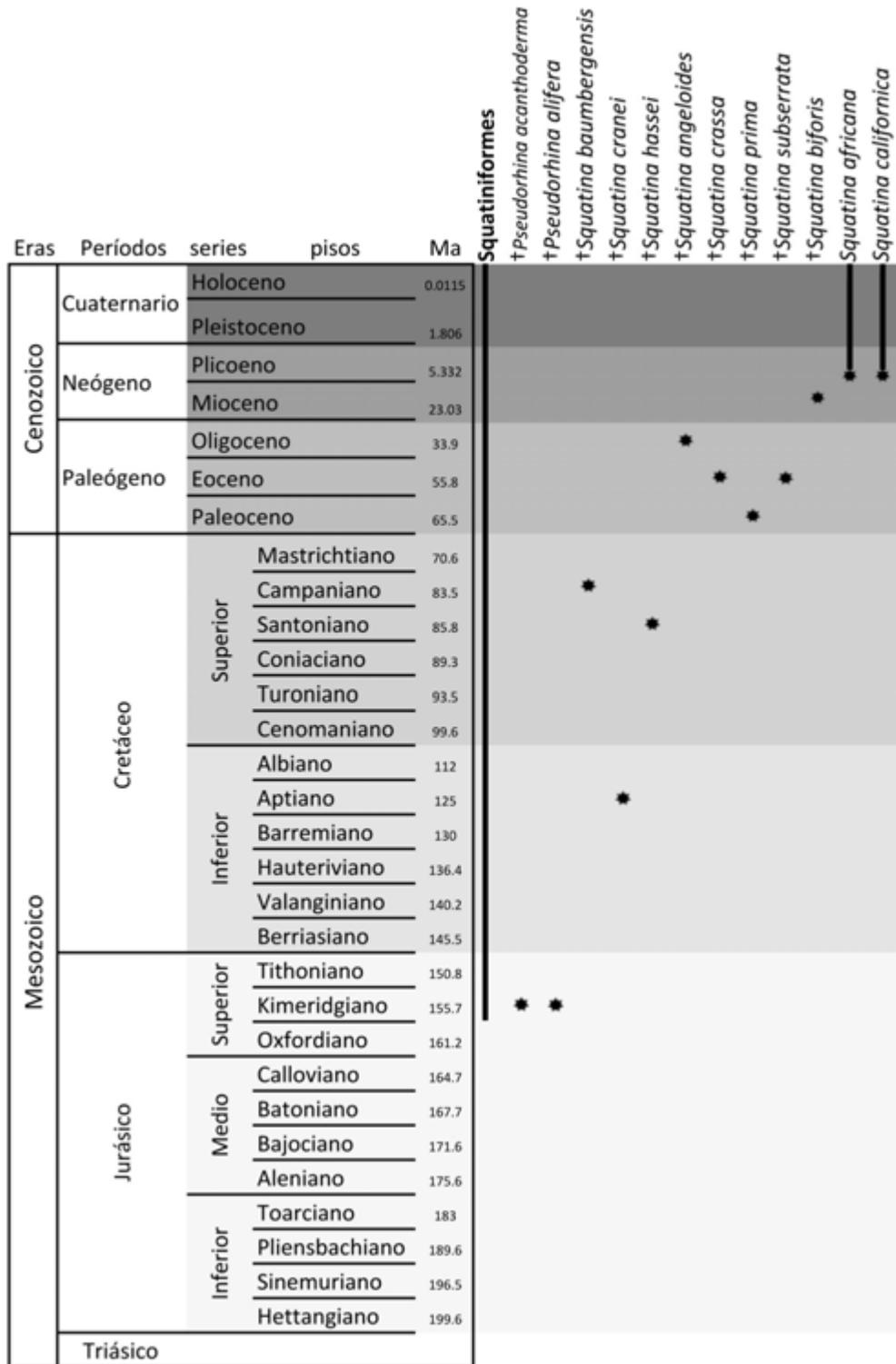
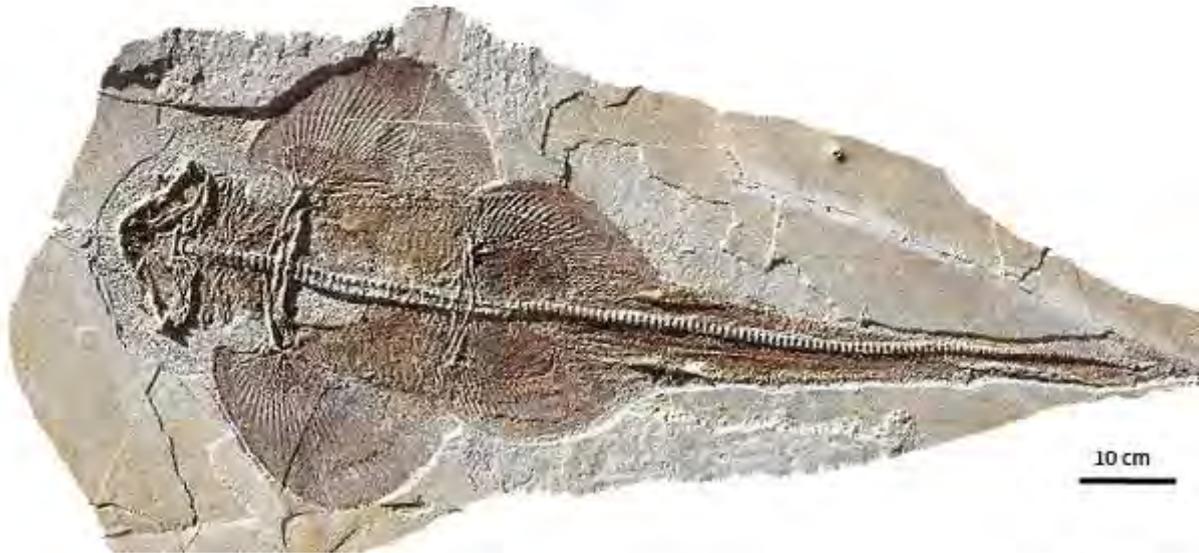


Figura 2.2: Aparición estratigráfica del registro fósil de las especies extintas y algunas actuales del género *Squatina* (\*). Las fechas de los fósiles son tomadas de múltiples fuentes, las más significativas son Holec *et al.* (1995), Bourdon (1999-2008), Williams (1999), Kriwet & Klug (2004), Rees (2005), Carvalho *et al.* (2008) y Guinot *et al.* (2012). Las barras gruesas pertenecen a la distribución estratigráfica confirmada de los taxones. Edades geológicas tomadas de Gradstein *et al.* (2004).

a)



b)

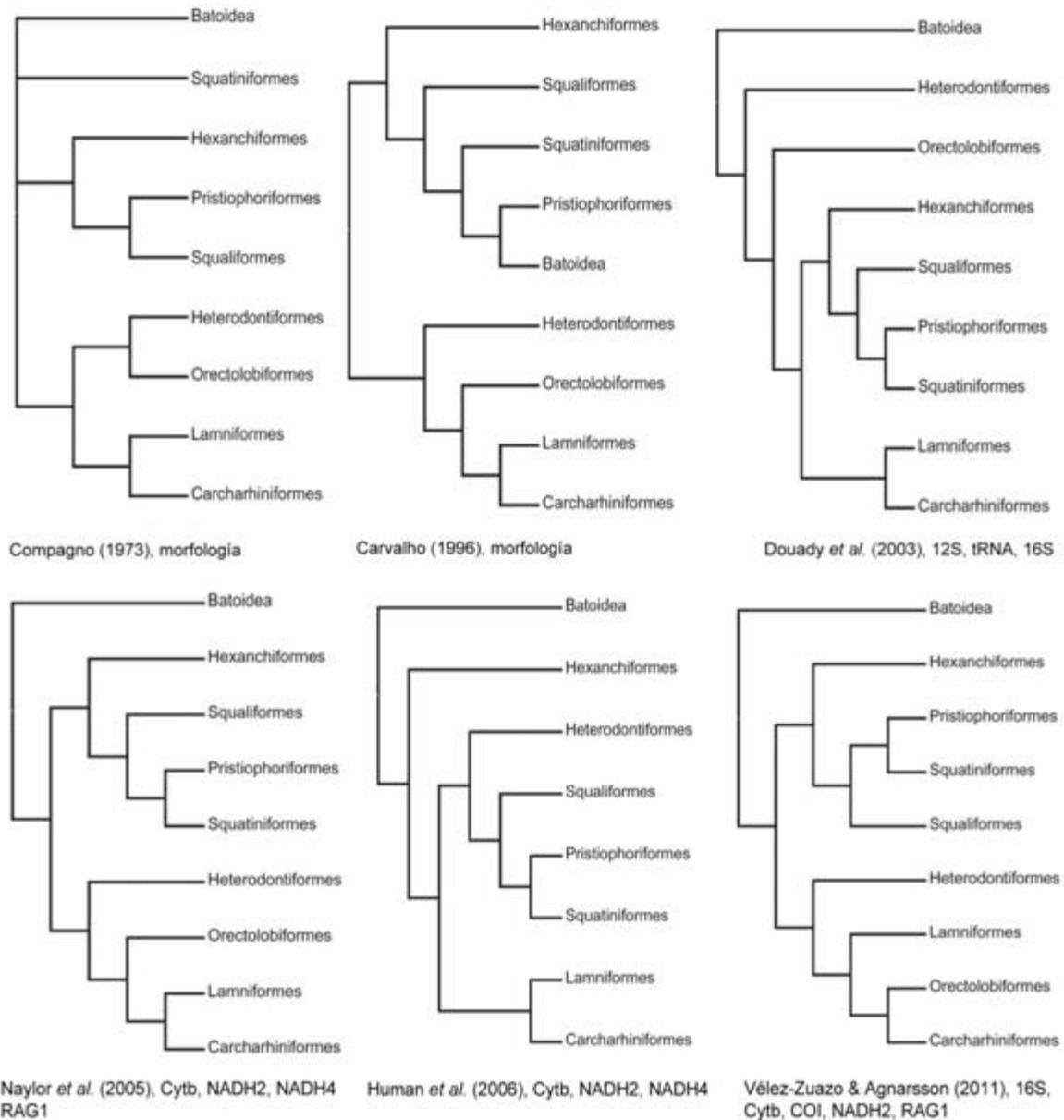


**Figura 2.3:** Esqueletos fósiles de a: *†Pseudorhina acanthoderma* (SMNS 80431/20) Museo Nacional de Historia Natural de Stuttgart (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart) del Kimmeridgiano superior de Nusplingen (Baden-Württemberg, Alemania) y b: *†Pseudorhina alifera* (BSP AS VII3) de El Titoniano inferior de Eichstätt (Bavaria, Alemania)

## 2.2 SISTEMÁTICA

Aunque Aristóteles (350 AEC en Thompson 1910) consideró que *S. squatina* pertenecía a la tribu de los tiburones, diferentes naturalistas de la EC (principalmente en los siglos XIII y XVI al XX) consideraron a la especie como un batoideo o un género próximo a ellos (p. ej. Günther 1870). Otros autores estimaron que era la conexión entre tiburones y rayas (p. ej. Pennant 1776; Bloch 1785; Buffon *et al.* 1810; Risso 1810; Cuvier 1834; Goldsmith 1852; Cuvier 1855; Lydekker 1901) o como en un pez intermedio entre ambos grupos (p. ej. Ray 1713; Linnaeus 1758; Cornide 1788; García de la Leña 1789; Gosse 1851; Hamilton 1854). Incluso en la actualidad, erróneamente se continúa considerando a las especies del género morfológicamente similares a los batoideos, describiéndolos como tiburones con apariencia de rayas o como formas intermedias entre tiburones y batoideos. Los miembros del orden Squatiniformes Buen, 1926 son conocidos como tiburones ángel, están compuestos por una sola familia Squatinidae y un solo género *Squatina* (Compagno 1984a; Compagno *et al.* 2005). Hasta ahora existen 23 especies descritas y unas cuantas más por describir (Compagno 2005; Compagno *et al.* 2005). La mayoría de las especies no han sido bien caracterizadas, siendo necesaria una revisión taxonómica.

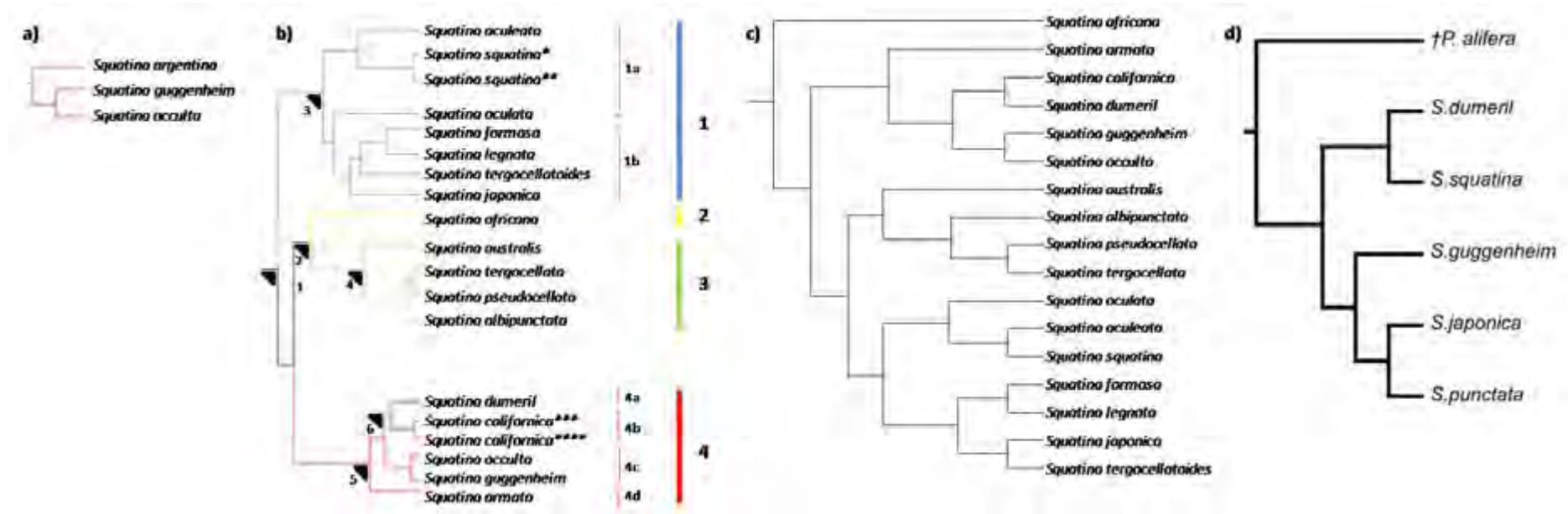
La posición filogenética de los tiburones ángel en relación a otros elasmobranquios ha sido muy discutida y controversial (Shirai 1992). Diferentes hipótesis de análisis cladísticos modernos han sugerido una relación de los Squatiniformes con los órdenes Squaliformes, Hexanchiformes, Pristiophoriformes y el superorden Batoidea (Figura 2.4), guardando más relación con los dos últimos (Shirai 1992). Sin embargo, recientes análisis moleculares sugieren una relación estrecha de los Squatiniformes con los Pristiophoriformes y una evolución por separado de los batoideos (Douady *et al.* 2003; Maisey *et al.* 2004; Naylor *et al.* 2005; Human *et al.* 2006; Vélez-Zuazo & Agnarsson 2011) (Figura 2.4). Una posición basal de los Squatiniformes cuenta con el apoyo de la pronta aparición de fósiles en el Jurásico superior (Thies 1983).



**Figura 2.4:** Hipótesis de las relaciones filogenéticas de elasmobranquios basado en caracteres morfológicos según Compagno (1973) y Carvalho (1996) y análisis moleculares según Douady *et al.* (2003), Naylor *et al.* (2005), Human *et al.* (2006) y Vélez-Zuazo & Agnarsson (2011).

Las relaciones filogenéticas entre las especies del género *Squatina* se han examinado para especies del sur de Brasil por Solé-Cava *et al.* (1983) y Furtado Neto (1998) (Figura 2.5a). Además, se ha realizado una reconstrucción de la filogeografía por Stelbrink *et al.* (2009) para 17 especies, corroborando que *Squatina* es un grupo monofilético compuesto de cuatro clados geográficos principales (Figura 2.5b). El clado 1, es un grupo hermano de los otros clados, formado por las especies de Europa, norte de África y Asia como una

consecuencia del cierre del mar de Tetis. En el subclado del norte de África se observa a *S. aculeata* Cuvier, 1829 (Senegal) como especie hermana de *S. squatina* (islas Británicas y las islas Canarias). En el clado 2 *S. africana* Regan, 1908 es el grupo hermano del clado 3, formado por las especies australianas. En el clado 4 formado por las especies americanas, donde *S. armata* (Philippi, 1887) es una especie hermana de las otras. Existiendo un adelfotaxon entre *S. californica* Ayres, 1859 y *S. dumeril* Lesueur, 1818; atañendo la divergencia entre ellas al surgimiento del istmo panameño. Sin embargo la relación entre estos clados sigue sin resolverse y es especulativa (Stelbrink *et al.* 2009). Vélez-Zuazo & Agnarsson (2011) encontraron una relación filogenética entre 17 especies del género muy similar a la filogenia sugerida por Stelbrink *et al.* (2009) (Figura 2.5c). Claeson (2010) construyó un árbol filogenético de las relaciones de *Squatina* basado en morfologías derivadas, con particular énfasis en la porción anterior del esqueleto axial mediante el método de parsimonia (Figura 2.5d), sin embargo difiere de las reconstrucciones anteriores y solo explica la relación entre cinco especies.



**Figura 2.5:** a) Hipótesis de las relaciones filogenéticas de 3 especies de *Squatina* del sur de Brasil basado en datos moleculares (Furtado Neto 1998). b) Hipótesis de las relaciones filogeográficas de 17 especies del género *Squatina* basado en dos marcadores mitocondriales (COI y 16S ARNr) y en el análisis del reloj molecular. Los cuatro clados principales corresponden a regiones geográficas y comprenden las especies distribuidas en Europa y norte de África (1a) junto con las de Asia (1b) (clado 1, azul), Sudáfrica (clado 2, amarillo), Australia (clado 3, verde), y América (clado 4, rojo. 4a: Atlántico noroeste; 4b Pacífico este; 4c Atlántico sur oeste; 4d Pacífico sur este). La edad (ma) promedio estimada de divergencia entre los clados está representada por los números con triángulos (nodo 1:  $33.17 \pm 9.85$ , nodo 2:  $24.86 \pm 8.68$ , nodo 3:  $22.22 \pm 7.23$ , nodo 4:  $13.02 \pm 5.38$ , nodo 5:  $12.18 \pm 4.79$ , nodo 6:  $6.11 \pm 2.53$  (Stelbrink *et al.* 2009). Individuos de: islas Canarias\*; Irlanda\*\*; Mar de Cortez\*\*\* y costa de California\*\*\*\*. c) Hipótesis de las relaciones filogenéticas de 17 especies del género *Squatina* basado en dos marcadores mitocondriales (COI y 16S ARNr) (Vélez-Zuazo & Agnarsson 2011). d) Topología de las relaciones de Squatinidae basado en morfologías derivadas, con particular énfasis en la porción anterior del esqueleto axial, de cinco especies del género *Squatina* (Claeson 2010).

## 2.3 GÉNERO *SQUATINA*

El género *squatina* es homogéneo en su comportamiento. Todas las especies ocupan nichos similares, son bentónicas y parecen presentar una movilidad limitada (Musick *et al.* 2004). Se encuentran principalmente en la plataforma continental y en la parte superior del talud, desde aguas poco profundas (3 m) hasta 500 m de profundidad (Compagno 1984a; Compagno *et al.* 2005) y excepcionalmente hasta los 1300 m (Bigelow & Schroeder 1948). Están ampliamente distribuidas en aguas templadas y tropicales, pero la mayoría de las especies están limitadas a un área geográfica pequeña. Algunas están repartidas extensamente a nivel regional, otras puntual o reducida, pero ninguna es cosmopolita. Están distribuidas en el Atlántico este y Mediterráneo (*S. aculeata* Cuvier, 1829, *S. oculata* Bonaparte, 1840 y *S. squatina*); en el Atlántico oeste (*S. argentina* (Marini, 1930), *S. dumeril*, *S. guggenheim* Marini, 1936, *S. occulta* Vooren & da Silva, 1992 y *S. punctata* Marini, 1936); en el Golfo de México (*S. heteróptera* Castro-Aguirre, Pérez & Campos, 2007 y *S. mexicana* Castro-Aguirre, Pérez & Campos, 2007); en el Índico (*S. africana*, *S. australis* Regan, 1906, *S. legnota* Last & White, 2008, *S. pseudocellata* Last & White, 2008 y *S. tergocellata* McCulloch, 1914); en el del Pacífico oeste (*S. albipunctata* Last & White, *S. caillieti* Walsh, Ebert & Compagno, 2011, *S. formosa* Shen & Ting, 1972, *S. japonica* Bleeker, 1858, *S. nebulosa* Regan, 1906 y *S. tergocellatoides* Chen, 1963) y en el Pacífico este (*S. Armata* y *S. californica*). Además existen varias especies sin describir, una en el Mar de Cortés (Pacífico este) (Compagno 2005), otra en el Mar de Andamán (Islas Similan, Tailandia) (Compagno *et al.* 2005) y en Malasia (SEAFDEC 2000).

Su mayor periodo de actividad es durante la noche, mientras que en el día es frecuente encontrarlos enterrados en el barro, arena o sobre el fondo (Compagno 1984a; Compagno *et al.* 2005). Los tiburones *Carcharhinus obscurus* (Lesueur, 1818), *Galeocerdo cuvier* (Péron & Lesueur, 1822), *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) (Compagno 1984b), *Notorynchus cepedianus* (Péron, 1807) (Ebert 2003; Lucifora *et al.* 2005), *C. brachyurus* (Günther 1870) (Lucifora 2003; Lucifora *et al.* 2009b) y *Carcharias taurus* Rafinesque, 1810 (Lucifora *et al.* 2009a) han sido citados como depredadores. Además de la foca elefante *Mirounga angustirostris* (Gill, 1866) que ha sido observada cazando a *S. californica* (Condit & Le Boeuf 1984; Sinclair 1994).

La morfología es muy conservadora a nivel de género, el cuerpo es deprimido dorso-ventralmente y amplio. Cabeza transversalmente oval o redondeada, amplia y deprimida. Los ojos se encuentran en posición dorsal. Los espiráculos son grandes, la boca es terminal, moderadamente amplia y se extiende hasta detrás de los ojos, con surcos y pliegues labiales muy grandes (Compagno 1981, 1999). Las narinas terminales tienen barbillones sobre el margen anterior, con cinco aberturas branquiales de moderada longitud situadas ventrolateralmente (Compagno 1981). Aletas pectorales no fusionadas a la cabeza (Carvalho *et al.* 2012). Estas son amplias, con lóbulos triangulares expandidos por encima de las aberturas branquiales. Tienen dos aletas dorsales sin espinas, no poseen aleta anal y la aleta caudal es hipocerca (Compagno 1977, 1981, 1999). La mayoría de tiburones ángel son de tamaño moderado, por debajo de 1.6 m, aunque por lo menos una especie puede llegar a alcanzar hasta 2 m de longitud total. Los representantes de este género son consumidores terciarios con un nivel trófico de 4.1 (Cortés 1999), poseen la misma estrategia alimenticia basada en una dieta variada de peces e invertebrados y un modo de reproducción vivíparo aplacentado (Compagno 1981, 1984a; Compagno *et al.* 2005).

Los tiburones ángel son poco conocidos taxonómicamente y biológicamente (Compagno 1984a). En la mayoría de las especies es desconocida la dinámica de sus poblaciones, información que es esencial debido a que varias especies tienen importancia comercial a nivel local. Existe una pesca intensa de algunas especies, principalmente con redes de arrastre, redes fijas y palangres. La carne de estos tiburones es considerada excelente para la alimentación humana, a pesar de su extraña e inusual apariencia (Compagno 1984a). Se utiliza o se utilizaba su carne fresca, seca o en surimi para el consumo humano, especialmente en el Pacífico oeste (*S. japonica*), en el Mediterráneo (*S. aculeata*, *S. oculata* y *S. squatina*) (Compagno 1984a), en el Pacífico oriental (*S. californica*) (Compagno 1984a; Castro 2011) y en Australia, donde la carne es reconocida como de alta calidad (*S. albipunctata*, *S. australis* y *S. tergozellata*) (Last & Stevens 2009). Además su hígado se ha usado para la producción de aceite, se hace harina de pescado, mientras la piel se empleaba como cuero y lija para trabajar la madera. De las 23 especies descritas hasta el momento, 20 están catalogadas en la lista roja de especies con algún tipo de amenaza en sus respectivas áreas de distribución (IUCN 2009, 2011) (Figura 2.6). Sin embargo, este número podría incrementarse ya que no todas las especies han sido evaluadas.

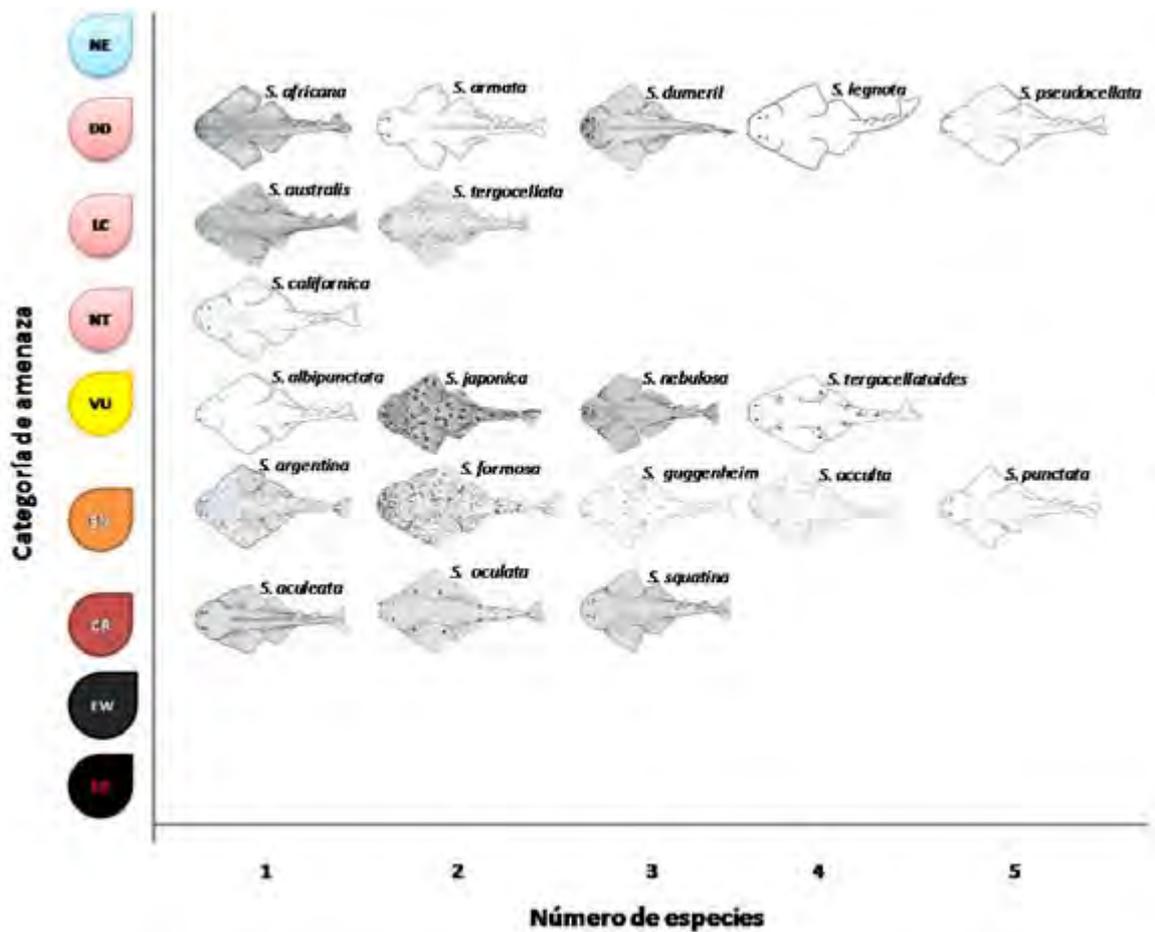


Figura 2.6: Categorías de amenaza de la IUCN (International Union for Conservation of Nature) para 20 especies del género *Squatina*. Extinta (EX), extinta en estado silvestre (EW), en peligro de extinción (CR), en peligro (EN), vulnerables (VU), casi amenazada (NT), preocupación menor (LC), datos deficientes (DD) y no evaluado (NE) (IUCN 2009, 2011).

## 2.4 EL TIBURÓN ÁNGEL *SQUATINA SQUATINA*

### 2.4.1 Nombre científico

*Squatina squatina* (Linnaeus, 1758)

Holotipo: desconocido (Compagno 1984a)

### 2.4.2 Clasificación taxonómica

Superclase Gnathostomata

Clase Chondrichthyes Husley, 1880

Subclase Elasmobranchii Bonaparte, 1838

Orden Squatiniformes Buen, 1926

Familia Squatinidae Bonaparte, 1838

Género *Squatina* Dumeril, 1806

Especie *Squatina squatina* (Linnaeus, 1758)

### 2.4.3 Sinonimias

*Squalus squatina* Linnaeus, 1758

*Squatina angelus* Duméril, 1806

*Squatina vulgaris* Risso, 1810

*Rhina squatina* Rafinesque, 1810

*Squatina laevis* Cuvier, 1817

*Squatina angelus* Blainville, 1825

*Squatina lewis* Couch, 1825

*Squalraia acephala* Bachelot de la Pylaie, 1835

*Squalraia cervicata* Bachelot de la Pylaie, 1835

*Cestracion angelorum* Swainson, 1838

*Squatina angelorum* Swainson, 1838

*Squatina europaea* Swainson, 1839

*Squatina angelus* Gronow, 1854

*Rhina squatina* Nybelin, 1942

### 2.4.4 Nombres comunes

Por su distribución relativamente amplia (abarcando varios países con diferentes idiomas y lenguas) *S. squatina* tiene un abundante registro de nombres vernáculos los cuales han sido designados principalmente por su aspecto, predominando el de tiburón o pez ángel ya que sus aletas pectorales recuerdan a las alas de un ángel. En la antigua Grecia lo denominaron rhiné o rine (este último significa lija) posiblemente por el uso que se le daba a la piel. Además Aristóteles y otros también se referían a él como *ρίνή*, mientras que los romanos como *squatus* y *squatina* (Couch 1862) que significa tipo de tiburón en latín. Otra denominación que ha sido ampliamente usada desde el siglo XVI fue monkfish por la similitud con un monje encapuchado. En la actualidad se utiliza:

Castellano: angelote, pardón, peje ángel, pez ángel, tiburón ángel, mermejuela, zabalera ángel, angelino, angelito, guitarra.

Catalán: escat, escat vegigal, escat común, escat jueu, vexigall, escatet, angel, angelot.

Euskera: aingeru goardakoa, aingueru guardacoa, aingeru guardakoa, aingueru guardacoa.

Gallego: peixe anxo, angelin.

Alemán: meerengel, engel hai, grauer meerengel.

Croata: sklat sivic, sokot, andeo, skled, sklatina, sklot, skvajjna, rena.

Francés: ange de mer common, l'ange, l'anelot, ange antjou, ange, ange gris, angelot, scatine, chagrin, peau de chagrin, martrame, bourget.

Griego: rina, anghjelos, angelos rina.

<u>Hebreo:</u>	mal'akh.
<u>Holandés:</u>	zeeëngel, engelhaai.
<u>Inglés:</u>	angel shark, angelfish, angelshark, grey angelshark, monk, monkfish, sharkray, mongrel skate, kingston, puppy fish, fiddle fish.
<u>Italiano:</u>	angelo di mare, angelo, squadro, pescio angiou, violin, pèsciu àngelu, squadru, rina, sagrin, scatra, squadra, squadre arena, squatro verace.
<u>Maltés:</u>	skaten, xcatlu, vjolin.
<u>Portugués:</u>	peixe anjo, peixe angel, anjo, anjo do mar, viola.
<u>Turco:</u>	keler.

### 2.4.5 Descripción de la especie

*Squatina squatina* se caracteriza por un cuerpo ancho y comprimido dorso-ventralmente. La cabeza es ancha, con ojos relativamente pequeños (Roux 1989), en posición dorsal (Couch 1862) y sin membrana nictitante. Presenta barbillones nasales, cónicos y simples con la punta recta o espatulada. Solapas nasales anteriores lisas o poco festonadas. Los pliegues laterales cefálicos con un solo lóbulo triangular a cada lado. Los espiráculos tienen 10 laminas pseudobranquiales (Roux 1989). Dientes relativamente pequeños, lisos con la base ancha y cúspide estrecha y recta. Diez filas por hemimandíbula, con más de una hilera funcional (Moreno 2004). Con pequeñas espinas en la línea media del dorso y cola, desde la cabeza a la primera aleta dorsal y entre las bases de las aletas dorsales. Parches de pequeñas espinas en el hocico y entre los ojos. La parte dorsal cubierta densamente con conspicuos dentículos dérmicos y casi la totalidad de la ventral, cubierta por ellos (Reif 1985; Roux 1989). Los dentículos dérmicos dorsales predominantes tienen coronas muy estrechas y las cúspides agudas (Compagno 1984a; Roux 1989) hacia arriba y hacia atrás con una base multilobulada. Presenta varios tipos de dentículos dérmicos dependiendo la parte del cuerpo (Reif 1985). Las aletas pectorales muy amplias, altas y redondeadas en el extremo posterior (Compagno 1984a), su base se extiende hasta al menos la mitad de su longitud. Las aletas pelvianas coinciden con el origen de la primera aleta dorsal (Roux 1989). Las aletas dorsales con el borde anterior oscuro y posterior pálido (Compagno *et al.* 2005),

estas son pequeñas y sin espinas, mientras la aleta caudal es ancha y con el lóbulo superior de longitud menor que el inferior (Figura 2.7).

Su color es de gris a rojizo o pardo verdoso (Compagno *et al.* 2005) a marrón-grisáceo (Roux 1989) en el dorso, con algunas manchas y motas oscuras (Roux 1989; Compagno *et al.* 2005) y, manchas blancas dispersas y pequeñas; con una mancha nugal o sin ella (Compagno *et al.* 2005). Es frecuente en juveniles una reticulación blanca sobre la coloración original y grandes manchas oscuras (Roux 1989; Compagno 2005), los adultos son más lisos (Compagno 2005) aunque también pueden presentarla. Sin ocelos en el cuerpo (Compagno 1984a) y en la parte ventral blanco. Algunos individuos con manchas en los costados de la cola a la altura de las aletas dorsales.



Figura 2.7: Tiburón ángel *Squatina squatina* macho, isla de Gran Canaria.

### 2.4.6 Distribución y hábitat

Esta especie está reportada históricamente para el Atlántico noreste: desde Noruega (sur de Noruega, Skagerrak, Kattegat, ocasionalmente en el Mar Báltico oeste, Suecia y la isla de Shetland) hasta Mauritania incluidas las islas Canarias, Marruecos y Sahara oeste; en el Mediterráneo (Compagno 1984a) y el Mar Negro (Roux 1989; Compagno *et al.* 2005); las islas Británicas y el sur del Mar del Norte (Roux 1989) (Figura 2.8). Los registros de esta especie en el Mar Báltico a lo largo de la costa norte de Suecia en el Mar de Botnia (p. ej. Compagno 1984; Compagno *et al.* 2005) pueden ser errores o confusiones, más que formar parte de su distribución histórica (OSPAR 2008). Actualmente se encuentra ausente en algunas zonas de su distribución original (Compagno *et al.* 2005).

Habita en aguas templadas cerca o sobre el fondo desde los 5 m en zonas costeras hasta los 150 metros de profundidad en la plataforma continental. Principalmente sobre sustratos de arena, fango (Compagno 1984a; Compagno *et al.* 2005), cascajo, arenoso-fangosos, praderas de fanerógamas marinas e interfase arena-fanerógamas. Incluso puede penetrar en estuarios y agua salobre.



Figura 2.8: Distribución de *Squatina squatina*. (modificado de Compagno *et al.* 2005).

### 2.4.7 Biología

El modo de reproducción es vivíparo aplacentado (Compagno 1984a; Compagno *et al.* 2005; Roux 1989). Los machos presentan testículos pareados, ambos funcionales y las hembras ovarios, glándulas oviductales y úteros pareados y ambos funcionales (Osaer 2009), con ovos de 6 a 8 cm de diámetro (Roux 1989). El número de crías es variable, tienen entre 9 y 20 (Compagno 1981, 1984a) a 7 y 25 crías por camada, aumentando con el tamaño de la hembra (Roux 1989; Compagno *et al.* 2005). La gestación es de 8 a 10 meses, naciendo entre diciembre y febrero en el Mediterráneo y, en julio en Inglaterra (Compagno *et al.* 2005).

La longitud máxima está entorno a los 180 cm, posiblemente hasta 244 cm, pero por lo general 100 cm; al nacer miden entre 24 y 30 cm (Compagno 1981). Las hembras alcanzan la madurez sexual entre los 126 y 167 cm (Compagno 1984a; Compagno *et al.* 2005), mientras que en Túnez se encontraron hembras maduras en un rango de 128 a 169 cm y machos entre 80 y 132 cm de longitud total (Capapé *et al.* 1990).

Es un depredador de emboscada, consumidor terciario con un nivel trófico de 4.0 (Cortés 1999) que se alimenta principalmente de peces, especialmente planos, (Compagno 1981, 1984a; Ellis *et al.* 1996; Compagno *et al.* 2005), crustáceos y moluscos (Capapé 1975; Compagno 1984a, 2005; Roux 1989; Ellis *et al.* 1996) y también de rayas (Compagno 1984a; Compagno *et al.* 2005). Además existen dos registros de la ingestión de cormoranes uno de ellos identificado como *Phalacrocorax aristotelis* (Linnaeus, 1761) (FWP 1881; Davenport 1979). La longevidad se desconoce hasta el momento.

### 2.4.8 Comportamiento

Es una especie de hábitos nocturnos; durante el día es muy poco activa, yaciendo sobre el fondo o enterrada, con solo los ojos sobresaliendo. En la parte norte de su área de distribución realiza migraciones estacionales a aguas más frías, desplazándose hacia el norte durante el verano (Wheeler 1969; Compagno 1981, 1984a; Compagno *et al.* 2005).

### 2.4.9 Interacción con los humanos

En siglos pasados fue considerado un monstruo marino (Buckland 1880), una especie extremadamente voraz (Booth 1836; Yarrel 1836; Jenyns 1835; Baird 1858), feroz, peligrosa (Fleming 1828), y con aspecto maligno (Buffon *et al.* 1810). Así como un pez muy peculiar y no muy agradable en apariencia (Hamilton 1854). Existe un reporte donde un individuo grande que estaba dentro de una red en aguas poco profundas le desgarró la pierna a un pescador, que incautamente lo cogió (Pennant 1776), por lo tanto se creía que era peligroso acercarse a él (Baird 1858). En la actualidad no son considerados, ni son una amenaza. Sin embargo, tiene la capacidad de realizar grandes aceleraciones (tangencial y normal) y posee fuertes mandíbulas, con varias filas de dientes afilados, por lo cual pueden hacer daño sin llegar a ser letal, cuando es perturbado. Además, su piel puede ser abrasiva. En las islas Canarias se han reportado lesiones leves y menores producidas a pescadores cuando es desenredado de los enmalles y a submarinistas cuando estos los inquietan.

*Squatina squatina* fue comúnmente capturada en redes de arrastre, trasmallos, cercos y palangres de fondo (Couch 1822; Day 1880-1884), mientras que con vara o línea era poco frecuente (Couch 1862). Fueron utilizados para extraer aceite de su hígado, así como empleados en la medicina popular para la aplicación de determinadas soluciones o remedios tópicos. Se utilizó la carne fresca y seca para consumo humano, y posiblemente para hacer harina de pescado (Compagno 1981, 1984a). En el presente, su captura es incidental, se pesca por medio de redes de arrastre y trasmallo, teniendo un interés local, donde se emplea la carne fresca para consumo humano.

La información que existe acerca del consumo y calidad de la carne de esta especie es muy contradictoria. Antes de la era común fue encontrada por Diphilus (Siglo IV AEC) y Mnesitheus (Siglo IV AEC) como digestible y ligera (Dalby 2003) y Dorion en su libro sobre peces los califica como los mejores del Golfo de Smyrna (330 AEC, en Wilkins & Hill 2011). En los primeros siglos, de la EC la carne era consumida y parece ser que se tenía en alta valía, ya que se refieren favorablemente a ella varios autores principalmente de tratados de cocina, como Epaenetus que la aprecia como una “carne blanca”, y Ateneo de Naucratis la valora como muy digestible y liviana, y a los individuos de mayor tamaño como los más nutritivos (siglo III, en Yonge 1854). En el siglo VII Aegineta la consideraba como una carne

dura, de gran dificultad para digerir, pero con muchos nutrientes (en Adams 1844). Sin embargo, Rondelet (1554) argumentaba que el angelote no merecía aprecio alguno por la dureza y sabor ferino de su carne, pero que del hígado se extraía aceite, que mezclado con hierbas deshacía las durezas, mientras Salviani (1554) la calificaba como dura y difícil de digerir. Rutty (1772) afirmaba que los franceses tenían una forma de aderezarlo para comerlo. En años posteriores la carne de esta especie es poco estimada por ser tosca y con olor (Pennant 1776) a amoníaco (Buckland 1880), dura y correosa (Risso 1810), burda e insípida (Baird 1858). Considerada indiferente, sin ninguna estimación y rara vez consumida (Yarrel 1836; Gosse 1851; Moreau 1881) o descartada completamente como comida (Couch 1862; Buckland 1880), pero observada en varios mercados europeos (p. ej. Dieppe, Brighton y Hastings) (Rutty 1772; Buckland 1880; Moreau 1881). Incluso en algunas ocasiones fue comercializada por las tiendas de pescado frito (Norman & Fraser 1949). Dillwyn (1818 en Day 1880-1884) argumentaba que tenía pruebas que por lo ordinario y oloroso de su carne, casi cerca de un siglo sólo se había comprado en Swansea (Gales, UK) por los pobres, y que rara vez se vendía más de media libra (0.226 kg aproximadamente). En Italia Artusi (1891) describió la carne como ordinaria pero dio una receta para tratarla, la consideró como un plato familiar, a la cual se refirió: “no solo es comestible, sino más que buena y barata porque se encuentra con facilidad”, prefiriendo para este plato parte de la cola. Tortonese (1956) le otorgó poco valor a la carne, sin embargo el picado era muy apreciado. En lo concerniente al territorio español, en Málaga su carne no era apreciada por su dureza y mal sabor (García de la Leña 1789), no obstante Cornide (1788) comenta que los pescadores de la costa de Galicia eran poco delicados y no dejaban de comerlo después de desollarlo. En la Provincia de Valencia el angelote era bastante común casi todo el año y se consideraba una especie comestible (Cisternas 1867). Sin embargo, Lozano Rey (1928) la describió como una carne de cálida muy inferior. Actualmente, la carne es calificada como agradable en sabor y textura, siendo mejor cocida, también pueden ser frita o al horno en trozos (Green 2007). Otros usos se dieron en Inglaterra (Cornwall), donde fue empleada por los cangrejeros como cebo y en otros lugares fue principalmente aprovechada como abono (Day 1880-1884). Además se utilizó seca para ser prescrita como un remedio para la picazón (Norman & Fraser 1949). Hoy en día se encuentra en el listado de denominaciones comerciales de especies pesqueras y de acuicultura admitidas en España (BOE 6222 2011).

Plinio en el año 77 asegura que la piel seca al ser áspera era ampliamente utilizada como lija para pulir marfil y madera (siglo I, en Holland 1601; Bostock & Riley 1857). En la Edad Media su piel se usaba comúnmente para forrar empuñaduras de espadas, dagas, puñales y sables, así como para revestir baúles, cubrir cajones o cajas de diferentes tipos, (Lacepède 1798; Buckland 1880; Day 1880-1884; Moreau 1881), y cajas de relojes (Goldsmith 1852). Además, la piel en polvo se empleó para casos de psoriasis y prurito (Buckland 1880; Day 1880-1884) y contra la escabiosis (Tortonese 1956).

Los ovos fueron utilizados para la cura de diversas enfermedades, reducidos a polvo se usaban contra la diarrea (Rondelet 1554). En Málaga se llamaban meotes y eran empleados para empachos tomados con agua o vino (García de la Leña 1789), secos se utilizaron medicinalmente en la farmacopea (Buckland 1880), además se creía que cogidos el viernes santo curaban el asma (González Salgado 2004).

### 2.4.10 Depredadores

Hasta ahora solo las observaciones oportunistas de Narváez *et al.* (2006) y D González (com. pers.) han reportado depredadores naturales para esta especie sobre individuos neonatos por la anemona *Telmatactis cricoides* (Duchassaing, 1850) y el pulpo común *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797.

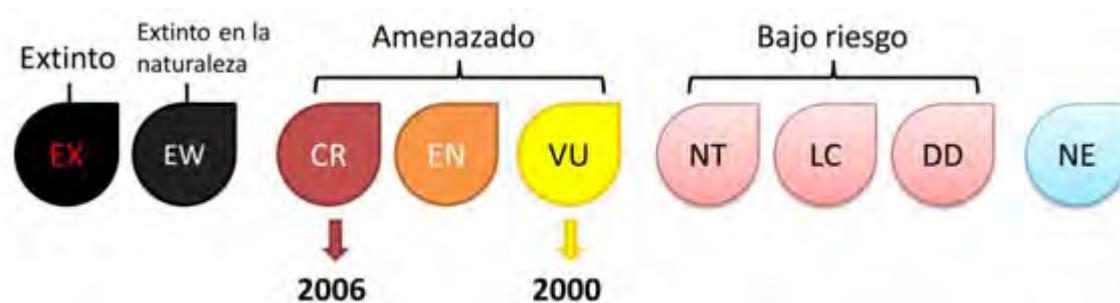
### 2.4.11 Estado de amenaza

Históricamente, *S. squatina* ha sido común o por lo menos registrada con frecuencia en algunas zonas de la costa de Inglaterra e Irlanda (Rutty 1772; Yarrell 1836), Escocia (Lydekker 1901) Reino Unido (Ray 1713; Jenyns 1835; Hamilton 1854; Couch 1862; Day 1880-1884; Garstang 1903), en el Mar del Norte y El Canal de la Mancha (Buckland 1880; Cunningham 1896), en el Mediterráneo (Risso 1810; Lozano Rey 1928), en las costas de Italia, Francia, Portugal y España (Gervais & Boulart 1877). En Portugal era muy común (Barboza du Bocage & de Brito Capello 1866) y frecuente en el litoral ibérico (Lozano Rey 1928), siendo bastante común durante todo el año en la costa valenciana (España)

(Cisternas 1867). En las islas Canarias, *S. squatina* ha sido reportada como frecuente durante los siglos XIX y principios del XXI (Viera y Clavijo 1866; Brito *et al.* 2002).

El tiburón ángel es vulnerable, desde su nacimiento, a perturbaciones antropogénicas directas que provocan la contaminación, la pérdida y degradación de su hábitat. A la captura incidental por redes de arrastre y enmalle, al turismo, a la pesca recreativa y submarina, principalmente durante periodos de agregación y reproducción. Además, de una relativa distribución restringida, una presumible baja dispersión y un ciclo reproductivo extenso con una baja productividad (Osaer 2009). Este conjunto de características y factores de y sobre las poblaciones, ha dado como resultado su disminución drástica en un periodo de 50 años hasta el punto en que ha sido declarada extinta en el Mar del Norte (ICES 2004). Las poblaciones han declinado en el Reino Unido (Rogers & Ellis 2000), se han reducido severamente en el Canal de la Mancha, Mar Celta e Irlanda (ICES 2008), en el Mar Negro (OSPAR 2008), la costa francesa (Quéro & Cendrero 1996; Capapé *et al.* 2000), en grandes áreas del Mediterráneo (Vacchi *et al.* 2002) especialmente en la parte norte, considerándose extirpada localmente (Walker *et al.* 2005). En el Mar Adriático el último registro fue en 1948 (Jukic-Peladic *et al.* 2001). En España, en las islas Baleares, *S. squatina* fue citada en listas de especies como relativamente frecuente (Delaroche 1809; Barceló & Combis 1868; Fage 1907; De Buen 1935), en la actualidad puede estar ausente (Morey *et al.* 2006). En estos momentos es extremadamente poco común en la mayor parte de su área de distribución original, con la posible excepción de algunas zonas del sur del Mediterráneo y las islas Canarias, donde su estatus debe ser confirmado urgente (Morey *et al.* 2006).

En el año 2000, la IUCN evaluó las poblaciones de *S. squatina* como vulnerables (Hilton-Taylor 2000), posteriormente en 2006 se revaluó su estatus elevándolo a críticamente en peligro de extinción (Morey *et al.* 2006) (Figura 2.9), esta categoría se designa cuando una especie enfrenta un riesgo extremadamente alto de extinción en estado silvestre en un futuro inmediato, según queda definido por cualquiera de los criterios aplicables. En el caso de *S. squatina* su población ha declinado a una tasa del 20% en un periodo de 10 años. (Cavanagh & Gibson 2007), disminuyendo tanto su distribución, como su abundancia principalmente de 1987 a 1997 (Hammond & Ellis 2002).



**Figura 2.9:** Cronología del estatus de amenaza de *S. squatina* en la lista roja de la IUCN. Las categorías son extinta (EX), extinta en estado silvestre (EW), críticamente en peligro de extinción (CR), en peligro (EN), vulnerables (VU), casi amenazada (NT), preocupación menor (LC), datos deficientes (DD) y no evaluado (NE) (Hilton-Taylor 2000; Morey *et al.* 2006).

#### 2.4.12 Legislación y figuras de protección

El tiburón ángel *S. squatina* está incluida en el anexo III, de la Convención de Berna relativo a la conservación de la vida silvestre y del medio natural en Europa (DO 746 1998) y en el anexo III para especies “cuya explotación está regulada” del Convenio de Barcelona (Convención para la Protección del Medio Ambiente Marino y de la Región Costera del Mediterráneo) (BOE 24061 1999). Aunque ya hace unos años entraron en vigor estos instrumentos legales para protegerlos a fin de conservar sus poblaciones, todavía no han sido aplicados.

En las islas Baleares, se encuentra prohibida la captura de cualquier especie de *Squatina* por la Viceconsejería de Agricultura y Pesca del gobierno Balear en las reservas marinas de Freus d'Eivissa i Formentera (BOCAIB 11431 1999) y Nord de Menorca (BOCAIB 12560 1999) desde 1999, mientras que en Migjorn de Mallorca desde 2002 (BOIB 9123 2002) en Illa del Toro (BOIB 10089 2004) e Illes Malgrats desde 2004 (BOIB 11473 2004) y en Badia de Palma desde 2006 (BOIB 16162 2006).

En Irlanda, existe a partir del 2006, la normativa del Irish Specimen Fish Committee (ISFC) de no considerar los registros de capturas de pesca deportiva para *S. squatina*, salvo si es un record por encima de 33.11 kg (73 lb) el cual está vigente desde 1980. Los registros se tendrán en cuenta siempre que haya sido pesado en tierra, fotografiado y devuelto con vida. Además, ISFC insta a manejar con cuidado y devolverlos al agua lo más rápido posible,

especialmente a las hembras preñadas. Esta moratoria sigue vigente y será reevaluada en el transcurso del 2012 (ISFC 2011).

En Inglaterra, *S. squatina* fue incluida en la lista de especies con protección completa a partir de abril de 2008, a pesar que su protección fue solicitada por el Joint Nature Conservation Committee (JNCC) al Wildlife and Countryside Act 1981 desde el 2001. Donde se anuncia que “no se permitirá capturar, matar o lesionar a tiburones ángel en Inglaterra y dentro de un rango de 0-6 millas náuticas de las aguas territoriales inglesas” (JNCC 2008).

En 2009, se estableció la normativa europea para *Squatina*, donde promulga que “no podrán conservarse a bordo las capturas de pez ángel realizadas en todas las aguas de la Comunidad Europea. Las capturas se liberarán inmediatamente y, en la medida de lo posible, sin daño alguno” (DO 43 2009). En 2010 la normativa se modificó a “Los buques de la Unión Europea (UE) tendrán prohibido pescar, mantener a bordo, transbordar o desembarcar el pez ángel (*Squatina squatina*) en aguas de la UE; de la misma manera para los buques de terceros países” (DO 23 2010). La normativa se ha mantenido sin modificar y ratificado hasta la actualidad (DO 57 2011, 44 2012). Mientras el ICES aconseja desde el principio de precaución que el tiburón ángel *S. squatina* debe seguir siendo una especie prohibida de capturar y explotar, además insta a tomar medidas para reducir al mínimo la captura incidental (ICES 2012).

Regionalmente, *S. squatina* se encuentra en la lista roja de peces de las islas Baleares (Mayol *et al.* 2000) y de Turquía (Fricke *et al.* 2007) como una especie en peligro crítico de extinción, además está en la lista roja nacional de Croacia y Suecia. En el Mar Báltico, la especie tiene una alta prioridad, por una disminución significativa, encontrándose en peligro (HELCOM 2007). También se encuentra desde el 2008 en la lista OSPAR (la convención para la protección del medio marino del Atlántico nordeste) de especies amenazadas y en peligro en las regiones II (gran Mar del Norte), III (Mar Céltico) y IV (Golfo de Vizcaya, Mar Cantábrico y costas ibéricas) (OSPAR 2008).

Recientemente se ha incluido en la lista de especies en peligro o amenazadas en el Mediterráneo (BOE 3630 2011) y en el listado de especies silvestres en régimen de protección especial para su adaptación al anexo II del protocolo sobre zonas especialmente protegidas y la diversidad biológica en el Mediterráneo (BOE 923 2012).

A pesar que existe una considerable cantidad de normativa para la gestión de la especie, hace falta herramientas para su divulgación, ejecución y control, así como un régimen sancionador. En algunos casos queda obsoleta o entra en vigor tarde, incluso en conflicto con otras normas. Además, falta legislar la acción del turismo, la pesca recreativa y submarina, sobre *S. squatina*. Aunque, lo deseable sería que a la población en general, se le proporcionase información con bases científicas y conocimiento adquirido de la importancia y vulnerabilidad de la especie. Así, ésta se concientizaría de la problemática y se auto regularía. También es importante el desarrollo de herramientas para reducir la pesca incidental de la especie, que reduciría las capturas y al mismo tiempo costos en el control de algunas de las normas ya existentes.

### 2.5 *SQUATINA SQUATINA* EN LAS ISLAS CANARIAS

En Canarias el tiburón ángel es conocido como angelote, peje ángel, pez ángel, angelito, pejediaje o guitarra. José de Viera y Clavijo (1866) fue el primero en plasmar la presencia de *S. squatina* en su obra Diccionario de historia natural de las islas Canarias.

En la década de los 70 era muy frecuente en fondos arenosos de la plataforma insular, capturados con palangres de fondo, trasmallos y redes langosteras entre los 30 y 70 m de profundidad, siendo muy raras las capturas a 100 m (Bravo de Laguna 1973; Bravo de Laguna & Escánez 1975), las tallas más habituales estaban comprendidas entre 100 y 150 cm. En la actualidad la máxima talla reportada es de 120.8 cm de longitud total (Osaer 2009). Era medianamente abundante en el Hierro, La Palma, Gran Canaria y Lanzarote y muy abundante en Fuerteventura, siendo muy raras las capturas en Tenerife (Bravo de Laguna & Escánez 1975). En Fuerteventura individuos pequeños se pescaron con chinchorros, mientras que los adultos fueron capturados con frecuencia en trasmallos y cazonales (Pizarro 1985).

Actualmente, es frecuente en la zona costera de todas las islas del archipiélago, principalmente en fondos de arena y praderas de fanerógamas entre 1-100 m de profundidad (Brito *et al.* 2002) y fondos de arena y piedra. Se obtiene principalmente como pesca accidental, en trasmallos que se calan al atardecer y recogen durante la noche o

temprano en la mañana y los que se calan al amanecer y recogen en la mañana dependiendo de la especie objetivo (p. ej. *Mullus surmuletus* Linnaeus, 1758, *Sparisoma cretense* (Linnaeus, 1758), *Lithognathus mormyrus* (Linnaeus, 1758), *Pagellus acarne* (Risso, 1827), *P. erythrinus* Linnaeus, 1758), *Spondylisoma cantharus* (Linnaeus, 1758), *Sphyræna viridensis* Cuvier, 1829, *Solea solea* Quensel 1806, *Pegusa lascaris* (Risso, 1810), *Synaptura kleinii* (Risso, 1827) y *Microchirus azevia* (de Brito Capello, 1867)), siendo menos habitual en nasas de peces y con anzuelo. Además también es frecuente en las capturas de pesca deportiva y en menor medida en la pesca submarina. Por otra parte, durante inmersiones es común encontrarlo primordialmente en primavera y verano, convirtiéndose en un atractivo para las personas que bucean localmente o visitan las islas para practicar esta actividad.

En Gran Canaria la longitud de madurez sexual masiva de los machos es a 105.3 cm y en las hembras, a 107.9 cm. La longitud de maternidad sexual masiva se alcanza a los 111.9 cm. El ciclo reproductor es de tres años y el periodo entre septiembre y febrero. La gestación es de 6 meses, con una fecundidad promedio de 13 crías por camada que nacen entre abril y julio entre 24 y 26 cm de longitud total (Osaer 2009).

Viera y Clavijo (1866) menciona que su carne era dura y desagradable al paladar, pero que del hígado se sacaba mucho aceite, mientras Bravo de Laguna (1975) desconocía la calidad de la carne como alimento humano, pero sabía que se empleaba en la fabricación de harinas y que los hígados daban altos rendimientos de aceite. Antiguamente, la piel seca se empleaba como lija y los ovos eran utilizados para curar el asma, además en Fuerteventura se usaban los sacos vitelinos, secos y majados, para curar los “pujos de sangre” (disentería) (Pizarro 1985). En el presente, aunque ningún buque de la UE puede capturarla (DO 43 2009), además que tradicionalmente ha sido considerada una especie con un interés limitado, casi nulo para la industria pesquera, se encuentra en la lista de especies de interés pesquero de Canarias y se continua su captura y comercialización. Se utiliza principalmente su carne fresca para consumo humano comercializándose en mercados y pescaderías locales bajo el nombre de otras especies como tollo, pez espada o sin etiqueta alguna, entre 8-10 € kg<sup>-1</sup> (Figura 2.10). En contraste con lo que costaba en los años 90 en los mercados locales entre 150-300 pesetas kg<sup>-1</sup> (0.90-1.80 € kg<sup>-1</sup>) (Franquet & Brito 1995). Además, su carne tiene una alta estimación por parte de los pescadores que en muchas ocasiones no venden los ejemplares capturados, si no que los utilizan para consumo propio o lo reparten entre los

marineros y amigos, arreglándolos al instante o congelándolos. Aprovechan la carne de las aletas pectorales, tronco y cola, preparando gran cantidad de recetas como: croquetas, churros, empanado, a la plancha, sancochado, frito, salpicón, a la portuguesa, entre algunas. Sin embargo, los pescadores acotan que aunque la carne es exquisita, tiene un gran trabajo pelarlo, además de ser molesto porque daña las redes y espanta la pesca objetivo. Pizarro (1985) menciona que al menos en los años 80 carecían por completo de valor comercial y que los pescadores los devolvían al mar. Los datos de primera venta de *S. squatina* (Tabla 2.1) disponibles (solo a partir de 2005) no reflejan la realidad de las capturas y comercialización en el archipiélago. En la actualidad se desconoce el estado de las poblaciones y no posee ninguna protección en las islas, aunque se recomienda una talla de captura (167 cm) para la isla de Gran Canaria (Báez Acosta & Marrero Escudero 2007).



**Figura 2.10:** Carne de *S. squatina* a la venta enero de 2012 en un mercado local, isla de Gran Canaria.

<i>Squatina squatina</i>					
Año	Islas Canarias	Fuerteventura	Gran Canaria	Tenerife	Total pesca
2005	115.5	-	115.5	-	3 830 953.76
2006	342	13.5	326.5	2	7 625 281.58
2007	809.3	-	809.3	-	5 468 286.17
2008	1988.5	-	1969.5	19	9 845 489.05
2009	2107.7	-	2068.5	39.2	9 051 103.83

**Tabla 2.1:** Datos de primera venta de *S. squatina* en las islas Canarias en kg, proporcionados por el Gobierno de Canarias, Viceconsejería de Pesca y Aguas, hasta diciembre de 2009. Ya que a partir del 15 de enero de 2010, los buques de la UE no pueden capturar la especie (DO 23 2010) aunque el reglamento está vigente desde 16 de enero de 2009 (DO 43 2009).

## 2.6 BIBLIOGRAFÍA

Adams F (1844) The seven books of Paulus Aegineta. Translated from the Greek with a commentary embracing a complete view of the knowledge possessed by the Greeks, Romans, and Arabians on all subjects connected with medicine and surgery, vol 1. The Sydenham society, London

Artusi P (1891) La scienza in cucina e l'arte di mangiar bene. Pellegrino Artusi, Italia

Báez Acosta A, Marrero Escudero MF (2007) Aplica 2. Manual de identificación de las principales especies pesqueras. Cabildo de Gran Canaria, Las Palmas de Gran Canaria

Baird W (1858) A cyclopaedia of the natural sciences. Richard Griffin and company, London & Glasgow

Barboza du Bocage JV, de Brito Capello F (1866) Peixes plagiostomos primera parte esqualos. Da Academia Real das Sciencias, Lisboa

Barceló y Combis F (1868) Catálogo metódico de los peces que habitan o frecuentan las costas de las islas Baleares. Rev R Acad Cienc Exact Fís Nat Madrid 18:219-234

Bigelow HB, Schroeder WC (1948) Sharks. In: Tee-Van J, Breder CM, Hildebrand SF, Parr AE, Schroeder WC (eds) Fishes of the Western North Atlantic. Memoirs of the Sears Foundation for Marine Research, New Haven 1:59-576

Bloch ME (1785) Naturgeschichte der ausländischen fische, vol 1. Morino J, Berlin

BOCAIB 11431 (1999) Decret 63/1999 de 28 de maig pel qual s'estableix la reserva marina dels Freus d'Eivissa i Formentera, 8 de juny de 1999. 74:8101-8103

BOCAIB 12560 (1999) Ordre del Conseller d'agricultura, Comerç I Indústria de 15 de juny de 1999 s'estableix la reserva marina del Nord de Menorca, es regulen les activitats a desenvolupar-hi, 24 de juny de 1999. 81:9241-9242

BOE 24061 (1999) Instrumento de ratificación del protocolo sobre las zonas especialmente protegidas y la diversidad biológica en el Mediterráneo anexas, adoptado en Barcelona el 10 de junio de 1995 y en Montecarlo el 24 de noviembre de 1996 respectivamente, 18 de diciembre 1999. 302(I):44534-44545

BOE 3630 (2011) Entrada en vigor de las enmiendas a las listas de los anexos II y III del protocolo sobre zonas especialmente protegidas y la diversidad biológica en el Mediterráneo (Boletín Oficial del Estado nº 302, de 18 de diciembre de 1999) adoptadas en Marrakech el 5 de noviembre de 2009 mediante decisión IG.19/12, 24 de febrero de 2011. CVE: BOE-A-2011-3630. 47(I):21815-21820

BOE 6222 (2011) Resolución de 22 de marzo de 2011 de la Secretaría General del Mar, por la que se establece y se publica el listado de denominaciones comerciales de especies pesqueras y de acuicultura admitidas en España, 6 de abril de 2011. CVE: BOE-A-2011-6222. 82 (III):35515-35544

BOE 923 (2012) Orden AAA/75/2012 por la que se incluyen distintas especies en el listado de especies silvestres en régimen de protección especial para su adaptación al anexo II del protocolo sobre zonas especialmente protegidas y la diversidad biológica en el Mediterráneo, 21 de enero de 2012. CVE: BOE-A-2012-923. 18(I):5274-5275

BOIB 9123 (2002) Ordre del Conseller d'Agricultura i Pesca de 3 de maig de 2002 s'estableix la reserva marina del Migjorn de Mallorca, 9 de maig de 2002. 56:7254-7255

BOIB 10089 (2004) Orden de la Consejera de Agricultura y Pesca de 28 de mayo de 2004, se establece la reserva marina de la isla del Toro y se regulan las actividades a desarrollar, 3 de junio de 2004. 78:39-40

BOIB 11473 (2004) Orden de la Consejera de Agricultura y Pesca de 15 de junio de 2004 se establece la reserva marina de las islas Malgrats y se regulan las actividades a desarrollar, 24 de junio de 2004. 89:73-74

BOIB 16162 (2006) Orden de la Consejera de Agricultura y Pesca de 1 de septiembre de 2006 se regulan las actividades a desarrollar en la reserva marina de la Bahía de Palma, 12 de septiembre de 2006. 128:38-40

Booth D (1835) An analytical dictionary of the English language. James Cochrane and Co, London

Bostock J, Riley HT (1857) The natural history of Pliny, vol 6 (translation of Plinius' *Naturalis historiae*). Bohn HG, London

Bourdon J (1999-2008) *Squatina* Duméril, 1906. Angel shark Upper Jurassic recent. [http://www.elasmo.com/frameMe.html?file=genera/cretaceous/squatina.html&menu=bin/menu\\_genera-alt.html](http://www.elasmo.com/frameMe.html?file=genera/cretaceous/squatina.html&menu=bin/menu_genera-alt.html)

Bravo de Laguna J (1973) Elasmobranchii off the Canary Islands. ICES CM/J:1-17

Bravo de Laguna J, Escáñez J (1975) Informe sobre las posibilidades pesqueras de elasmobranquios en el archipiélago canario. Publ Junt Est Tec Pesca (11):169-192

Brito A, Pascual PJ, Falcón JM, Sancho A, González G (2002). Peces de las islas Canarias. Catálogo comentado e ilustrado. Francisco Lemus, La Laguna

Buckland F (1880) Natural history of British fishes; their structure, economic uses, and capture by net and rod. Society for Promoting Christian Knowledge, London

Buffon M, Goldsmith O, others (1810) A history of the earth and animated nature, vol 2. Davison W, Alnwick

Capapé C (1975) Observations sur le régime alimentaire de 29 sélaciens pleurotrêmes des côtes tunisiennes. Arch Inst Pasteur Tunis 52:395-414

Capapé C, Quignard JP, Mellinger J (1990) Reproduction and development of two angel sharks, *Squatina squatina* and *S. oculata* (Pisces: Squatinidae), off Tunisian coasts: semidelayed vitellogenesis, lack of egg capsule and lecithotrophy. J Fish Biol 37:347-356

Capapé C, Tomasini JA, Quignard JP (2000) Les elasmobranches pleurotrêmes de la côte du Languedoc (France méridionale): observations biologiques et démographiques (The pleurotremata elasmobranchs from the coast of Languedoc (Southern France): biological and demographic observations). Vie Milieu 50:123-133

Cappetta H (1975) Sélaciens et holocéphale du Gargasien de la région de Gargas (Vaucluse). Géologie Méditerranéenne 2:115-134

- Cappetta H (1986) Types dentaires chez les sélaciens actuels et post paléozoïques. *Palaeovertebrata* 16:57-76
- Cappetta H (1987) Chondrichthyes II, Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii. In: Schultze HP (ed) *Handbook of paleoichthyology*, 3B. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, pp 1-193
- Carvalho MR de (1996) Higher-level elasmobranch phylogeny, basal squaleans and paraphyly. In: Stiassny M, Parenti L, Johnson G (eds) *Interrelationships of fishes*. Atlantic Press, New York, pp 35-62
- Carvalho MR de, Faro C, Gomes UI (2012) Comparative neurocranial morphology of angelsharks from the south-western Atlantic Ocean (Chondrichthyes, Elasmobranchii, Squatinidae): implications for taxonomy and phylogeny. *Acta Zool* 93(2):171-183
- Carvalho MR de, Kriwet J, Thies D (2008) A systematic and anatomical revision of Late Jurassic angelsharks (Chondrichthyes: Squatinidae). In: Arratia G, Schultze HP, Wilson MVH (eds) *Mesozoic fishes 4 homology and phylogeny*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, pp 469-502
- Castro JI (2011) *The sharks of North America*. Oxford University Press, New York
- Cavanagh RD, Gibson C (2007) Overview of the conservation status of cartilaginous fishes (chondrichthyans) in the Mediterranean Sea. IUCN, Gland & Malaga
- Cisternas R (1867) *Catálogo de los peces comestibles que se crían en las costas españolas del Mediterráneo y en los ríos y lagos de la Provincia de Valencia*. José Mateu Garin, Valencia
- Claeson KM (2010) Trends in evolutionary morphology: a case study in the relationships of angel sharks and batoid fishes. Unpublished dissertation, The University of Texas at Austin, Austin, TX
- Compagno LJV (1973) Interrelationships of living elasmobranchs. *Zool J Linn Soc* 53(Supp. 1):15-61
- Compagno LJV (1977) Phyletic relationships of living sharks and rays. *Am Zool* 17:303-322
- Compagno LJV (1981) Squatinidae. In: Fischer W, Bianchi G, Scott WB (eds), *FAO species identification sheets for fishery purposes*. Eastern Central Atlantic; fishing areas 34, 47 (in part), vol 5. FAO, Rome, pp 173-182
- Compagno LJV (1984a) *Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known date, part 1. Hexanchiformes to Lamniformes*. FAO fisheries synopsis 125 4(1). FAO, Rome
- Compagno LJV (1984b) *Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date, part 2. Carcharhiniformes*. FAO fisheries synopsis 125 4(2). FAO, Rome
- Compagno LJV (1999) Systematics and body form, chapter 1. In: Hamlett WC (ed) *Sharks, skates, and rays: the biology of elasmobranch fishes*. The John Hopkins University Press, Baltimore, pp 1-42
- Compagno LJV (2005) Checklist of living chondrichthyes, chapter 16. In: Hamlett WC (ed) *Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes: sharks, batoids, and chimaeras*. Science Publishers Inc, Enfield, pp 503-548
- Compagno LJV, Dando M, Fowler S (2005) *Sharks of the world*. Princeton University Press, Princeton
- Condit R, Le Boeuf JB (1984) Feeding habits and feeding grounds of the northern elephant seal. *J Mammal* 65(2):281-290

Cornide J (1788) Ensayo de una historia de los peces y otras producciones marinas de la costa de Galicia, arreglado al sistema del caballero Carlos Linneo. Con un tratado de las diversas pescas, y de las redes y aparejos con que se practican. En la oficina de Benito Cano

Cortés E (1999) Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. ICES J Mar Sci 56:707-717

Couch J (1862) A history of the fishes of the British Islands, vol 1. Groombridge and Sons, London

Couch J, Smith JE (1822) Some particulars of the natural history of fishes found in Cornwall. Trans Linn Soc London 14(1):69-92

Cunningham JT (1896) The natural history marketable marine fishes British Islands. MacMillan and Co, London

Cuvier G (1855) Histoire naturelle de Lacépède comprenant les cétacées les quadrupèdes ovipares les serpents et les poissons, vol 1. Adolphe Deros & Co, Bruxelles

Cuvier G, Griffith E, Smith CH (1834) The class Pisces. Whittaker, London

Dalby A (2003) Food in the ancient world from A to Z. Routledge, London

Davenport LJ (1979) Shag swallowed by monkfish. British Birds 72:77-78

Day F (1880-1884) The fishes of Great Britain and Ireland, vol 2. Williams & Noegate, London-Edinburgh

De Buen F (1935) Fauna ictiológica. Catálogo de los peces ibéricos: de la planicie continental, aguas dulces, pelágicos y de los abismos próximos. Notas Resum II Inst Esp Oceanogr 89:91-149

Delaroché E (1809) Observations sur des poissons recueillis dans un voyage aux îles Baléares et Pythiuses. Ann Mus Hist Nat Paris 13:98-122

DO 746 (1998) Decisión del consejo (CE) No 746/1998 de 21 de diciembre de 1998. Diario oficial de la Unión Europea 31 de diciembre de 1998 DO (1998) decisión del consejo (98/746/CE) de 21 de diciembre de 1998 relativa a la aprobación, en nombre de la comunidad, de la modificación de los anexos II y III del convenio de Berna relativo a la conservación de la vida silvestre y del medio natural de Europa, adoptada durante la decimoséptima reunión del comité permanente del convenio. L358(II):114

DO 43 (2009) Reglamento del Consejo (CE) No 43/2009 de 16 de enero de 2009. Diario oficial de la Unión Europea 26 de enero de 2009 DO (2009) reglamento (CE) no 43/2009 del consejo, de 16 de enero de 2009, por el que se establecen, para 2009, las posibilidades de pesca y las condiciones correspondientes para determinadas poblaciones y grupos de poblaciones de peces, aplicables en aguas comunitarias y, en el caso de los buques comunitarios, en las demás aguas donde sea necesario establecer limitaciones de capturas. L22(I)B:1-205

DO 23 (2010) Reglamento (UE) No 23/2010 del consejo de 14 de enero de 2010 por el que se establecen, para 2010, las posibilidades de pesca para determinadas poblaciones y grupos de poblaciones de peces, aplicables en aguas de la UE y, en el caso de los buques de la UE, en las demás aguas donde sea necesario establecer limitaciones de capturas y se modifican los reglamentos (CE) no 1359/2008, (CE) No 754/2009, (CE) no 1226/2009 y (CE) No 1287/2009. L21(I):1-120

DO 57 (2011) Reglamento (UE) No 57/2011 del consejo de 18 de enero de 2011 por el que se establecen, para 2011, las posibilidades de pesca para determinadas poblaciones y grupos de poblaciones de peces, aplicables en aguas de la UE y, en el caso de los buques de la UE, en determinadas aguas no pertenecientes a la UE. L24(II):1-124

DO 44 (2012) Reglamento (UE) No 44/2012 del consejo de 17 de enero de 2012 por el que se establecen para 2012 las posibilidades de pesca disponibles en aguas de la UE y, en el caso de los buques de la UE, en determinadas aguas no pertenecientes a la UE para determinadas poblaciones de peces y grupos de poblaciones de peces que están sujetas a negociaciones o acuerdos internacionales. L 25(II):55-147

Douady CJ, Dosay M, Shivji MS, Stanhope MJ (2003) Molecular phylogenetic evidence refuting the hypothesis of Batoidea (rays and skates) as derived sharks. *Mol Phylogenet Evol* 26:215-221

Ebert DA (2003) *Sharks, rays, and chimaeras of California*. University of California Press, Berkeley

Ellis JR, Pawson MG, Shackley SE (1996) The comparative feeding ecology of six species of shark and four species of ray (Elasmobranchii) in the north-east Atlantic. *J Mar Biol Assoc UK* 76:89-106

Fage L (1907) Essai sur la faune des poissons des îles Baléares et description de quelques espèces nouvelles. *Arch Zool Expér Gén* 4(7):69-93

Fleming J. (1828) *A history of British animals, exhibiting the descriptive characters and systematical arrangement of the genera and species of quadrupeds, birds, reptiles, fishes, mollusca and radiata of the United Kingdom*. Bell & Bradfute, Edinbrugh

Franquet F, Brito A (1995) *Especies de interés pesquero en Canarias*. Consejería de Pesca y Transportes del Gobierno de Canarias, Tenerife

Fricke R, Bilecenoglu M, Sari HM (2007) Annotated checklist of fish and lamprey species (Gnathostoma and Petromyzontomorphi) of Turkey, including a red list of threatened and declining species. *Stuttgarter Beitr Naturk Sea A* 706:1-172

Furtado Neto MAA (1998) *Molecular systematics and population genetics of marine vertebrates from Brazil*. PhD thesis, University of Newfoundland, St. John's, Newfoundland, NL

FWP (1881) Cormorant captured by an angel-fish. *The Field* 58:149

García de la Leña C (1789) *Conversaciones históricas malagueñas o materiales de noticias seguras para formar la historia civil, natural y eclesiástica de la MI ciudad de Málaga*. En La oficina del impresor de la dignidad episcopal, Málaga

Garstang W (1903) The impoverishment of the sea. A critical summary of the experimental and statistical evidence bearing upon the alleged depletion of the trawling grounds. *J Mar Biol Assoc UK* VI:1-69

Gervais H, Boulart R (1877) *Les poissons; synonymie, description, moeurs, frai, pêche, iconographie, des espèces composant plus particulièrement la faune française les poissons de mer, vol 3*. Rothschild J, Paris

Goldsmith O (1852) *A History of the earth and animated nature, vol 2*. Blackie and Son, Glasgow

- González Salgado JA (2004) El folklore en los atlas lingüísticos españoles (II): medicina popular y supersticiones. *Revista de Folklore* 280(24a):125-129
- Gosse PH (1851) *Natural history fishes*. The Society for promoting Christian knowledge, London
- Gradstein FM *et al.* (2004) *A geologic time scale 2004*. Cambridge University Press, Cambridge UK
- Green A (2007) *Field guide to seafood: how to identify, select, and prepare virtually every fish and shellfish at the market*. Quirk books, Philadelphia
- Guinot G, Underwood CJ, Cappetta H, Ward DJ (2012) Squatiniformes (Chondrichthyes, Neoselachii) from the Late Cretaceous of southern England and northern France with redescription of the holotype of *Squatina cranei* Woodward, 1888. *Palaeontology* 55:529-551
- Günther A (1870) *Catalogue of the fishes in British Museum*, vol 8. London
- Hamilton R (1854) *Ichthyology. British fishes, part 2*. In: Jardine W (ed) *The naturalist's library*, vol 37. Lizars WH, Bohn HG, Edinburgh-London
- Hammond TR, Ellis JR (2002) A meta-assessment for elasmobranchs based on dietary data and Bayesian networks. *Ecol Indic* 1:197-211
- HELCOM (2007) HELCOM red list of threatened and declining species of lampreys and fish of the Baltic Sea. *Baltic Sea environmental proceedings*, Helsinki, 109:1-40
- Herman J (1977) Les Sélachiens néocrétacés et paléocènes de Belgique et des contrées limitrophes éléments d'une biostratigraphie intercontinentale. *Mém Expl Cartes géol et min Belgique* 15:1-401
- Hilton-Taylor C (2000) *IUCN red list of threatened species*. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK
- Holec P, Hornacek M, Sykora M (1995) Lower Miocene shark (Chondrichthyes, Elasmobranchii) and whale faunas (Mammalia, Cetacea) near Mubín, Southern Slovakia. *Geologické práce, Správy* 100:37-52
- Holland P (1601) *Plinius natural history, vol 1* (translation of Plinius' *Naturalis historiae*). Wernerian Club, Bakclay G, London 1847-48
- Human BA, Owen EP, Compagno LJV, Harley EH (2006) Testing morphologically based phylogenetic theories within the cartilaginous fishes with molecular data, with special reference to the catshark family (Chondrichthyes; Scyliorhinidae) and the interrelationships within them. *Mol Phylogenet Evol* 39:384-391
- ICES (2004) Report of the working group on fish ecology (WGFE). 2-7 April 2004, ICES, Copenhagen. ICES CM 2004/G:09
- ICES (2008) Report of the ICES advisory committee 2008. ICES Advice 2008, Books 5 & 6, Copenhagen
- ICES (2012) Angel shark (*Squatina squatina*) in the Northeast Atlantic. ICES Advice October 2012, Book 9, 9.4.25
- ISFC (2011) Annual report of the Irish specimen fish committee 2011. 53:1-72

IUCN (2009) IUCN red list of threatened species. Version 2009.1. [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org). (accessed 25 May 2009)

IUCN 2011. IUCN red list of threatened species. Version 2011.2. [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org). (accessed 11 May 2012)

Jenyns L (1835) A manual of British vertebrate animals. Deighton & Stevenson, Cambridge; Longman & Co, London

JNCC (2008) Joint nature conservation committee report. JNCC 08 P02 March 2008

Jukic-Peladic S, Vrgoc N, Krstulovic-Sifner S, Piccinetti C, Piccinetti-Manfrin G, Marano G, Ungaro G (2001) Long-term changes in demersal resources of the Adriatic Sea: comparison between trawl surveys carried out in 1948 and 1998. *Fish Res* 53:95-104

Kriwet J, Carvalho MR de, Thies D, Klug S (2006) Taxonomy and distribution of Late Jurassic angelsharks (Chondrichthyes: Squatinidae). *Ber Inst Meereskd Christian-Albrechts-Univ Kiel* 22:67-68

Kriwet J, Kiessling W, Klug S (2009) Diversification trajectories and evolutionary life-history traits in early sharks and batoids. *Proc R Soc B* 276:945-951

Kriwet J, Klug S (2004) Late Jurassic selachians (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from southern Germany: re-evaluation on taxonomy and diversity. *Zitteliana* A44:67-95

Lacepède BGE (1798) Histoire naturelle des poissons, vol 1. Plassan, Paris

Last PR, Stevens JD (2009) Sharks and rays of Australia. Harvard University Press, Cambridge

Leidner A, Thies D (1999) Placoid scales and oral teeth of Upper Jurassic elasmobranchs from Europe. In: Arratia G, Schultze HP (eds) Mesozoic fishes 2-systematics and paleoecology. Verlag Friedrich Pfeil, München pp 29-40

Linnaeus C (1758) *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*, vol 1. Laurentii Salvii, Holmiae

Lozano Rey L (1928) Ictiología ibérica (fauna ibérica). Peces (generalidades, ciclóstomos y elasmobranquios), vol 1. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid

Lucifora LO (2003) Ecología y conservación de los grandes tiburones costeros de Bahía Anegada, Provincia de Buenos Aires, Argentina. PhD tesis, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata

Lucifora LO, Garcia VB, Escalante A H (2009a) How can the feeding habits of the sand tiger shark influence the success of conservation programs? *Anim Conserv* 12(4):291-301

Lucifora LO, García VB, Menni RC, Escalante AH, Hozbor NM (2009b) Effects of body size, age and maturity stage on diet in a large shark: ecological and applied implications. *Ecol Res* 24:109-118

Lucifora LO, Menni RC, Escalante AH (2005) Reproduction, abundance, and feeding habits of the broadnose sevengill shark, *Notorynchus cepedianus*, in north Patagonia, Argentina. *Mar Ecol Prog Ser* 289:237-244

Lydekker R (1901) The new natural history, vol 5. Merrill & Baker, New York

Maisey JG, Naylor GJP (2004) Mesozoic elasmobranchs, neoselachian phylogeny and the rise of modern neoselachian diversity. In: Arratia G, Tintori A (eds) Mesozoic fishes 3 systematics, paleoenvironments and biodiversity. Verlag Dr. F Pfeil, München, pp 17-56

Mayol J, Grau A, Riera F, Oliver J (2000) Llista vermella dels peixos de les Balears. Documents tècnics de conservació època II(7) quaderns de pesca 4. Conselleria de Medi Ambient i Conselleria d'Agricultura i Pesca, Palma de Mallorca

Moreau E (1881) Histoire naturelle des poissons de la France, vol 1. Masson G (ed), Paris

Moreno JA (2004) Guía de los tiburones de aguas ibéricas, Atlántico nororiental y Mediterráneo. Ediciones Omega, Barcelona

Morey G, Serena F, Mancusi C, Fowler SL, Dipper F, Ellis J (2006) *Squatina squatina*. In: IUCN 2007. IUCN red list of threatened species. [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org) (accessed 10 May 2009 and 12 April 2012)

Mudroch A, Leidner A, Thies D, Kriwet J, Helm C (2005) Angel sharks (Squatiniformes) in the Late Jurassic of Europe. The Palaeontological Association, 49th Annual Meeting 18th–21st December, University of Oxford

Musick JA, Harbin MM, Compagno LJV (2004) Historical zoogeography of the Selachii, chapter 2. In: Carrier J, Musick JA, Heithaus M (eds) Biology of sharks and their relatives. CRC Press LLC, Boca Raton, pp 33-78

Narváez K, Osaer F, Haroun R (2006) Are juvenile angel sharks *Squatina squatina* a frequent prey to the sea anemone *Telmatactis cricoides*? In: abstracts of 10th Annual Conference of the European Elasmobranchs Association, Hamburg

Naylor GJP, Ryburn JA, Fedrigo O, López JA (2005) Phylogenetic relationships among the major lineages of modern elasmobranchs. In: Hamlett WC, Jamieson BGM (eds) Reproductive biology and phylogeny, vol 3. Science Publishers Inc, Enfield, pp 1–25

Norman JR, Fraser FC (1949) Giant fishes, whales, and dolphins. GP Putnam's sons Putnam, New York

Osaer F (2009) Morfometría y reproducción del angelote *Squatina squatina* (Linnaeus, 1758) en la isla de Gran Canaria. Tesis doctoral, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Las Palmas de Gran Canaria

OSPAR (2008) Case reports for the OSPAR list of threatened and/or declining species and habitats. Biodiversity Series 358

Pennant T (1776) British zoology, vol 3. White B, London

Pizarro M (1985) Peces de Fuerteventura. Gobierno de Canarias. Consejería de Agricultura y Pesca, IBERDOS, SA

Quéro JC, Cendrero O (1996) Incidence de la pêche sur la biodiversité ichthyologique marine: le bassin d'arcachon et le plateau continental sud Gascogne. *Cybiurn* 204:323-356

Ray J (1713) Synopsis methodica piscium. Innys W, London

Rees J (2005) Neoselachian shark and ray teeth from the Valanginian, Lower Cretaceous, of Wawał, central Poland. *Palaeontology* 48(2):209-221

- Reif WE (1985) Squamation and ecology of sharks. *Cour Forschinst Senckenb* 78:1-255
- Richter M, Ward DJ (1990) Fish remains from the Santa Marta formation (Late Cretaceous) of James Ross Island, Antarctica. *Antarct Sci* 2(1):67-76
- Risso A (1810) *Ichthyologie de Nice ou histoire naturelle des poissons du departement des Alpes Maritimes*. Schoell F, Paris
- Rogers SI, Ellis JR (2000) Changes in the demersal fish assemblages of British coastal waters during the 20th century. *ICES J Mar Sci* 57:866-881
- Rondelet G (1554) *Libri de piscibus marinis*. Bonhome M, Lyon
- Roux C (1989) Squatinadae. In: Whitehead PJP, Bauchot ML, Hureau JC, Nielsen J, Tortonese E (eds) *Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean*, vol 1. UNESCO, Paris, pp 148-152
- Rutty J (1772) An essay towards a natural history of the county of Dublin, accommodated to the noble designs of the Dublin Society, vol 1. *Journal of Rutty*, Dublin
- Salviani H (1554) *Aquatilium animalium historiae, liber primus*. Salviani H (ed), Rome
- SEAFDEC (2000) New shark found in Malaysian and Brunei waters. *SEAFDEC newsletter* 23(2):8-9
- Shirai S (1992) Phylogenetic relationships of the angel sharks, with comments on elasmobranch phylogeny (Chondrichthyes: Squatinidae). *Copeia* 2:505-518
- Sinclair EH (1994) Prey of juvenile northern elephant seals (*Mirounga angustirostris*) in the Southern California Bight. *Mar Mam Sci* 10(2):230-239
- Siverson S (1995) Revision of *Cretorectolobus* (Neoselachii) and description of *Cederstroemia* n. gen., a Cretaceous carpet shark (Orectolobiformes) with a cutting dentition. *J Paleontol* 69:974-979
- Solé-Cava AM, Vooren CM, Levy JA (1983) Isozymic differentiation of two sibling species of *Squatina* (Chondrichthyes) in south Brazil. *Comp Biochem Physiol* 75B(2):355-358
- Stelbrink B, Rintelen T von, Cliff G, Kriwet J (2010) Molecular systematics and global phylogeography of angel sharks (genus *Squatina*). *Mol Phylogenet Evol* 54:395-404
- Thies D (1983) Jurazeitliche neoselachier aus Deutschland und S-England. *Cour Forschinst Senckenb* 58:1-117
- Thompson DW (1910) The works of Aristotle, vol IV (translation of Aristotle's *Historiæ animalium*). Smith JA, Ross WD (eds) Clarendon Pless, Oxford
- Tortonese E (1956) *Fauna d'Italia, leptocardia, ciclostromata, Selachii*. Calderini, Bologna
- Underwood CJ (2002) Sharks, rays and a chimaeroid from the Kimmeridgian (Late Jurassic) of Ringstead, Southern England. *Palaeontology* 45:297-325
- Vacchi M, Biagi V, Pajetta R, Fiordiponti R, Serena F, Notarbartolo Di Sciara G (2002) Elasmobranch catches by tuna trap of Baratti (Northern Tyrrhenian Sea) from 1898 to 1922. In: Vacchi M, La Mesa G, Serena F, Séret B (eds) *Proceedings of the 4th European Elasmobranch Association Meeting, Livorno (Italy), 2000*. ICRAM, ARPAT & SFI 177-183

Vélez-Zuazo X, Agnarsson I (2011) Shark tales: a molecular species level phylogeny of sharks (Selachimorpha, Chondrichthyes). *Mol Phylogenet Evol* 58:207-217

Viera y Clavijo J de (1866) Diccionario de historia natural de las islas Canarias o índice alfabético descriptivo de sus tres reinos animal, vegetal y mineral. Edición de 2004. Nivaria, La laguna

Walker P, Cavanagh RD, Ducrocq M, Fowler SL (2005) Regional overviews: Northeast Atlantic (including Mediterranean and Black Sea), chapter 7. In: Fowler SL, Cavanagh RD, Camhi M, Burgess GH, Cailliet GM, Fordham SV, Simpfendorfer CA, Musick JA (eds) sharks, rays and chimaeras: the status of the chondrichthyan fishes. IUCN SSC shark specialist group. IUCN, Gland (Switzerland) & Cambridge (UK), pp 71

Wheeler A (1969) The fishes of the British Isles and North-West Europe. Michigan State University Press, London

Wilkins J, Hill S (2011) *Archestratus: fragments from the Life of luxury* (translation of *Archestratus' Hedypatheia*) (2 ed). Prospect books, Allaleigh House, Blackawton, Totnes, Devon, England

Williams GS (1999) A listing of fossil sharks and rays of the world. Version 32 copyright 1999 <http://www.afn.org/~afn02877/neosel.htm>

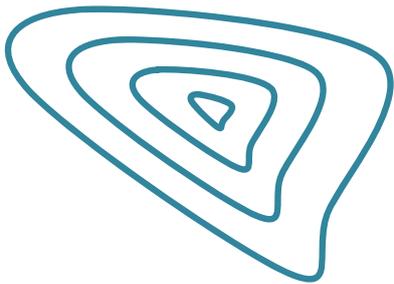
Winchell CJ, Martin AP, Mallatt J (2004) Phylogeny of elasmobranchs based on LSU and SSU ribosomal RNA genes. *Mol Phylogenetics Evol* 31:214-224

Yarrell W (1836) *A history British fishes*, vol 2. John van Voorst, London

Yonge CD (1854) *The deipnosophists, or, Banquet of the learned of Athenæus*, vol II. (translation of Athenæus' *Deipnosophistai*). Henry G Bohn, York Street, Covent Garden, London

---

# Capítulo 3





## 3 AVISTAMIENTO POR BUCEADORES RECREATIVOS

### 3.1 INTRODUCCIÓN

Actualmente la toma de datos científicos específicos (p. ej. comportamiento, uso de hábitat, distribución, abundancia) es costosa y difícil de obtener, por lo tanto es necesario poner en marcha iniciativas de investigación para la producción de información básica que tenga un bajo costo y al mismo tiempo calidad científica. Estas iniciativas involucran a la comunidad y generan un espacio de intercambio de conocimiento. En este sentido la participación del gran público en proyectos de conservación se está convirtiendo en una herramienta importante en la gestión del medio ambiente, como un componente esencial para producir información base y ayudar a generar respuestas a problemas ambientales locales. Además, de propiciar un contacto estrecho de la población con la naturaleza (Newman *et al.* 2003; Pattengill-Semmens & Semmens 2003). Implicando directamente a la comunidad y permitir una visión local de la situación real de los recursos. Asimismo, esto fomenta una mayor conciencia e interés en la investigación (Whitney *et al.* 2012) mediante la participación activa. Con esta metodología se puede obtener una escala espacio-temporal amplia, incluso acceso a lugares remotos y/o regiones donde no existen datos de referencia, así como una mayor cantidad de datos en períodos relativamente cortos de tiempo y con mano de obra a bajo costo (Hussey *et al.* 2011). Permitiendo mitigar las limitaciones de tiempo y presupuesto que existen en la investigación y la gestión ambiental. No obstante, existe cierto escepticismo en algunos miembros de la comunidad científica sobre la calidad y fiabilidad de los datos generados por personas sin experiencia (Darwall & Dulvy 1996; Saunders 2002).

El uso de datos tomados por voluntarios sin formación científica (VSFC) se han utilizado ampliamente en proyectos de conservación para llevar a cabo encuestas de referencia y supervisar las condiciones, tanto en hábitats terrestres (p. ej. Prater 1981; Stowe 1982; Blakers *et al.* 1984; EPA 1990; Reading *et al.* 1996; Packer & Birks 1999; Basset *et al.* 2004; Andrianandrasana 2005), como en marinos (p. ej. Harger 1988; Wells & Roberts 1991; Spencer Davies & Brown 1992; Mumby *et al.* 1995; Jacoby *et al.* 1997; Wescott 1998;

Gartside *et al.* 1999; Foster-Smith 2000; Evans *et al.* 2000; Bray & Schramm Jr 2001; Foster-Smith & Evans 2003). En este último ámbito, los buceadores recreativos han colaborado como voluntarios en la toma de datos en varios estudios para monitorear arrecifes coralinos (p. ej. Chou 1994; Raines *et al.* 1991; Smith & Van't Hof 1991; Smith 1993; Wells 1995; Hodgson 1999 (peces, invertebrados y tipos de sustratos); Pattengill-Semmens & Semmens 2003), documentar hábitats acuáticos artificiales (p. ej. Halusky *et al.* 1994), realizar censos (p. ej. Darwall & Dulvy 1996), estimar tallas de peces (p. ej. Harvey *et al.* 2001), monitorear individuos (p. ej. Ellis & Cowan 2002), informar sobre avistamientos (p. ej. Goffredo *et al.* 2004) y reportar especies marinas invasoras (p. ej. Semmens *et al.* 2004; Delaney *et al.* 2008), entre otros.

El monitoreo de especies de elasmobranquios por medio de VSFC se ha incrementado en los últimos años, desarrollándose en diferentes regiones (p. ej. Reino Unido, Colombia, Tailandia, Australia, Estados Unidos, Brasil, Maldivas, Sudán y Mar Caribe) y específicamente sobre diversas especies (p. ej. *Carcharhinus amblyrhynchos* (Bleeker 1856), *C. galapagensis* (Snodgrass & Heller 1905), *C. taurus*, *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758), *Cetorhinus maximus* (Gunnerus 1765), *Heterodontus portusjacksoni* (Meyer 1793), *Manta birostris* (Kreffft 1868), *M. alfredi* (Kreffft 1868), *Orectulobus* spp., *Pristis pectinata* Latham, 1794, *Rhincodon typus* Smith 1828, *Triaenodon obesus* (Rüppell 1837) y *Urobatis jamaicensis* (Cuvier, 1816)) o en general sobre elasmobranquios. Principalmente para obtener información sobre avistamiento (Parker & Bucher 2000; Wilson *et al.* 2001; Southall *et al.* 2005; Mejía Falla *et al.* 2006; Theberge & Dearden 2006; Graham & Roberts 2007; Powter & Gladstone 2009; Wiley & Simpfendorfer 2010; Ward-Paige *et al.* 2010; Anderson *et al.* 2011; Ward-Paige & Lotze 2011), la distribución y abundancia relativa (p. ej. Huveneers *et al.* 2009; Wiley & Simpfendorfer 2010), la tendencia (p. ej. McPherson & Myers 2009) y estructura poblacional (p. ej. Bansemer & Bennett 2009; Hussey *et al.* 2011), la tendencia espacial y temporal (p. ej. Meyer *et al.* 2009; Ward-Paige *et al.* 2011) y colaborando en la toma de información gráfica (p. ej. Meekan *et al.* 2006; Holmberg *et al.* 2008, 2009; Bansemer & Bennett 2008, 2010; Luiz *et al.* 2009; Barker & Williamson 2010; Couturier *et al.* 2011; Kitchen-Wheeler *et al.* 2012; Whitney *et al.* 2012) de elasmobranquios.

La comunidad de buceo recreativo es un grupo potencialmente grande de voluntarios que pueden proporcionar información adicional de las tendencias en las poblaciones de

elasmobranquios en grandes escalas espacio-temporales (Hussey *et al.* 2011; Ward-Paige & Lotze 2011). El archipiélago Canario es un lugar idóneo para la práctica de buceo recreativo, ya que factores como la temperatura, visibilidad, su cercanía a muchos países europeos y la posibilidad de avistar una gran diversidad de especies marinas, favorecen la práctica de este deporte. De esta manera, en los últimos años se ha convertido en una actividad creciente y constante, en particular en la isla de Gran Canaria. Uno de los principales atractivos es la observación a corta distancia y con frecuencia de varias especies de elasmobranquios, y en particular del tiburón ángel, el cual es común encontrarlo, aunque en algunas ocasiones por su mimetismo pueda ser difícil de avistar. Por las anteriores características existe una proliferación de más de 41 centros y clubes de buceo legales en 256 km de costa (Ramírez *et al.* 2008) y gran cantidad de buceadores locales que se observan en los sitios de buceo más populares, principalmente en los meses estivales. Se estima una media de 15000 turistas buceadores anuales y más de 2000 locales en la isla.

Considerando el enorme potencial del buceo recreativo en la isla de Gran Canaria, existe la oportunidad de trabajar con buzos recreativos para: (1) registrar de manera sistemática a través del tiempo la presencia del tiburón ángel *S. squatina* en áreas de buceo, el uso de hábitat, las frecuencias de avistamiento y su comportamiento frente a los buzos. (2) obtener información anecdótica y percepciones ecológicas sobre el tiburón ángel y (3) validar el método de reportes de avistamiento del tiburón ángel en la Isla de Gran Canaria por VSFC mediante el uso de muestreo no invasivo.

## 3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

### 3.2.1 Estrategias de obtención de los reportes de avistamiento

Se recolectó reportes de avistamientos del tiburón ángel por buceadores en la isla de Gran Canaria de cuatro fuentes: (1) centros de buceo, (2) personales, (3) foros de buceo y (4) orales.

Para los reportes de centros de buceo y personales, se visitaron buceadores, dive máster, instructores y centros de buceo de la isla, a quienes se les solicitó realizar reportes de avistamiento del tiburón ángel *S. squatina*, en la isla de Gran Canaria, para lo cual se les suministró una cartilla de registro de avistamientos. Al entregar la cartilla se proporcionó una breve descripción del proyecto y una explicación de cómo llenar los datos solicitados. La cartilla constó de una descripción detallada de la especie, formularios de registros diarios de inmersiones (anexo II) y registro de avistamiento (anexo III). Los datos que se solicitaron fueron el número de inmersiones realizadas en el día, número de inmersiones con avistamiento en el día, nombre del observador, comportamiento, actividades, sexo, talla, número de individuos, fecha, sitio, hora, temperatura, profundidad, distancia de la costa y reacción de los tiburones ante los buzos. Los avistamientos fueron observaciones oportunistas ya que no se realizan inmersiones específicas en busca de tiburones ángel. Los datos se solicitaron cada seis meses. Adicionalmente en el sitio web de “Forobuceo” se colocó un mensaje donde se informó de las características del estudio y se pidió la colaboración de los buceadores de Gran Canaria.

Para la obtención de reportes en los foros, se visitó semanalmente dos foros de buceo “Forobuceo” ([www.forobuceo.org](http://www.forobuceo.org)) y “Fotonatura” ([www.fotonatura.org](http://www.fotonatura.org)) donde se encuentran inscritos gran cantidad de buceadores de la isla de Gran Canaria. En estos foros se buscaron reportes de avistamientos, relatos de interacciones, fotografías y videos realizados en la isla.

Los reportes orales fueron obtenidos durante conversaciones con buceadores recreativos después de sus inmersiones, donde se les solicitó toda la información relativa a la cartilla y datos anecdóticos respecto a la especie.

### 3.2.2 Análisis de los reportes de avistamiento

Las tallas reportadas se utilizaron en la determinación de la clase de edad, considerando individuos adultos cuando la estimación fue superior a 90 cm y juveniles cuando fue inferior a 75 cm. Teniendo en cuenta que las tallas fueron estimaciones de VSFC, se descartaron las comprendidas entre 76 y 89 cm en el análisis de clases de edad, ya que en este rango de tallas no permite diferenciar si se trata de individuos juveniles o adultos. El sexo se determinó visualmente por medio de la presencia de pterigopodios para individuos machos. Estas estructuras son difíciles de observar en juveniles, por lo cual no se tuvo en cuenta el sexo reportado para individuos inferiores a 90 cm.

El análisis de los avistamientos se realizó comparando la información reportada de las diferentes fuentes disponibles

#### 3.2.2.1 Reportes de avistamiento de las cuatro fuentes

Se describió las características generales de las inmersiones realizadas por los potenciales VSFC. Los reportes de avistamiento de las cuatro fuentes estuvieron comprendidos en el período de junio 2006 a septiembre 2007, ya que los informes personales solo se realizaron durante este periodo. Se comparó el número total de reportes y avistamientos generados por cada tipo de fuente. Se caracterizaron en general y por sitio mediante estadística descriptiva.

#### 3.2.2.2 Reportes de avistamiento del centro de buceo

Se analizaron los datos de las interacciones con el tiburón ángel *S. squatina* en la Isla de Gran Canaria durante las inmersiones con clientes del centro de buceo "Davy Jones diving". Estos fueron obtenidos en El Cabrón, desde junio 2006 a agosto 2008 por el personal y algunos buceadores colaboradores del centro. Se calculó la proporción total de sexos (macho : hembra) y se comprobó si difería de la distribución 1:1, utilizando la prueba de Chi-cuadrado ( $X^2 > 3.84$ ) (Zar 1999). La variación de las distribuciones de frecuencias por sexo se comparó gráficamente para los dos años de estudio con el fin de observar cualquier variación estacional, sin embargo no se pudo aplicar ningún contraste por el bajo número de

individuos sexados cada mes, ya que el 93.3% de los datos por mes fue inferior a cinco. Los reportes de avistamiento realizados en otras localidades de la isla, se descartaron del análisis.

Se realizó una predicción del promedio del número de avistamientos por inmersión a través de la temperatura y tiempo (septiembre 2006 a agosto 2008). La variable dependiente (número de avistamientos por inmersión) presentó un gran número de ceros (el 87.5% de los casos), lo que resultó en una distribución no normal, que no se pudo transformar en normal, ya que esta solo trata la varianza y no la distribución asimétrica de la variable (Vittinghoff *et al.* 2004). Además, la distribución de los promedios de la variable dependiente no fue lineal. Para su análisis se utilizó el modelo de regresión lineal generalizado (MLG) implementado en el software R (R Development Core Team 2008) con distribución de Poisson, que es apto para trabajar con datos de conteo en el cual se utiliza una función de enlace logarítmica entre la variable dependiente y sus predictores (Dobson 1990; Vittinghoff *et al.* 2004; Garson 2008). Sin embargo, este modelo es a menudo de uso limitado porque los datos empíricos de conteo exhiben el exceso de dispersión y/o un número en exceso de ceros. En estas situaciones se puede ampliar el modelo de Poisson en varias direcciones: p. ej., utilizando covarianzas de sándwich o estimando un parámetro de dispersión (modelo quasi-Poisson) (Zeileis *et al.* 2008). La distribución de Poisson requiere que la varianza de la variable dependiente sea igual al promedio (Greene 1994; Berk & MacDonald 2008). Si, la varianza es mayor que el promedio, los datos se denominan sobre-dispersados, en caso contrario se habla de subdispersados. Las proporciones de la desviación de los residuos y de la verosimilitud logarítmica por sus respectivos grados de libertad indican sobre o subdispersión de los datos. En caso de valores cercanos a 1 la varianza es igual al promedio y se continuara el análisis con un estimador basado en el modelo de los coeficientes de la matriz de covarianza. Un valor de ratio encima de 1 indica sobredispersión (varianza mayor al promedio) y un valor debajo de 1 indica subdispersión (varianza menor que el promedio) (Hanneman 2008). En caso que se encuentran dichas diferencias, los intervalos de confianza de coeficientes estimados serán calculados a través del error estándar sándwich de Huber-White (Huber 1967; White 1980; Zou 2004).

Se seleccionó el periodo de dos años continuos desde septiembre 2006 hasta agosto 2008. Los valores perdidos de temperatura (solo hubo datos de temperatura cuando se reportó un

avistamiento) fueron sustituidos con el promedio del avistamiento anterior y posterior. Luego los valores fueron recalculados en clases de 1 °C. Las clases de temperaturas con muy bajo número de datos (< 1%) o que no estuvieron representados en ambos años, como 17 y 24 °C fueron excluidos del análisis. Las variables año (niveles 1 y 2) y temperatura (niveles 18 a 23) fueron utilizadas como predictores para la variable dependiente, número de avistamientos por inmersión, y se definió un modelo con los efectos principales de los predictores. El contraste del Chi-cuadrado de Wald fue utilizado para detectar si, los efectos definidos fueron significativos en la predicción de la variable dependiente. Las diferencias significativas entre los diferentes niveles de los predictores fueron comprobados con comparaciones múltiples por pares de las medias marginales estimadas, basadas en la escala original de la variable dependiente. Para ajustar los p-valores de las diferencias entre las medias marginales estimadas se utilizó el método secuencial de Sidak para comparaciones múltiples.

#### 3.2.2.3 Reportes de avistamiento de foros de buceo y orales

Se compararon los reportes de avistamientos de los foros de buceo por sitio y tiempo de estudio, mediante estadística descriptiva. Además, se realizó una revisión y un análisis pormenorizado de los comentarios y anécdotas del tiburón ángel emitidos por los buceadores en los foros y oralmente, para conocer la percepción de éstos y detalles biológicos de la especie.

### 3.3 RESULTADOS

#### 3.3.1 Estrategias de obtención de los reportes de avistamiento

Entre junio 2006 y enero 2007 se realizaron dos charlas sobre diferentes aspectos del tiburón ángel. Una en el centro de reuniones de la Consejería de Turismo del Municipio de Mogán y otra en el “Club de Buceo Tritón” (Las Palmas de Gran Canaria). En total diez representantes asistieron de centros de buceo y 16 buceadores. Adicionalmente se contactó a 68 buceadores como fuente de reportes personales. También se visitó e informó a cinco centros de buceo, dos en la localidad de Sardina del Norte (municipio de Gáldar), uno en Arinaga (municipio de Agüimes) y dos en el sur de la isla en las localidades de Pozo Izquierdo y Puerto Rico respectivamente (municipios de Santa Lucía de Tirajana y Mogán). A todos se les distribuyó cartillas de avistamiento.

De los 15 centros de buceo contactados, solo “Davy Jones Diving” participó, entregando un total de 271 reportes. De los 84 informadores potenciales contactados para reportes personales, cinco de ellos proporcionaron un total de 42 reportes. En los foros consultados se obtuvo 71 reportes, mientras en las consultas orales se consiguió 37 reportes.

#### 3.3.2 Reportes de avistamiento

##### 3.3.2.1 Características de las inmersiones

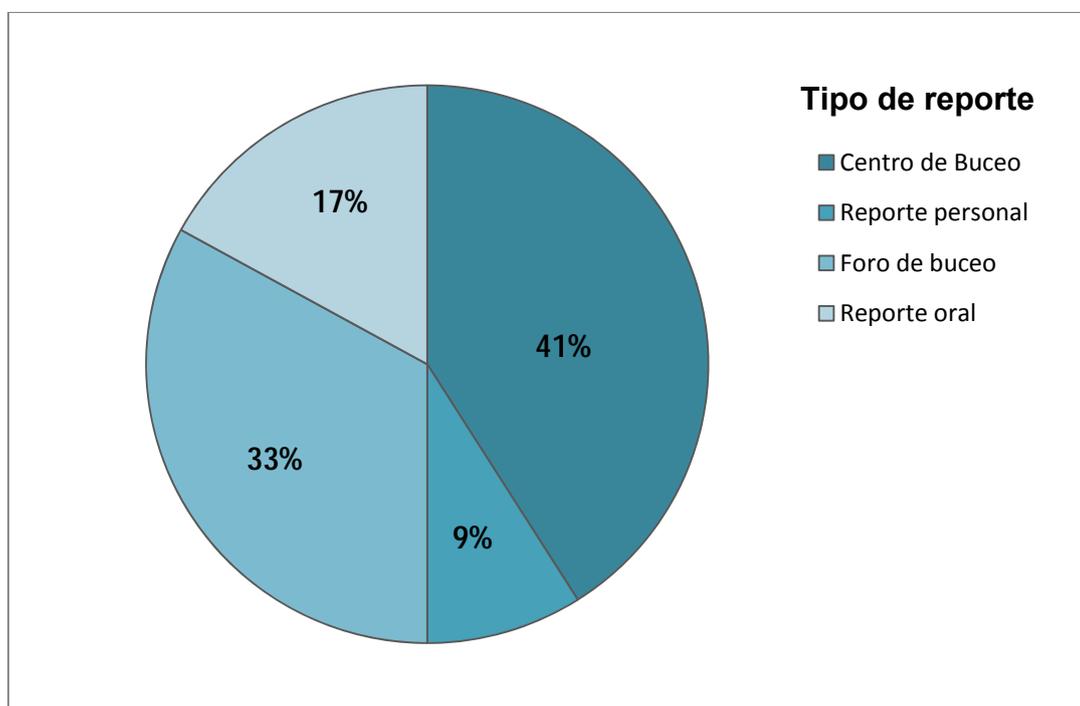
Los buceadores locales de la isla de Gran Canaria dedican sus inmersiones a la observación de fauna, a la toma de fotografías o realización de videos de organismos. Generalmente las inmersiones se realizan desde tierra y en algunas ocasiones desde barco, utilizando los centros y/o clubes principalmente para el llenado de tanques y alquiler de material. Se realizan entre una y dos inmersiones al día, con un promedio de 60 minutos de duración cada una, principalmente los fines de semana (viernes, sábado y domingo). A lo largo de los meses de invierno el número de buceadores e inmersiones disminuye, mientras que en el verano aumenta considerablemente. La mayoría de inmersiones se realizan mediante la técnica de buceo errante cerca de la costa, más o menos entre 0-50 m, principalmente

durante las horas del día. Las inmersiones nocturnas son menos frecuentes y en puntos localizados de la isla.

Por lo que respecta a los centros y clubes de buceo, estos ofrecen cursos, venta y alquiler de material, salidas desde orilla y en embarcación. Son frecuentados por buzos nacionales y extranjeros. Dependiendo del origen de los usuarios sus temporadas altas varían entre los meses de invierno y verano. Se realizan entre dos y tres inmersiones diarias, con un promedio de 45 minutos cada una y generalmente diurnas.

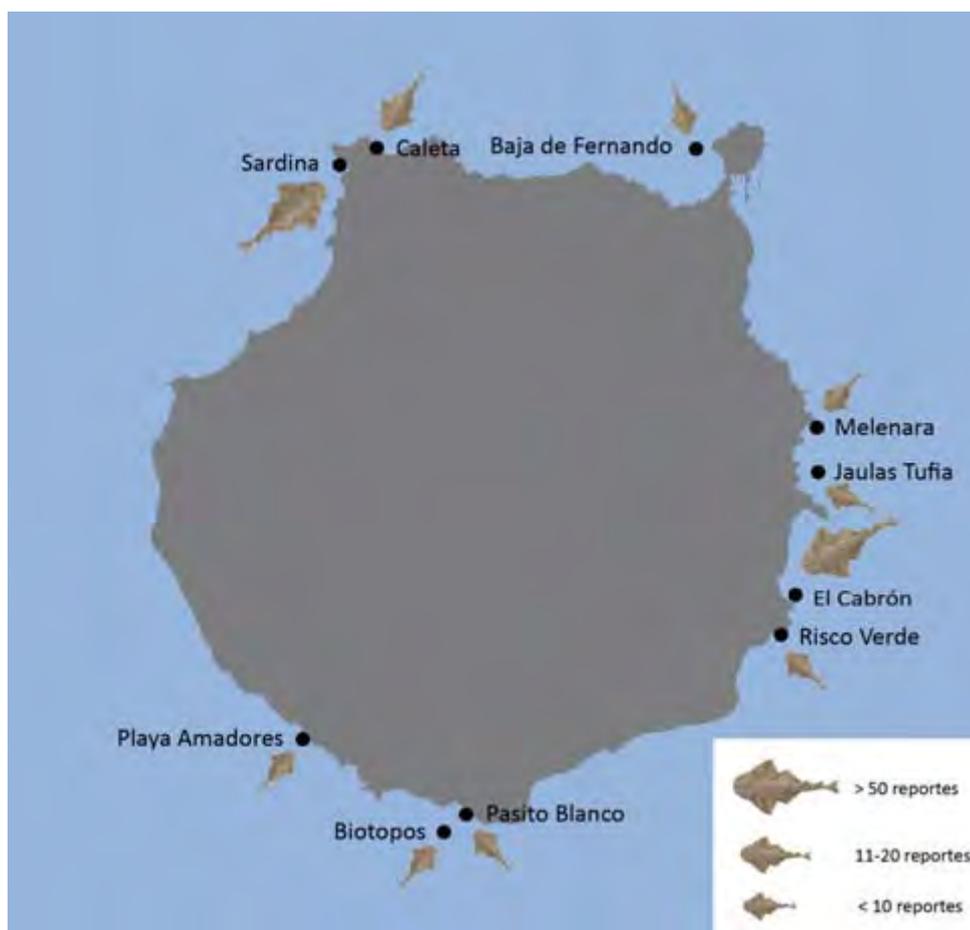
### 3.3.2.2 Reportes de avistamiento de las cuatro fuentes

Entre junio 2006 y septiembre de 2007 se colectaron 215 reportes, que describen 458 avistamientos de tiburones ángel. El 41% de estos procedían del centro de buceo "Davy Jones Diving", el 33% de los dos foros consultados, el 17% de reportes orales y el 9% de reportes personales (Figura 3.1).



**Figura 3.1:** Distribución proporcional del número de reportes totales de *S. squatina* por tipo de fuente, isla de Gran Canaria.

Los avistamientos fueron realizados en diez sitios de buceo alrededor de la isla (Figura 3.2). Sardina en la costa noroeste tuvo el mayor número con 277 en 89 reportes, seguido por El Cabrón en la costa oriental con 101 avistamientos en 90 reportes. Otros sitios donde hubo avistamientos en una menor proporción fueron Caleta (40 en 19 reportes), Playa Amadores (12 en dos reportes), Risco Verde (11 en siete reportes), Los Biotopos (nueve en cuatro reportes), Las jaulas de Tufia (cinco en un reporte), mientras que en La Baja de Pasito Blanco, La Baja de Fernando y en Melenara se reportó solo un avistamiento en un reporte (Figura 3.3). El 92% de los informes de la costa oriental son del centro de buceo "Davy Jones Diving". En Sardina, el 88% de los avistamientos se produjeron entre junio y agosto de 2007, mientras en El Cabrón, el 63% de las observaciones se produjeron entre enero y mayo de 2007 (Figura 3.3 y Figura 3.4).



**Figura 3.2:** Sitios con reportes de avistamiento del tiburón ángel *S. squatina* durante inmersiones de buceo recreativo, isla de Gran Canaria. Tamaño del símbolo proporcional al número de avistamientos reportados.

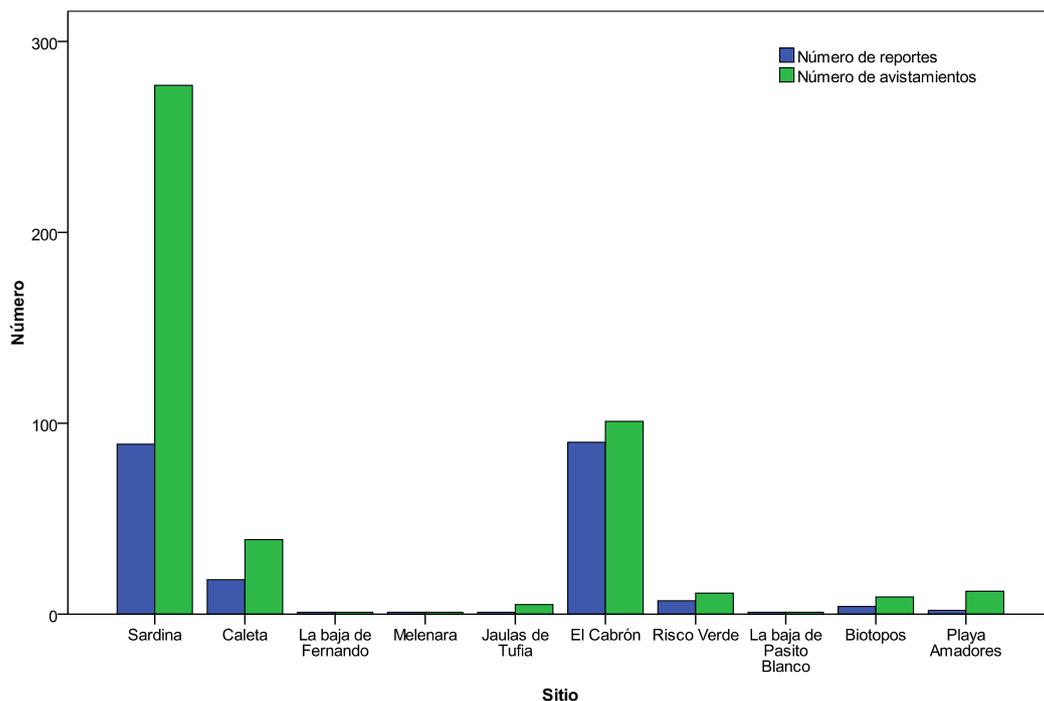


Figura 3.3: Número de avistamientos y reportes de *S. squatina*, isla de Gran Canaria.

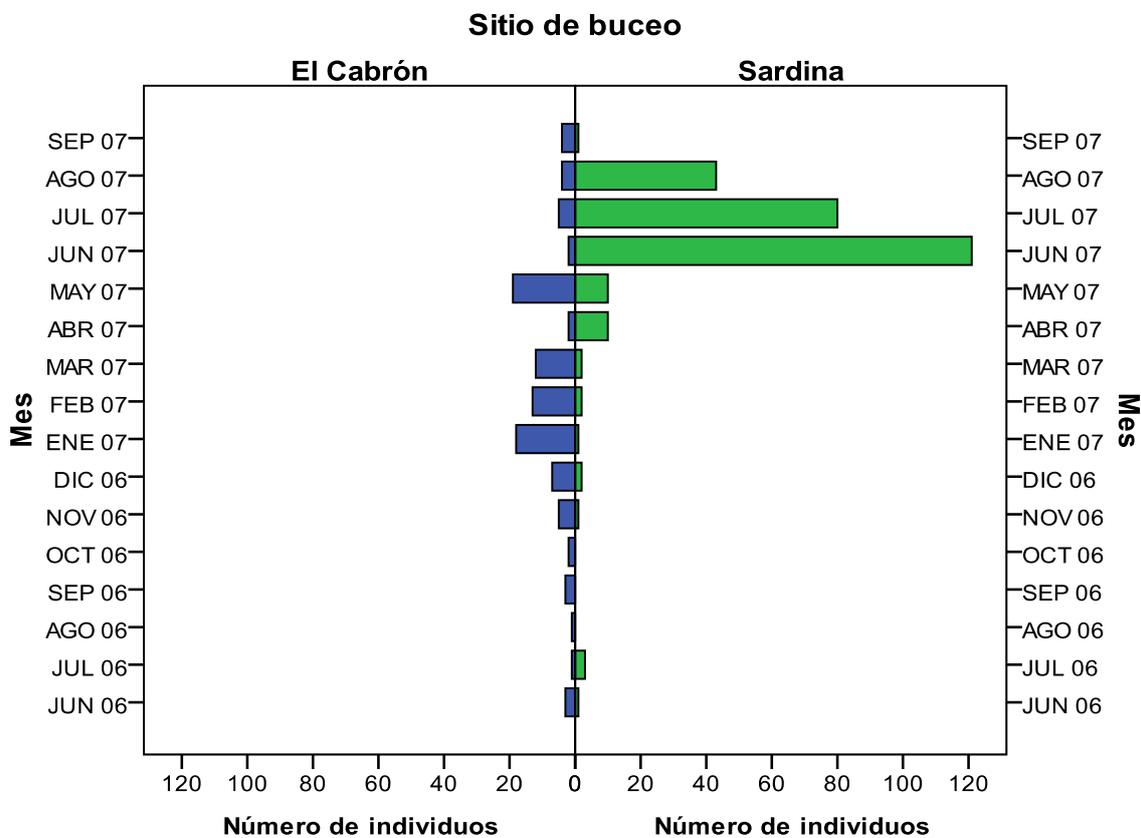


Figura 3.4: Número de avistamientos mensual de *S. squatina* en Sardina y El Cabrón, isla de Gran Canaria.

El 12% de los individuos avistados fueron identificados como machos, el 24% como hembras y al 64% no se le determinó el sexo. En cuanto a las clases de edad, los adultos fueron los más observados con un 93%. Los juveniles (7%) se reportaron en El Cabrón (14), Sardina (7), Risco Verde (6) y Caleta (1). La temperatura fue registrada en el 55% de avistamientos, de estos el 80% ocurrió en un rango de 19 a 21 °C (Figura 3.5). En Sardina, el 94% de los avistamientos fue en los meses de junio, julio y agosto de 2007 y en un rango de temperatura de 19 a 21 °C. En El Cabrón hubo reportes de avistamientos cada mes desde junio 2006 hasta septiembre 2007 (excepto julio 2006), con los máximos en enero y mayo 2007. El 67% de los avistamientos ocurrió en el rango de temperatura de 19 a 21 °C. Por otro lado el 83% de avistamientos de individuos adultos se reportaron entre 19 y 21 °C, mientras los juveniles se observaron en todos los rangos de temperatura sin preferencia alguna.

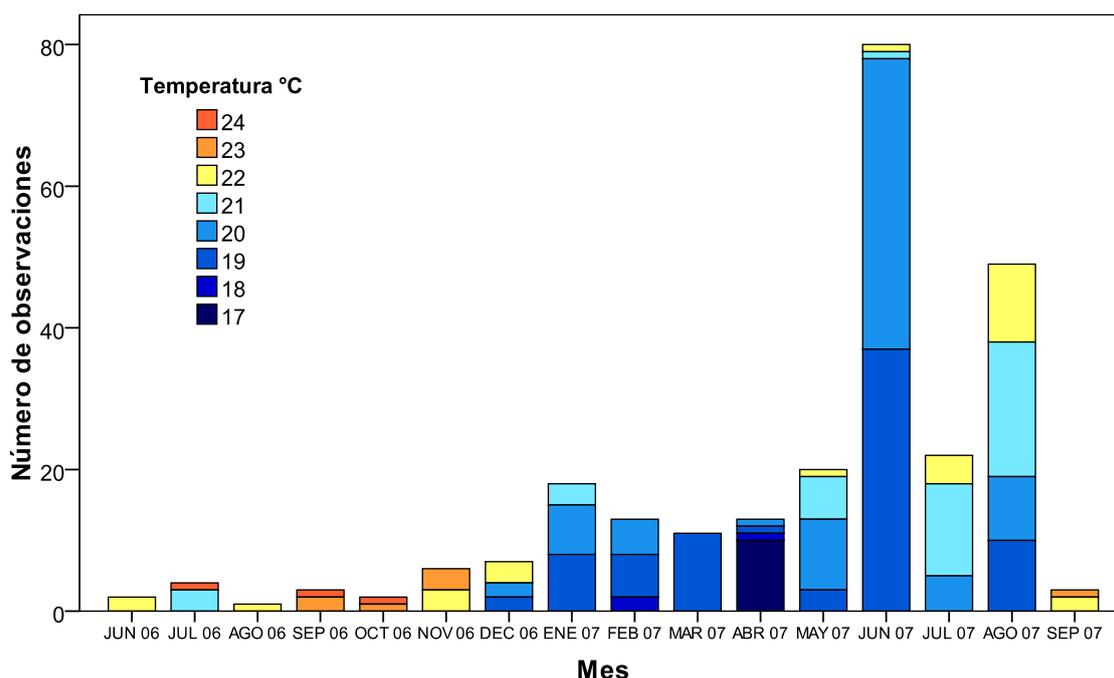


Figura 3.5: Número de observaciones mensuales de *S. squatina* con relación a la temperatura, isla de Gran Canaria.

Los avistamientos se produjeron en el 98% de los casos en horas del día. Las actividades de los tiburones ángel en el momento de la interacción fueron: 83% posados en el fondo y 17% nadando. El 3% de los individuos en reposo, se observaron en eventos de alimentación. Las presas reportadas como ingeridas fueron el pez lagarto *Synodus sp*, la fula blanca *Chromis limbata* (Valenciennes, 1833) y el pulpo común *Octopus vulgaris*.

El 90% de los tiburones no reaccionó ante la presencia de los buceadores, mientras que el 10% se alejó. La profundidad de avistamiento osciló entre 3 y 29 m, produciéndose más del 82% entre 5 y 15 m. En Sardina se reportó hasta 33 individuos por buceo, mientras que en El Cabrón se observaron hasta tres individuos en una sola inmersión, sin embargo la mayoría de los reportes fueron de un solo avistamiento. El 87% de las interacciones ocurrieron a menos de 50 m de la línea de la costa.

#### 3.3.2.3 Reportes de avistamiento del centro de buceo

Un total de 271 tiburones ángel fueron avistados en 1709 inmersiones, 244 de estas interacciones se llevaron a cabo en la zona costera de El Cabrón. Los meses con mayor probabilidad de avistamiento fueron enero de 2007 y febrero de 2008, aunque los avistamientos siguen siendo elevados de enero a mayo en el 2007 y de diciembre a julio en el 2008. No obstante, hay un periodo de bajo avistamiento después de la época más fría en ambos años (Figura 3.6). Un aumento significativo en los avistamientos sucedió cuando la temperatura cayó por debajo de 21 °C y continuaron siendo elevados hasta que la temperatura estuvo por encima de 18 °C, ocurriendo el 72% de las observaciones entre 19 y 21 °C (Figura 3.6).

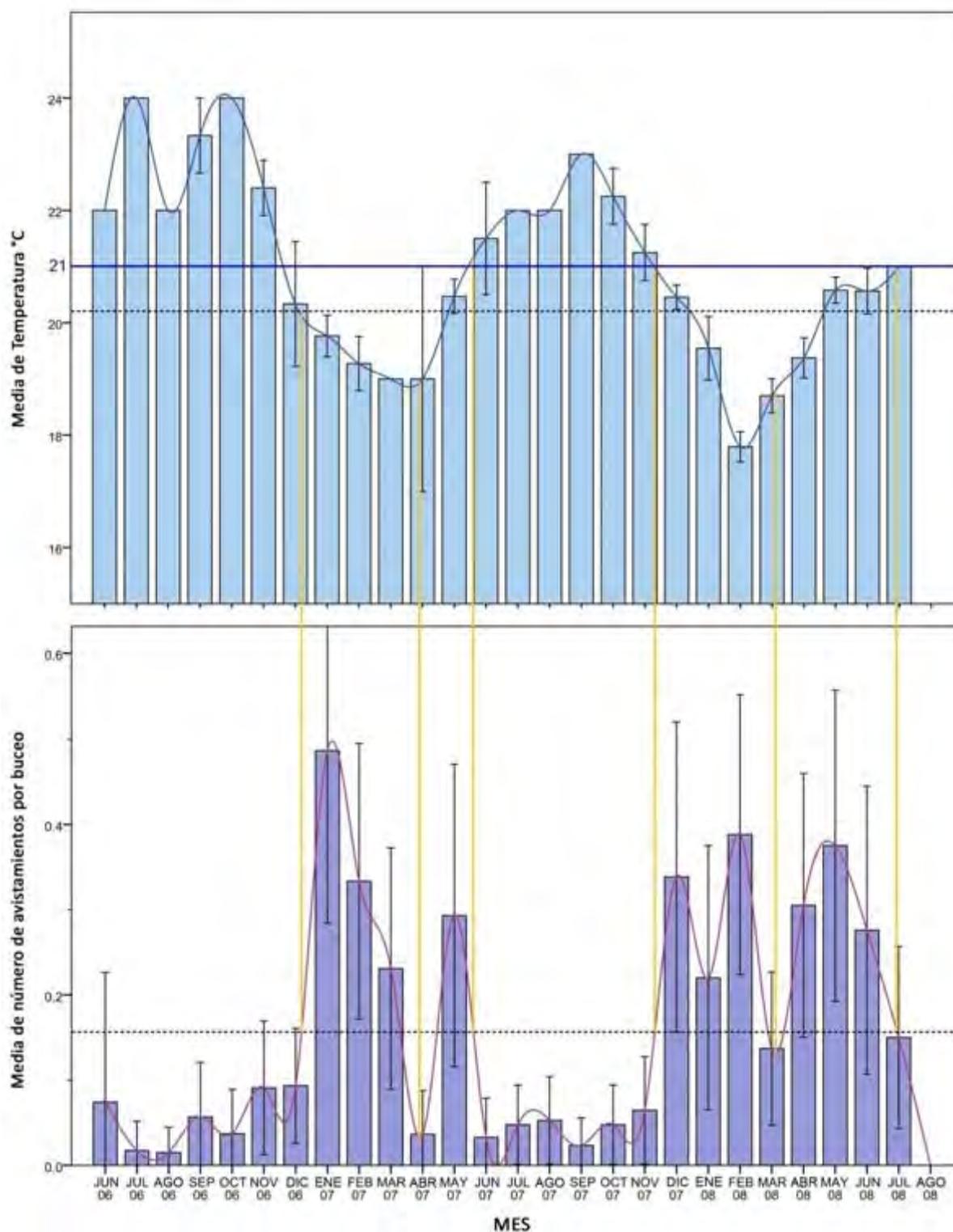
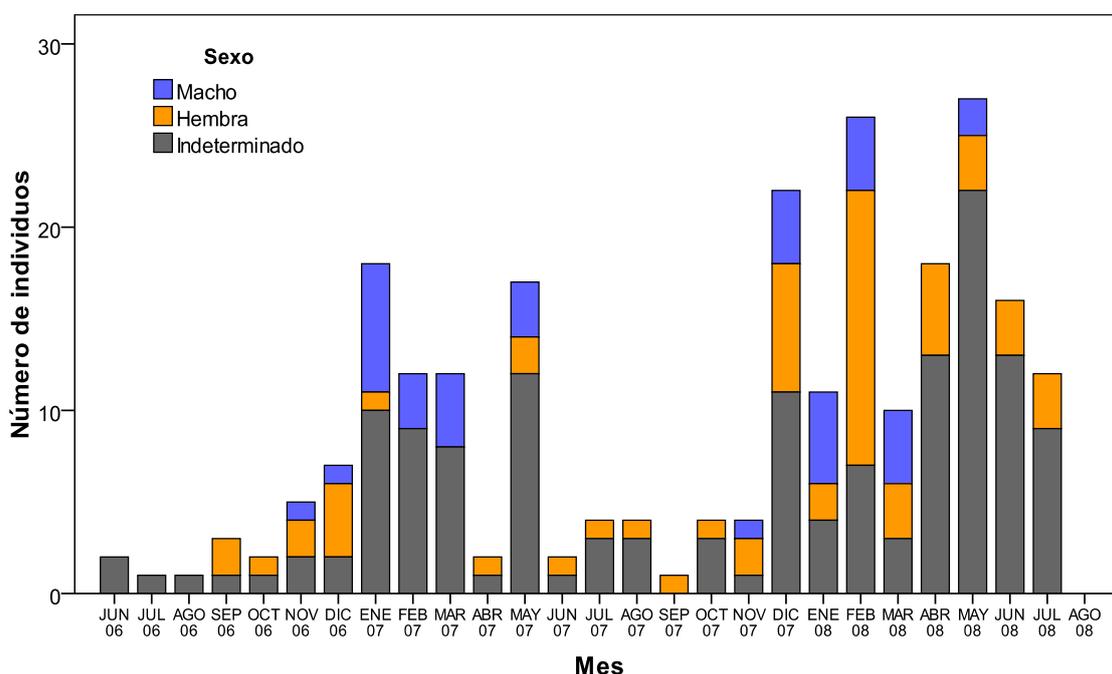


Figura 3.6: Variación mensual de la media de avistamiento por inmersión de *S. squatina* y media de temperatura mensual correspondiente, isla de Gran Canaria. Las líneas de puntos representan la media total, la azul y roja describen los puntos interpolados mediante una función de spline. Las barras de error representan el intervalo de confianza del 95%. Las barras de error con un resultado infinito no son representadas en la gráfica.

El sexo se estableció en el 39% de los casos y para individuos adultos. Se observaron 38 machos, 56 hembras y a 111 individuos no se les determinó el sexo. La proporción de sexos para individuos adultos no mostró diferencias significativas de 1:1 ( $\chi^2=3.447$ ,  $n=94$ ,  $P=0.063$ ). Los machos solo fueron avistados entre noviembre y mayo, mientras que las hembras se observaron durante todo el año (Figura 3.7). Ambos sexos se encuentran en rangos de profundidad similares (2.5 a 30 m), pero usualmente fueron avistados a menos de 9 m de profundidad, y entre 5 y 200 m de la costa.



**Figura 3.7:** Número de individuos avistados mensualmente de *S. squatina* por sexo en El Cabrón, isla de Gran Canaria.

En el periodo de dos años continuos de estudio (septiembre 2006 a agosto 2008) hubo 90 avistamientos en el primer año y 153 en el segundo. La mayoría de las observaciones (97%) fueron diurnas y hasta tres tiburones fueron avistados en una inmersión durante los meses de mayo 2007 y 2008, y febrero y diciembre 2007. Los tiburones son normalmente observados en solitario (98%) mientras reposan sobre el fondo (85%). De estos el 86% estaban enterrados en la arena y en raras ocasiones se encontraron sobre rocas en el veril. Durante noviembre a junio fueron avistados mientras nadaban (15%), de estos el 63% eran machos. También, en este período el 42% de los machos en reposo fueron encontrados sin

cubrir, mientras el 32% de las hembras se hallaron en esta situación. El 11% de avistamientos fueron juveniles, que se encontraron generalmente posados en el fondo, cubiertos de arena (92%).

En el 79% de los avistamientos los tiburones no reaccionaron a la presencia de los buceadores, permaneciendo en posición de reposo o continuando su curso, incluso si este era en dirección hacia el observador. El 21% se marcharon y en un caso un tiburón reaccionó girándose hacia uno de los buceadores.

En el periodo de septiembre 2006 a agosto 2008 se realizaron 1542 inmersiones, de las cuales 192 tuvieron avistamientos, de estas el 5.7% con tres observaciones por inmersión y 13.5% de dos. Un total de 1475 inmersiones fueron utilizadas en el análisis, para los cuales la categoría de temperatura con mayor número de datos fue 22 °C con 33%. En el segundo año de estudio se reportó el 56.4% de los datos (Tabla 3.1).

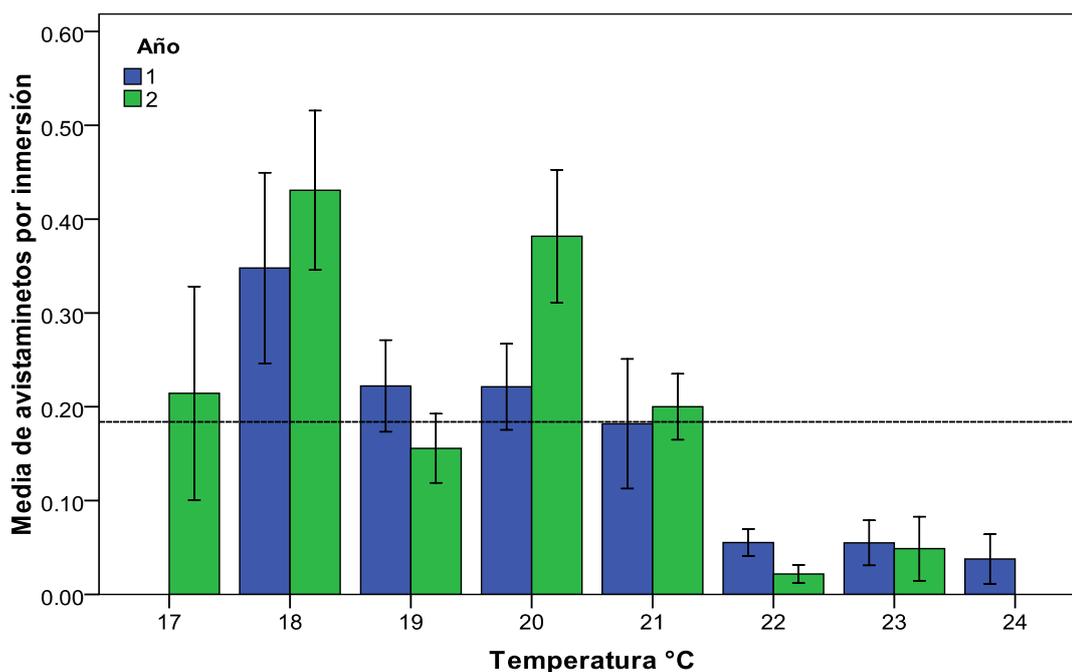
El promedio total del número de avistamientos por inmersión fue de  $0.16 \pm 0.46$  (un avistamiento cada 6.25 inmersiones). El Chi-cuadrado de la razón de verosimilitudes indica que el modelo especificado supera el modelo nulo (contraste Ómnibus,  $X^2=124.99$ ,  $gl=6$ ,  $p=0.000$ ). La media observada del número de avistamientos por inmersión con la temperatura se presenta en la Figura 3.8. Las medias pronosticadas en función de la temperatura y el año se presentan en la Figura 3.9 y muestra buenas correspondencias con las tendencias observadas. El modelo estimó 1265 de los 1287 (98.3%) ceros. Por lo que se aceptó el modelo especificado. Los promedios estimados para las clases de temperatura de 18 a 21 °C están por encima del promedio total (Figura 3.9). El promedio de las clases 18 a 21 °C es significativamente mayor que las clases 22 y 23 °C. Las diferencias significativas encontradas en las clases de 18 a 21 °C no indican una o más clases de temperatura con mayor posibilidad de avistamiento que otra (Tabla 3.2). La temperatura tiene un efecto significativo en el modelo (Chi-cuadrado de Wald  $X^2=94.433$ ,  $p=0.000$ ), mientras que el efecto año (Chi-cuadrado de Wald  $X^2=0.233$ ,  $p=0.629$ ) no fue significativo como predictor en el modelo. Pero, solo el 12.4% de la desviación total observada en los avistamientos fue explicada por el factor temperatura.

Temperatura °C	n	%
18	88	6
19	221	15
20	232	16
21	320	22
22	482	33
23	132	9
<b>Total</b>	<b>1475</b>	<b>100</b>
Año 1	643	44
Año 2	832	56

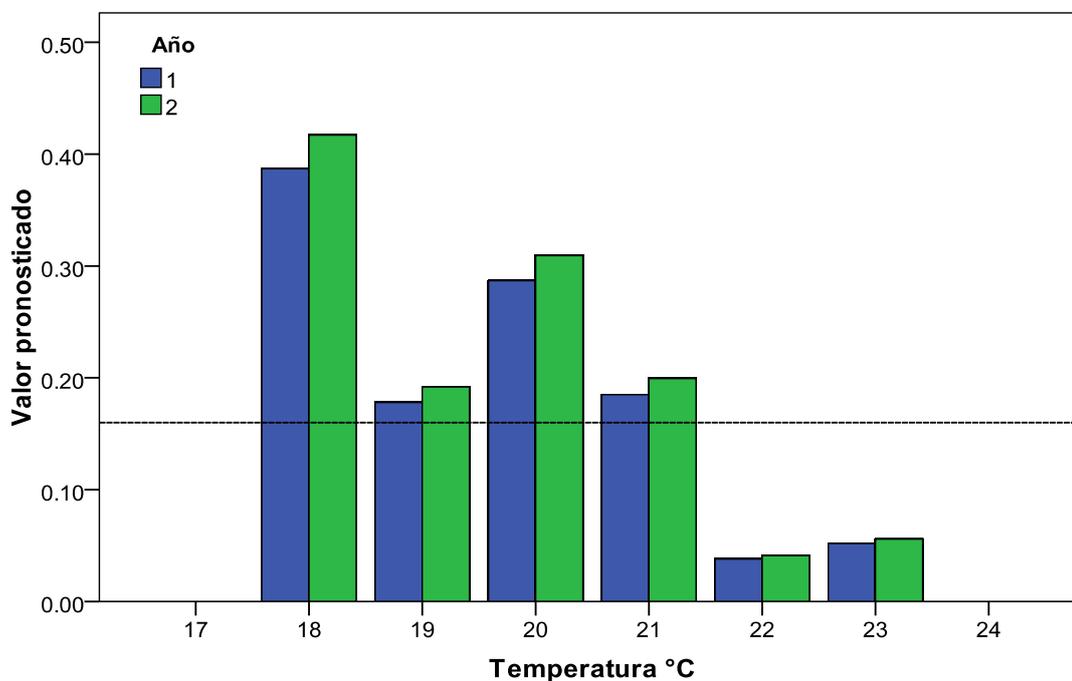
**Tabla 3.1:** Datos de número de inmersiones realizadas en El Cabrón entre 18 a 23 °C y número de inmersiones para el año 1 (septiembre 2006 a agosto 2007) y 2 (septiembre 2007 a agosto 2008) utilizados en el modelo lineal generalizado, isla de Gran Canaria.

Temperatura °C	Diferencia de medias	Error típico	gl	P de Sidak secuencial	
18	19	0.22*	0.072	1	0.019
	20	0.10	0.080	1	0.482
	21	0.21*	0.073	1	0.024
	22	0.36*	0.067	1	0.000
	23	0.35*	0.070	1	0.000
19	19	-0.22*	0.072	1	0.019
	20	-0.11	0.052	1	0.133
	21	0.00	0.043	1	0.863
	22	0.15*	0.031	1	0.000
	23	0.13*	0.036	1	0.002
20	19	-0.10	0.08	1	0.482
	20	0.11	0.052	1	0.133
	21	0.11	0.054	1	0.187
	22	0.26*	0.042	1	0.000
	23	0.24*	0.046	1	0.000
21	19	-0.21*	0.073	1	0.024
	20	0.01	0.043	1	0.863
	21	-0.11	0.054	1	0.187
	22	0.15*	0.033	1	0.000
	23	0.14*	0.038	1	0.002
22	19	-0.36*	0.067	1	0.000
	20	-0.15*	0.031	1	0.000
	21	-0.26*	0.042	1	0.000
	22	-0.15*	0.033	1	0.000
	23	-0.01	0.022	1	0.762
23	19	-0.35*	0.07	1	0.000
	20	-0.13*	0.036	1	0.002
	21	-0.24*	0.046	1	0.000
	22	-0.14*	0.038	1	0.002
	23	0.01	0.022	1	0.762

**Tabla 3.2:** Comparaciones por pares de las medias marginales estimadas, basadas en la escala original de la variable dependiente (número de avistamientos por inmersión de *S. squatina* en El Cabrón), isla de Gran Canaria. La diferencia de medias es significativa al nivel de 0.05. Los valores de la diferencia de medias con \* son significativos.



**Figura 3.8:** Media de avistamientos en El Cabrón de *S. squatina* por inmersión con la temperatura, isla de Gran Canaria. En el año 1 (septiembre 2006 a agosto 2007) y el año 2 (septiembre 2007 a agosto 2008). La línea de puntos representa la media total del valor pronosticado del promedio del número de avistamientos por inmersión. Las barras de error representan el ES.



**Figura 3.9:** Valores pronosticados del promedio del número de avistamientos por inmersión con la temperatura, isla de Gran Canaria. En el año 1 (septiembre 2006 a agosto 2007) y el año 2 (septiembre 2007 a agosto 2008). La línea de puntos representa la media total del valor pronosticado del promedio del número de avistamientos por inmersión.

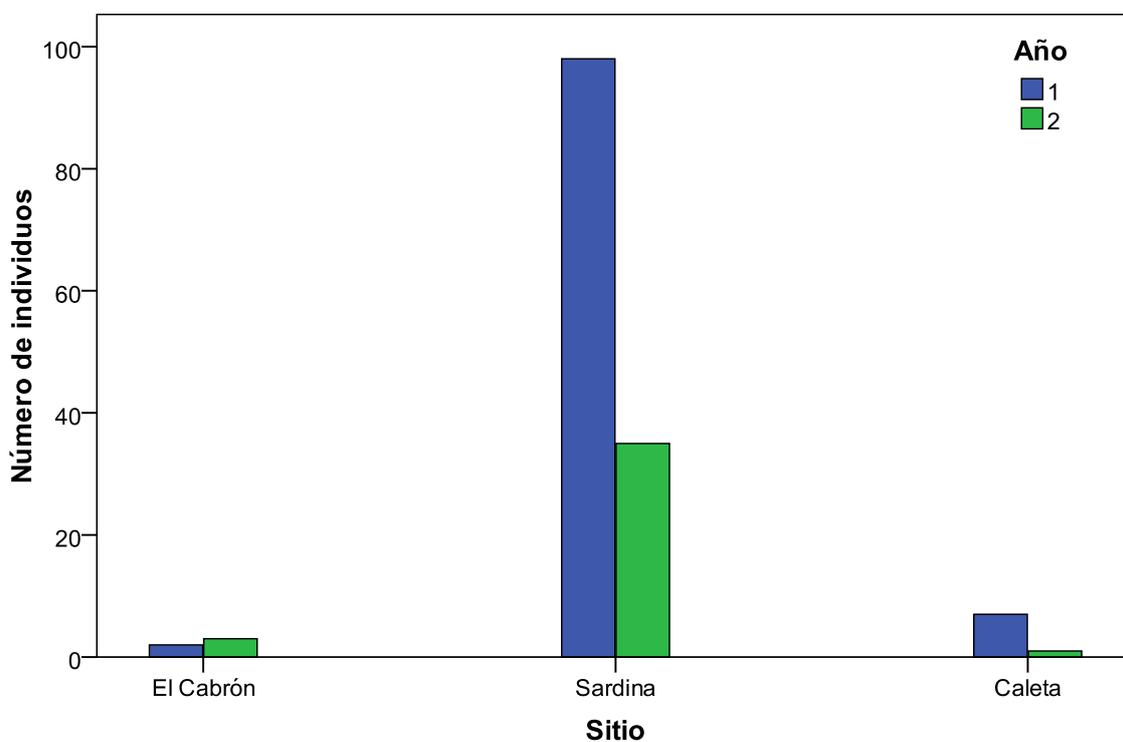
### 3.3.2.4 Reportes de avistamiento de foros de buceo y orales

Los avistamientos reportados en los foros provienen de seis sitios de buceo, siendo Sardina la zona con la mayoría (86%) de las observaciones totales. Estos reportes variaron de un año a otro en la misma época, en el primer año (septiembre 2006 a agosto 2007) hubo 111, mientras en el segundo 40 (septiembre 2007 a agosto 2008) (Figura 3.10). Los reportes fueron ocasionales, pero se intensificaron principalmente durante las agregaciones anuales que realiza la especie en Sardina. Esto permitió obtener una idea básica sobre la dimensión de ellas. El 89% de los reportes tenían fotografías de los individuos, lo cual facilitó establecer el sexo en el 51% de las observaciones y determinar la clase de edad y la actividad en todos los casos. Sin embargo, datos como la distancia de la costa y profundidad fueron imposibles de precisar si no estaban explícitos en la acotación.

Los comentarios realizados en los foros y oralmente permitieron establecer una idea de la percepción de los buceadores hacia *S. squatina* en la isla de Gran Canaria. El principal interés mostrado por los participantes (que reportaron avistamientos) fue observarlos y fotografiarlos, expresando información como número de individuos avistados, actividad, reacción del tiburón al observarlo y el tamaño. En relación a la fotografía hubo una absoluta preferencia por eventos del tiburón en movimiento respecto a las posiciones de reposo sobre el fondo o enterrado. Estas dos últimas posiciones no resultaron atractivas para los fotógrafos. La mayoría (96%) de las fotografías mostradas en los foros era de tiburones que estaban en movimiento o en reposo sobre el fondo, mientras solo el 4% fueron específicas, como el macro de un ojo. También cabe destacar que se realizó un reporte con fotografías de la ingesta de un individuo juvenil por un pulpo común (*O. vulgaris*). En cuanto a la observación ocurre lo mismo que en la fotografía, por eso en muchos casos los buceadores remueven la arena del dorso para poder ver su perfil o en casos más extremos los levantan de la cola para que comiencen a nadar y perseguirlos. Hubo cuatro denuncias de hostigamiento, caracterizadas por colocar una piedra encima de un individuo, alzar la cola y remover arena del dorso, pero solo una advertencia de no tocar y/o molestar.

Se reportaron 19 ataques a buceadores o algún objeto como cámaras o flashes, sin ninguna herida o daño de consideración. En todas las ocasiones se dio a entender o se consideró que fueron ataques provocados por hostigamiento del individuo o por perturbación de su

entorno. Los buceadores también consideraron como ataque, la inspección o acercamiento (toques o choques) de un individuo. Para los participantes del foro, lo más llamativo fue la posibilidad de observar varios individuos a la vez.



**Figura 3.10:** Número de individuos de *S. squatina* avistados en el año 1 (septiembre 2006 a agosto 2007) y el año 2 (septiembre 2007 a agosto 2008) para los sitios con más avistamientos por los foros de buceo consultados, isla de Gran Canaria.

## 3.4 DISCUSIÓN

### 3.4.1 Evaluación del programa y validez de los datos

Aunque la aceptación inicial del programa fue buena en el momento de su introducción, la participación estuvo deficiente. La respuesta fue muy baja considerando la frecuencia con que se realizan inmersiones y el número de buceadores locales y centros de buceo contactados. De los 99 informadores relacionados, y que se comprometieron con el programa, tan solo seis proporcionaron información, esto indica el poco interés en el tema y en la especie. Probablemente esté relacionado con que no hubo premios ni incentivos para los informadores por sus reportes, ni una promoción exhaustiva del proyecto, lo cual ha sido utilizado con éxito en otros programas de monitoreo (p. ej. Goffredo *et al.* 2004; Bansemer & Bennett 2008; Huveneers *et al.* 2009; Wiley & Simpfendorfer 2010), pero que implican una inversión considerable de recursos humanos y económicos. Powter & Gladstone (2009) encontró una situación más crítica al no recibir ningún reporte después de solicitar información sobre el avistamiento de *H. portusjacksoni*. Otros factores que pueden explicar la baja participación, además de la moderada motivación, es la idiosincrasia, los objetivos de las inmersiones e intereses de los voluntarios, así como el bajo carisma de la especie. Los voluntarios comprendieron la importancia de su potencial aportación y lo percibieron de manera positiva, sin embargo no reportaron sus avistamientos. Las razones dadas por los participantes fueron que no anotaron los datos, o se olvidaron de ellos al momento de llenar el formulario. El olvido para registrar los reportes o parte de la información requerida, también ha sido un escenario de otros estudios similares (p. ej. Graham & Roberts 2007; Barker & Williamson 2010).

Se logró describir una tendencia en los avistamientos relacionado con la temperatura, sitios de avistamiento e interacción con los buceadores a pesar de las restricciones que son inherentes a la incorporación de voluntarios no especializados. Las limitaciones tienen su origen tanto en el carácter recreativo de las inmersiones, como en los vacíos y errores en los datos reportados por los voluntarios. Así mismo, hay inconvenientes en el diseño, referentes al ansia de reducir el potencial hostigamiento y perturbación, como en la naturaleza de la especie. Las principales limitaciones, errores y dificultades en la toma, análisis e interpretación de los datos fueron:

1. La dificultad en los análisis de los datos debido a la distribución no uniforme a través del tiempo y el espacio, que a su vez obstaculizó la obtención de conclusiones.
2. La imposibilidad de comparar las diferentes fuentes por la falta del registro de algunos datos solicitados.
3. La imposibilidad de estimar la probabilidad de avistamiento y la relación con la temperatura, ya que esta y el esfuerzo solo fueron registrados por el centro de buceo por lo cual tampoco se pudo comparar con las otras fuentes.
4. La imposibilidad de estimar la abundancia ante la falta de herramientas que permitan la identificación a nivel de individual.
5. La sobreestimación del número de individuos debido al solapamiento de voluntarios en el tiempo y el espacio.
6. La subestimación de individuos durante las agregaciones debido a la dimensión de estas y a la confusión de los voluntarios cuando los individuos se encuentran en un espacio relativamente reducido y en movimiento.
7. La subestimación de individuos debido al comportamiento críptico de la especie.
8. La interpretación de la proporción de sexos por el bajo porcentaje de datos con individuos sexados, debido principalmente a que fue confuso para los voluntarios recordar la diferencia entre sexos. Así como la imposibilidad de establecer el sexo a simple vista en individuos juveniles y la dificultad de determinarlo en adultos sin perturbarlos debido a su comportamiento críptico.
9. La interpretación de la distribución de las tallas por su sobreestimación. Que fue estimada coherentemente en el 61% de los casos y reportando tallas sobre valoradas entre 130 y 200 cm, producidas principalmente por la inexperiencia de los voluntarios en la toma de datos y la falta de referencias validadas bajo el agua.
10. El hostigamiento y perturbación potencial que pueden ocasionar los recolectores de información detallada.

Un muestreo heterogéneo a nivel espacial y temporal ha sido una limitación en varios estudios que emplean buceadores recreativos (Goffredo *et al.* 2004; Theberge & Dearden 2006; Huveneers *et al.* 2009; Luiz *et al.* 2009; Wiley & Simpfendorfer 2010). Esto no permite

establecer la abundancia o cambios en ella a través del tiempo (Wiley & Simpfendorfer 2010). Lo anterior está básicamente determinado porque los buceadores recreativos realizan sus inmersiones principalmente durante los meses con agua cálida, además de elegir repetidamente sitios de buceo de fácil acceso, con fauna y flora abundante o de especial interés (Huveneers *et al.* 2009). Sin embargo, hay estudios que la consideran una herramienta importante para establecer la abundancia y las tendencias a largo plazo de las poblaciones de elasmobranquios (Anderson *et al.* 2011; Ward-Paige *et al.* 2010).

Otras limitaciones en este tipo de estudios, focalizado en elasmobranquios, están principalmente en la determinación del sexo (Theberge & Dearden 2006), en las estimaciones subjetivas de la longitud (Theberge & Dearden 2006; Huveneers *et al.* 2009; Wiley & Simpfendorfer 2010), que aún recibiendo entrenamiento en ello (Hussey *et al.* 2011), en la mayoría de los casos es sobrestimada. También, en la carencia de datos de esfuerzo (Theberge & Dearden 2006) debido a la naturaleza oportunista en la toma de datos. El esfuerzo es importante para determinar la estacionalidad y proporcionar información sobre la distribución y abundancia relativa (Ward-Paige & Lotze 2011) y el tamaño de la población (Whitney *et al.* 2012). De igual manera, la sobreestimación de individuos (Theberge & Dearden 2006; Huveneers *et al.* 2009; Barker & Williamson 2010) producto en ciertos casos del comportamiento gregario de algunas especies de elasmobranquios, que al mismo tiempo puede dar lugar a subestimaciones (Barker & Williamson 2010) hacen parte de las limitaciones en este tipo de estudios. Las subestimaciones también pueden estar determinadas por el grado de crípsis de la especie, principalmente de los individuos juveniles (Huveneers *et al.* 2009; Whitney *et al.* 2012), por la capacidad de detección de los voluntarios y la velocidad de la especie (Ward-Paige & Lotze 2011). Sin embargo, los posibles sesgos causados por las diferentes habilidades de búsqueda de los buzos entran en el supuesto que se distribuye uniformemente y por lo tanto, sugiere que las tendencias observadas reflejan la variabilidad real más que el sesgo del observador (Huveneers *et al.* 2009).

Aunque se considera que los buzos recreativos son útiles para tomar datos del medio marino (Goffredo *et al.* 2004) y que la actividad puede ser considerada como una acción con un mínimo impacto sobre el medio ambiente (Tilmant 1987), es preciso tomar en cuenta los posibles efectos negativos sobre la especie que se estudia por el contacto físico directo

(Hawkins & Roberts 1992; Medio *et al.* 1997; Zakai & Chadwick-Furman 2002). Los buceadores perturban (Huveneers *et al.* 2009; Barker & Williamson 2010) y tienen una probabilidad alta de afectar el comportamiento de los tiburones (Fitzpatrick *et al.* 2011) que son curiosos y/o a los que se puede acceder con facilidad (Cubero-Pardo *et al.* 2011) como los tiburones ángel. En varias inmersiones en la isla de Gran Canaria y en numerosos videos de buceo recreativo en el archipiélago (principalmente promocionando centros de buceo), se ha observado acciones como la remoción de arena del dorso, el levantar la cola, tocar los individuos, alumbrar a los ojos directamente, incitarlos a la natación, acoso y persecución de individuos de tiburón ángel como una práctica común. En diversas ocasiones estas acciones han terminado en “ataques” a los buceadores. Claramente el comportamiento de este grupo de personas es contrario a los principios destacados por Duda (1995) para avistar vida silvestre y pautas de la mayoría de agencias de buceo (p. ej. PADI, CMAS, NAUI). Considerando que la comunidad de buceadores aumenta cada día e incluso pueden causar un impacto negativo sobre determinadas especies de tiburones (Burgess 1998; Cubero-Pardo *et al.* 2011), estas interacciones negativas que se presentan en Gran Canaria pueden ocurrir durante momentos vitales, como agregaciones, reproducción o alimentación, alterando el comportamiento y causando perturbaciones en la especie. Sería conveniente estudiar detalladamente estos hechos con los buceadores y dar a conocer a este gremio del papel que juega el tiburón ángel en el ecosistema.

En términos generales la información recolectada fue fiable y coherente en los dos años de estudio y con lo encontrado en los capítulos 5 y 6. También, se colectaron valiosos aportes que dan una idea más clara de la percepción de los buceadores sobre *S. squatina*, la forma de actuar con estos tiburones y algunos aspectos biológicos. Sin embargo, es pertinente y esencial conocer datos locales básicos como la talla, el comportamiento y la estacionalidad de la especie para poder discernir entre posibles errores en los reportes, y realizar un adecuado análisis e interpretación de los resultados. Cabe destacar que no se informó a los voluntarios de las tallas máximas o mínimas de los individuos potencialmente observables, ni de la imposibilidad de determinar el sexo a individuos juveniles a simple vista, utilizando todo lo anterior como un criterio de evaluación de los datos y un filtro de información errónea.

En cuanto a la forma de obtener los datos, el mejor resultado de compromiso y alto grado de confiabilidad fue del centro de buceo “Davy Jones Diving”. Ellos registraron los datos que se les solicitó, bucearon de una manera constante a través de los dos años de estudio y en la misma zona, además mostraron un gran interés por una mayor precisión y exactitud en su técnica de avistamiento y estimación de la talla. Aparte de generar más información en comparación con las otras fuentes, con este centro se encontró el mejor potencial para un seguimiento de la especie, principalmente por su coherencia y continuidad en los reportes. Se observó que con el tiempo y experiencia les fue más sencillo encontrar individuos, lo que también fue confirmando por los miembros del centro. Probablemente esto, contribuyó al mayor número de avistamientos durante el segundo año de estudio junto al mayor esfuerzo en este período. Darwall & Dulvy (1996) también observaron que los voluntarios, aunque capaces de tomar datos básicos en un principio, mejoraron significativamente con el paso del tiempo. Sin embargo, estos voluntarios tuvieron un entrenamiento en las técnicas de muestreo de tres semanas y cada inmersión tuvo el objetivo único de realizar la toma de datos. Aunque, se ha observado que la repetición de estudios detallados en determinadas zonas dan lugar a un descenso en el nivel de interés que se traduce en una pérdida de la calidad de los datos recogidos (Darwall & Dulvy 1996) y en el descenso en el número de reportes (Huveneers *et al.* 2009; Wiley & Simpfendorfer 2010) con el centro de buceo no se presentó esta situación.

Los reportes de foros de buceo provenían principalmente de Sardina, con una amplia variación de un año a otro, probablemente debido a diferencias en el tamaño y duración de las agregaciones. Estos resultados unidos a los comentarios de hechos no comunes para los buceadores, permiten determinar que estos reportes son útiles para detectar agregaciones o acontecimientos poco corrientes, más no para realizar un seguimiento, estimación de abundancia o toma de datos específicos, como la proporción de sexos o clases de edad.

Los reportes orales fueron muy pocos, proporcionaron algunos datos sobre la presencia y sucesos de individuos en determinadas zonas de la isla. Sin embargo, este método requiere un esfuerzo muy grande en comparación con los otros métodos.

Los reportes personales fueron más abundantes que los orales y útiles para cubrir un mayor número de zonas de posibles avistamientos. Sin embargo, excepto los reportes de un

colaborador, todos carecieron de datos detallados de esfuerzo, temperatura, profundidad y sexo. Además, el número de personas interesadas fue muy bajo y la duración de la consignación de los avistamientos corto.

Cabe destacar que la información anecdótica y datos biológicos obtenida de los reportes orales y personales como la ingesta de presas o el nacimiento de dos neonatos (MJ Rodríguez Machín com. pers.) fueron aportes valiosos que proporcionaron una idea del uso de hábitat y comportamiento de *S. squatina*.

En el presente estudio, el contactar con un gran número de voluntarios no garantizó un alto número de reportes, ni el cubrimiento de todas las zonas de la isla, contrario con otros estudios donde la participación de un número grande de voluntarios dio resultados efectivos (Huveneers *et al.* 2009; Ward-Paige *et al.* 2011). Para generar datos útiles y continuos, será necesario contar con al menos un centro de buceo comprometido en cada zona de la isla, manteniendo la perspectiva que son datos generados de forma oportunista.

#### 3.4.2 Reportes de avistamientos

Los tiburones ángel son potencialmente observables alrededor de toda la isla de Gran Canaria, excepto al oeste de la isla donde no hubo reportes porque no se realizan actividades de buceo. El mayor esfuerzo de los buceadores se registró en la época estival y fue dirigido hacia los sitios con mayor diversidad y abundancia de fauna, y de fácil acceso como Sardina y El Cabrón. Esto contribuyó a la gran cantidad de reportes en estos dos sitios. El hecho que en Sardina ocurren agregaciones (Narváez *et al.* 2006) anuales muy cerca de la costa explica el mayor número de avistamientos en esta zona. Las diferencias en la época de mayor avistamiento indican que *S. squatina* hace uso de estas dos localidades de una manera diferente en el tiempo y seguramente en las actividades que desarrolla en ellas.

En cuanto al comportamiento de *S. squatina* se reportó un alto porcentaje de individuos enterrados, que corresponde con lo informado por Compagno (1984) y Compagno *et al.* (2005) y lo observado en el capítulo 5. Esta información hace deducir que es una especie poco móvil y críptica durante el día ya que la mayoría de la información es de este período.

Se observaron principalmente individuos adultos lo que sugiere una segregación por talla en las zonas de avistamiento. Seguramente este efecto está sobreestimado debido a la relativa facilidad con que se pueden descubrir ejemplares grandes respecto a los juveniles. Sin embargo, los resultados obtenidos respecto a la estructura poblacional y el comportamiento son coherentes con lo observado en el capítulo 5, aunque en una escala más robusta. Lo mismo, ocurre con relación a sus hábitos alimenticios y a lo encontrado en el capítulo 6.

La mayoría de los individuos avistados no reaccionaron frente a los buzos. En varias ocasiones se reportó que los tiburones se alejaron al remover la arena del dorso. Esto indica la gran tolerancia de esta especie con los buceadores y que los individuos en primera instancia evitan la confrontación.

Con los datos obtenidos por el centro de buceo “Davy Jones Diving” se encontró un patrón a través de los dos años en los avistamientos en el área de El Cabrón con relación a la temperatura. Los adultos pueden ser avistados durante todo el año, pero tienen la mayor probabilidad de avistamiento en los meses con temperaturas superiores a 19 °C y por debajo de los 21 °C, período cuando se acercan a la costa. El número máximo en los avistamientos pueden cambiar a través de los años, probablemente dependiendo de las condiciones del mar, temperatura y disponibilidad de alimento. Los juveniles fueron encontrados durante todo el año sin mostrar una preferencia para el día/noche o la temperatura.

El mayor esfuerzo de las inmersiones está situado en la clase de temperatura de los 22 °C, mientras el 85.1% de los datos está en el rango de los 19 a 22 °C. Esto es debido a que la temporada alta del negocio de buceo está ubicada en estos rangos de temperatura y a que el período con temperaturas entre los 17 y 18 °C, y los 23 y 24 °C son muy cortos. Otra razón porque hay más avistamientos entre 19 a 22 °C es que más de la mitad de los avistamientos se sitúan en la Playa del Cabrón (pequeña bahía de sustrato arenoso y un pequeño parche de sebadal), donde la profundidad máxima no supera los 10 m. En esta zona la temperatura puede ser 1 o 2 °C más en comparación con sitios con una profundidad mayor de 20 m en la misma zona. Sin embargo, el factor temperatura solo explica una pequeña parte de la variabilidad de los avistamientos de *S. squatina* en El Cabrón. Por lo tanto, es necesario tomar en cuenta otros factores, como la disponibilidad de presas, el trayecto de los

buceadores, la visibilidad y la corriente, entre otros. No obstante, estos datos estarían fuera de una inmersión recreativa y los colaboradores tendrían que obtener un entrenamiento específico, además de un único objetivo durante sus buceos.

Si bien la preferencia de los tiburones fue estar asentados sobre el fondo y totalmente cubiertos con arena, también fueron encontrados nadando durante los meses fríos. Los machos se observaron con mayor frecuencia nadando y posados en el fondo sin estar cubiertos de arena comparado con las hembras. Esto indica que los machos son más activos o móviles durante esta época, que coincide con el periodo reproductor (Osaer 2009). Junto a la estacionalidad marcada y su mayor movilidad sugiere que pueden estar en búsqueda de hembras para aparearse. Esta tendencia, también fue observada en Caleta (capítulo 5). Cabe aclarar que el sexo en los adultos fue solamente reportado en aproximadamente la mitad de los casos, principalmente para los individuos nadando o posados en el fondo sin cubrir.

Una anécdota reveló información interesante acerca del comportamiento alimenticio durante el día. En mayo de 2008, un tiburón macho el cual se encontró enterrado, libero su presa, mientras se alejaba de los buceadores. El pez lagarto liberado huyó rápidamente, lo que indica que había sido capturado recientemente. Esto demuestra que los tiburones ángel, incluso aunque estén enterrados en la arena durante el día, se encuentran en alerta para capturar presas. Además, pone de manifiesto que los buceadores pueden interferir negativamente durante procesos vitales de estos tiburones.

Como forma de reconocer el compromiso y aporte al estudio por parte del centro de buceo “Davy Jones Diving”, se realizaron posters anuales con los resultados obtenidos. Además, estos se utilizaron como medio de divulgación de los resultados al gran público. Este tipo de retroalimentación con los voluntarios se ha realizado en otros proyectos de monitoreo (p. ej. Newmanet *et al.* 2003; Pattengill-Semmens & Semmens 2003; Goffredo *et al.* 2004).

### 3.5 BIBLIOGRAFÍA

- Anderson RC, Adam MS, Goes JI (2011) From monsoons to mantas: seasonal distribution of *Manta alfredi* in the Maldives. *Fish Oceanogr* 20:104-113
- Andrianandrasana HT, Randriamahefasoa J, Durbin J, Lewis RE, Ratsimbazafy JH (2005) Participatory ecological monitoring of the Alaotra wetlands in Madagascar. *Biodivers Conserv* 14(11):2757-2774
- Bansemmer CS, Bennett MB (2008) Multi-year validation of photographic identification of grey nurse sharks, *Carcharias taurus*, and applications for non-invasive conservation research. *Mar Freshw Res* 59: 322-331
- Bansemmer CS, Bennett MB (2009) Reproductive periodicity, localized movements and behavioural segregation of pregnant *Carcharias taurus* at Wolf Rock, Southeast Queensland, Australia. *Mar Ecol Prog Ser* 374:215-227
- Bansemmer CS, Bennett MB (2010) Retained fishing gear and associated injuries in the East Australian grey nurse sharks (*Carcharias taurus*): implications for population recovery. *Mar Freshw Res* 61:97-103
- Barker SM, Williamson JE (2010) Collaborative photoidentification and monitoring of grey nurse sharks (*Carcharias taurus*) at key aggregation sites along the Eastern coast of Australia. *Mar Freshw Res* 61:971-979
- Basset Y, Novotny V, Miller SE, Weiblen GD, Missa O, Stewart AJA (2004) Conservation and biological monitoring of tropical forests: the role of parataxonomists. *J Appl Ecol* 41:163-174
- Berk R, MacDonald J (2008) Overdispersion and Poisson regression. *J of Quant Criminol* 24(3):269-284
- Blakers M, Davies SJF, Reilly PM (1984) Australian atlas of birds. Melbourne University Press, Carlton, Victoria
- Bray GS, Schramm Jr HL (2001) Evaluation of a statewide volunteer angler diary program for use as a fishery assessment tool. *N Am J Fish Manag* 21(3):606-615
- Burgess GH (1998) Diving with elasmobranchs: a call for restraint. Newsletter of the IUCN shark specialist group, No 11, Berkshire
- Chou LM (1994) Living coastal resources of Southeast Asia: management through continuing education by institutions of higher education. *Aquat Conserv: Mar Freshwat Ecosyst* 4:179-184
- Compagno LJV (1984) Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known date, part 1. Hexanchiformes to Lamniformes. *FAO fisheries synopsis* 125 4(1). FAO, Rome
- Compagno LJV, Dando M, Fowler S (2005) Sharks of the world. Princeton University Press, Princeton
- Couturier LIE, Jaine FRA, Townsend KA, Weeks SJ, Richardson AJ, Bennett MB (2011) Distribution, site affinity and regional movements of the manta ray, *Manta alfredi* (Kreft, 1868), along the east coast of Australia. *Mar Freshw Res* 62: 628-637
- Cubero-Pardo P, Herrón P, González-Pérez F (2011) Shark reactions to scuba divers in two marine protected areas of the Eastern Tropical Pacific. *Aquatic Conserv: Mar Freshw Ecosyst* 21:239-246

- Darwall WRT, Dulvy NK (1996) An evaluation of the suitability of non-specialist volunteer researchers for coral reef fish surveys. Mafia Island, Tanzania- a case study. *Biol Conserv* 78:223-231
- Delaney DG, Sperling CD, Adams C, Leung B (2008) Marine invasive species: validation of citizen science and implications for national monitoring networks. *Biol Invasions* 10:117-128
- Dobson AJ (1990) An introduction to generalized linear models. Chapman and Hall, London
- Duda MD (1995) *Watching Wildlife*. Falcon Press Publishing Co, Helena and Billings, Montana
- Ellis SL, Cowan DF (2002) Volunteer-based monitoring of juvenile American lobster, *Homarus americanus*. *Mar Freshw Res* 52:1103-1112
- EPA (1990) Citizen volunteers in environmental monitoring. Summary proceedings of the 2nd national workshop. US/EPA, Rhode Island Sea Grant, Washington, New Orleans College Programme, URI
- Evans SM, Birchenough AC, Fletcher H (2000) The value and validity of community-based research: TBT contamination of the North Sea. *Mar Pollut Bull* 40:220-225
- Fitzpatrick R, Abrantes KG, Seymour J, Barnett A (2011) Variation in depth of whitetip reef sharks: does provisioning ecotourism change their behaviour? *Coral Reefs* 30:569-577
- Foster-Smith J (2000) The northumberland coast marine biodiversity project: building records of common species. *Porcupine Mar Nat Hist Soc Newsletter* 4:3-13
- Foster-Smith J, Evans SM (2003) The value of marine ecological data collected by volunteers. *Biol Conserv* 113:199-213
- Garson GD (2008) Generalized linear models and generalized estimating equations. From statnotes: topics in multivariate analysis. [http://faculty.chass.ncsu.edu/garson/PA765/gzlm\\_gee.htm](http://faculty.chass.ncsu.edu/garson/PA765/gzlm_gee.htm)
- Gartside DF, Harrison G, Ryan BL (1999) An evaluation of the use of fishing club records in the management of marine recreational fisheries. *Fish Res* 41:47-61
- Goffredo S, Piccinetti C, Zaccanti F (2004) Volunteers in marine conservation monitoring: a study of the distribution of seahorses carried out in collaboration with recreational scuba divers. *Conserv Biol* 18(6):1492-1503
- Graham RT, Roberts CM (2007) Assessing the size, growth rate and structure of a seasonal population of whale sharks (*Rhincodon typus* Smith 1828) using conventional tagging and photo identification. *Fish Res* 84:71-80
- Greene WH (1994) Accounting for excess zeros and sample selection in Poisson and negative binomial regression models. Working paper No 94-10. Stern School of Business, New York University, Department of Econometrics, New York
- Halusky JG, Seaman W, Strawbridge EW (1994) Effectiveness of training volunteer divers in scientific documentation of artificial aquatic habitats. *Bull Mar Sci* 55:939-959
- Hanneman R (2008) Regression models for count outcomes: Poisson, negative binomial, and gamma. <http://faculty.ucr.edu/~hanneman/soc271/count.html>

Harger JRE (1988) Community displacement in stressed coral reef systems and the implications for a comprehensive management strategy for coastal and offshore productivity enrichment. *Galaxea* 7:185-196

Harvey E, Fletcher D, Shortis M (2001) A comparison of the precision and accuracy of estimates of reef-fish lengths determined visually by divers with estimates produced by a stereo-video system. *Fish Bull* 99:63-71

Hawkins JP, Roberts CM (1992) Effects of recreational SCUBA diving on fore-reef slope communities of coral reefs. *Biol Conserv* 62:171-178

Hodgson G (1999) A global assessment of human effects on coral reefs. *Mar Pollut Bull* 38:345-355

Holmberg J, Norman B, Arzoumanian Z (2008) Robust, comparable population metrics through collaborative photo-monitoring of whale sharks *Rhincodon typus*. *Eco Soc Am* pp 222-233

Holmberg J, Norman B, Arzoumanian Z (2009) Estimating population size, structure, and residency time for whale sharks *Rhincodon typus* through collaborative photo-identification. *Endanger Species Res* 7:39-53

Huber PJ (1967) The behavior of maximum likelihood estimates under nonstandard conditions. *Proc Fifth Berkeley Symp on Math Statist and Prob*, University of California Press, Berkeley 1:221-233

Hussey NE, Stroh N, Klaus R, Chekchak T, Kessel ST (2011) SCUBA diver observations and placard tags to monitor grey reef sharks, *Carcharhinus amblyrhynchos*, at Sha'ab Rumi, the Sudan: assessment and future directions. *J Mar Biol Assoc UK* 1-10

Huveneers C, Luo K, Otway NM, Harcourt RG (2009) Assessing the distribution and relative abundance of wobbegong sharks (Orectolobidae) in New South Wales, Australia, using recreational scuba-divers. *Aquat Living Resour* 22:255-264

Jacoby C, Manning C, Fritz S, Rose L (1997) Three initiatives for monitoring of Australian coasts by the community. *Ocean Coast Manage* 36:205-226

Kitchen-Wheeler AM, Ari C, Edwards AJ (2012) Population estimates of Alfred mantas (*Manta alfredi*) in central Maldives atolls: North Male, Ari and Baa. *Environ Biol Fish* 93:557-575

Luiz OJ, Balboni AP, Kodja G, Andrade M, Marum H (2009) Seasonal occurrence of *Manta birostris* (Chondrichthyes: Mobulidae) in South-Eastern Brazil. *Ichthyol Res* 56:96-99

McPherson JA, Myers RA (2009) How to infer population trends in sparse data: examples with opportunistic sighting records for great white sharks. *Divers Distrib* 15:880-890

Medio DR, Ormond FG, Pearson M (1997) Effects of briefings on rates of damage to corals by scuba divers. *Biol Conserv* 79:91-95

Meekan MG, Bradshaw CJA, Press M, McLean C, Richards A, Quasnicka S, Taylor JG (2006) Population size and structure of whale sharks *Rhincodon typus* at Ningaloo Reef, Western Australia. *Mar Ecol Prog Ser* 319:275-285

Mejía Falla PA, Narváez K, Caicedo JA, Tobon A, Navia AF (2006) Programa nacional de avistamiento de tiburones y rayas (PNAT): una herramienta participativa, para el monitoreo de la biodiversidad.

En: Andrade C, Gonzalo M, Aguirre J Rodríguez-Mahecha JV (eds) Segundo congreso colombiano de zoología. Libro de resúmenes, Editorial Panamericana Formas e Impresos SA, Bogotá

Meyer CG, Dale JJ, Papastamatiou YP, Whitney NM, Holland KN (2009) Seasonal cycles and long term trends in abundance and species composition of sharks associated with cage diving ecotourism activities in Hawaii. *Environ Conserv* 36:104-111

Mumby PA, Harborne AR, Raines RP, Ridley JM (1995) A critical appraisal of data derived from Coral Cay Conservation volunteers. *Bull Mar Sci* 56: 737-751

Narváez K, Osaer F, Haroun R (2006) Preliminary results of habitat use of the angel sharks. In: abstracts of 10th Annual Conference of the European Elasmobranchs Association, Hamburgo

Newman C, Buesching CD, Macdonald DW (2003) Validating mammal monitoring methods and assessing the performance of volunteers in wildlife conservation: “*Sed quis custodiet ipsos custodies?*” *Biol Conserv* 113:189-197

Osaer F (2009) Morfometría y reproducción del angelote *Squatina squatina* (Linnaeus, 1758) en la isla de Gran Canaria. Tesis doctoral, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Las Palmas de Gran Canaria

Packer JJ, Birks JDS (1999) An assessment of British farmers and gamekeepers experiences, attitudes and practices in relation to the European polecat *Mustela putorius*. *Mammal Rev* 29(2):75-92

Parker P, Bucher DJ (2000) Seasonal variation in abundance and sex ratio of grey nurse (sand tiger) sharks, *Carcharias taurus*, in northern New South Wales, Australia: a survey based on observations of recreational scuba divers. *Pac Conserv Biol* 5:336-346

Pattengill-Semmens CV, Semmens BX (2003) Conservation and management applications of the reef volunteer fish monitoring program. *Environ Monit Assess* 81:43-50

Powter DM, Gladstone W (2009) Habitat-mediated use of space by juvenile and mating adult Port Jackson sharks, *Heterodontus portusjacksoni*, in Eastern Australia. *Pac Sci* 63(1):1-14

Prater AJ (1981) Estuary birds of Britain and Ireland. T & AD Poyser, Calton

R Development Core Team (2008) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. URL <http://www.R-project.org>

Raines PS, Ridley JM, McCorry D (1991) Coral Cay Conservation-survey techniques, barrier reef, Belize. *Int Coral Reef Symp* 7th, Guam

Ramírez R, Tuya F, Haroun RJ (2008) El intermareal canario. Poblaciones de lapas, burgados y cañadillas. BIOGES, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria

Reading CJ, Buckland ST, McGowan GM, Jayasinghe G, Gorzula S, Balharry D (1996) The distribution and status of the adder (*Vipera berus* L.) in Scotland determined from questionnaire surveys. *J Biogeogr* 23(5):657-667

Saunders DA (2002) Conservation research leads to a paradigm shift in farming practice: a case study from the Western Australian wheatbelt. In: Lunney D, Dickman CR, Burgin S (eds) Community and research-based conservation: a clash of paradigms. Royal Zoological Society of New South Wales, Mosman, pp 54-63

Semmens BX, Buhle ER, Salomon AK, Pattengill-Semmens CV (2004) A hotspot of non-native marine fishes: evidence for the aquarium trade as an invasion pathway. *Mar Ecol Prog Ser* 266:239-244

Smith AH (1993) Monitoring and management of Caribbean coral reefs in association with the sport diving community. In: Brereton VA (ed) *Proceedings of the Third Caribbean Conference on Ecotourism*. Caribbean Tourism Organisation, Bridgetown, Barbados, pp 93-98

Smith AH, Van't Hof T (1991) Coral reef monitoring for management of marine parks: cases from the insular Caribbean. *CANARI Communication* 36:1-14

Southall EJ, Sims DW, Metcalfe JD, Doyle JJ, Fanshawe S, Lacey C, Shrimpton J, Solandt JL Speedie CD (2005) Spatial distribution patterns of basking sharks on the European shelf: preliminary comparison of satellite-tag geolocation, survey and public sightings data. *J Mar Biol Ass UK* 85:1083-1088

Spencer Davies P, Brown BE (1992) Identification of a coral reef management strategy in developing countries. Report to the commission of the European communities, contract No B7-5040/91-25 part II: annexes 33-4

Stowe TA (1982) *Beached bird surveys and surveillance of cliffbreeding birds*. Royal Society for the Protection of Birds, Sandy, Bedfordshire, England

Theberge MM, Dearden P (2006) Detecting a decline in whale shark *Rhincodon typus* sightings in the Andaman Sea, Thailand, using ecotourist operator-collected data. *Oryx* 40(3):337-342

Tilmant JT (1987) Impacts of recreational activities on coral reefs. In: Salvat B (ed) *Human impacts on coral reefs: facts and recommendations*. Antenne Museum EPHE, Moorea, French Polynesia, pp 195-214

Vittinghoff E, Glidden DV, Shiboski SC, McCulloch CE (2004) *Regression methods in biostatistics: linear, logistic, survival, and repeated measures models*. Springer-Verlag Inc, New York

Ward-Paige CA, Lotze HK (2011) Assessing the value of recreational divers for censusing elasmobranchs. *PLoS ONE* 6(10):e25609

Ward-Paige CA, Mora C, Lotze HK, Pattengill-Semmens C, McClenachan L, *et al.* (2010) Large-scale absence of sharks on reefs in the Greater-Caribbean: a footprint of human pressures. *PLoS ONE* 5(8):e11968

Ward-Paige CA, Pattengill-Semmens C, Myers RA, Lotze HK (2011) Spatial and temporal trends in yellow stingray abundance: evidence from diver surveys. *Environ Biol Fish* 90:263-276

Wells S (1995) Reef assessment and monitoring using volunteers and non-professionals. TMRU, University of York, and Coral Cay Conservation. Rosentiel School of Marine and Atmospheric Science, University of Miami, Miami

Wells S, Roberts C (1991) Monitoring and more monitoring! *Reef Encounter* 10:4-10

Wescott G (1998) Reforming coastal management to improve community participation and integration in Victoria, Australia. *Coast Manage* 26:3-15

White H (1980) A heteroskedasticity-consistent covariance matrix estimator and a direct test for heteroskedasticity. *Econometrica* 48:817-38

Whitney NM, Pyle RL, Holland KM, Barcz JT (2012) Movements, reproductive seasonality, and fisheries interactions in the whitetip reef shark (*Triaenodon obesus*) from community-contributed photographs. *Environ Biol Fish* 93:121-136

Wiley TR, Simpfendorfer CA (2010) Using public encounter data to direct recovery efforts for the endangered smalltooth sawfish *Pristis pectinata*. *Endang Species Res* 12:179-191

Wilson SG, Taylor JG, Pearce AF (2001) The seasonal aggregation of whale sharks at Ningaloo Reef, Western Australia: currents, migrations and the El Niño/ Southern Oscillation. *Environ Biol Fish* 61:1-11

Zakai D, Chadwick-Furman NE (2002) Impacts of intensive recreational diving on reef corals at Eilat, northern Red Sea. *Biol Conserv* 105:179-187

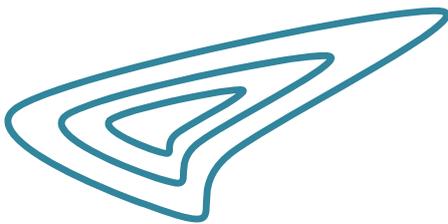
Zar JH (1999) *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey

Zeileis A, Kleiber C, Jackman S (2008) Regression models for count data in R. *J of Stat Soft* 27(8):1-25

Zou G (2004) A modified Poisson regression approach to prospective studies with binary data. *Am J Epidemiol* 159(7):702-706

---

# Capítulo 4





## 4 FOTO IDENTIFICACIÓN

### 4.1 INTRODUCCIÓN

La identificación de individuos de una especie es una herramienta útil, entre otros aspectos, en estudios de estimación de parámetros poblacionales, así como en la determinación de patrones de comportamiento. Para el reconocimiento individual de los ejemplares de una población se puede utilizar marcas artificiales como la telemetría acústica y satelital, etiquetas visuales y marcas naturales (Castro & Rosa 2005) las cuales, a su vez puede ser un complemento a las técnicas de marcado convencional.

El uso de las marcas naturales en la identificación individual ha sido una técnica aplicada en diversos grupos taxonómicos terrestres y marinos como aves (p. ej. Lorenz 1937; Bretagnolle *et al.* 1994), mamíferos terrestres (p. ej. Miththapala *et al.* 1989; Pennycuick & Rudnai 1970; Ogutu & Dublin 2002; Dixon 2003; Sharma *et al.* 2005; Ogutu *et al.* 2006; Higashide *et al.* 2012), anfibios (p. ej. Gamble *et al.* 2008) y reptiles (p. ej. Sheldon & Bradley 1989). Ha sido extensamente utilizada en mamíferos marinos, (p. ej. Persat 1982; Reid *et al.* 1991; Doody 1995; Anderson & Goldman 1996; McConkey 1999; Forcada & Aguilar 2000; Kelly 2001; Caiafa *et al.* 2005; Anderson *et al.* 2007) e incluso en crustáceos (p. ej. Frisch & Hobbs 2007), cefalópodos (p. ej. Huffard *et al.* 2008), peces (p. ej. Martin-Smith 2011; Merz *et al.* 2012) y tortugas marinas (p. ej. McDonald & Dutton 1996; McDonald *et al.* 1996; Lloyd *et al.* 2012).

En la identificación por medio de marcas naturales, se utiliza una gran variedad de características que dependen principalmente de la especie analizada y su hábitat. El principio del método está basado en los supuestos de singularidad y estabilidad a nivel individual de formas, pigmentación, coloración y manchas en los patrones, tamaños y ubicación de las marcas naturales. Así como de cicatrices, mordidas o deformaciones de larga duración (Castro & Rosa 2005; Buray *et al.* 2009; Bansemer & Bennett 2008). Las cuales pueden ser detalladas mediante dibujos, descripciones, fotografías y videos, para su análisis posterior. Este método ha sido empleado para determinar patrones de comportamiento, abundancia, estructura (p. ej. Smith *et al.* 1999; Wilson *et al.* 1999;

Chapple *et al.* 2011) y tamaño poblacional (Castro & Rosa 2005; Meekan *et al.* 2006; Dudgeon *et al.* 2008; Holmberg *et al.* 2009; Rowat *et al.* 2009; Deakos *et al.* 2011; Marshall *et al.* 2011). Para estimar el crecimiento (Sims *et al.* 2000), el periodo y comportamiento reproductor (p. ej. Bansemer & Bennett 2009; Marshall & Bennett 2010b), las tasas demográficas (p. ej. Bradshaw *et al.* 2007), para caracterizar y cuantificar amenazas (p. ej. Fitzpatrick *et al.* 2006; Riley *et al.* 2009; Speed *et al.* 2008; Marshall & Bennett 2010a; Ramírez-Macías *et al.* 2012), el uso de hábitat (p. ej. Oliveira & Monteiro-Filho 2008) y residencia (p. ej. Deakos *et al.* 2011; Delaney *et al.* 2012) en diversas especies de elasmobrancios. Convirtiéndose en una herramienta cada vez más empleada en estudios poblacionales, principalmente en las especies carismáticas, grandes, y/o que se agregan en determinados lugares como los tiburones *C. taurus* (Ireland 1984; Peddemors & Thurman 1996; Allen & Peddemors 2001; Van Tienhoven *et al.* 2007; Bansemer & Bennett 2008, 2009, 2010; Barker & Williamson 2010), *Ginglymostoma cirratum* (Bonnaterre, 1788) (Carrier *et al.* 1994; Pratt & Carrier 2001; Castro & Rosa 2005), *C. carcharias* (Anderson & Goldman 1996; Klimley & Anderson 1996; Anderson & Pyle 2003; Bonfil *et al.* 2005; Domeier & Nasby-Lucas 2007; Robbins 2007; Gubili *et al.* 2009; Anderson *et al.* 2011; Chapple *et al.* 2011; Delaney *et al.* 2012), *S. californica* (Fouts & Nelson 1999), *C. maximus* (Sims *et al.* 2000), *R. typus* (Graham 2003; Arzoumanian *et al.* 2005; Meekan *et al.* 2006; Graham & Roberts 2007; Norman & Stevens 2007; Rowat *et al.* 2007, 2011; Holmberg *et al.* 2008, 2009; Brooks *et al.* 2010; Riley *et al.* 2010; Ketchum *et al.* 2012; Ramírez-Macías *et al.* 2012), *C. melanopterus* (Quoy & Gaimard 1824) (Porcher 2005), *Orectolobus ornatus* (De Vis, 1883) (Carraro & Gladstone 2006), *C. plumbeus* (Nardo, 1827) (Sabata & Clò 2007), *Stegostoma fasciatum* (Hermann, 1783) (Dudgeon *et al.* 2008), *Negaprion acutidens* (Rüppell, 1837) (Buray *et al.* 2009), *T. obesus* (Whitney 2009; Whitney *et al.* 2012), *G. cuvier* (Read 2010) y *C. leucas* (Müller & Henle, 1839) (Brunnschweiler & Baensch 2011). De igual forma, se ha utilizado en batoideos como es el caso de *Aetobatus narinari* (Euphrasen, 1790) (Corcoran & Gruber 1999), *M. birostris* (Homma *et al.* 1997; Mourier 2012) y *M. alfredi* (Kitchen-Wheeler 2010; Marshall & Bennett 2010ab; Couturier *et al.* 2011; Marshall *et al.* 2011; Deakos *et al.* 2011; Deakos 2012; Kitchen-Wheeler *et al.* 2012).

En comparación con otros métodos de marcaje es una herramienta más económica y en algunos casos más fiable, durante un periodo de tiempo mayor (Arzoumanian *et al.* 2005;

Rowat *et al.* 2007, 2011). Por ser un método mínimamente invasivo, las fotografías de las marcas naturales como reconocimiento individual es una herramienta útil en situaciones donde la captura es difícil, perjudicial, prohibida o cuando la especie es vulnerable (p. ej. Forcada & Aguilar 2000) o está amenazada. Además, causa menos estrés a los individuos, tiene menor probabilidad de herir y alterar el comportamiento que otras técnicas de marcaje. Igualmente puede proporcionar gran cantidad de información valiosa así como datos que ayudan en la interpretación de otros resultados (Robbins 2007; Bansemer & Bennett 2009; Deakos *et al.* 2011).

En este estudio se: (1) identificó individuos por medio de diferentes tipos de marcas, (2) se describió los diferentes tipos de marcas como caracteres de identificación y (3) se evaluó la viabilidad, prevalencia, localización y permanencia de los diferentes tipos de marcas del tiburón ángel *S. squatina* en la Isla de Gran Canaria.

## 4.2 MATERIALES Y MÉTODOS

### 4.2.1 Área de estudio

Se escogieron dos localidades ubicadas en el norte de la isla de Gran Canaria, Sardina (28°09' N y 15°41' O) y Caleta (28°09' N y 15°40' O):

#### 4.2.1.1 Sardina

La franja marina de Sardina está declarada como una zona especial de conservación dentro de la Red Natura 2000, por la presencia de cuevas marinas y su gran interés biológico y pesquero (BOE 21178 2009). Además de hábitats naturales de interés comunitario incluidos en el anexo I de la Ley 42/2007 como arrecifes y bancos de arena cubiertos por agua marina, poco profunda (BOE 14661 2011). Es una bahía orientada al oeste con un moderado hidrodinamismo durante la mayor parte del año. Presenta un veril rocoso de 4-5 m de anchura y 3-4 m de altura, cubierta principalmente de algas verdes y pardas. Este cae a un fondo de arena, de 5 m de profundidad. El arenal es heterogéneo por la presencia de formaciones rocosas irregulares de hasta 1.50 m de altura. Así mismo existen diversas estructuras artificiales como amarres, nasas y aparejos en la zona. Esta área costera tiene una alta incidencia antropógena principalmente a partir del núcleo residencial cercano, ya que es una bahía muy frecuentada por pescadores de caña desde la orilla, y pescadores artesanales residentes. Embarcaciones de bajo calado, tanto pesqueros como recreativos, fondean en la bahía. Está concurrida principalmente durante los meses estivales por turistas locales que disfrutan de sus playas y por un gran número de buzos recreativos.

#### 4.2.1.2 Caleta

Es una pequeña bahía abierta, con un fuerte hidrodinamismo la mayor parte del año. La localidad se caracteriza por un veril de 3-4 m de altura, con una plataforma amplia dominada por macroalgas. Este cae sobre una plataforma rocosa de suave pendiente, cubierta por cantos rodados con mediana cobertura algal y parches aislados de la esponja *Aplysina aerophoba* Nardo, 1843 y algunos bloques. Esta plataforma cae a un amplio arenal

con una pendiente suave. El área costera tiene un núcleo poblacional denso pero reducido. La zona es frecuentada por pescadores de caña, marisqueadores y usuarios de la playa. Los buceadores recreativos son usuarios habituales a numerosos principalmente a lo largo del periodo estival. Por otro lado, las embarcaciones de recreo son esporádicas.

#### 4.2.2 Colección de datos

Desde julio 2006 hasta junio 2008 se realizaron dos muestreos mensuales en cada localidad, en horas del día, mediante inmersiones con equipo SCUBA. Se efectuaron censos visuales en búsqueda de individuos de *S. squatina* a lo largo de transectos fijos con dos buceadores, separados entre sí por una distancia de 10 m. En cada localidad se muestreó diferentes microhábitats, entre 3 y 18 m de profundidad, que fueron divididos en zonas mediante marcas o barreras naturales. En Sardina el área muestreada fue de 25824 m<sup>2</sup> y en Caleta de 25284 m<sup>2</sup>.

A cada individuo avistado se le tomó la longitud total (LT), medida como la distancia entre el extremo del hocico y el extremo del lóbulo ventral de la aleta caudal. La anchura total (TOW), medida como la distancia entre los extremos de las aletas pectorales y la anchura pélvica (P2W), medida como la distancia entre los extremos de las aletas pelvianas, según el protocolo de medición de Osaer (2009). La medida de la LT se realizó paralela a los individuos, mientras que la TOW y la P2W se tomaron sobre los individuos. Para individuos adultos, subadultos y juveniles se empleó un metro plegable de plástico reforzado con fibra de vidrio, con una apreciación de 1 cm. Los neonatos se midieron con una cinta métrica plástica flexible sobre la parte dorsal, con una apreciación de 0.5 cm. Los individuos avistados se clasificaron por su LT (Tabla 4.1) que se estableció según el desarrollo sexual descrito por Osaer (2009). Se determinó el sexo de cada individuo, por la presencia o ausencia de los pterigopodios. Cuando los individuos se encontraron enterrados se removió la arena suavemente del dorso haciendo turbulencia sobre ellos con la ayuda de una brocha HARRIS 270 2½" de pelos naturales. Se realizaron las fotografías con una cámara digital Canon IXUS 850IS del dorso, costados de la cola y aletas, cuando fue posible. Individuos menores de 40 cm se fotografiaron enteros. Se buscaron marcas, lesiones, lunares, manchas

e irregularidades únicas, las cuales fueron fotografiadas en detalle y se registró el tipo de pigmentación de cada individuo avistado. No se tomó en cuenta cualquier tipo de marca sobre la membrana de las aletas dorsales y caudal, ni en la cola a la altura de ellas. Además, se registró la fecha, el sitio, la zona, el tipo de sustrato, el microhábitat, las actividades realizadas, la temperatura y la profundidad, en papel resistente al agua. La descripción y determinación del color fue visualmente estimada usando las tablas de color Munsell.

Estado de madurez sexual	Rango de LT (cm)	
	Machos	Hembras
Neonatos	≤ a 30	
Juveniles	31 a 69	
Subadultos	70 a 104	70 a 107
Adultos	≥ a 105	≥ a 108

**Tabla 4.1:** Categorías de estado de madurez sexual determinado por la LT según el desarrollo sexual descrito por Osaer (2009) de *S. squatina*, isla de Gran Canaria.

### 4.2.3 Análisis de datos

#### 4.2.3.1 Identificación individual de ejemplares

Se seleccionaron las fotografías nítidas, enfocadas, sin aberraciones cromáticas y geométricas importantes, y con el ángulo de la toma adecuado. Las que no cumplieron estas características o que generaban duda en la identificación fueron descartadas. El análisis de las fotografías y las identificaciones de cada uno de los tiburones, así como las comparaciones se realizaron manualmente por dos observadores independientemente.

Cada individuo fotografiado y siempre que fue viable, se caracterizó mediante el sexo, parámetros biométricos (LT, TOW y P2W) y los distintos tipos de marcas. Se estableció la posición relativa de cada marca detectada en relación a puntos fijos en el cuerpo del individuo (p. ej. en la inserción de la aleta pélvica derecha, a la altura de la primera aleta

dorsal). Las marcas difusas o ambiguas fueron descartadas. El número de individuos identificables, fue determinado por sexo y estado de madurez sexual.

#### 4.2.3.2 Individuos reavistados

Todos los individuos identificados fueron comparados entre sí, mediante el análisis y cotejo de las características y marcas de cada ejemplar. Un individuo fue considerado como reavistado cuando coincidió su sexo y los tipos de marcas que caracterizaron al individuo inicialmente. Un reavistamiento fue calculado como la suma de avistamientos -1 para los análisis.

#### 4.2.3.3 Marcas

Los análisis se realizaron para los individuos avistados por primera vez, excluyendo de ellos los reavistamientos.

##### 4.2.3.3.1 Descripción

Se seleccionaron las marcas, susceptibles a ser observadas fácil y repetidamente, para la sencilla identificación de un individuo mediante el análisis de los atributos recogidos *in situ* y las fotografías seleccionadas de las diferentes partes del cuerpo. Las marcas escogidas fueron descritas y caracterizadas teniendo en cuenta su patrón, distribución, coloración y forma. Las marcas se nombraron y definieron por el propio autor del presente trabajo, considerando las características de cada marca y tomado como referencia lo descrito en otros estudios de foto identificación como Auger-Méthé & Whitehead (2007), Bansemer & Bennett (2008) y Gubili *et al.* (2009).

#### 4.2.3.3.2 Localización

Se caracterizó la localización en el cuerpo de cada marca tipificada mediante proporciones, tomando en cuenta las siguientes secciones dorsales del cuerpo: cabeza, tronco, cola, y aletas pectorales, pelvianas, dorsales y caudal.

#### 4.2.3.3.3 Prevalencia

Se calculó la prevalencia de cada tipo de marca como la proporción de individuos que poseen un tipo de marca determinada con relación a todos los individuos identificados. Además, se estimó el porcentaje de individuos que fueron identificables por los diferentes tipos de marcas y el promedio de marcas de cada tipo por individuo identificado.

#### 4.2.3.3.4 Persistencia

Se calculó el porcentaje de persistencia para cada marca descriptora de cada individuo reavistado. Para ello, se compararon los cambios de los diferentes tipos de marcas en el primer y el último avistamiento. Para el patrón de pecas, manchas oscuras y claras, se escogió una zona en las aletas pectorales o pelvianas y se contrastó el número, posición y la coloración de las mismas, determinando los cambios o no en ellas. Las cicatrices, heridas y protuberancias corporales se les determinó su persistencia mediante la presencia u o ausencia de la marca, y se tuvieron en cuenta posibles cambios en la coloración y forma. Las manchas marrones, lunares, muescas, mellas mordeduras y flecos se cotejaron cuantificándolas y se tomó en cuenta posibles cambios en su forma. Para los patrones de pigmentación se comparó visualmente el matiz, el valor y la intensidad estableciendo los cambios o no en ellos.

#### 4.2.3.3.5 Evaluación de otras características

Se evaluó la variabilidad intraespecífica y en el tiempo, la complejidad, la visibilidad *in situ* y en la fotografía y la utilidad de las marcas en la identificación individual de *S. squatina*. Para

ello se asignó un valor a cada característica para cada una de las marcas descritas en cada individuo identificado. La utilidad y la variabilidad en el tiempo se determinó en individuos reavistados. Los valores fueron de 0 (ninguna), 1 (baja) 2, (moderada) y 3 (alta).

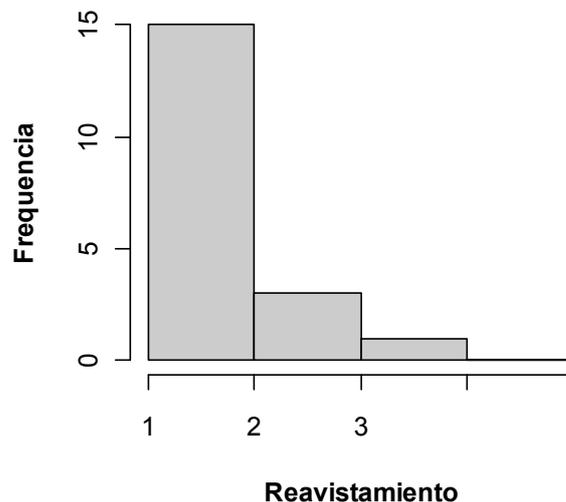
## 4.3 RESULTADOS

### 4.3.1 Identificación individual de ejemplares

En el 53.4% (211) de los 395 avistamientos totales, se obtuvieron fotos y marcas favorables, permitiendo la identificación de 187 individuos. En el 27.6% de los casos, las fotografías fueron deficientes y en el 19% restantes no se pudieron obtener fotografías. De los individuos que fueron identificados una vez, 44 eran machos y 124 hembras. Se avistaron dos neonatos, un juvenil, 32 subadultos y 133 adultos.

### 4.3.2 Individuos reavistados

Se reavistó un total de 18 individuos en 41 observaciones. Tres de los tiburones eran machos y 15 hembras. No se observaron cambios mayores a 2 cm en ninguna de las medidas biométricas tomadas. La mayoría de los individuos se reavistaron una vez (15), mientras que dos (3) y hasta tres (1) reavistamientos fueron menos frecuentes (Figura 4.1).



**Figura 4.1:** Frecuencia de reavistamiento de individuos de *S. squatina* en Sardina y Caleta, isla de Gran Canaria.

### 4.3.3 Marcas

#### 4.3.3.1 Descripción

A partir del reconocimiento de los individuos se describieron 16 tipos de marcas: el patrón de pigmentación (individuos claros y oscuros), el patrón de pecas y manchas (oscuras y claras), manchas marrones, los lunares, las pecas laterales, las muescas, las mellas, las heridas, las mordeduras, las mordeduras de cópula, los flecos, las cicatrices y las protuberancias corporales, todas ellas descritas de forma sucinta en la Tabla 4.2.

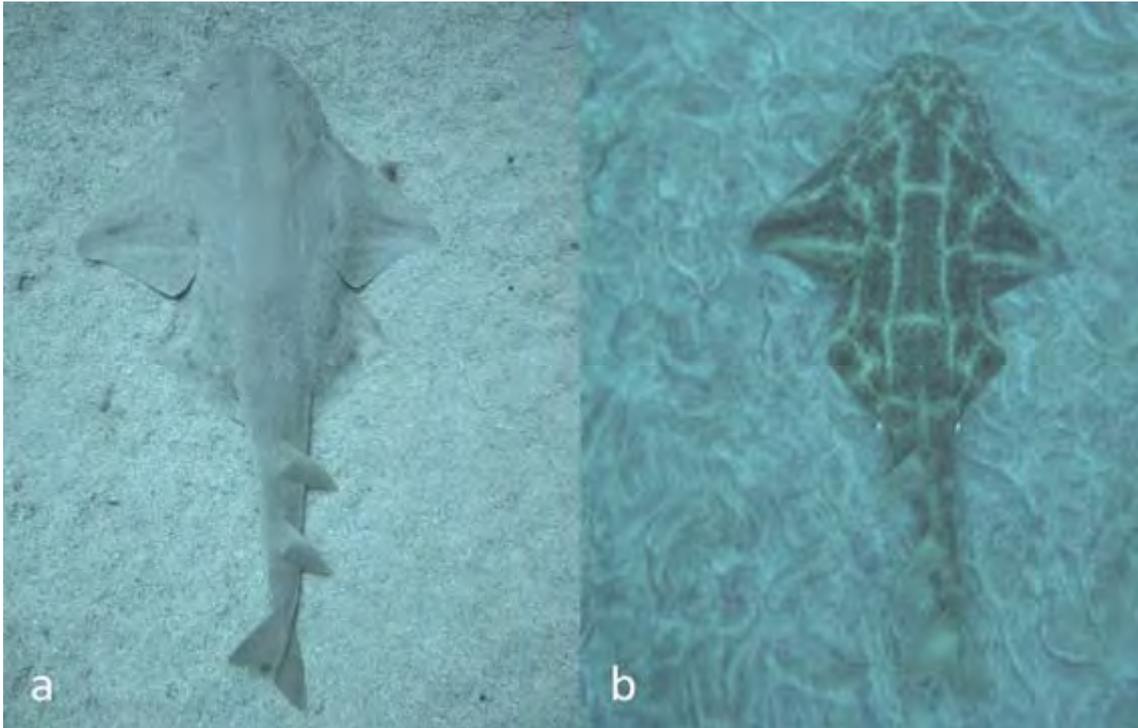
Tipo de marca	Características	Localización	Forma
Pigmentación clara	Pigmentación poco saturada	Dorso	-
Pigmentación oscura	Pigmentación saturada a muy saturada	Dorso	-
Patrón de pecas	Puntos pequeños, marrón claro a oscuro	Dorso	Redondeado
Pecas laterales	Manchas cutáneas marrón persistentes, pequeñas	Lateral del cuerpo	Redondeada
Patrón de manchas oscuras	Unión de pecas, marrón claro a oscuro	Dorso	Redondeado
Patrón de manchas claras	Zonas de despigmentación	Dorso	Redondeada
Manchas marrones	Manchas marrón claro	Dorso	Irregular
Lunares	Manchas cutáneas marrón oscuro persistentes	Dorso	Redondeada
Muecas	Cortes poco profundos	Márgenes de las aletas	Cóncavo
Mellas	Cortes	Márgenes inferiores y ápices de las aletas	V invertida
Heridas	Lesiones recientes	Todo el cuerpo	-
Mordeduras	Arrancamientos parciales de pequeñas porciones	Márgenes de las aletas	Cóncavo
Mordeduras de cópula	Líneas paralelas superficiales	Membrana de las aletas pectorales	Lineal
Flecos	Terminaciones de tejido con lesión o desgaste	Márgenes inferiores y ápices de las aletas	Punta, redondeada o recta
Cicatrices	Herida o lesión, ya curada	Todo el cuerpo	-
Protuberancias corporales	Prominencias de la piel grisácea, marrón a blanca	Todo el cuerpo	Redondeada

**Tabla 4.2:** Características generales de las marcas empleadas en la identificación individual del tiburón ángel *S. squatina*, isla de Gran Canaria.

### Patrón de pigmentación

Todos los individuos avistados eran blancos en la parte ventral. En la parte dorsal la coloración base fue amarillo-rojo, con matices de marrón claro a oscuro, rojo, amarillo, verde y azul. Sobre el dorso se observó un reticulado y pequeñas zonas redondeadas blancas dispersas. También, se apreciaron bosquejos oscuros en todo el cuerpo como resultado de la unión de pecas de color marrón liviano a oscuro de diferente diámetro. Esta concentración de pecas forma una banda transversal de longitud y anchura variable en las aletas pectorales, siendo más abundantes en el triángulo anterior de las aletas pectorales y en toda la superficie de la aleta pelviana, donde crean zonas redondeadas marrón oscuro. Las aletas dorsales y la aleta caudal son de color marrón claro. En el pedúnculo y parte lateral de todo el cuerpo se presentan pecas poco compactas.

Se observaron dos tipos de patrones de intensidad de pigmentación: clara y oscura. Los individuos claros se caracterizaron por un color amarillo-rojo a marrón claro, con pecas pequeñas y la reticulación poco definida. Con algunas pecas de mayor tamaño, más dispersas y oscuras. Banda transversal de la aleta pectoral de no a poco definida, que se extiende desde el ápice hasta la parte media de la aleta, angosta y con las pecas dispersas (Figura 4.2a). Los ejemplares oscuros presentaron una reticulación definida, el dorso saturado a muy saturado de pecas pequeñas de color marrón claro y oscuro. Las pecas de mayor tamaño son abundantes de color marrón a negro, frecuentemente rodeadas de otras de menor tamaño y más claras, principalmente en aletas pectorales y pelvianas. Banda transversal en la aleta pectoral ancha, que se extiende desde el ápice hasta la altura de la inserción con pecas compactas de color marrón oscuro (Figura 4.2b). Los patrones de pigmentación entre más oscuros o más claros, fueron más complejos y menos distintivos.



**Figura 4.2:** Patrón de pigmentación de individuos de *S. squatina*, isla de Gran Canaria. **a.** Individuos con patrón de pigmentación clara y **b.** individuos con patrón de pigmentación oscura.

#### Patrón de pecas y manchas

Las pecas fueron identificadas como pequeños puntos redondeados de color marrón claro a oscuro. Definidas principalmente en la parte dorsal, sin una distribución uniforme (Figura 4.3a). También se presentaron en toda la parte lateral del cuerpo, donde fueron menos densas comparado con la parte dorsal (Figura 4.3b).

Los diferentes tipos de manchas que fueron observadas, variaron en forma, densidad, número y no fueron simétricas bilaterales. Las manchas oscuras fueron formadas por la unión de pecas, con diferente pigmentación y tendencia a la redondez. Su coloración varió entre marrón claro a oscuro y se observaron en toda la parte dorsal (Figura 4.4). Las manchas claras fueron identificadas como zonas de despigmentación redondeadas, normalmente rodeadas por manchas oscuras. Se presentaron en toda la parte dorsal, principalmente en las aletas pectorales y pelvianas (Figura 4.5a). Las manchas marrón fueron de forma irregular, claras y raramente observadas en toda la parte dorsal y (Figura 4.5b).

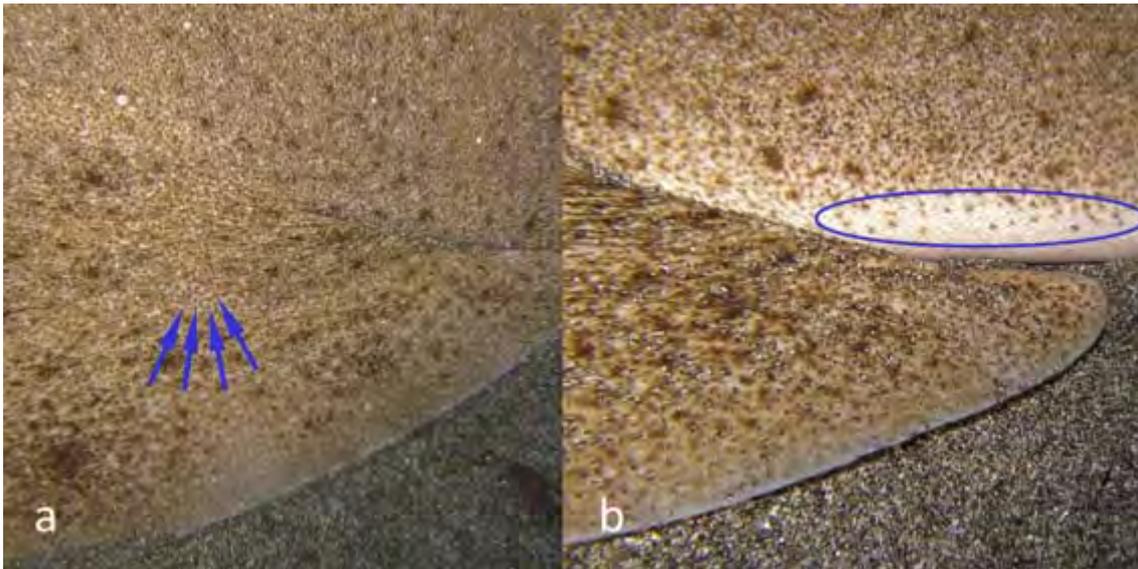


Figura 4.3: Patrón de a. pecas y b. pecas laterales de individuos de *S. squatina* isla de Gran Canaria.

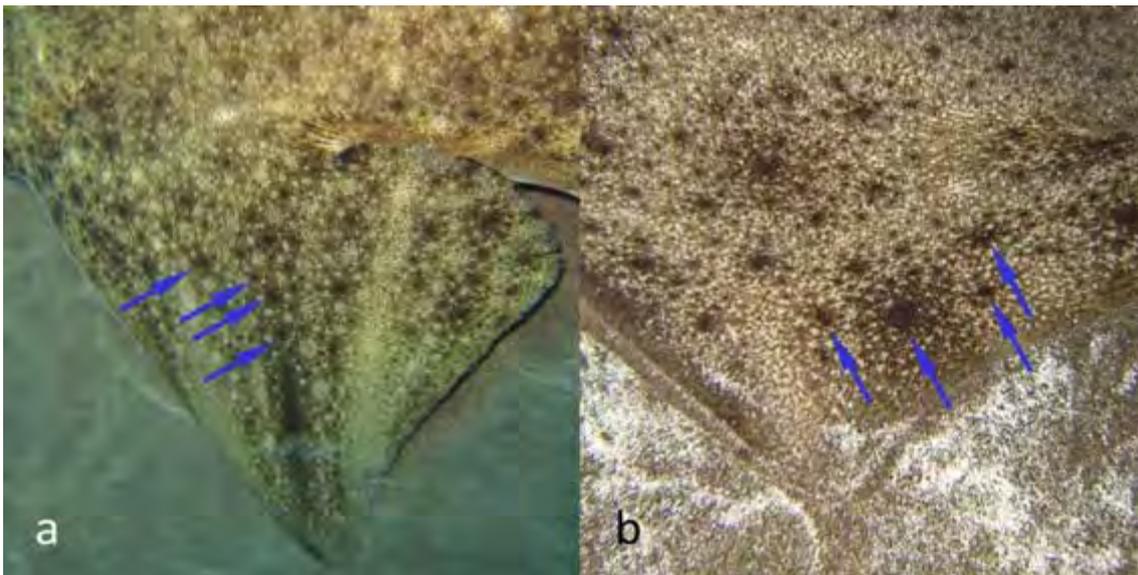
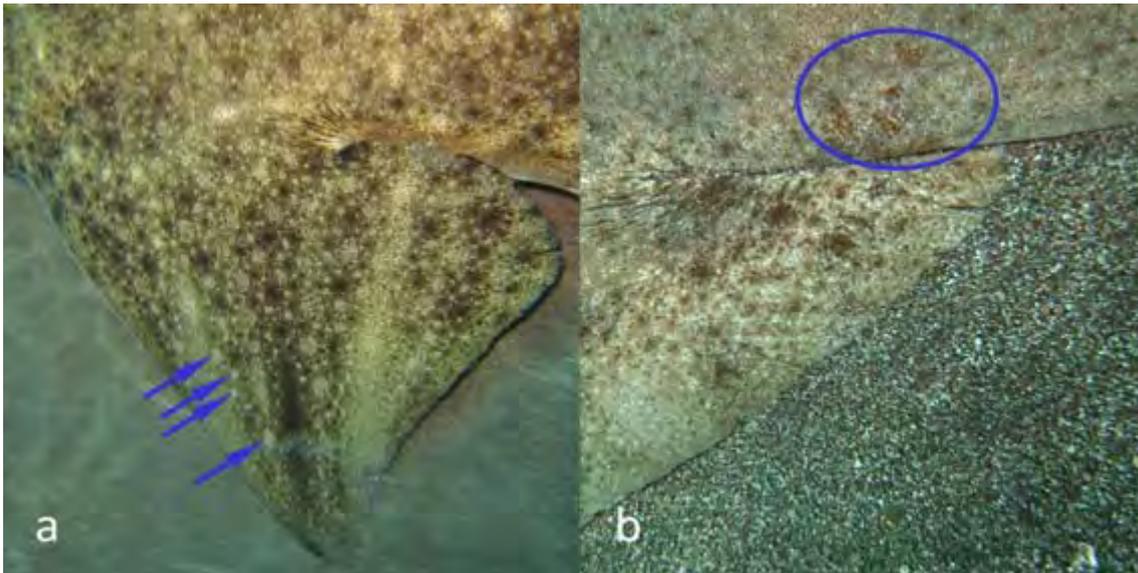


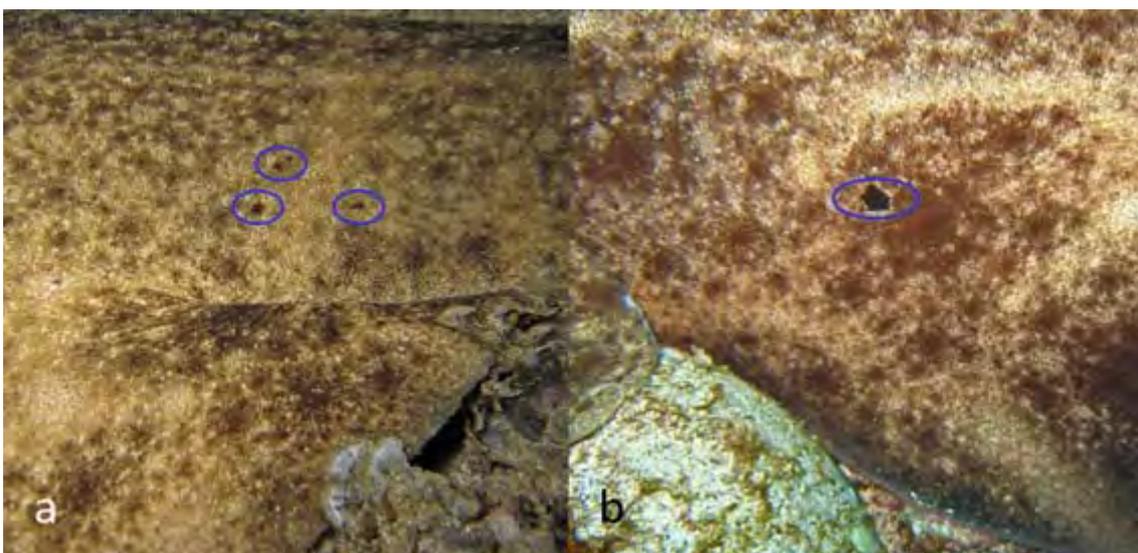
Figura 4.4: Patrón de manchas oscuras en a. la aleta pectoral y b. la aleta pelviana de individuos de *S. squatina*, isla de Gran Canaria.



**Figura 4.5:** Patrón de manchas **a.** claras y **b.** marrón claro de individuos de *S. squatina*, isla de Gran Canaria.

#### Lunares

Los lunares fueron identificados como manchas cutáneas, persistentes en la dermis y observados en toda la parte dorsal del cuerpo. De color marrón oscuro a negro con mayor intensidad que las pecas y manchas. De tamaño variable y forma con tendencia a la redondez (Figura 4.6).



**Figura 4.6:** Lunares en **a.** la cola y **b.** el dorso de individuos de *S. squatina*, isla de Gran Canaria.

### Muestras

Las muescas fueron identificadas como cortes cóncavos poco profundos en los márgenes de las aletas (Figura 4.7).



**Figura 4.7:** Muesca en el margen posventral de la aleta caudal de individuos de *S. squatina*, isla de Gran Canaria.

### Mellas

Las mellas fueron identificadas como cortes profundos de forma V-invertida sobre los márgenes posteriores y ápices de las aletas. Son más profundas en comparación con las muescas (Figura 4.8).

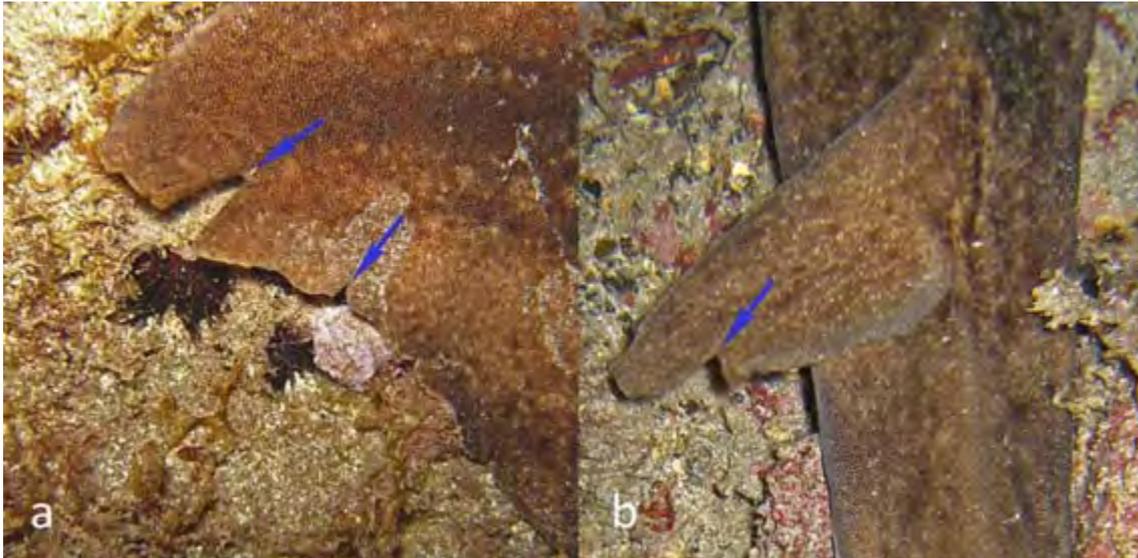
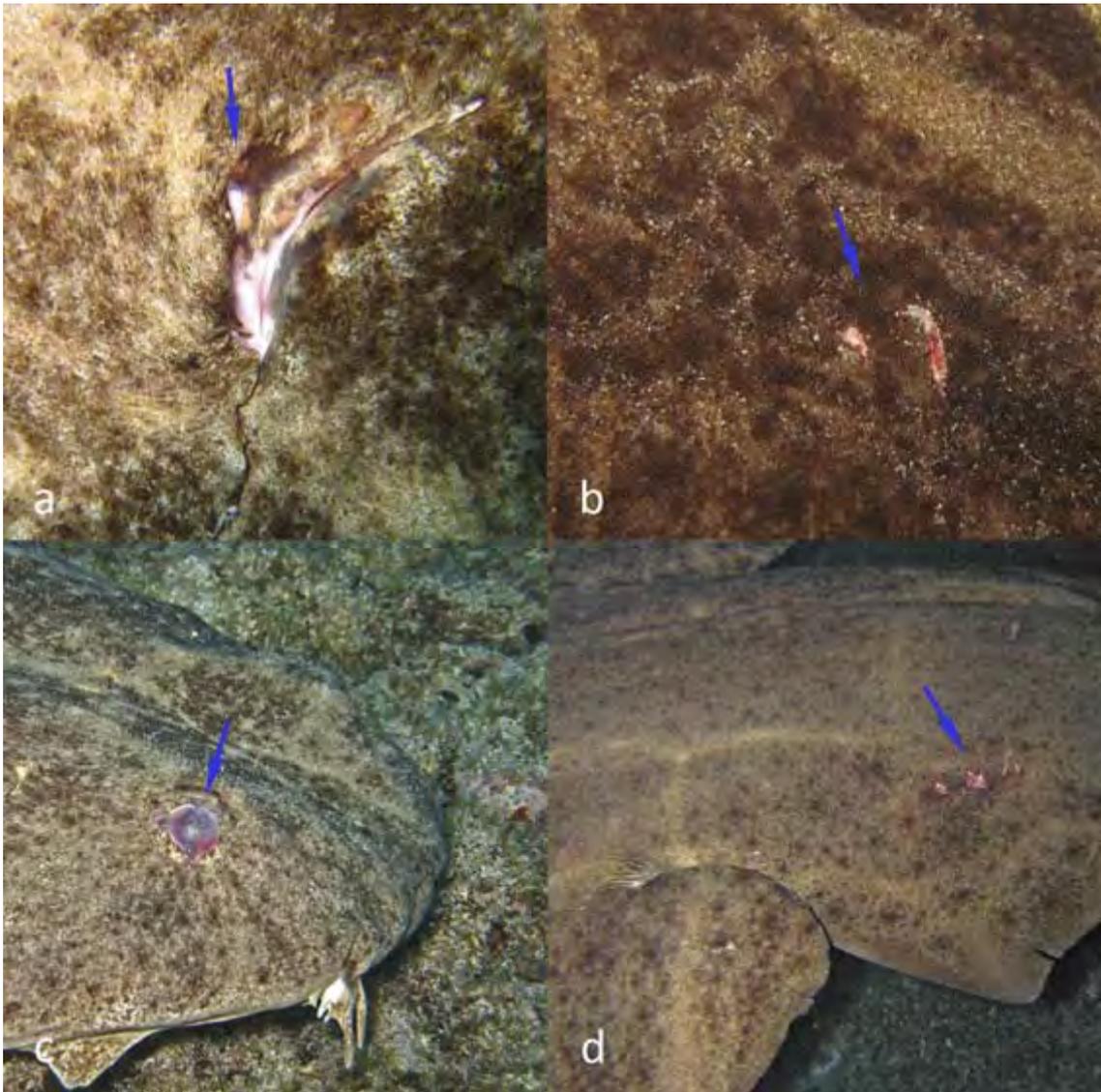


Figura 4.8: Mellas en el margen posterior de a. la aleta pelviana y b. la primera aleta dorsal de individuos de *S. squatina*, isla de Gran Canaria.

#### Heridas

Las heridas fueron identificadas como lesiones recientes, identificadas por estar abiertas o con rojez (Figura 4.9).



**Figura 4.9:** Heridas en **a.** la cabeza, **b.** la aleta pectoral, **c.** el ojo y **d.** la parte dorsal de individuos de *S. squatina*, isla de Gran Canaria.

### Mordeduras

Las mordeduras fueron identificadas como arrancamientos cóncavos pequeños. Realizadas por micropredadores, en los márgenes y ápices de las aletas (Figura 4.10). También se observaron líneas paralelas superficiales sobre la membrana de las aletas pectorales de las hembras, hechas probablemente por machos durante el apareamiento.

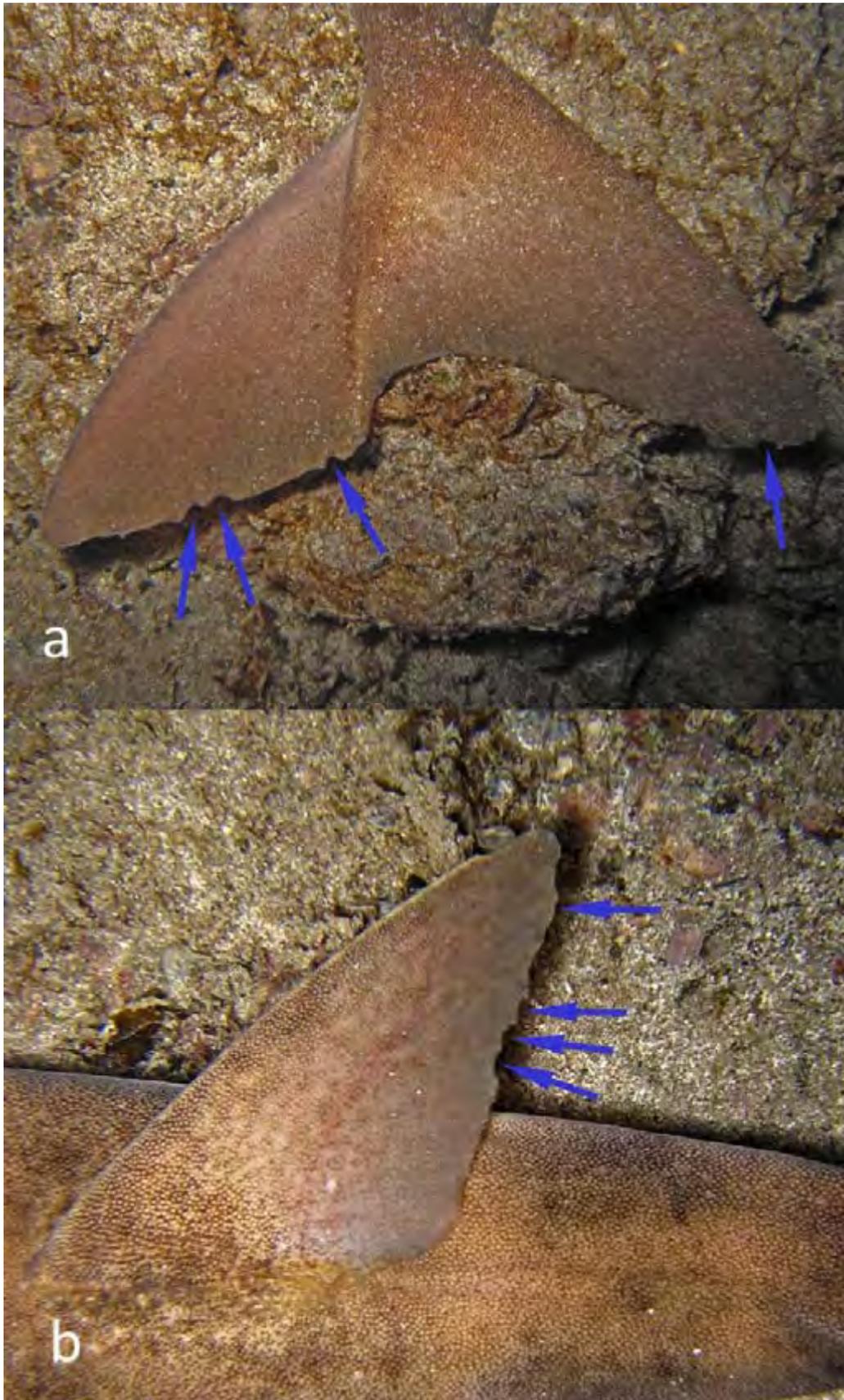
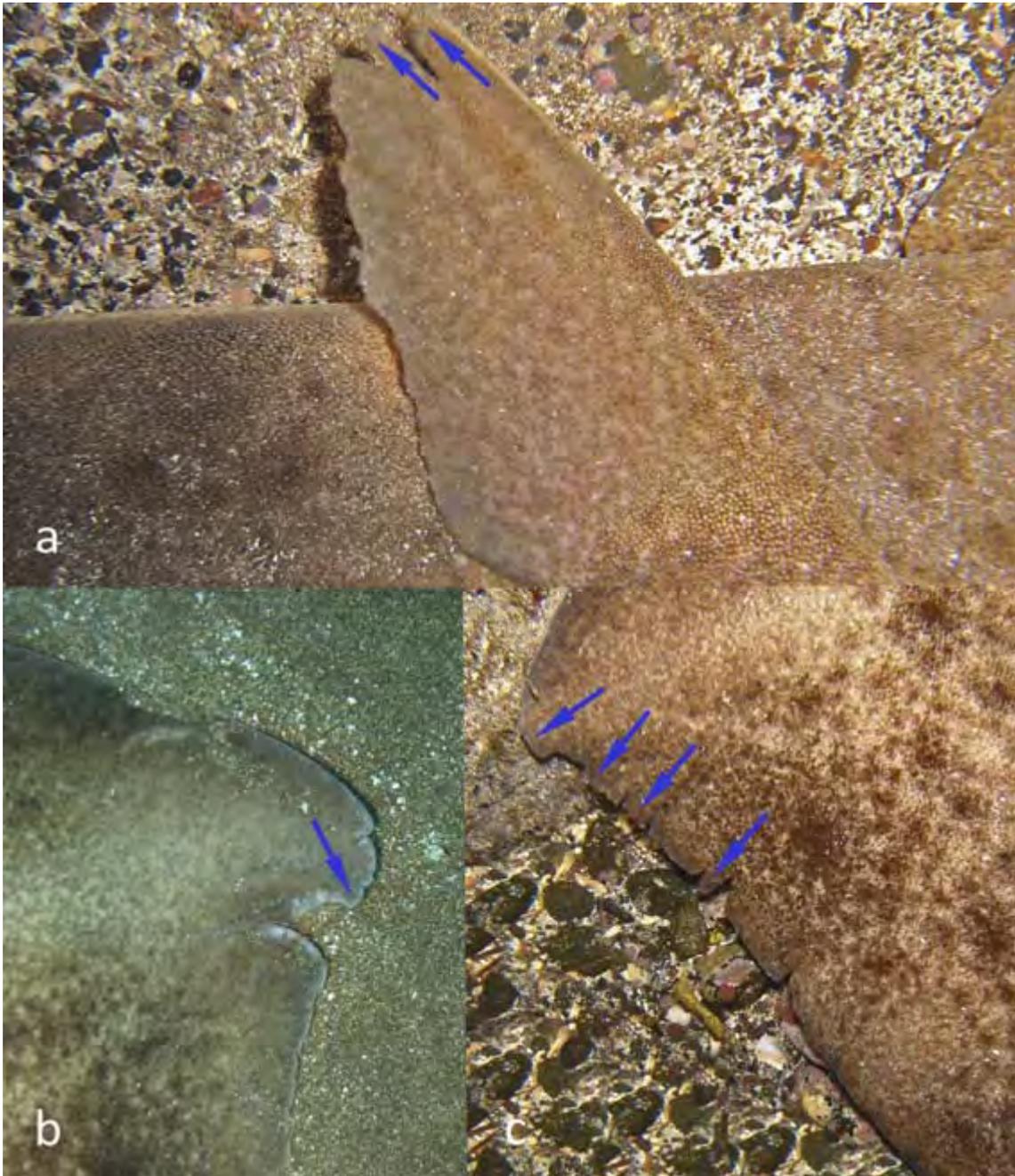


Figura 4.10: Mordeduras en los márgenes posteriores de a. la aleta caudal y b. la primera aleta dorsal de individuos de *S. squatina*, isla de Gran Canaria.

### Flecos

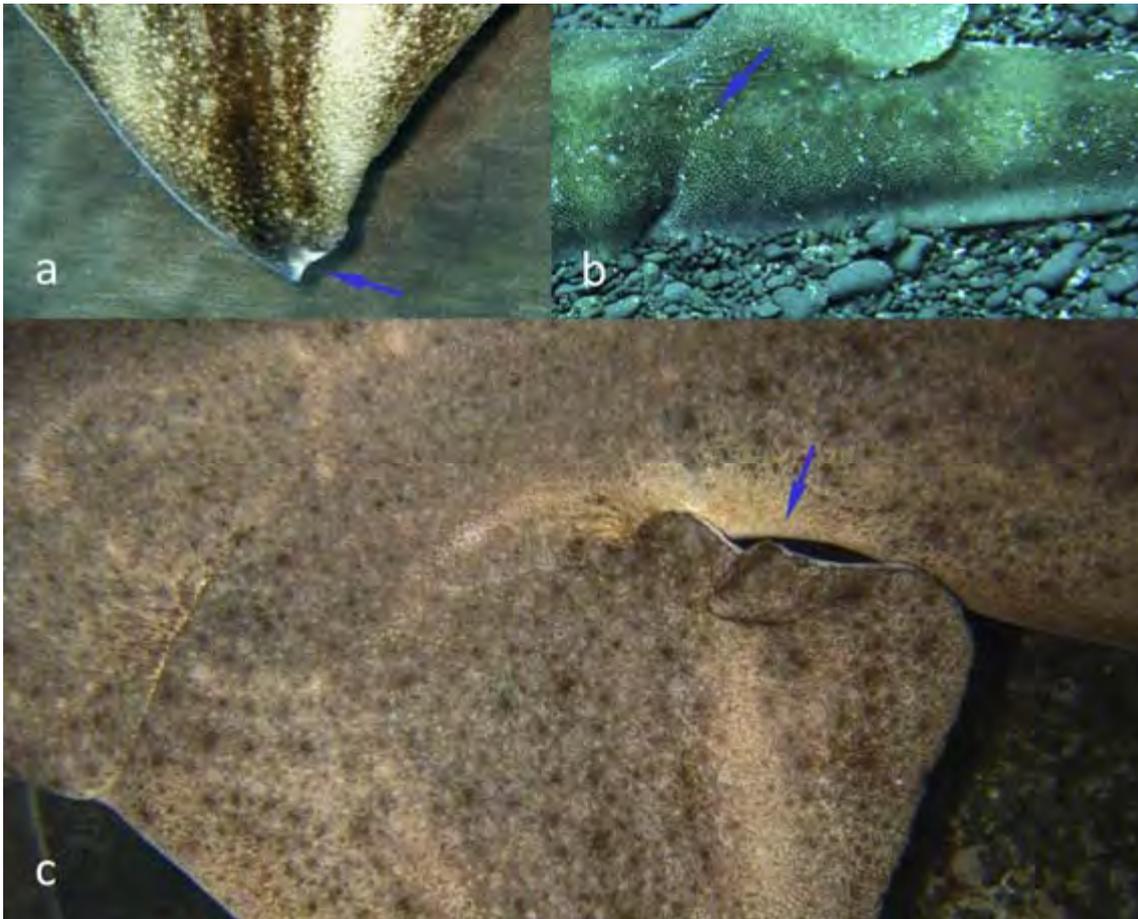
Los flecos fueron identificados como los márgenes posteriores y ápices de las aletas con algún tipo de lesión o desgaste. Su forma fue puntiaguda, redondeada o recta (Figura 4.11).



**Figura 4.11:** Flecos en a. el ápice y el margen posterior de la primera aleta dorsal, b. y c. el ápice y margen posterior de aletas pelvianas de individuos de *S. squatina*, isla de Gran Canaria.

### Cicatrices

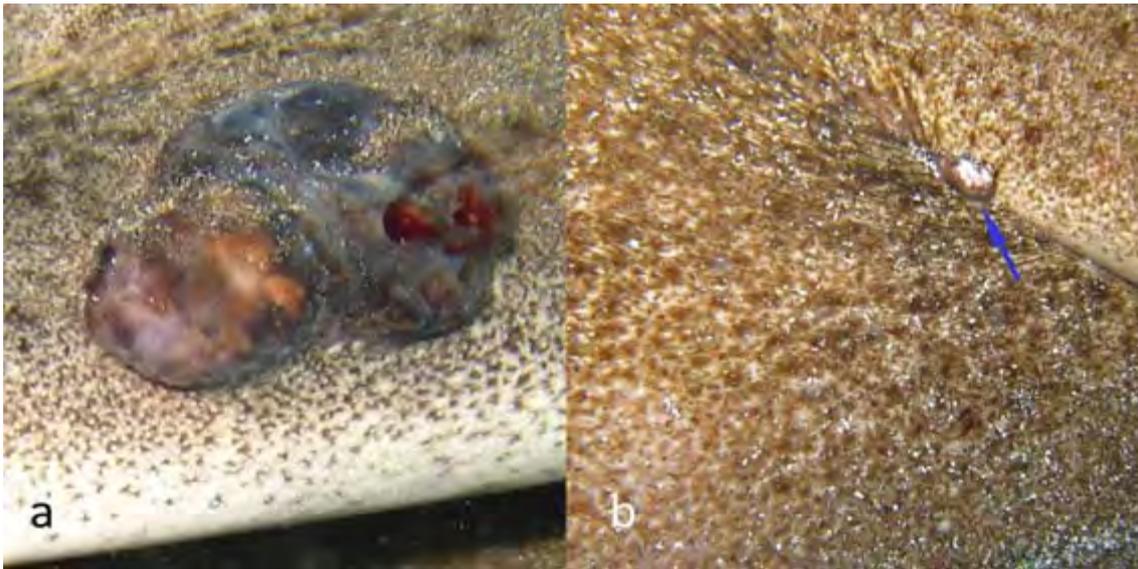
Las cicatrices fueron identificadas como las marcas o señales en la epidermis del resultado de una herida o lesión, ya curada. Su apariencia fue plana, abultada o hundida. En algunos casos se observó pérdida de coloración y de dentículos dérmicos (Figura 4.12).



**Figura 4.12:** Cicatrices en a. el ápice de aleta pectoral, b. la cola y c. la membrana próxima al margen interno de la aleta pectoral de individuos de *S. squatina*, isla de Gran Canaria.

### Protuberancias corporales

Las protuberancias corporales fueron identificadas como prominencias de la piel más o menos redondas, de diferente tamaño y distribución. Su coloración varía de grisácea, marrón a blanca (Figura 4.13).



**Figura 4.13:** Protuberancias corporales en **a.** cola y **b.** inserción de aleta pelviana de individuos de *S. squatina*, isla de Gran Canaria.

#### 4.3.3.2 Localización

Las pecas laterales se hallaron en igual proporción en ambos flancos de la cabeza, la cola y el pedúnculo caudal (Figura 4.14a). Los lunares se localizaron principalmente en el tronco (54.15%), pero también estuvieron presentes en las aletas pectorales (21.80%) y en la cola (24.05%) (Figura 4.14b). La mayoría de las muescas observadas se encontraron en la aleta caudal (41.74%) y en las aletas dorsales (34.56%), y en menor proporción en las aletas pectorales (9.23%) y pelvianas (14.47%) (Figura 4.14c). Las mellas se situaron primariamente en las aletas pectorales (38.57%) y pelvianas (34.39%) y en menor medida en la aleta caudal (17.06%) y en las aletas dorsales (9.98%) (Figura 4.14d). Las pocas heridas divisadas se localizaron principalmente en la cabeza (75%) (Figura 4.14e). La ubicación de las mordeduras fue similar para las aletas pectorales (23.17%), pelvianas (22.63%), dorsales (28.05%) y caudal (26.15%) (Figura 4.14f). Todas las mordeduras de cópula se registraron sobre las aletas pectorales (Figura 4.14g). Los flecos fueron observados en mayor porcentaje en las aletas pectorales (37.71%) que en las pelvianas (26.67%), caudal (24.24%) y dorsales (11.38%) (Figura 4.14h). Las cicatrices fueron avistadas principalmente en las aletas pectorales (85%) (Figura 4.14i), mientras que las protuberancias corporales se observaron en la parte posterior del cuerpo (Figura 4.14j).

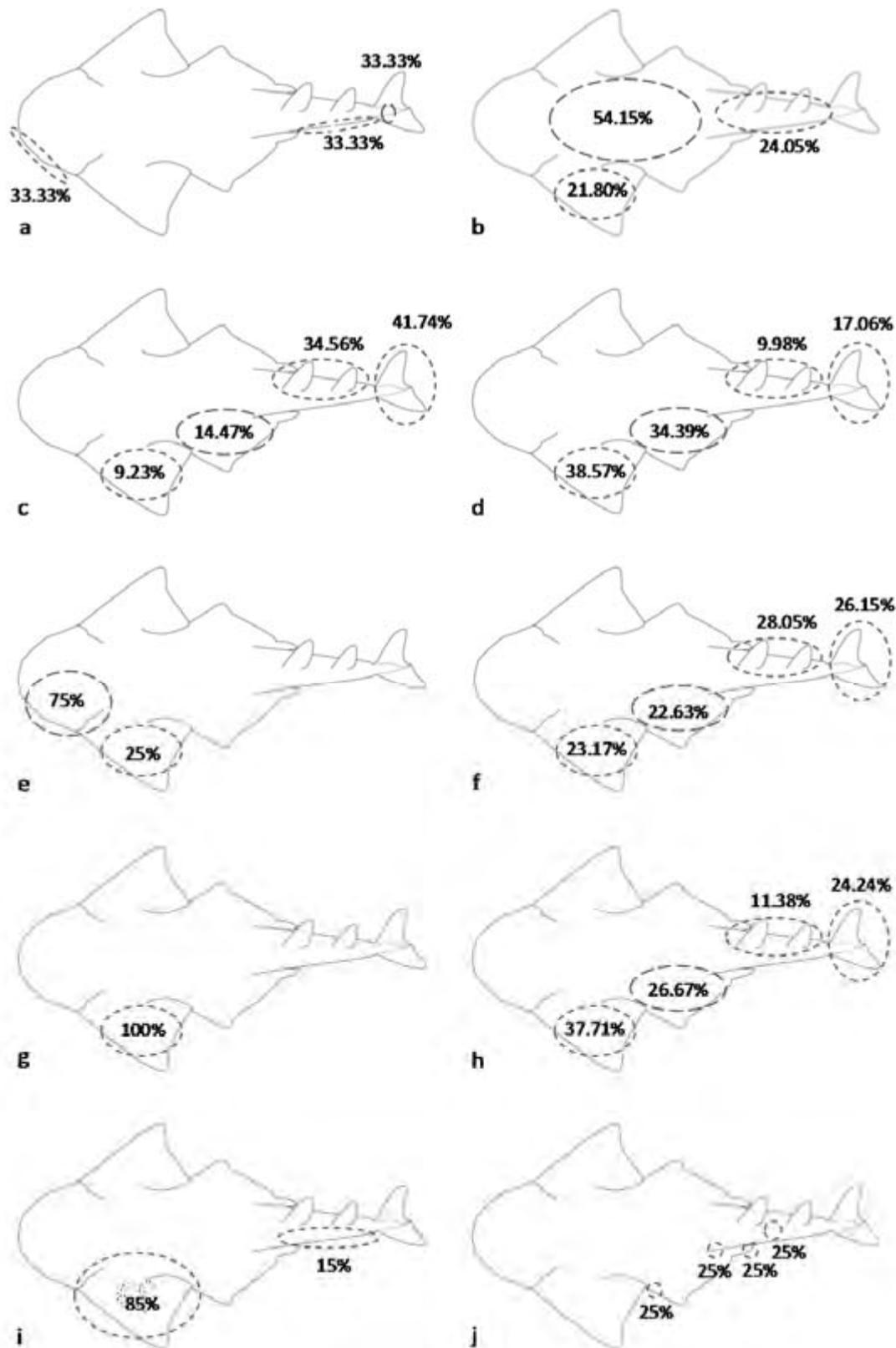


Figura 4.14: Proporción de la localización de a. pecas laterales, b. lunares, c. muescas, d. mellas, e. heridas, f. mordeduras g. mordeduras de cópula, h. flecos, i. cicatrices y j. protuberancias corporales de individuos de *S. squatina*, isla de Gran Canaria. Línea de trazos limita el área aproximada donde se observó la marca.

### 4.3.3.3 Prevalencia

Pocos individuos presentaron heridas (3), protuberancias corporales (4), manchas marrones (6), cicatrices (7), mordeduras de cópula (12) y lunares (27). Con excepción de las mordeduras de cópula, todos estos tipos de marcas se emplearon para identificar a todos los ejemplares que las presentaron. Más de la mitad de los individuos identificados exhibieron flecos (96) y muescas (106), que fueron utilizados en la caracterización en 74% (71) y 81.1% (86) de los casos respectivamente. Las mellas (141) y las mordeduras (158) fueron distintivas y utilizadas en la caracterización de la mayoría de individuos (95.2% (139) y 91.1% (144) respectivamente). Un total de 53 individuos tuvieron un patrón de pigmentación claro y 116 oscuro, caracterizándose todos los individuos por este tipo de marca. La prevalencia fue de uno para las manchas oscuras y claras, pecas y pecas laterales, no obstante pocos individuos se caracterizaron por ellas (2, 1, 2 y 2 respectivamente) (Tabla 4.3). Hasta 6 tipos de marcas fueron encontradas en un solo individuo, que permitieron caracterizarlo. La media de marcas por individuo utilizadas fue de 3.14 ( $\pm 1.15$  DE).

Tipo de marca	Prevalencia	Porcentaje de ind. identificados
Individuos claros	0.31	100.0
Individuos oscuros	0.69	100.0
Pecas	1.00	1.2
Patrón de manchas oscuras	1.00	1.2
Patrón de manchas claras	1.00	0.6
Manchas marrones	0.04	100.0
Lunares	0.16	100.0
Pecas laterales	1.00	1.2
Muecas	0.63	81.1
Mellas	0.87	95.2
Heridas	0.02	100.0
Mordeduras	0.94	91.1
Mordeduras de cópula	0.07	25.0
Flecos	0.57	74.0
Cicatrices	0.04	100.0
Protuberancias corporales	0.02	100.0

**Tabla 4.3:** Prevalencia de los diferentes tipos de marcas y proporción de individuos identificados con ellas, en *S. squatina*, isla de Gran Canaria.

#### 4.3.3.4 Persistencia

El análisis de las marcas escogidas para la identificación de los 18 tiburones reavistados mostró que la mayoría de ellas fueron persistentes entre 1 y 363 días (Tabla 4.4).

Las muescas (14), las mellas (15) y los flecos (13) fueron las marcas que caracterizaron la mayoría de los individuos reavistados. No se observó una variación significativa en las muescas, las mellas, las heridas, los flecos, las cicatrices y las protuberancias corporales. Algunas variaciones se produjeron en los lunares con un promedio de permanencia de 89.28% ( $\pm 28.34$ DE) y las mordeduras con un promedio de 89.50% ( $\pm 18.92$  DE) de permanencia. Se observaron bajos promedios de porcentaje de permanencia en el patrón de pigmentación (60.33% ( $\pm 34.31$ )), las pecas (35.66% ( $\pm 38.81$ )) y el patrón de manchas oscuras y claras (36.0 % ( $\pm 38.50$ )). Las mordeduras de cópula no se observaron después del primer avistamiento (Tabla 4.4). Secuencias de imágenes de un mismo individuo (principalmente de ejemplares en movimiento) mostraron variaciones en la presencia, ausencia, posición, tamaño y forma principalmente en las pecas, las manchas oscuras y claras, los lunares, las pecas laterales, las muescas, las mellas, las mordeduras y los flecos.

Sexo/Ind	D	Características	1-A	U-A	% P
♀1	2	Flecos	6	6	100
		Mellas	4	4	100
		Mordeduras	13	13	100
		Muecas	1	1	100
		Lunares	2	2	100
		Cicatriz	P	P	100
		Patrón de pigmentación	C	C	80
		Patrón de pecas	-	CA	25
		Patrón de manchas oscuras y claras	-	CA	25
♂2	5	Mella	1	1	100
		Patrón de pigmentación	O	O	80
		Patrón de pecas	-	CA	10
		Patrón de manchas oscuras y claras	-	CA	10
♀3	346	Flecos	6	6	100
		Mellas	6	6	100
		Mordeduras	5	5	100
		Muecas	6	6	100
		Lunares	9	9	100
		Patrón de pigmentación	O	C	10
		Patrón de pecas	-	CA	5
		Patrón de manchas oscuras y claras	-	CA	5
♀4	363	Flecos	4	4	100
		Mellas	4	4	100
		Mordeduras	11	13	85
		Muecas	4	4	100
		Lunares	8	3	25
		Protuberancia corporal	P	P	100
		Patrón de pigmentación	C	O	0
		Patrón de pecas	-	CA	0
		Patrón de manchas oscuras y claras	-	CA	5
♀5	12	Mellas	5	5	100
		Mordeduras	2	2	100
		Patrón de pigmentación	C	O	0
		Patrón de pecas	-	CA	10
		Patrón de manchas oscuras y claras	-	CA	10

**Tabla 4.4:** Permanencia de las marcas de los individuos reavistados de *S. squatina*, isla de Gran Canaria. Individuo (Ind), días desde el primer hasta el último avistamiento (D), primer avistamiento (1-A), ultimo avistamiento (U-A), porcentaje de permanencia (% P), presente (P), oscuro (O), claro (C), cambios (CA) y sin cambios (SCA).

Sexo/Ind	D	Características	1-A	U-A	% P
♂6	164	Flecos	5	5	100
		Mellas	2	2	100
		Mordeduras	2	2	100
		Muecas	7	7	100
		Patrón de pigmentación	O	O	50
		Patrón de pecas	-	CA	50
		Patrón de manchas oscuras y claras	-	CA	50
♂7	21	Flecos	2	2	100
		Mordeduras	5	5	100
		Muecas	3	3	100
		Patrón de pigmentación	O	C	10
		Patrón de pecas	-	CA	10
		Patrón de manchas oscuras y claras	-	CA	10
♀8	101	Flecos	12	12	100
		Mellas	15	15	100
		Mordeduras	4	4	100
		Muecas	4	4	100
		Patrón de pigmentación	O	O	80
		Patrón de pecas	-	CA	80
		Patrón de manchas oscuras y claras	-	CA	80
♀9	6	Flecos	3	3	100
		Mellas	6	6	100
		Patrón de pigmentación	O	O	50
		Patrón de pecas	-	CA	0
		Patrón de manchas oscuras y claras	-	CA	0
♀10	103	Cicatriz	P	P	100
		Herida	P	P	100
		Lunar	1	1	100
		Patrón de pigmentación	O	O	50
		Patrón de pecas	-	CA	0
		Patrón de manchas oscuras y claras	-	CA	0

**Tabla 4.4:** Continuación: Permanencia de las marcas de los individuos reavistados de *S. squatina*, isla de Gran Canaria. Individuo (Ind), días desde el primer hasta el último avistamiento (D), primer avistamiento (1-A), último avistamiento (U-A), porcentaje de permanencia (% P), presente (P), oscuro (O), claro (C), cambios (CA) y sin cambios (SCA).

Sexo/Ind	D	Características	1-A	U-A	% P
♀11	141	Muesca	1	1	100
		Lunar	1	1	100
		Patrón de pigmentación	O	O	80
		Patrón de pecas	-	CA	70
		Patrón de manchas oscuras y claras	-	CA	70
♀12	1	Mordeduras	4	4	100
♀13	1	Flecos	6	6	100
		Mellas	11	11	100
		Muecas	3	3	100
		Patrón de pigmentación	O	O	100
♀14	134	Flecos	2	2	100
		Mellas	9	9	100
		Muesca	1	1	100
		Protuberancia corporal	P	P	100
		Patrón de pigmentación	O	O	90
♀15	3	Mellas	5	5	100
		Muesca	1	1	100
		Lunar	1	1	100
		Patrón de pigmentación	O	O	70
		Patrón de pecas	-	CA	0
		Patrón de manchas oscuras y claras	-	CA	0
♀16	4	Flecos	7	7	100
		Mellas	4	4	100
		Muecas	11	11	100
		Mordeduras	6	10	60
		Patrón de pigmentación	C	C	80
		Patrón de pecas	-	CA	80
		Patrón de manchas oscuras y claras	-	CA	80

**Tabla 4.4:** Continuación: Permanencia de las marcas de los individuos reavistados de *S. squatina*, isla de Gran Canaria. Individuo (Ind), días desde el primer hasta el último avistamiento (D), primer avistamiento (1-A), último avistamiento (U-A), porcentaje de permanencia (% P), presente (P), oscuro (O), claro (C), cambios (CA) y sin cambios (SCA).

Sexo/Ind	D	Características	1-A	U-A	% P
♀17	45	Flecos	5	5	100
		Mellas	2	2	100
		Mordeduras	6	12	50
		Muestras	6	6	100
		Herida	P	P	100
		Mancha marrón	1	1	100
		Patrón de pigmentación	O	O	95
		Patrón de pecas	-	CA	95
		Patrón de manchas oscuras y claras	-	CA	95
♀18	19	Flecos	7	7	100
		Mellas	7	7	100
		Muestras	3	3	100
		Protuberancia corporal	P	P	100
		Patrón de pigmentación	C	C	100
		Patrón de pecas	-	SCA	100
		Patrón de manchas oscuras y claras	-	SCA	100

**Tabla 4.4:** Continuación: Permanencia de las marcas de los individuos reavistados de *S. squatina*, isla de Gran Canaria. Individuo (Ind), días desde el primer hasta el último avistamiento (D), primer avistamiento (1-A), último avistamiento (U-A), porcentaje de permanencia (% P), presente (P), oscuro (O), claro (C), cambios (CA) y sin cambios (SCA).

#### 4.3.3.5 Evaluación de otras características

Evaluación de la variabilidad intraespecífica y en el tiempo, la complejidad, la visibilidad *in situ* y en la fotografía y la utilidad de las marcas en la identificación individual de *S. squatina* (Tabla 4.5).

Tipo de marca	Utilidad	Visibilidad en la fotografía	Visibilidad <i>in situ</i>	Complejidad	Variabilidad en el tiempo	Variabilidad intraespecífica
Patrón de pigmentación	Ninguna	Alta	Alta	Alta	Alta	Alta
Patrón de pecas	Baja	Moderado	Baja	Alta	Alta	Alta
Pecas laterales	Baja	Baja	Baja	Alta	Moderada	Alta
Patrón de manchas oscuras	Baja	Moderado	Baja	Alta	Alta	Alta
Patrón de manchas claras	Baja	Moderado	Baja	Alta	Alta	Alta
Manchas marrones	Alta	Moderado	Moderada	Baja	Ninguna	Alta
Lunares	Alta	Moderado	Moderada	Moderada	Moderada	Alta
Muestras	Alta	Moderado	Moderada	Baja	Moderada	Alta
Mellas	Alta	Moderado	Moderada	Baja	Moderada	Alta
Heridas	Alta	Moderado	Moderada	Baja	Moderada	Alta
Mordeduras	Moderada	Moderado	Moderada	Moderada	Moderada	Moderada
Mordeduras de cópula	Ninguna	Moderado	Moderada	Alta	Moderada	Alta
Flecos	Alta	Moderado	Moderada	Moderada	Moderada	Alta
Cicatrices	Alta	Moderado	Moderada	Moderada	Ninguna	Alta
Protuberancias corporales	Alta	Alta	Alta	Moderada	Ninguna	Alta

**Tabla 4.5:** Características valoradas de los diferentes tipos de marcas evaluadas de *S. squatina*, isla de Gran Canaria.

## 4.4 DISCUSIÓN

### 4.4.1 Identificación individual de ejemplares

En este estudio, la mitad de los individuos avistados no se caracterizaron individualmente. Bien sea porque fue imposible fotografiarlos, se desecharon sus fotografías o no presentaron ninguna característica destacable. Esto es un problema inherente en estudios con individuos en vida silvestre y puede ser un obstáculo menor o mayor dependiendo del objetivo y período del estudio. No todas las especies son susceptibles a ser reconocidas individualmente, ni todos los individuos de las especies aptas, son identificables (Marshall & Pierce 2012). Ya sea porque los animales no poseen marcas distintivas o porque los ejemplares aún están en desarrollo. Mientras que unos tienen marcas muy grandes o evidentes, otros no las tienen o son poco conspicuas. Del mismo modo, no todos los individuos de una población son aseguibles fotográficamente. Aunque incluso un solo individuo puede proporcionar información útil (Bonfil *et al.* 2005; Fitzpatrick *et al.* 2006). En *A. narinari* (Corcoran & Gruber 1999), *R. typus* (Meekan *et al.* 2006), *C. carcharias* (Domeier & Nasby-Lucas 2007), *S. fasciatum* (Dudgeon *et al.* 2008), *M. alfredi* (Marshall *et al.* 2011) y *T. obesus* (Whitney *et al.* 2011) han reportado que todos los individuos avistados fueron reconocibles individualmente. Sin embargo, en *G. cirratum* solo el 54.8% de los individuos fueron identificables (Castro & Rosa 2005).

### 4.4.2 Individuos reavistados

Los reavistamientos permitieron analizar la persistencia y la variabilidad en el tiempo de las marcas y por ende su utilidad en la caracterización individual, que se discutirá en el siguiente apartado. Las implicaciones ecológicas se discutirán en el capítulo 5.

### 4.4.3 Marcas

El principio utilizado para la identificación individual es caracterizar los ejemplares con marcas que son únicas para cada individuo y permanentes en el tiempo, con el fin de reconocerlos con certeza en caso de reavistamiento (Pollock *et al.* 1990). Para esto no solo es necesario analizar cada tipo de marca en estas dos premisas, también es importante evaluar la localización, la prevalencia, singularidad individual, la complejidad, la visibilidad en el campo y en las fotografías, la persistencia en las diferentes clases de edad, la facilidad de fotografiar y la utilidad de la marca. Características que son únicas para cada especie y dependerán en gran medida de las condiciones del hábitat donde se desarrollen. Lo anterior permite optimizar los encuentros y obtener fotografías de marcas que son potencialmente más útiles en la identificación individual. Además, se genera un registro que puede ser examinado y comparado en cualquier momento.

Los individuos observados de *S. squatina* presentaron una considerable variedad de marcas potenciales para identificarles. Las marcas naturales se limitaron al patrón de coloración, pecas, pecas laterales, manchas y lunares. El resto de las marcas fueron causadas por agentes externos lo que las hace susceptibles a sufrir cambios en el tiempo. Sin embargo, estas marcas fueron más consistentes en el periodo de estudio en comparación con la mayoría de las marcas naturales. En general, las marcas que tuvieron una prevalencia total fueron naturales, pero fueron poco confiables por los cambios que sufrieron. Las marcas con una alta prevalencia no fueron naturales y sufrieron pocos cambios. Las marcas relativamente estables, tampoco fueron naturales, pero presentaron una prevalencia baja.

Todos los individuos avistados fueron caracterizables por su patrón de pigmentación, que fue diferente entre individuos, pero variable en un mismo ejemplar a lo largo de los diferentes reavistamientos. Los cambios fueron desde sutiles a drásticos, permutando su patrón de pigmentación oscuro a claro o viceversa. En consecuencia, este tipo de marca no es una característica estable y no permite la identificación individual en *S. squatina* de una manera confiable. Los elasmobranquios tienen la capacidad de experimentar cambios de color en respuesta a estímulos luminosos (Kemp 1999). Estos cambios son consecuencia de la contracción y la expansión de melanóforos en la dermis y epidermis. Respuestas con cambios de pigmentación a diferentes ambientes han sido observadas en *S. squatina* por

Budker (1936), Hogben (1936), Wykes (1936) y Yarrel (1836). Por esto, es probable que el patrón de pigmentación de los individuos avistados esté relacionado más con el color del hábitat donde se encuentran como una estrategia de camuflaje, que como una característica individual. Diferencias en la coloración debido al dimorfismo sexual fue descartado por Osaer (2009) y no observado en este estudio. Compagno *et al.* (2005) sugirieron un cambio ontogénico en el patrón de pigmentación de *S. squatina*. Sin embargo, en este estudio se observaron individuos oscuros y claros en todas las clases de edad y en ambos sexos. En otras especies de elasmobranquios el patrón de coloración ha sido la característica más confiable y la base en la identificación individual de *C. carcharias* (Domeier & Nasby-Lucas 2007), *M. alfredi* (Kitchen-Wheeler 2010; Marshall & Bennett 2010b) y probablemente *M. birostris*.

El patrón de pecas y manchas en *S. squatina* pueden ser muy complejos y distintivos, así como variables a nivel individual. Esta inestabilidad está estrechamente relacionada con el patrón de coloración. Tanto las pecas, como las manchas oscuras y claras cambiaron en su tamaño e intensidad, llegando a desaparecer por la sobreposición de una con otras en individuos muy oscuros. En ejemplares claros el patrón de pecas fue altamente contrastado y por lo tanto fácilmente observable. Sin embargo, fue muy complejo y difícil de caracterizar. Además, supeditado a la variabilidad del patrón de coloración. Tomando en cuenta lo anterior, estos tipos de marcas no son útiles en la identificación individual. No obstante, en *S. californica*, Fouts (1995) empleó el patrón de pigmentación y pecas sobre la membrana de la primera aleta dorsal como identificación individual. Con esta marca identificó 35 individuos, de los cuales constató que en seis no hubo cambios aparentes en su patrón de pigmentación y pecas. En otros elasmobranquios con marcas similares como en *C. taurus* (Van Tienhoven *et al.* 2007; Bansemer & Bennett 2008, 2009), *R. typus* (Arzoumanian *et al.* 2005; Meekan *et al.* 2006; Graham & Roberts 2007), *S. fasciatum* (Dudgeon *et al.* 2008) y *A. narinari* (Corcoran & Gruber 1999) fue utilizada como la característica principal para diferenciar cada individuo.

Los patrones de pigmentación, manchas y rayas han sido utilizados con éxito en la identificación de individuos de especies con un color base relativamente saturado y uniforme que contrasta con las manchas, rayas u otra coloración estable y definida en áreas específicas del cuerpo (p. ej. Barker & Williamson 2010; Couturier *et al.* 2011; Rowat *et al.*

2011). Sin embargo, *S. squatina* presentó un color base compuesto y poco saturado, además de un complejo y permutable patrón de pigmentación, pecas y manchas, que no permite emplearlos como características de identificación individual.

Las manchas marrón claro y las protuberancias corporales fueron marcas con una baja prevalencia, poco complejas y fácilmente distinguibles. Aunque podrían ser poco visibles en individuos con un patrón de pigmentación oscuro. Con este tipo de marcas se identificaron individuos de *S. squatina* sin ambigüedad alguna.

Las pecas laterales son marcas complejas, con una alta prevalencia y variabilidad intraespecífica, pero difíciles de observar y fotografiar, por lo cual se caracterizaron pocos individuos con ellas. El hecho que *S. squatina* permanezca largos periodos enterrado o en reposo y cuando está en movimiento nade cerca del fondo, obstaculiza su obtención. Además, al ser asimétricas y localizarse en la parte lateral del cuerpo, implica realizar fotografías de ambos laterales de cada tiburón o siempre escoger el mismo flanco para no incurrir en errores en la identificación. En la mayoría de los casos esto no es posible. Por ello, este tipo de marca fue de poca utilidad.

Los lunares fueron marcas útiles, muy singulares, con una baja prevalencia y fácilmente reconocibles, principalmente en ejemplares con un patrón de pigmentación claro. Sin embargo, moderadamente condicionados a ser poco distintivos en individuos con un patrón de pigmentación oscuro.

Las muescas, las mellas y los flecos fueron marcas con poca complejidad, alta prevalencia, moderadamente visibles, constantes en el tiempo de estudio y con la mayoría de los individuos que las presentaron identificados por ellas. Estas marcas fueron más patentes entre más grandes y/o profundas. Sin embargo, existe la posibilidad de incorporaciones progresivas de nuevas marcas de este tipo. Además, cambios en las más pequeñas y poco profundas, así como modificaciones por micropredación. Por otra parte, pueden ser no visibles o presentar ambigüedad en individuos en movimiento. Por ello no serían recomendables en estudios a largo plazo.

Las heridas y cicatrices observadas fueron evidentes y distinguibles con una baja prevalencia y sin grandes cambios, incluso cuando las primeras se curaron. Estos tipos de marcas fueron

óptimos como caracteres de identificación durante este estudio. Sin embargo, la acción natural de curación conlleva a un cambio en la apariencia de la marca o a su desaparición. Principalmente en heridas superficiales o que implican poca pérdida de tejido. Por esto, las heridas profundas o que tengan una pérdida importante de tejido serían las que probablemente sean persistentes a largo plazo. Graham & Roberts (2007) observaron que las heridas sobre el cuerpo de *R. typus* que no incluyeron pérdida de tejido dejaron cicatrices poco visibles. En *S. squatina* no se observó regeneración de tejido dañado como en otros elasmobranquios (p. ej. Reif 1978; Domeier & Nasby-Lucas 2007; Buray *et al.* 2009; Anderson *et al.* 2011).

Las mordeduras resultaron ser patrones reconocibles, moderadamente complejos y con la mayoría de los individuos que las poseían caracterizados por ellos. Sin embargo, tuvieron una persistencia moderada por la aparición de nuevas mordeduras en tres individuos reavistados. La posibilidad de presentar mordeduras es alta para cualquier individuo, ya que la prevalencia fue de más del 90%. Existe también la posibilidad que las ya existentes se vean modificadas al sufrir otras mordeduras por micropredadores. Los cambios en la persistencia de las mordeduras no implicaron individuos irreconocibles o ambiguos. Estos presentaron otros tipos de marcas que permitieron su identificación. Sin embargo, sería conveniente observar la evolución de las mordeduras a mediano y largo plazo. Lo anterior hace menos objetivas estas marcas para la identificación que las muescas, las mellas, y los flecos.

Las muescas, las mellas, los flecos, las mordeduras, las heridas y las cicatrices han sido marcas utilizadas con relativo éxito ya sea, como características primarias o complementarias en la mayoría de los estudios de identificación individual de especies de elasmobranquios como *C. carcharias* (Anderson & Goldman 1996; Gubili *et al.* 2009), *A. narinari* (Corcoran & Gruber 1999), *C. maximus* (Sims *et al.* 2000), *G. cirratum* (Castro & Rosa 2005), *C. melanopterus* (Porcher 2005), *O. ornatus* (Carraro & Gladstone 2006), *R. typus* (Meekan *et al.* 2006; Graham & Roberts 2007), *C. taurus* (Bansemer & Bennett 2008), *S. fasciatum* (Dudgeon *et al.* 2008), *N. acutidens* (Buray *et al.* 2009), *M. alfredi* (Kitchen-Wheeler 2010; Marshall *et al.* 2011) y *G. cuvier* (Read 2010).

Las mordeduras de cópula al ser lesiones superficiales no perduraron en el tiempo. Estas marcas no fueron visibles en aproximadamente un mes desde la observación inicial.

Dejando marcas poco a nada visibles e indicando que se curan rápido, descartándolas así como una marca de identificación individual. Sin embargo, pueden ser útiles para la determinación del inicio del periodo de apareamiento y posibles zonas donde ocurre. En este estudio las mordeduras de cópula se observaron desde finales de noviembre hasta finales de marzo, que coincide con el periodo reproductor para *S. squatina* establecido por Osaer (2009). En otras especies de elasmobranquios este tipo de marca, aunque fueron lesiones mayores, se encontró la misma tendencia, pero permaneciendo durante varios meses en algunas especies (p. ej. Bansemer & Bennett 2008).

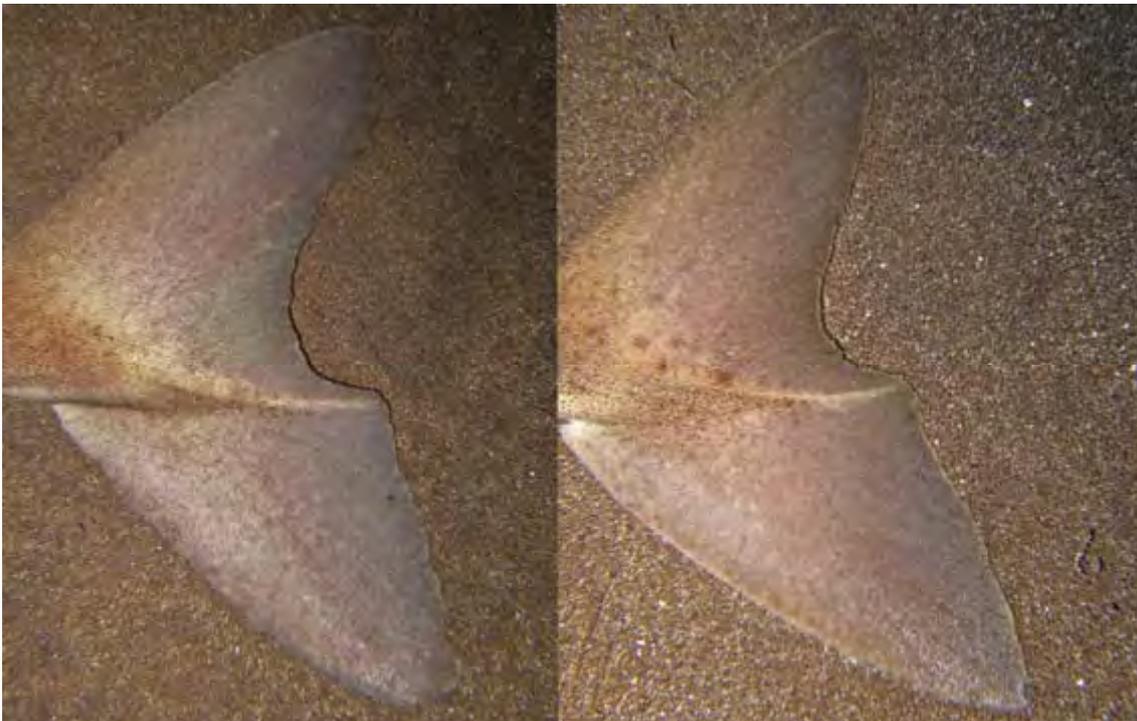
Con la evaluación de los diferentes tipos de marcas escogidas para caracterizar cada individuo avistado de *S. squatina* se descartó el patrón de pigmentación, el patrón de pecas, el patrón de manchas oscuras y claras, las pecas laterales y las mordeduras de cópula. Se tomó con precaución las manchas marrones claras, los lunares, las muescas, las mellas, los flecos y las mordeduras. Se consideraron con reserva las heridas, las cicatrices y las protuberancias corporales. En este estudio no se encontró ninguna marca que por sí sola fuera confiable. En la mayoría de los casos, se utilizó la combinación de varias marcas ubicadas en múltiples zonas en el cuerpo, más el sexo y parámetros biométricos (LT, incluidos TOW y P2W) para individuos adultos en la identificación individual. Lo que permite que la identificación sea más fácil y precisa. Por otra parte, este estudio fue corto en relación con la esperanza de vida que al menos puede ser de 12 años (Quigley 2006). Incluso casi el triple basados en lo reportado para otra especie de *Squatina* (Cailliet *et al.* 1992). Por lo tanto, es posible que las marcas factibles para la identificación de individuos cambien a largo plazo y presenten implicaciones diferentes.

Las aletas dorsales variaron entre triangulares, más o menos alargadas y muy claras, en ocasiones translucidas (observándose las venas cutáneas) a oscuras (Figura 4.15). La concavidad del margen postdorsal de la aleta caudal fue variable. La forma de los ápices de la aleta varió entre redondeados a puntudos. La pigmentación fue muy clara a oscura (Figura 4.16). La forma de estas aletas se evaluó inicialmente como una marca. Sin embargo, fueron descartadas ya que, aunque presentaron una variabilidad intraespecífica moderada a simple vista y prevalente en todos los individuos, la mutabilidad en la forma fue considerable según el ángulo con que se tomó la fotografía, la posición y la actividad del individuo. Además, estas aletas tienen una alta tasa de micropredación supeditándolas a

sufrir cambios en la forma. Adicionalmente, Osaer (2009) describió cambios ontogénicos en la forma de todas las aletas para la especie. En contraste, Anderson *et al.* (2011) y Chapple *et al.* (2011) emplearon con éxito la morfología de la aleta dorsal de *C. carcharias* como marca de identificación individual a largo plazo (hasta 22 años) complementadas con características secundarias (p. ej. etiquetas permanentes, cicatrices y mutilaciones).

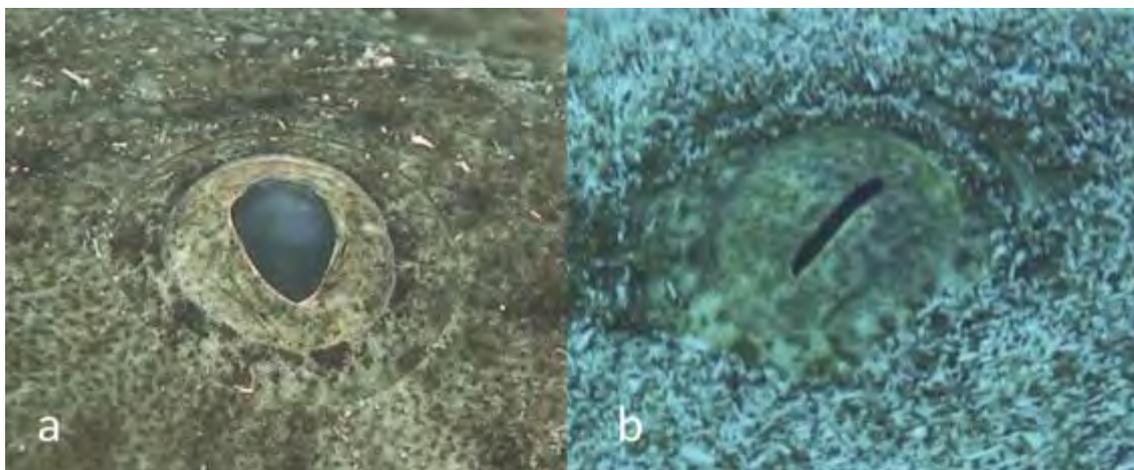


Figura 4.15: Formas de las aletas dorsales de individuos de *S. squatina*, isla de Gran Canaria.



**Figura 4.16:** Formas de la aleta caudal de individuos de *S. squatina*, isla de Gran Canaria.

El patrón de pecas y de coloración del parpado y el iris también fueron evaluados como una marca potencial. Sin embargo, la dilatación de la pupila en ambientes oscuros, abarcando casi la totalidad de la superficie del iris y los cambios en el patrón de pecas del parpado, la descartó como marca. Aunque, la motivación principal de su eliminación estuvo enmarcada en el alto grado de invasión y perturbación del método de obtención de la fotografía (Figura 4.17).



**Figura 4.17:** Ojos con pupila **a.** dilatada parcialmente y **b.** sin dilatar de individuos de *S. squatina*, isla de Gran Canaria.

Otras dificultades añadidas detectadas en la obtención de las fotografías están relacionadas con el comportamiento de la especie, su posición, la inestabilidad del medio y el alcance de la cámara. Así como, fotografías parciales y truncadas de los individuos y la refracción de la luz en la superficie de los ejemplares fotografiados. La calidad de las fotos estuvo determinada principalmente por las diferentes condiciones ambientales adversas como el mar de fondo, corriente, partículas en suspensión, baja visibilidad y luz natural. Todo lo anterior resultó en el rechazo de muchas fotografías o influyendo en la velocidad del análisis así como en la comparación. En muchas ocasiones la perspectiva y la percepción de las marcas puede cambiar con el movimiento del animal o la posición del fotógrafo (Van

Tienhoven *et al.* 2007; Bansemer & Bennett 2008). En el mismo sentido, el comportamiento de la especie junto a las dificultades del trabajo en campo también limitó la obtención de datos para la identificación individual de una considerable cantidad de individuos de *S. californica* (Fouts 1995).

Los pocos individuos neonatos y juveniles avistados fueron caracterizados con marcas como el patrón de coloración, pecas y manchas oscuras. Mientras marcas como muescas, mellas, flecos, heridas y cicatrices no fueron observadas en ningún individuo. Es probable que en neonatos y juveniles, incluso en subadultos los cambios en las mordeduras sean superiores. La mayoría de los individuos avistados e identificados fueron adultos. Como consecuencia, las marcas descritas y evaluadas fueron principalmente para esta clase de edad. Existen cambios ontogénicos en individuos juveniles de *S. californica* monitoreados en cautiverio, donde se observó que al crecer los patrones de pigmentación sobre sus aletas dorsales cambiaron en forma de pecas y gradualmente se separaron unas de otras (Fouts 1995). En otras especies de elasmobranquios hay cambios en los patrones de coloración durante el crecimiento (Domeier & Nasby-Lucas 2007; Dudgeon *et al.* 2008), mientras que otras las mantienen por largos periodos (Homma *et al.* 1999; Meekan *et al.* 2006; Holmberg *et al.* 2008), aunque pequeños cambios en los patrones (Arzoumanian *et al.* 2005) o en la intensidad de la coloración (Marshall *et al.* 2011) pueden ocurrir con el tiempo.

La identificación individual por medio de fotografías es una herramienta no invasiva, utilizada con éxito como método de marcaje para estudios de abundancia, comportamiento, ecología y biología de varias especies de elasmobranquios (p. ej. Klimley & Anderson 1996; Fouts & Nelson 1999; Arzoumanian *et al.* 2005; Castro & Rosa 2005; Carraro & Gladstone 2006; Meekan *et al.* 2006; VanTienhoven *et al.* 2007; Bansemer & Bennett 2008, 2009; Dudgeon *et al.* 2008; Kitchen-Wheeler 2010; Marshall & Bennett 2010b). Este estudio muestra que la identificación de individuos de *S. squatina* se puede realizar mediante la combinación de algunas marcas, siendo una herramienta moderadamente práctica, no destructiva y relativamente no invasiva. Esto permite obtener datos preliminares sobre la estructura poblacional, el uso de hábitat y comportamiento. Sin embargo, la foto identificación no permitió identificar con certeza todos los individuos. Es un método en el que hay que invertir una considerable cantidad de tiempo en la toma y el análisis de las

fotografías. Por esto, para minimizar el margen de error y para estudios a largo plazo una alternativa sería marcarlos artificialmente o con marcadores moleculares.

## 4.5 BIBLIOGRAFÍA

Allen AB, Peddemors VM (2001) Photo-identification as a long-term mark–recapture technique for individual raggedtooth shark *C. taurus* recognition. 6th Indo-Pacific Fish Conference, Durban, South Africa

Anderson CJR, Roth JD, Waterman JM (2007) Can whisker spot patterns be used to identify individual polar bears? *J Zool* 273:333-339

Anderson S, Pyle P (2003) A temporal, sex-specific occurrence pattern among white sharks at the South Farallon Islands, California. *Cali Fish Game* 89:96-101

Anderson SD, Chapple TK, Jorgensen SJ, Klimley AP, Block BA (2011) Long-term individual identification and site fidelity of white sharks, *Carcharodon carcharias*, off California using dorsal fins. *Mar Biol* 158(6):1233-1237

Anderson SD, Goldman KJ (1996) Photographic evidence of white shark movements in California waters. *Calif Fish Game* 82:182-186

Arzoumanian Z, Holmberg J, Norman B (2005) An astronomical pattern-matching algorithm for computer-aided identification of whale sharks *Rhincodon typus*. *J Appl Ecol* 42(6):999-1011

Auger-Méthé M, Whitehead H (2007) The use of natural markings in studies of long-finned pilot whale (*Globicephala melas*). *Mar Mammal Sci* 23:77-93

Bansemmer CS, Bennett MB (2008) Multi-year validation of photographic identification of grey nurse sharks, *Carcharias taurus*, and applications for non-invasive conservation research. *Mar Freshw Res* 59(4):322-331

Bansemmer CS, Bennett MB (2009) Reproductive periodicity, localised movements and behavioural segregation of pregnant *Carcharias taurus* at Wolf Rock, Southeast Queensland, Australia. *Mar Ecol Prog Ser* 374:215-227

Bansemmer CS, Bennett MB (2010) Retained fishing gear and associated injuries in the East Australian grey nurse sharks (*Carcharias taurus*): implications for population recovery. *Mar Freshw Res* 61:97-103

Barker SM, Williamson JE (2010) Collaborative photo-identification and monitoring of grey nurse sharks (*Carcharias taurus*) at key aggregation sites along the Eastern coast of Australia. *Mar Freshw Res* 61(9):971-979

BOE 21178 (2009) Orden ARM/3521/2009, de 23 de diciembre, por la que se declaran zonas especiales de conservación los lugares de importancia comunitaria marinos y marítimo terrestres de la región Macaronésica de la Red Natura 2000 aprobados por las decisiones 2002/11/CE de la comisión, de 28 de diciembre de 2001 y 2008/95/CE de la comisión, de 25 de enero de 2008, 31 de diciembre de 2009. CVE: BOE-A-2009-21178. 315(I):112208-112237

BOE 14661 (2011) Orden ARM/2417/2011, por la que se declaran zonas especiales de conservación los lugares de importancia comunitaria marinos de la región biogeográfica Macaronésica de la Red Natura 2000 y se aprueban sus correspondientes medidas de conservación, 30 de agosto 2011. CVE: BOE-A-2011-14661. 221(I): 97238-97963

- Bonfil R, Meyer M, Scholl MC, Johnson R, O'Brian S, Oosthuizen H, Swanson S, Kotze D, Paterson M (2005) Transoceanic migration, spatial dynamics and population linkages of white sharks. *Science* 310:100-103
- Bradshaw CJA, Mollet HF, Meekan MG (2007) Inferring population trends for the world's largest fish from mark-recapture estimates of survival. *J Anim Ecol* 76:480-489
- Bretagnolle V, Thibault JC, Dominici JM (1994) Field identification of individual ospreys using head marking pattern. *J Wildl Manag* 58(1):175-178
- Brooks K, Rowat D, Pierce SJ, Jouannet D, Vely M (2010) Seeing spots: photoidentification as a regional tool for whale shark identification. *Western Indian Ocean J Mar Sci* 9:185-194
- Brunnschweiler JM, Baensch H (2011) Seasonal and long-term changes in relative abundance of bull sharks from a tourist shark feeding site in Fiji. *PLoS ONE* 6(1):e16597
- Budker P (1936) Sur les changements de coloration d'un ange de mer *Rhina squatina* (L.) et son comportement en aquarium. *Bull Sta Bioi Arcachon* 33:225-234
- Buray N, Mourier J, Planes S, Clua E (2009) Underwater photo-identification of sicklefin lemon sharks, *Negaprion acutidens*, at Moorea (French Polynesia). *Cybius* 33(1):21-27
- Caiafa CF, Proto AN, Vergani D, Stanganelli Z (2005) Development of individual recognition of female southern elephant seals, *Mirounga leonina*, from Punta Norte Península Valdés, applying principal components analysis. *J Biogeogr* 32(7):1257-1266
- Cailliet GM, Mollet HF, Pittenger GG, Bedford D, Natanson LJ (1992) Growth and demography of the Pacific angel shark (*Squatina californica*), based upon tag returns off California. *Aust J Mar Freshw Res* 43:1313-1330
- Carraro R, Gladstone W (2006) Habitat preferences and site fidelity of the ornate wobbegong shark (*Orectolobus ornatus*) on rocky reefs of New South Wales. *Pac Sci* 60(2):207-223
- Carrier JC, Pratt HL Jr, Martin LK (1994) Group reproductive behavior in free-living nurse shark, *Ginglymostoma cirratum*. *Copeia* 1994(3):646-656
- Castro ALF, Rosa RS (2005) Use of natural marks on population estimates of the nurse shark, *Ginglymostoma cirratum*, at Atol das Rocas biological reserve, Brazil. *Environ Biol Fish* 72:213-221
- Chapple TK, Jorgensen SJ, Anderson SD, Kanive PE, Klimley AP, Botsford LW, Block BA (2011) A first estimate of white shark, *Carcharodon carcharias*, abundance off central California. *Biol Lett* 7:581-583
- Chim CK, Tan KS (2012) Recognition of individual knobby sea stars *Protoreaster nodosus* (L., 1758) using aboral surface characteristics. *J Exp Mar Biol Ecol* 430-431(1):48-55
- Compagno LJV, Dando M, Fowler S (2005) *Sharks of the world*. Princeton University Press, Princeton
- Corcoran MJ, Gruber SH (1999) The use of photoidentification to study social organization of the spotted eagle ray, *Aetobatus narinari* (Euphrasen 1790), at Bimini, Bahamas: a preliminary report. *Bahamas J Sci* 7:21-27

Couturier LIE, Jaine FRA, Townsend KA, Weeks SJ, Richardson AJ, Bennett MB (2011) Distribution, site affinity and regional movements of the manta ray, *Manta alfredi* (Krefft, 1868), along the East coast of Australia. *Mar Freshw Res* 62(6):628-637

Deakos MH (2012) The reproductive ecology of resident manta rays (*Manta alfredi*) off Maui, Hawaii, with an emphasis on body size. *Environ Biol Fish* 94:443-456

Deakos MH, Baker JD, Bejder L (2011) Characteristics of a manta ray *Manta alfredi* population off Maui, Hawaii, and implications for management. *Mar Ecol Prog Ser* 429:245-260

Delaney DG, Johnson R, Bester MN, Gennari E (2012) Accuracy of using visual identification of white sharks to estimate residency patterns. *PLoS ONE* 7(4): e34753

Dixon DR (2003) A non-invasive technique for identifying individual badgers *Meles meles*. *Mammal Rev* 33(1):92-94

Domeier ML, Nasby-Lucas N (2007) Annual re-sightings of photographically identified white sharks (*Carcharodon carcharias*) at an Eastern Pacific aggregation site (Guadalupe Island, Mexico). *Mar Biol* 150:977-984

Doody JS (1995) A photographic mark-recapture method for patterned amphibians. *Herpetol Rev* 26:19-21

Dudgeon CL, Noad MJ, Lanyon JM (2008) Abundance and demography of a seasonal aggregation of zebra sharks *Stegostoma fasciatum*. *Mar Ecol Prog Ser* 368:269-281

Fitzpatrick B, Meekan MG, Richards R (2006) Shark attacks on a whale shark (*Rhincodon typus* Smith 1828) at Ningaloo Reef, Western Australia. *Bull Mar Sci* 78:397-402

Forcada J, Aguilar A (2000) Use of photographic identification in capture-recapture studies of Mediterranean monk seals. *Mar Mamm Sci* 16:767-793

Fouts WR (1995) The feeding behavior and associated ambush-site characteristics of the Pacific angel shark, *Squatina californica*, at Santa Catalina Island, California. MS thesis, California State University, Long Beach, CA

Fouts WR, Nelson DR (1999) Prey capture by the Pacific angel shark, *Squatina californica*: visually mediated strikes and ambush-site characteristics. *Copeia* 1999(2):304-312

Frisch AJ, Hobbs JPA (2007) Photographic identification based on unique, polymorphic colour patterns: a novel method for tracking a marine crustacean. *J Exp Mar Biol Ecol* 351:294-299

Gamble L, Ravela S, McGarigal K (2008) Multi-scale features for identifying individuals in large biological databases: an application of pattern recognition technology to the marbled salamander *Ambystoma opacum*. *J Appl Ecol* 45:170-180

Graham RT (2003) Behaviour and conservation of whale sharks on the Belize Barrier Reef. PhD thesis, University of York, York

Graham RT, Roberts CM (2007) Assessing the size, growth rate and structure of a seasonal population of whale sharks (*Rhincodon typus* Smith 1828) using conventional tagging and photo identification. *Fish Res* 84:71-80

- Gubili C, Johnson R, Gennari E, Oosthuizen WH, Kotze D, Meÿer M, Sims DW, Jones CS, Noble LR (2009) Concordance of genetic and fin photo identification in the great white shark, *Carcharodon carcharias*, off Mossel Bay, South Africa. *Mar Biol* 156:2199-2207
- Higashide D, Miura S, Miguchi H (2012) Are chest marks unique to Asiatic black bear individuals? *J Zool* 288(3):199-206
- Hogben LT (1936) The pigmentary effector system. VII. The chromatic function in elasmobranch fishes. *Proc Roy Soc London B* 120:142-158
- Holmberg J, Norman B, Arzoumanian Z (2008) Robust, comparable population metrics through collaborative photo-monitoring of whale sharks *Rhincodon typus*. *Eco Soc Am* pp 222-233
- Holmberg J, Norman B, Arzoumanian Z (2009) Estimating population size, structure, and residency time for whale sharks *Rhincodon typus* through collaborative photo-identification. *Endang Species Res* 7:39-53
- Homma K, Maruyama T, Itoh T, Ishihara H, Uchida S (1997) Biology of the manta ray, *Manta birostris*, (Walbaum 1792), in the Indo-Pacific. In: Séret B, Sire JY (eds) Proceedings of the 5th Indo-Pacific Fish Conference, Nouméa. *Soc Fr Ichthyol, Paris*, pp 209-216
- Huffard CL, Caldwell RL, DeLoach N, Gentry DW, Humann P, MacDonald B, Moore B, Ross R, Uno T, Wong S (2008) Individually unique body color patterns in octopus (*Wunderpus photogenicus*) allow for photoidentification. *PLoS ONE* 3:e3732
- Ireland D (1984) Shark. *Underwater* 11:49-53
- Kelly MJ (2001) Computer-aided photograph matching in studies using individual identification: an example from the Serengeti cheetahs. *J Mammal* 82:440-449
- Kemp NE (1999) Integumentary system and teeth, chapter 2. In: Hamlett WC (ed) Shark, skates, and rays: The biology of elasmobranch fishes. *John Hopkins Press, Baltimore*, pp 43-68
- Ketchum JT, Galván-Magaña F, Klimley AP (2012) Segregation and foraging ecology of whale sharks, *Rhincodon typus*, in the Southwestern Gulf of California. *Environ Biol Fish* DOI 10.1007/s10641-012-0071-9
- Kitchen-Wheeler AM (2010) Visual identification of individual manta ray (*Manta alfredi*) in the Maldives Islands, Western Indian Ocean. *Mar Biol Res* 6(4):351-363
- Kitchen-Wheeler AM, Ari C, Edwards AJ (2012) Population estimates of Alfred mantas (*Manta alfredi*) in central Maldives atolls: North Male, Ari and Baa. *Environ Biol Fish* 93:557-575
- Klimley AP, Anderson SD (1996) Residency patterns of white sharks at the South Farallon Island, California. In: Klimley AP, Ainley DG (eds) Great white sharks. The biology of *Carcharodon carcharias*. *Academic Press, San Diego*, pp 365-373
- Lloyd JR, Maldonado MÁ, Stafford R (2012) Methods of developing user-friendly keys to identify green sea turtles (*Chelonia mydas* L.) from photographs. *Int J Zool* 2012: Article ID 317568, DOI:10.1155/2012/317568
- Lorenz K (1937) Imprinting. *Auk* 54:245-273

- Marshall AD, Bennett MB (2010a) The frequency and effect of shark-inflicted bite injuries to the reef manta ray (*Manta alfredi*). *Afr J Mar Sci* 32:573-580
- Marshall AD, Bennett MB (2010b) Reproductive ecology of the reef manta ray *Manta alfredi* in Southern Mozambique. *J Fish Biol* 77(1):169-190
- Marshall AD, Dudgeon CL, Bennett MB (2011) Size and structure of a photographically identified population of manta rays *Manta alfredi* in Southern Mozambique. *Mar Ecol* 158(5):1111-1124
- Marshall AD, Pierce SJ (2012) The uses and abuses of photographic identification in sharks and rays. *J Fish Biol* 80(5):1361-1379
- Martin-Smith KM (2011) Photo-identification of individual weedy seadragons *Phyllopteryx taeniolatus* and its application in estimating population dynamics. *J Fish Biol* 78:1757-1768
- McConkey SD (1999) Photographic identification of the New Zealand sea lion: a new technique. *N Z J Mar Freshw Res* 33:63-66
- McDonald D, Dutton PH (1996) Use of PIT tags and photoidentification to revise remigration estimates of leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*) nesting in St Croix, US Virgin Islands, 1979-1995. *Chelonian Conserv Biol* 2(2):148-152
- McDonald DL, Dutton PH, Bradner R, Basford S (1996) Use of pineal spot ("pink spot") photographs to identify leatherback turtles (*Dermochelys coriacea*). *Herpetol Rev* 27:11-12
- Meekan MG, Bradshaw CJA, Press M, McLean C, Richards A, Quasnichka S, Taylor JG (2006) Population size and structure of whale sharks (*Rhincodon typus*) at Ningaloo Reef, Western Australia. *Mar Ecol Prog Ser* 319:275-285
- Merz JE, Skvorc P, Sogard SM, Watry C, Blankenship SM, Van Nieuwenhuysse EE (2012) Onset of melanophore patterns in the head region of Chinook salmon: a natural marker for the reidentification of individual fish. *N Am J Fish Manage* 32(4):806-816
- Miththapala S, Seidensticker J, Phillips LG, Fernando SBU, Smallwood JA (1989) Identification of individual leopards (*Panthera pardus kotiya*) using spot pattern variation. *J Zool Lond* 218:527-536
- Mourier J (2012) Manta rays in the Marquesas Islands: first records of *Manta birostris* in French Polynesia and most easterly location of *Manta alfredi* in the Pacific, with notes on their distribution. *J Fish Biol* 81(6):2053-2058
- Norman BM, Stevens JD (2007) Size and maturity status of the whale shark (*Rhincodon typus*) at Ningaloo Reef in Western Australia. *Fish Res* 84:81-86
- Ogutu JO, Piepho H, Dublin HT, Reid RS, Bholá N (2006) Application of mark-recapture methods to lions: satisfying assumptions by using covariates to explain heterogeneity. *J Zool Lond* 269:161-174
- Ogutu JO, Dublin HT (2002) Demography of lions in relation to prey and habitat in the Masai Mara National Reserve, Kenya. *Afr J Ecol* 40:1-10
- Oliveira LV de, Monteiro-Filho ELA (2008) Individual identification and habitat use of the estuarine dolphin *Sotalia guianensis* (Cetacea: Delphinidae) in Cananéia, South-Eastern Brazil, using video images. *J Mar Biol Ass UK* 88(6):1199-1205

Osaer F (2009) Morfometría y reproducción del angelote *Squatina squatina* (Linnaeus, 1758) en la isla de Gran Canaria. Tesis doctoral, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Las Palmas de Gran Canaria

Peddemors VM, Thurman G (1996) The use of photoidentification techniques for recognition of raggedtooth sharks on Aliwal Shoal, KwaZulu-Natal: implications for sport divers. 9th Southern African Marine Science Symposium, University of Cape Town, Cape Town

Pennycuik CJ, Rudnai J (1970) A method of identifying individual lions *Panthera leo* with an analysis of the variability of identification. J Zool (Lond) 160:497-508

Persat H (1982) Photographic identification of individual grayling (*Thymallus thymallus*) based on the disposition of black dots and scales. Freshw Biol 12:97-101

Pollock KH, Nichols JD, Hines JE, Brownie C (1990) Statistical inference for capture-recapture experiments. Wildl Monogr 107

Porcher IF (2005) On the gestation period of the blackfin reef shark, *Carcharhinus melanopterus*, in waters off Moorea, French Polynesia. Mar Biol 146:1207-1211

Pratt HL Jr, Carrier JC (2001) A review of elasmobranch reproductive behavior with a case study on the nurse shark, *Ginglymostoma cirratum*. Environ Biol Fish 60:157-188

Quigley DT (2006) Angelshark (*Squatina squatina*) in Irish waters. Sherkin Comment 41:5

Ramírez-Macías D, Meekan M, De La Parra-Venegas R, Remolina-Suárez F, Trigo-Mendoza M, Vázquez-Juárez R (2012) Patterns in composition, abundance and scarring of whale sharks *Rhincodon typus* near Holbox Island, Mexico. J Fish Biol 80(5):1401-1416

Read T (2010) Mark-recapture of tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) in New Caledonia: a photo-identification approach. Master internship report, CRISP. <http://www.crisponline.info/Portals/0/New%20reports/ENG%202010%20Tiger%20Shark%20Photo%20Identification%20Master%20Tyffen%20Read.pdf>

Reid J, Rathburn GB, Wilcox JR (1991) Distribution patterns of individually identifiable West Indian manatees (*Trichechus anatus*) in Florida. Mar Mamm Sci 7:180-190

Reif WE (1985) Squamation and ecology of sharks. Cour Forschinst Senckenb 78:1-255

Riley MJ, Hale MS, Harman A, Rees RG (2010) Analysis of whale shark *Rhincodon typus* aggregations near South Ari Atoll, Maldives Archipelago. Aquatic Biol 8:145-150

Riley MJ, Harman A, Rees RG (2009) Evidence of continued hunting of whale sharks *Rhincodon typus* in the Maldives. Environ Biol Fish 86:371-374

Robbins RL (2007) Environmental variables affecting the sexual segregation of great white sharks *Carcharodon carcharias* at the Neptune Islands South Australia. J Fish Biol 70:1350-1364

Rowat D, Brooks K, March A, McCarten C, Jouannet D, Riley L, Jeffreys G, Perri M, Vely M, Pardigon B (2011) Long-term membership of whale sharks (*Rhincodon typus*) in coastal aggregations in Seychelles and Djibouti. Mar Freshw Res 62(6):621-627

Rowat D, Meekan MG, Engelhardt U, Pardigon B, Vely M (2007) Aggregations of juvenile whale sharks (*Rhincodon typus*) in the Gulf of Tadjoura, Djibouti. *Environ Biol Fish* 80:465-472

Rowat D, Speed CW, Meekan MG, Gore M (2009) Population abundance and apparent survival of the vulnerable whale shark, *Rhincodon typus*, in the Seychelles aggregation. *Oryx* 43:591-598

Sabata de E, Clò S (2007) A six-year photo-identification study of a population of sandbar sharks (*Carcharhinus plumbeus*) in the Mediterranean sea provide evidence of their strong philopatry on an annual cycle and over multiple years. Joint Meeting of Ichthyologists and Herpetologists. St Louis

Sharma S, Jhala Y, Sawarkar VB (2005) Identification of individual tigers (*Panthera tigris*) from their pugmarks. *J Zool* 267:9-18

Sheldon S, Bradley C (1989) Identification of individual adders (*Vipera berus*) by their head markings. *Herpetol J* 1:392-395

Sims DW, Speedie CD, Fox AM (2000) Movements and growth of a female basking shark re-sighted after a three year period. *J Mar Biol Ass UK* 80:1141-1142

Smith TD, Allen J, Clapham PJ, Hammond PS, Katona S, Larsen F, Lien J, Mattila D, Palsbøll PJ, Sigurjónsson J, Stevick PT, Øien N (1999) An ocean-basin-wide mark-recapture study of North Atlantic humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). *Mar Mamm Sci* 15:1-32

Speed CW, Meekan MG, Rowat D, Pierce SJ, Marshall AD, Bradshaw CJA (2008) Scarring patterns and relative mortality rates of Indian Ocean whale shark. *J Fish Biol* 72:1488-1503

Van Tienhoven AM, Den Hartog JE, Reijns RA, Peddemors VM (2007) A computer-aided program for pattern-matching of natural marks on the spotted raggedtooth shark *Carcharias taurus*. *J Appl Ecol* 44(2):273-280

Whitney N (2009) Movements, reproductive behavior and phylogeography of the whitetip reef shark (*Triaenodon obesus*). PhD dissertation, University of Hawai'i, Mānoa, HI

Whitney NM, Pyle RL, Holland KM, Barcz JT (2012) Movements, reproductive seasonality, and fisheries interactions in the whitetip reef shark (*Triaenodon obesus*) from community-contributed photographs. *Environ Biol Fish* 93:121-136

Wilson B, Hammond PS, Thompson PM (1999) Estimating size and assessing trends in a coastal bottlenose dolphin population. *Ecol Appl* 9:288-300

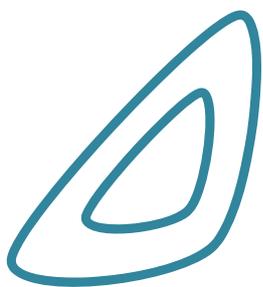
Wykes U (1936) Observations on pigmentary co-ordination in elasmobranchs. *J Exp Biol* 13:460-466

Yarrell W (1836) A history British fishes, vol 2. John van Voorst, London

---

---

# Capítulo 5



---

---

## 5 ESTRUCTURA POBLACIONAL Y USO DE HÁBITAT

### 5.1 INTRODUCCIÓN

Uno de los requerimientos para el desarrollo de programas de conservación y una gestión eficaz de especies marinas es la comprensión, con base científica, de los procesos que subyacen a sus patrones de distribución y abundancia (Bell *et al.* 1991), así como rasgos de su ciclo vital y comportamiento. De esa forma, la determinación de la estructura poblacional e identificación de sus hábitats esenciales tienen un papel importante como elementos fundamentales en la conservación de las poblaciones de elasmobranquios (Walker 2000), los cuales deberían estar determinados con prioridad para especies en peligro de extinción y/o capturadas con fines comerciales. Teniendo en cuenta que los tiburones son un componente clave en los ecosistemas costeros, actuando como super y meso depredadores, y utilizando una alta proporción de la energía disponible (Cortés 1999).

El uso y la selección del hábitat están correlacionados con factores abióticos como la temperatura, la salinidad y el oxígeno disuelto, y a otros de tipo biótico como la disponibilidad de presas, el riesgo de depredación, y la presencia de competidores (Sims 2003; Simpfendorfer & Heupel 2004; Speed *et al.* 2010). Además, las características físicas del hábitat como el tamaño, la profundidad, la topografía, la heterogeneidad espacial y el tipo y estado (alteración y/o pérdida) del sustrato pueden influir en la distribución, abundancia, riqueza y diversidad de los peces (Anderson *et al.* 1989; Kramer *et al.* 1997). La estructura y la calidad de estos hábitats pueden limitar la población a través de la disponibilidad de recursos críticos y modificar los procesos ecológicos tales como la competencia, la depredación, y el reclutamiento (Jones & Syms 1998). Además, todo ello nos permite conocer y comprender los patrones de uso de hábitat de cada especie, complementando la información necesaria para determinar la susceptibilidad a cambios naturales y/o perturbaciones antropogénicas (p. ej. anomalías climáticas y la modificación del hábitat).

Los objetivos planteados dentro de este capítulo fueron: (1) determinar la estructura poblacional, (2) identificar y describir los patrones de uso de hábitat, y (3) cuantificar la selección de hábitat, del tiburón ángel *S. squatina* en la isla de Gran Canaria.

## 5.2 MATERIALES Y MÉTODOS

### 5.2.1 Colección de datos

Además de la serie de datos colectados que han sido descritos en el capítulo 4, también se caracterizó y cuantificó la disponibilidad relativa de los microhábitats (Tabla 5.1) y de los sustratos (Tabla 5.2) presentes en Sardina y Caleta.

Para la caracterización del sustrato se tomaron tres muestras superficiales de arena y grava en cada sitio. Estas se lavaron con agua destilada y se secaron en un horno durante 24 horas a 100 °C. Se realizó un análisis granulométrico mediante el tamizado en seco según Folk (1974) de 100 ±10 g de cada muestra. Para ello se empleó una tamizadora electromagnética con ocho tamices, entre 8 y 0.063 mm (-3 hasta 4  $\phi$ ), y el fondo. Los tamices fueron agitados durante 15 minutos. El residuo de cada tamiz fue pesado con una apreciación de 0.001 g. El análisis estadístico del tamaño de grano se realizó con el programa GRADISTAT v7 (Blott & Pye 2001). El contenido de carbonatos se determinó mediante el método volumétrico del calcímetro de Bernard (Gutián & Carballas 1976). Se utilizó el valor promedio de tres réplicas de cada muestra en los análisis. Los cantos rodados y bloques fueron caracterizados *in situ*.

La disponibilidad relativa de cada microhábitat, sustrato y zona fue calculada como la proporción del área ocupada en relación con el área total muestreada. Para esto, se realizaron inmersiones caracterizando y midiendo el área de cada uno, por medio de transectos lineales a lo ancho y largo de cada localidad. Los datos obtenidos fueron ajustados con la base de datos geográfica de Canarias con el visualizador de información geográfica MAPA (GRAF CAN 2008).

Microhábitat	Descripción	Profundidad (m)	Disponibilidad relativa (%)	
			Sardina	Caleta
Plataforma con cantos rodados	Superficie de pendiente suave, cubierta con cantos rodados y algunos bloques aislados. Cobertura variable de algas e invertebrados. Limita con el veril en un extremo y por la arena en el otro.	5-12	3.5	34.0
Arenal	Extensión homogénea, principalmente de arena fina, con ripples medios a poco pronunciados o con ondas de arena.	5-18	66.5	39.5
Rocas expuestas	Bloques y megabloques de roca, enteros, conglomerados y brechas, que sobresalen del fondo. Altura entre 30 cm y 2 m, con al menos un parche de arena de 5 m alrededor. Descubiertas o parcialmente cubiertas de algas, algas calcarías e invertebrados.	5-18	30.0	7.4
Lengua de grava	Zona alargada de 60 por 30 m, con ripples grandes y amplios (30-50 cm). Principalmente compuesta de gravilla fina y en menor proporción de arena media y fina.	9-12	0	3.3

Tabla 5.1: Descripción y disponibilidad relativa de los microhábitat de Sardina y Caleta, isla de Gran Canaria.

Sustratos	Sardina	Caleta
<b>Arena</b>	Partículas moderadamente ordenadas y homogéneas. Predomina la arena fina (76.9%) y en menor porcentaje la arena media (15.1%), arena gruesa (7.1%), grava fina (0.6%) y limo (0.3%). Contiene un 18.6% de carbonatos. Fragmentos de esqueleto de moluscos y erizos. Arenas de 0.2 a 1.1 mm y grava de 2.1 a 12 mm. Coloración marrón claro a oscura.	Partículas moderadamente ordenadas y homogéneas. Predomina la arena fina (69.2%) y en menor porcentaje la arena media (19.0%), arena gruesa (10.5%), grava fina (1%) y limo (0.3%). Contiene un 54.6% de carbonatos muy particulado de 0.1 a 1 mm. Coloración blancuzca.
<b>Grava</b>	-	Partículas bien ordenadas y homogéneas. Compuesta principalmente de grava fina (96.3%) y en menor cantidad de arena gruesa (3.1%), arena media (0.5%) y limo (0.1%). Contiene 9.5% de carbonatos. Fragmentos de esqueleto de moluscos, erizos, y nidarios de 1 a 2.6 mm. Grava fina de 2.2 a 15 mm y arenas de 0.2 a 1.5 mm Coloración negruzca.
<b>Cantos rodados</b>	Fragmentos de roca sueltos, principalmente redondeados, cubiertos total o parcialmente con algas e invertebrados incrustantes en su cara expuesta. Tamaño > 64 < 250 mm. Arena fina marrón sobre y entre los cantos.	Fragmentos de roca sueltas, principalmente redondeados y cubiertos total o parcialmente con algas e invertebrados incrustantes en su cara expuesta. Tamaño > 64 < 250 mm. Arena fina blancuzca sobre y entre los cantos.
<b>Bloques</b>	Bloques y megabloques de roca, enteros, conglomerados y brechas. Cubiertos total o parcialmente con algas e invertebrados incrustantes. Complejidad estructural media alta. Tamaño > 250 mm.	Bloques y megabloques de roca, enteros y conglomerados. Cubiertos total o parcialmente con algas e invertebrados incrustantes. Complejidad estructural media. Tamaño > 250 mm.

Tabla 5.2: Descripción y caracterización de los sustratos encontrados en Sardina y Caleta, isla de Gran Canaria.

## 5.2.2 Análisis de datos

Los datos recabados para cada localidad (Sardina y Caleta) fueron analizados por separado. La caracterización de la población se realizó con el primer avistamiento de cada individuo. Todos los análisis se realizaron con el programa estadístico R (Oksanen *et al.* 2008; R 2008).

### 5.2.2.1 Estructura poblacional

La estructura de la población se caracterizó por el número de avistamientos, el número de individuos, el sexo y el estado de madurez sexual.

#### 5.2.2.1.1 Composición de tallas

Las diferencias entre machos y hembras en la distribución de LT se analizaron mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov (KS). Las respectivas distribuciones fueron estimadas con una función de densidad, basada en kernel Gaussiano.

#### 5.2.2.1.2 Proporción de sexos

Para evaluar la diferencia en la proporción teórica de sexos 1:1, se utilizó una prueba de Chi-cuadrado. La variación de la proporción de machos y hembras en función de las estaciones se analizó mediante un MLG binominal con una función de enlace logarítmico (Dalgaard 2002). Los errores típicos estimados en el modelo fueron corregidos con un factor de dispersión (Zeileis *et al.* 2008). Para verificar si los promedios de las estaciones eran significativamente diferentes del promedio total de ellas (estaciones), se utilizaron comparaciones múltiples de acuerdo con lo descrito por Hothorn *et al.* (2008) con un estimador robusto de matriz de covarianza según Zeileis *et al.* (2008). Los p-valores se ajustaron con el método de Benjamini & Hochberg (1995). Las ocasiones sin avistamiento fueron excluidas del análisis.

### 5.2.2.1.3 Variación mensual de avistamientos

Para evaluar si existen diferencias entre los promedios de los avistamientos mensuales, se utilizó un análisis de varianza de una vía (ANOVA) y posteriores comparaciones múltiples con la prueba de diferencia honestamente significativa (HSD) de Tukey (Cohen & Cohen 2008). Los resultados de las comparaciones múltiples fueron representados con el método de Graves *et al.* (2006), donde los meses fueron ordenados según sus puntuaciones tipificadas. Los intervalos de confianza fueron estimados según el método HSD de Tukey. Las ocasiones sin avistamiento fueron excluidas del análisis.

### 5.2.2.1.4 Individuos reavistados

Se determinó la distribución de las frecuencias de los individuos que fueron avistados más de una vez. Cada reavistamiento fue caracterizado por sexo y número de días entre cada avistamiento.

## 5.2.2.2 Uso de hábitat

### 5.2.2.2.1 Profundidad

Se determinó la distribución de profundidad de avistamiento para machos y hembras, estimada con una función de densidad, basada en kernel Gaussiano.

### 5.2.2.2.2 Actividades y sustrato

Para caracterizar las actividades de los individuos avistados se realizaron observaciones continuas entre 30 y 120 segundos. Se consideró como la actividad realizada por el ejemplar aquella acción ejecutada en el primer momento de avistamiento por dicho individuo. Las actividades fueron definidas como: reposo, natación y evento de alimentación. Se calculó el porcentaje de actividades, tipo de sustrato ocupado y su estado con relación al sustrato (cubierto y sin cubrir) de cada individuo avistado.

### 5.2.2.2.3 Estructura social

Se determinó la estructura social en función del porcentaje del número de individuos observados con relación a la distancia entre ellos, por sexo, talla y actividad. Se consideró un grupo cuando hubo más de dos individuos con una distancia menor a 2 m entre ellos.

### 5.2.2.2.4 Selección de sustrato y zonas

Para determinar la selección de sustrato y zona se empleó las razones de selección según Manly *et al.* (2002) con la ecuación  $\widehat{w}_i = o_i/\pi_i$ , donde  $o_i$  es la proporción de los sustratos o zonas utilizados en la categoría  $i$ ,  $\pi_i$  es la proporción de la disponibilidad del sustrato o zona en la categoría  $i$  y  $\widehat{w}_i$  es el grado de selección de sustrato o zona para la categoría  $i$ . El error estándar (ES) de  $\widehat{w}_i$  se calculó como  $ES(\widehat{w}_i) = \widehat{w}_i \sqrt{\{1/u_i - 1/u_+ + 1/m_i - 1/m_+\}}$ , donde  $u_i$  es el número de tiburones en el sustrato o zona  $i$ ,  $u_+$  es el número total de observaciones de los tiburones,  $m_i$  es la frecuencia de ocurrencia del sustrato o zona  $i$  y  $m_+$  es la ocurrencia total de todos los sustratos o zonas. Los intervalos de confianza de 95% de  $\widehat{w}_i$  se emplearon para determinar la importancia de la selección a partir de  $\widehat{w}_i \pm Z_{\alpha/(I)} ES(\widehat{w}_i)$ , donde  $\pm Z_{\alpha/(I)}$  es el 100 $_{\alpha/(I)}$  punto porcentual de la distribución normal e  $I$  es el número de grupos de sustratos o zonas. Cuando el límite superior del intervalo de confianza fue  $<1$ , el sustrato o zona no fue seleccionado significativamente. Si, el límite inferior del intervalo de confianza fue  $>1$ , el sustrato o zona se empleó de manera significativa. Si 1 estuvo comprendido en el intervalo, el sustrato o zona se utilizó en proporción a su disponibilidad. Para permitir comparaciones múltiples entre todos los tipos de sustratos o zonas se utilizó una corrección de Bonferroni. La selección de sustrato y zona fue calculada por sexo y actividad.

#### 5.2.2.2.5 Fidelidad y tiempo de residencia

La fidelidad de *S. squatina* se evaluó en dos niveles:

##### Poblacional

La frecuencia de distribución de avistamientos de individuos de *S. squatina* se utilizó para inferir la fidelidad de la población a las zonas de cada localidad. Esta fidelidad se analizó por sexo y actividad.

##### Individual

La fidelidad fue determinada por la distribución de las frecuencias de avistamientos de cada individuo reavistado, su localización (zona y sitio) en cada avistamiento, la estimación de la distancia relativa entre cada sitio y el tiempo transcurrido entre cada observación. La trayectoria real del movimiento entre cada sitio, no es posible conocer, por ello la distancia representa una línea recta entre los sitios de avistamiento. El sitio se refiere a un lugar específico ocupado en el momento de avistamiento del tiburón dentro de una zona. Mientras la zona es el espacio en las cuales está dividida cada localidad.

La residencia de los tiburones fue determinada en función del número de días entre reavistamientos con relación al número de avistamientos de cada individuo reavistado.

#### 5.2.2.2.6 Probabilidad de avistamiento en función de la temperatura

Se realizó una predicción del promedio del número de avistamientos por inmersión en función de la temperatura. Para su análisis se empleó un MLG con distribución de Poisson, que es apto para trabajar con datos de conteo en el cual se utiliza una función de enlace logarítmica entre la variable dependiente y sus predictores (Dobson 1990; Vittinghoff *et al.* 2004; Garson 2008).

## 5.3 RESULTADOS

### 5.3.1 Estructura poblacional

En Sardina se avistaron 219 individuos en 226 avistamientos, de los cuales 51 eran machos y 168 hembras. Los estados de madurez sexual estuvieron representados por dos neonatos, un juvenil, 49 subadultos y 167 adultos (Tabla 5.3).

En Caleta se avistaron 152 individuos en 169 avistamientos, de los cuales 46 eran machos y 106 hembras. Los estados de madurez sexual estuvieron representados por 23 subadultos y 129 adultos (Tabla 5.3).

	Sardina				Caleta			
	Neonato	Juvenil	Subadulto	Adulto	Neonato	Juvenil	Subadulto	Adulto
<b>Macho</b>	1	0	4	46	0	0	2	44
<b>Hembra</b>	1	1	45	121	0	0	21	85

**Tabla 5.3:** Número de individuos por sexo y estado de madurez sexual de *S. squatina* observados en Sardina y Caleta, isla de Gran Canaria.

#### 5.3.1.1 Composición de tallas

El rango de LT de los machos observados en Sardina osciló entre 28 y 113 cm, con una mayor frecuencia entre 105 y 109 cm. En las hembras varió entre 27 y 122 cm, observándose la mayor frecuencia entre 106 y 114 cm (Figura 5.1) Las distribuciones de tallas de los machos y las hembras fueron significativamente diferentes (KS,  $D=0.352$ ,  $P=0.000$ ).

En Caleta, la LT de los machos varió entre 102 y 114 cm, con una mayor frecuencia entre 107 y 110 cm. En las hembras osciló entre 82 y 118 cm, con la mayor frecuencia entre 108 y 114 cm (Figura 5.1) Las distribuciones de tallas de los machos y hembras resultaron ser significativamente diferentes (KS,  $D=0.364$ ,  $P=0.000$ ).

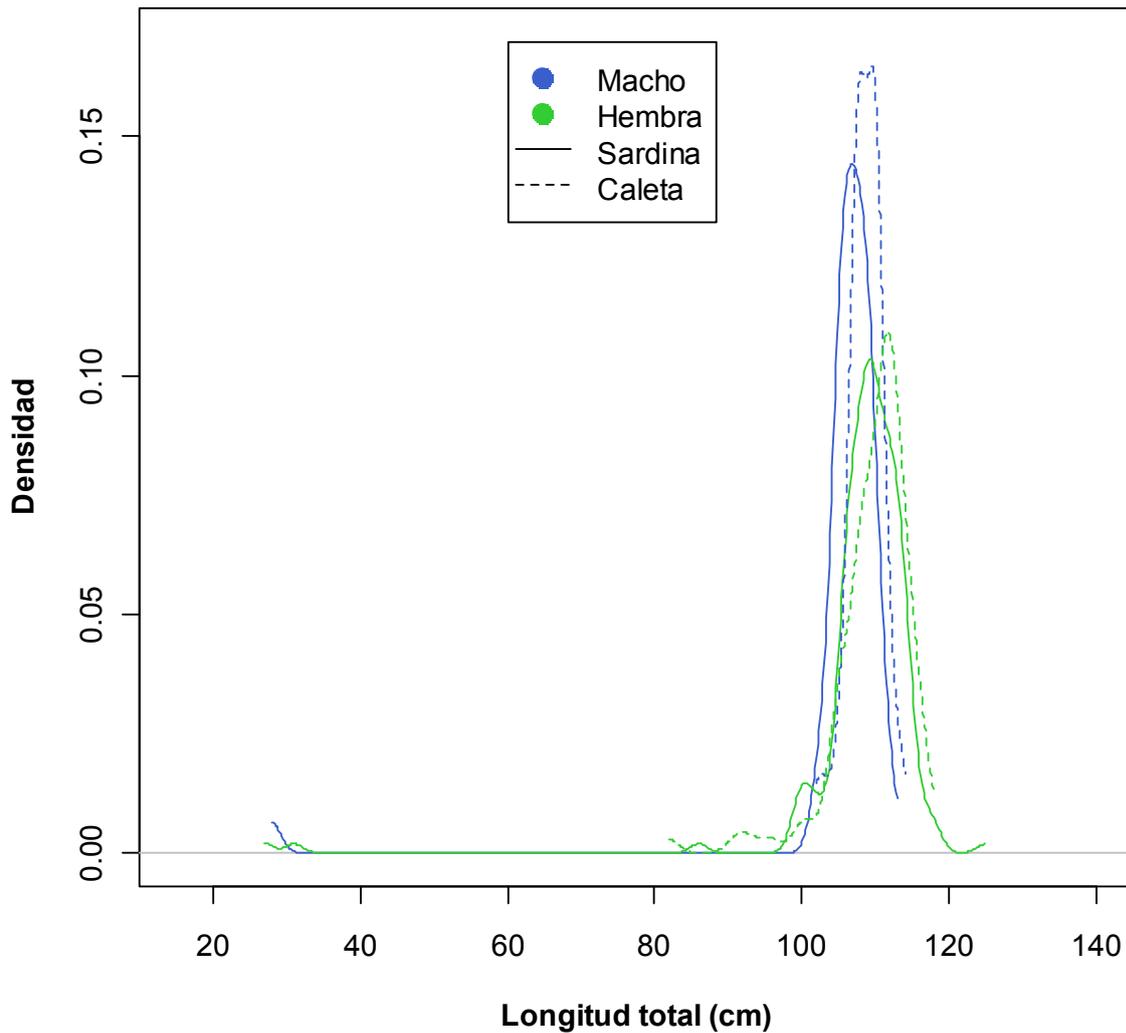


Figura 5.1: Función de densidad de la longitud total de machos y hembras de *S. squatina* observados en Sardina y Caleta, isla de Gran Canaria.

### 5.3.1.2 Proporción de sexos

La proporción de sexos (machos=53, hembras=173) en Sardina fue significativamente diferente de 1:1 (Chi-cuadrado,  $\chi^2=63.717$ ,  $gl=1$ ,  $P<0.001$ ). El factor de dispersión utilizado en el MLG fue de 2.06. La proporción de machos no fue significativamente diferente del promedio total (0.372) a lo largo de todas las estaciones. La proporción de sexos y el número de avistamientos por mes se representa en la Figura 5.2. Los promedios estimados de las proporciones de machos con sus respectivos intervalos de confianza por estación con el MLG se representan en la Figura 5.3.

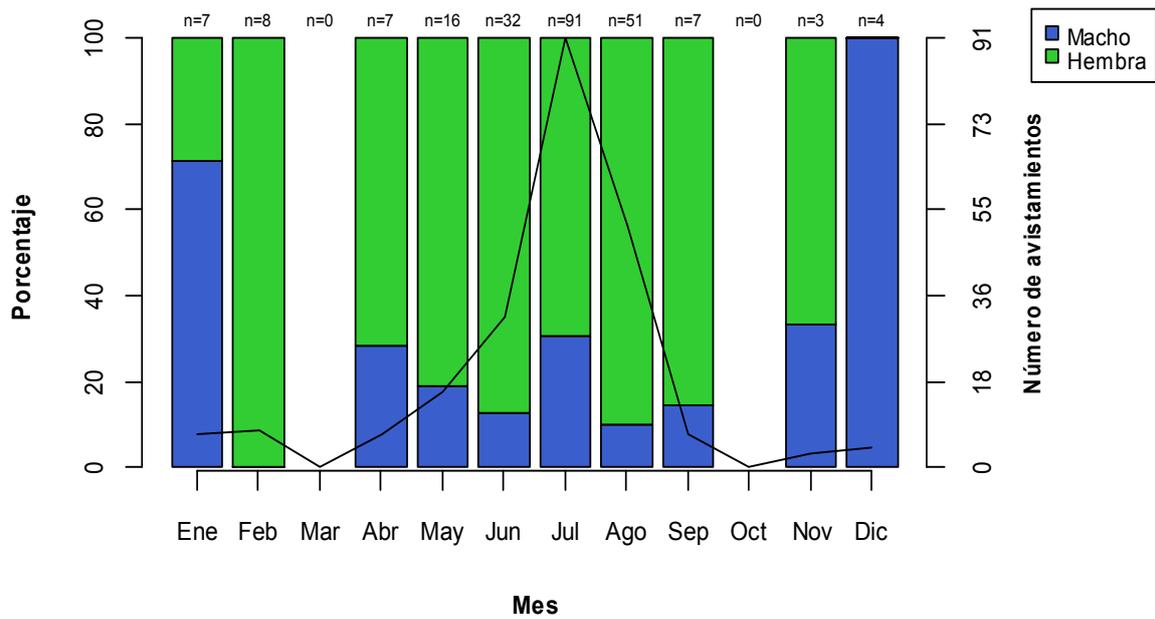


Figura 5.2: Porcentaje de sexos y número de avistamientos por mes para los individuos de *S. squatina* observados en Sardina, isla de Gran Canaria.

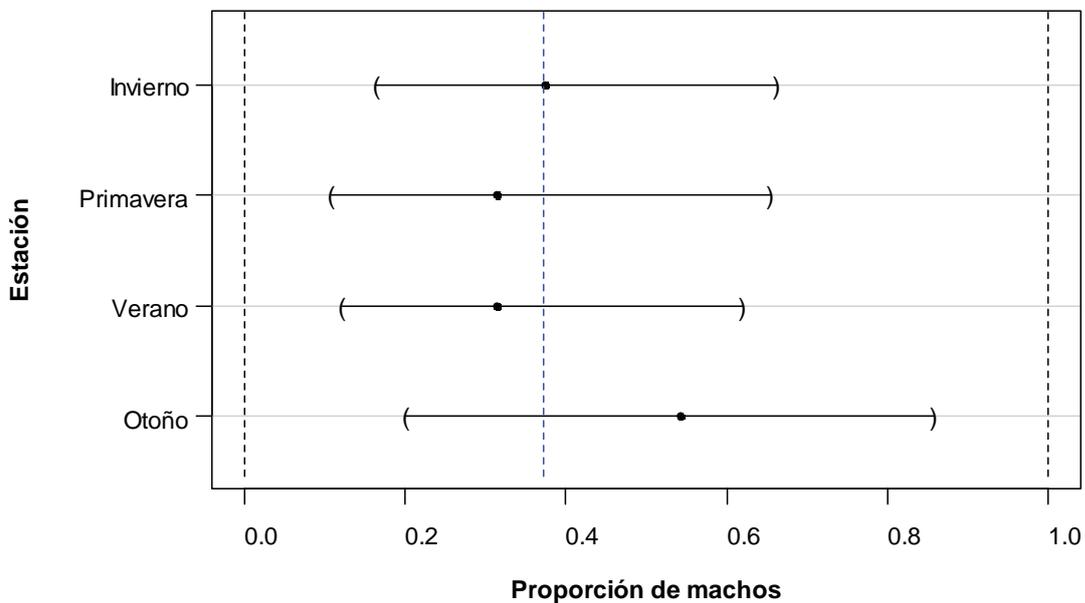
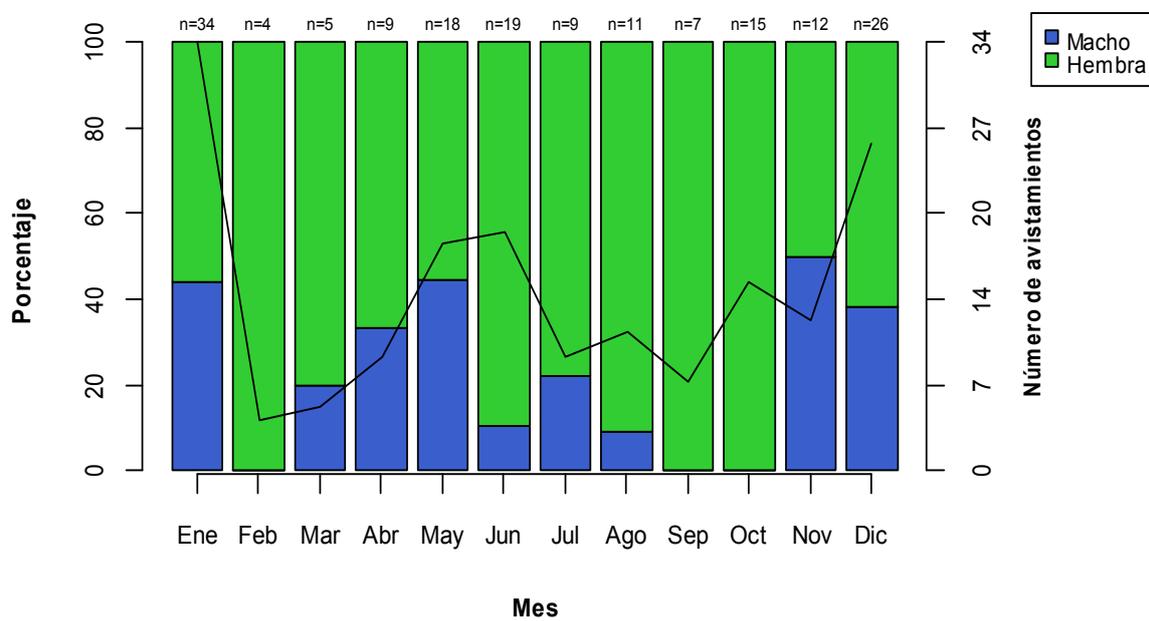
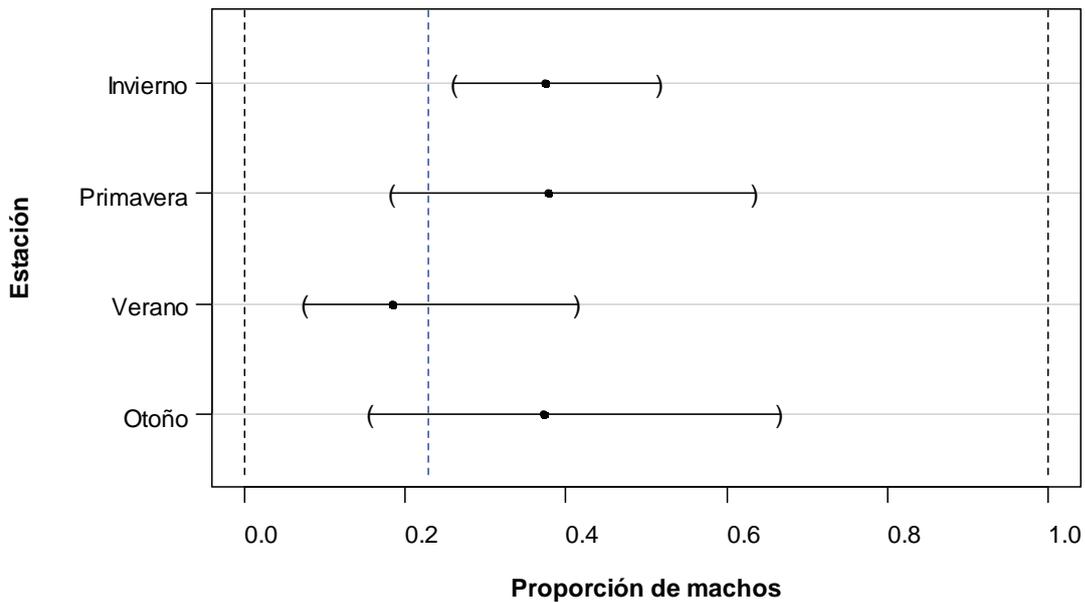


Figura 5.3: Promedios estimados, con intervalos de confianza, para la proporción de machos de *S. squatina* observados en Sardina por estación, isla de Gran Canaria. La línea de puntos azul marca el promedio general observado en las cuatro estaciones.

La proporción de sexos (machos=48, hembras=121) en Caleta fue significativamente diferente de 1:1 (Chi-cuadrado,  $\chi^2=31.533$ ,  $gl=1$ ,  $P<0.001$ ). El factor de dispersión utilizado en el MLG fue de 0.98. La proporción de machos solo fue significativamente diferente del promedio total (0.229) en el invierno ( $z=2,473$ ,  $p=0,027$ ). La proporción de sexos y número de avistamientos por mes se representa en la Figura 5.4. Los promedios estimados de las proporciones de machos con sus respectivos intervalos de confianza por estación con el MLG se representan en la Figura 5.5.



**Figura 5.4:** Porcentaje de sexos y número de avistamientos por mes para los individuos de *S. squatina* observados en Caleta, isla de Gran Canaria.



**Figura 5.5:** Promedios estimados, con intervalos de confianza, para la proporción de machos de *S. squatina* observados en Caleta por estación, isla de Gran Canaria. La línea de puntos azul marca el promedio general observado en las cuatro estaciones.

### 5.3.1.3 Variación mensual de avistamientos

En Sardina no se registraron avistamientos en los meses de marzo y octubre. En el mes de febrero solo se observaron hembras y en diciembre solamente machos. No se encontraron diferencias significativas entre los promedios de los meses al hacer las comparaciones múltiples para los machos (ANOVA,  $F=1.330$ ,  $gl=9$ ,  $P=0.280$ ) (Figura 5.6), ni para las hembras (ANOVA,  $F=1.494$ ,  $gl=11$ ,  $P=0.214$ ) (Figura 5.7).

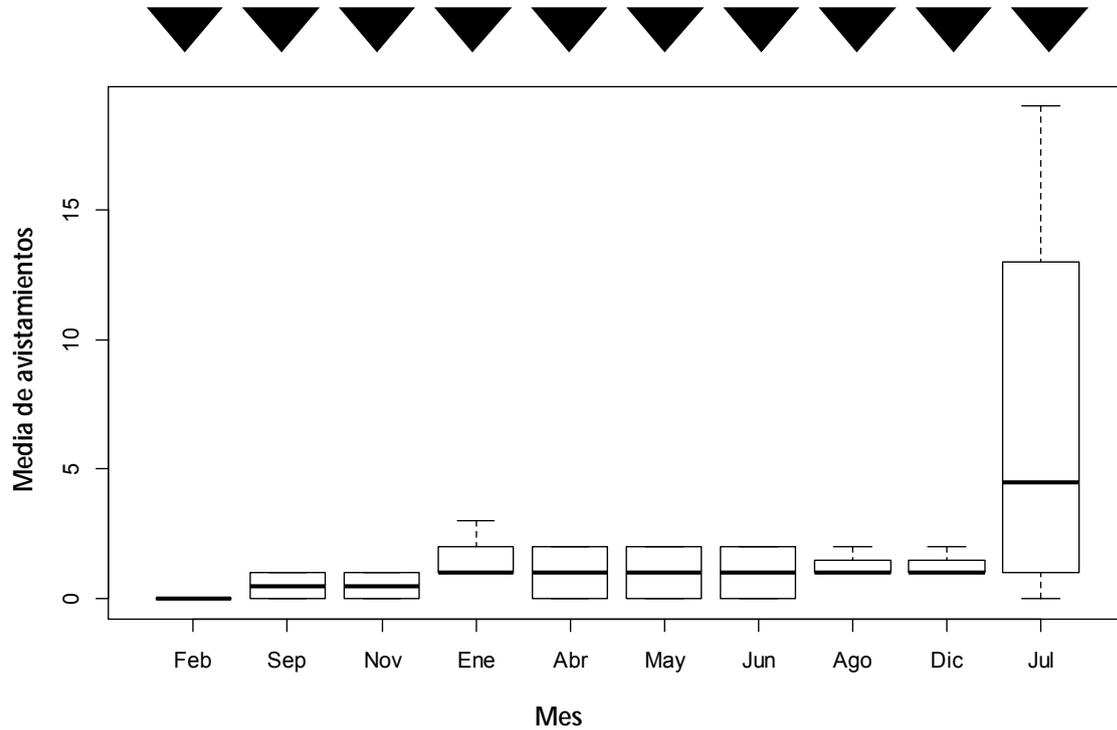


Figura 5.6: Comparaciones múltiples por mes de avistamientos de individuos machos de *S. squatina* en Sardinia, isla de Gran Canaria.

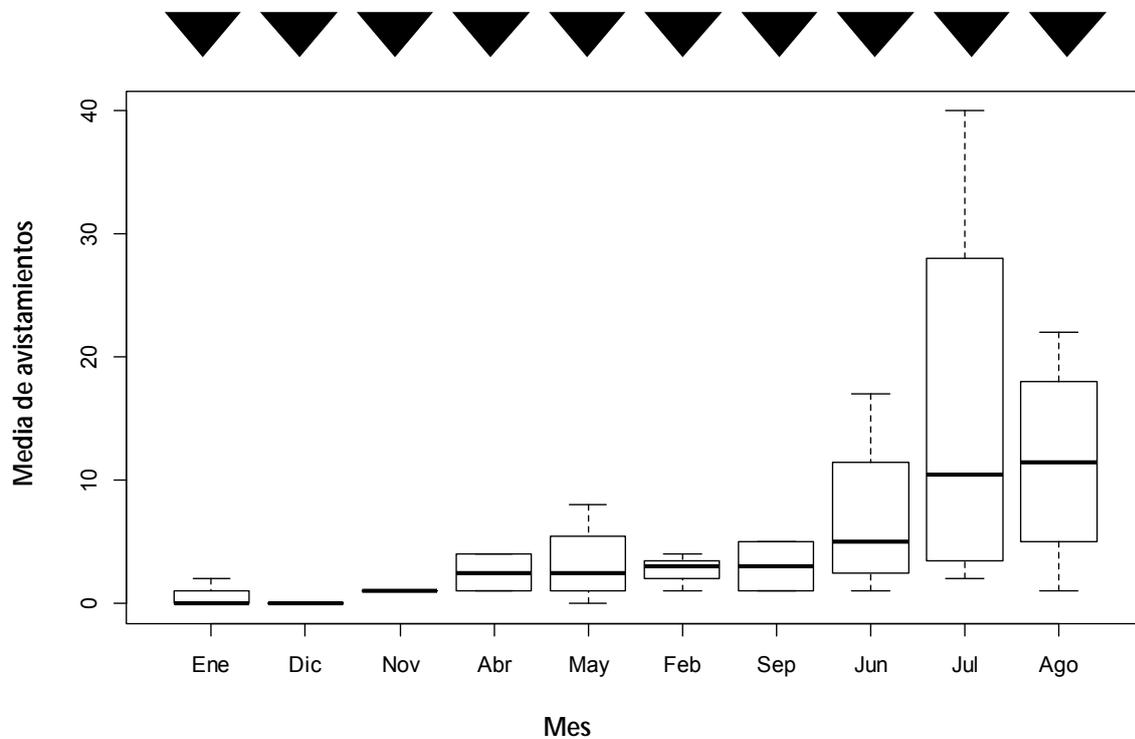
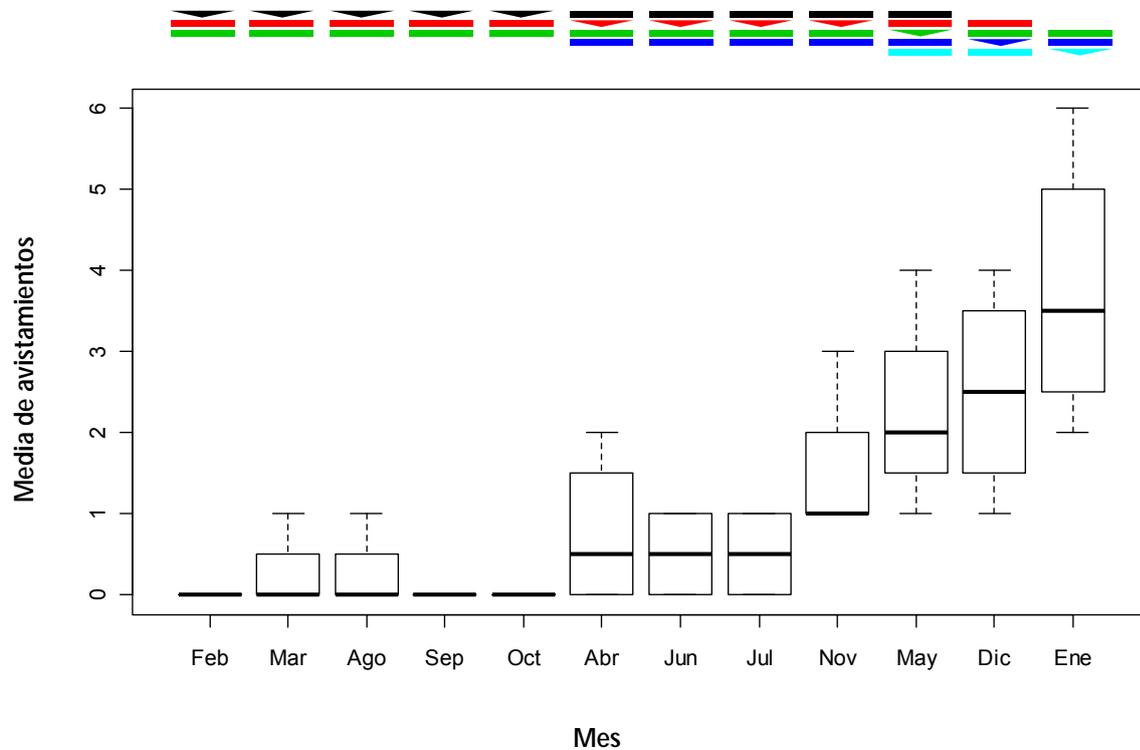
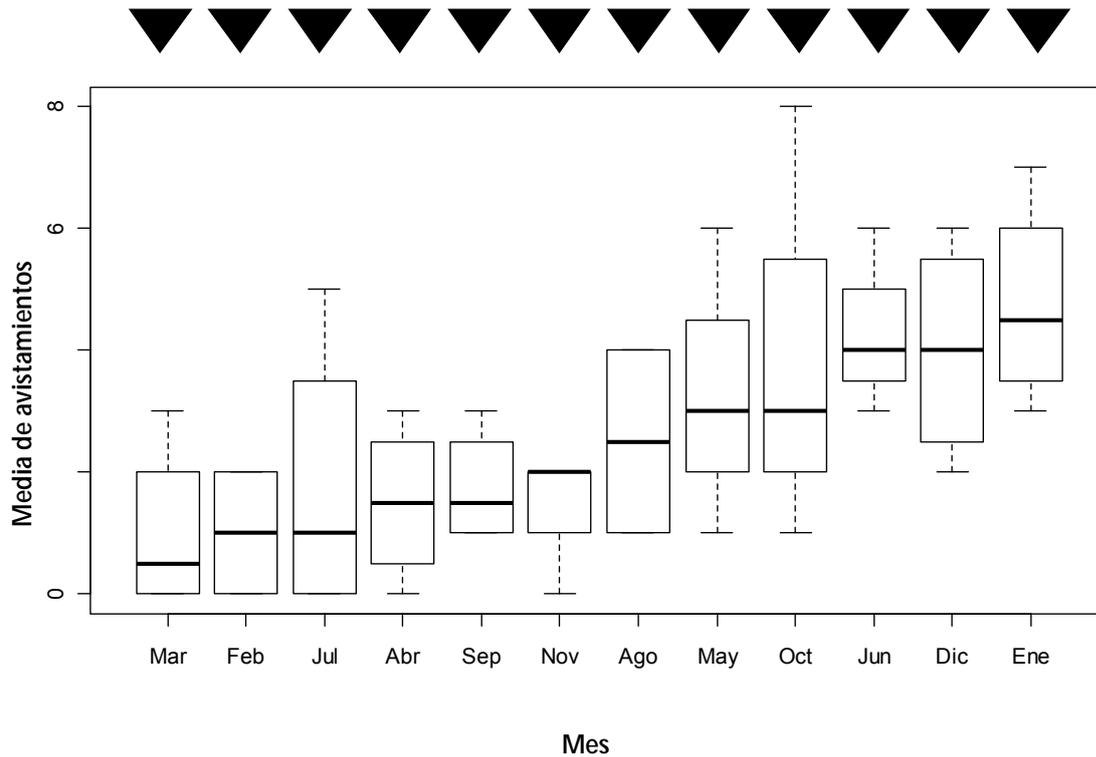


Figura 5.7: Comparaciones múltiples por mes de avistamientos de individuos hembras de *S. squatina* en Sardinia, isla de Gran Canaria.

En Caleta solo se observaron hembras en los meses de febrero, septiembre y octubre. Se encontraron diferencias significativas entre los promedios de avistamientos de machos por mes (ANOVA,  $F=5.859$ ,  $gl=11$ ,  $P=0.000$ ). El mayor número de avistamientos fue en enero comparado con febrero, marzo, abril, junio, julio, agosto, septiembre, octubre y noviembre, y en diciembre comparado con febrero, marzo, agosto, septiembre y octubre (Figura 5.8). Las hembras se avistaron durante todo el año sin diferencias significativas entre los promedios de los meses al hacer las comparaciones múltiples (ANOVA,  $F=1.618$ ,  $gl=11$ ,  $P=0.146$ ) (Figura 5.9).



**Figura 5.8:** Comparaciones múltiples por mes de avistamientos de individuos machos de *S. squatina* en Caleta, isla de Gran Canaria. Canaria



**Figura 5.9:** Comparaciones múltiples por mes de avistamientos de individuos hembras de *S. squatina* en Caleta, isla de Gran Canaria.

#### 5.3.1.4 Individuos reavistados

En Sardina se reavistaron cinco individuos, un macho y cuatro hembras, en 11 observaciones. En Caleta se reavistaron 13 individuos, dos machos y 11 hembras, en 30 observaciones. El número máximo de observaciones para un individuo reavistado fue de tres veces en Sardina y cuatro en Caleta. En ambos sitios todos los individuos reavistados fueron adultos y la mayoría fueron reavistados sólo una vez después de su avistamiento inicial (Figura 5.10).

En Sardina el tiempo desde la identificación inicial hasta el último avistamiento osciló entre 1 y 134 días. Hubo tres avistamientos con menos de 22 días entre reavistamientos y tres con menos de 135 días. En Caleta el tiempo desde la identificación inicial hasta el último avistamiento osciló entre 1 y 363 días. Hubo 14 avistamientos con menos de 67 días entre reavistamientos y tres con menos de 328 días. (Figura 5.11).

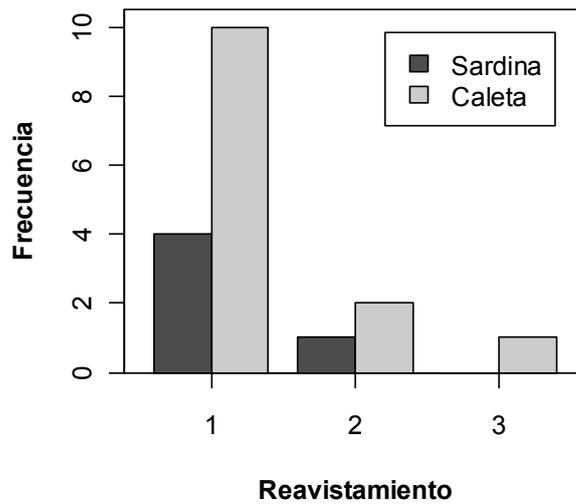


Figura 5.10: Frecuencia de reavistamiento de individuos de *S. squatina* observados en Sardina y Caleta, isla de Gran Canaria.

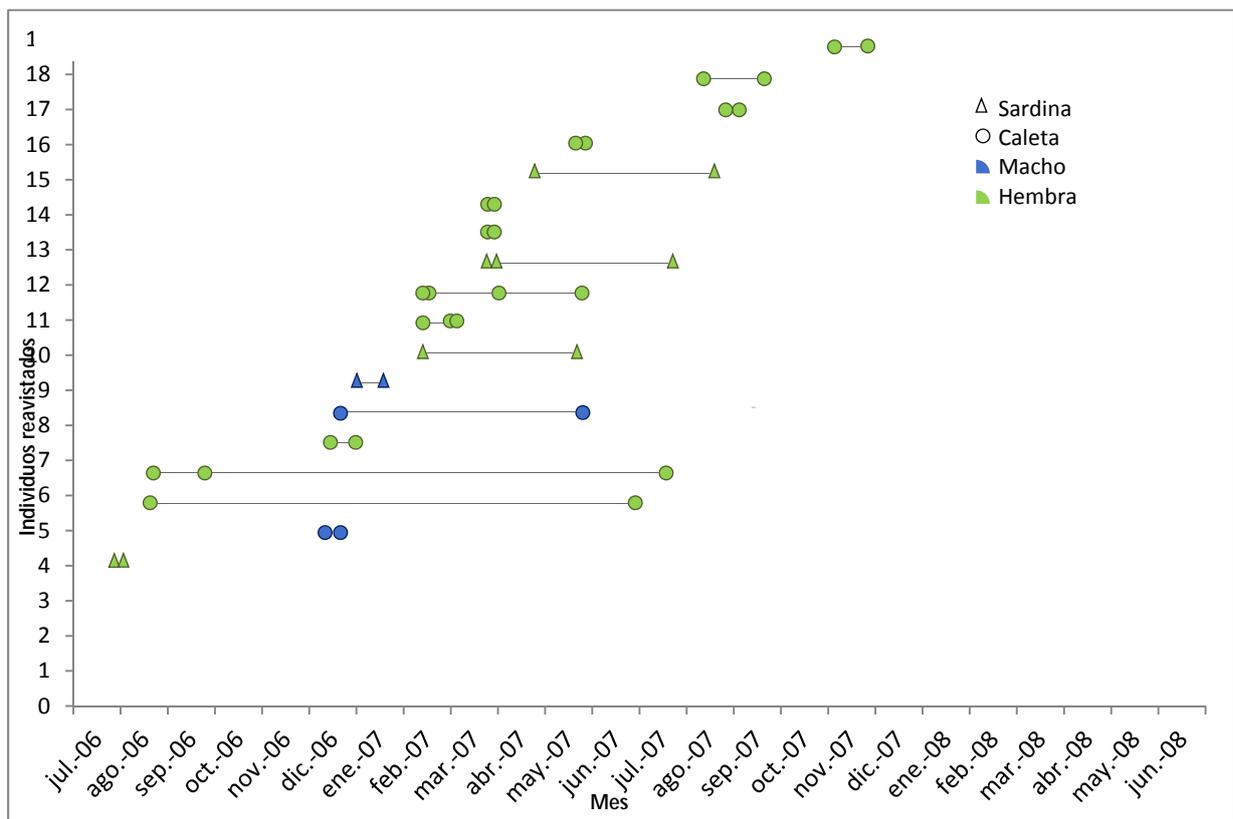


Figura 5.11: Temporalidad de individuos de *S. squatina* reavistados en Sardina y Caleta, isla de Gran Canaria.

### 5.3.2 Uso de hábitat

#### 5.3.2.1 Profundidad

En Sardina, los machos avistados estaban en un rango de profundidad de 3.3 a 17 m y las hembras de 4.1 a 18 m, con mayor frecuencia para ambos entre 5 a 10 m (Figura 5.12).

En Caleta, se observaron los machos en un rango de profundidad de 8.6 a 17.8 m y las hembras de 8.0 a 18.0 m, con mayor frecuencia para ambos entre 13 a 16 m (Figura 5.12).

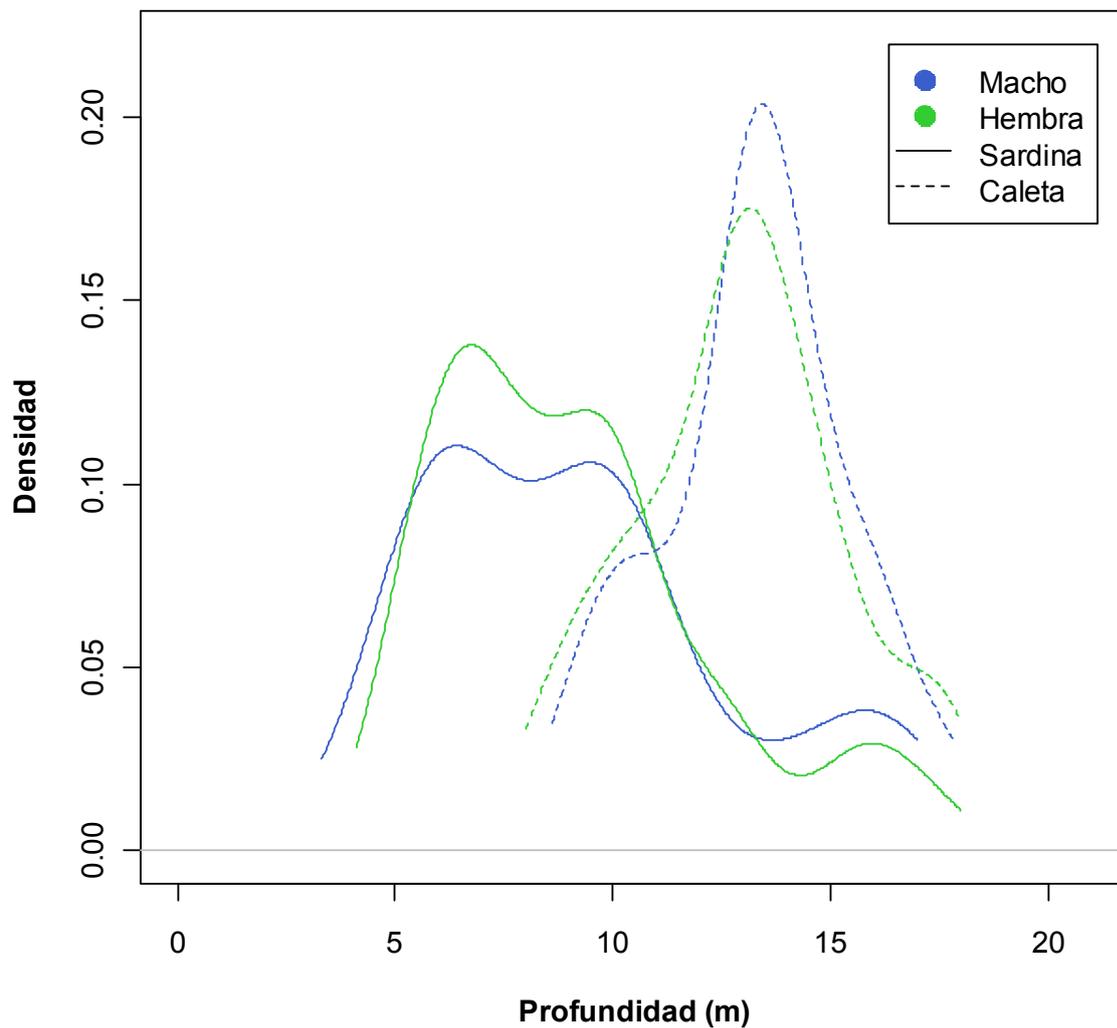


Figura 5.12: Función de densidad de la profundidad de machos y hembras de *S. squatina* observados en Sardina y Caleta, isla de Gran Canaria.

### 5.3.2.2 Actividades y sustrato

Las actividades y eventos fueron definidos como:

Reposo: se caracterizó por el individuo inmóvil sobre el fondo, con las aletas pectorales y pelvianas extendidas, apoyadas sobre el sustrato. Se observaron varias tendencias, una es el reposo a corto plazo, en la que los ejemplares no están cubiertos de arena, las aletas dorsales y caudal erguidas o medio erguidas. Otra tendencia es el reposo a largo plazo, donde los individuos se encuentran completamente cubiertos, con las aletas dorsales y caudal completamente plegadas al costado, permaneciendo largos periodos de tiempo hasta 24 h.

Natación: individuo en desplazamiento, sin contacto con el fondo o apenas con los ápices de las aletas pelvianas. Generalmente muy cerca al fondo, a no más de 10 cm aproximadamente. La locomoción se caracterizó por movimientos ondulatorios laterales del esqueleto axial, principalmente de la cola, con las aletas dorsales y caudal completamente erguidas y las pectorales y pelvianas extendidas. Cuando los individuos se sintieron amenazados se observaron aceleraciones considerables combinadas con levantamientos de las aletas pectorales.

Evento de alimentación: individuo que despliega toda o parte de su estrategia de caza para atrapar una potencial presa. La estrategia de caza observada se caracterizó por el individuo críptico y al acecho, con un ataque rápido. Al acercarse la potencial presa como mínimo a menos de 15 cm aproximadamente encima de la cabeza, la levanta con ayuda de sus aletas pectorales. Hay un desplazamiento craneal y abertura de la boca con rapidez, alcanzando levantamientos de hasta 90°. Posteriormente cierra la boca y vuelve lentamente a su posición inicial. Para esta estrategia, la especie está adaptada con una boca terminal, mandíbulas protráctiles y dientes triangulares, muy agudos con orientación lingual formando un ángulo agudo.

En Sardina se avistó el 87.6% de los individuos en reposo y 12.4% nadando. De los individuos en reposo el 5.6% en algún momento de la observación se alimentó o trató de alimentarse. Los individuos fueron observados en la arena (93.8%), los cantos rodados (4.9%) y los bloques (1.3%). Los ejemplares en reposo se encontraron principalmente sobre la arena (98.2%) y cubiertos por ella (70.2%). La mayoría de los individuos que nadaban fueron

hembras (75%), principalmente sobre la arena (95.2%) a finales de la primavera y durante el verano.

En Caleta, se observó el 85.2% de individuos en reposo y 14.8% nadando. De los individuos en reposo, el 11.8% en algún momento de la observación se alimentó o trató de alimentarse. Los individuos observados se encontraron en la arena (65.7%), en los cantos rodados (26.6%) y en la grava (7.7%). Los ejemplares en reposo se avistaron principalmente sobre la arena (71.9%) y cubiertos por ella (87.8%). La mayoría de los individuos que nadaban fueron machos (68%), principalmente sobre la arena (84%) y durante el otoño-invierno.

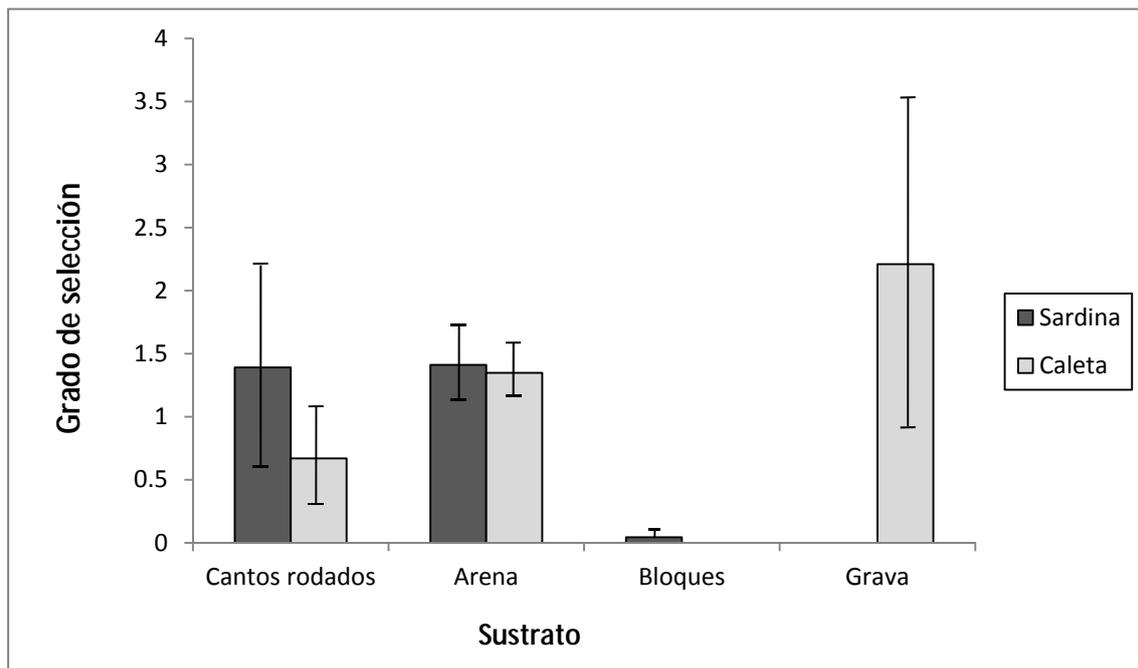
### 5.3.2.3 Estructura social

En Sardina, la mayoría de los individuos se observaron en solitario (76.5%), y en menor porcentaje en grupos de dos (19.5%) y hasta tres individuos (4%). Los grupos fueron de solo hembras (72%), mixtos (24%) y compuestos de solo machos (4%). Los ejemplares avistados en reposo se encontraron principalmente en solitario (73.2%) y todos los individuos que nadaban fueron observados en solitario.

En Caleta, la mayoría de los individuos se observaron en solitario (84.6%) y en menor porcentaje en grupos de hasta dos individuos (15.4%). Los grupos fueron de solo hembras (64.3%), de solo machos (21.4%) y mixtos (14.3%). Los ejemplares avistados en reposo se encontraron principalmente en solitario (81.9%) y todos los individuos que nadaban se observaron en solitario.

### 5.3.2.4 Selección de sustrato y zonas

En Sardina los individuos fueron avistados en los tres tipos de sustratos presentes en el área, con un grado de selección significativo para la arena. Los cantos rodados fueron utilizados en proporción a su disponibilidad y los bloques no fueron significativamente empleados (Figura 5.13). En Caleta los individuos fueron observados en tres de los cuatro tipos de sustratos presentes en el área, con un grado de selección significativo para la arena. Los cantos rodados y la grava se emplearon en proporción a su disponibilidad (Figura 5.13).



**Figura 5.13:** Grado de selección de sustrato por individuos de *S. squatina* observados en Sardinia y Caleta, isla de Gran Canaria. Las barras de error representan el intervalo de confianza del 95%.

En Sardinia, ambos sexos seleccionaron significativamente la arena. Los cantos rodados fueron elegidos en relación a su disposición, con un grado de selección mayor en las hembras. Los machos no utilizaron los bloques y las hembras no los seleccionaron significativamente sobre otros sustratos (Figura 5.14).

Para reposar, ambos sexos presentaron una selección significativa y similar para la arena. Los bloques y cantos rodados solo fueron escogidos por las hembras, aunque no fueron seleccionados significativamente (Figura 5.15).

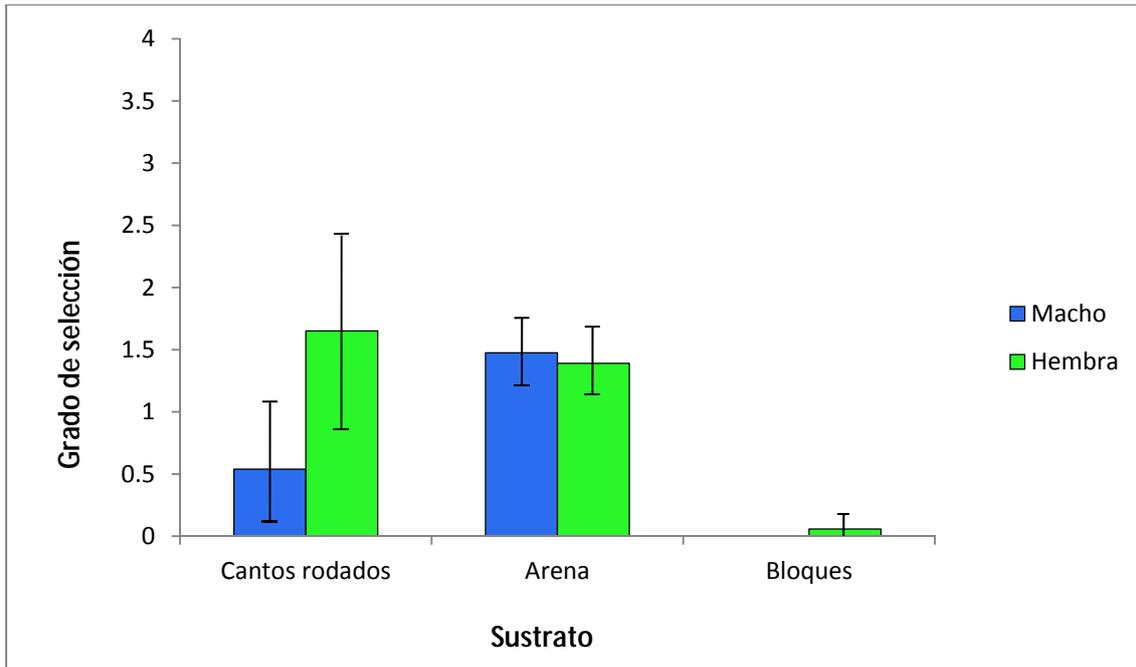


Figura 5.14: Grado de selección de sustrato por machos y hembras de *S. squatina* observados en Sardina, isla de Gran Canaria. Las barras de error representan el intervalo de confianza del 95%.

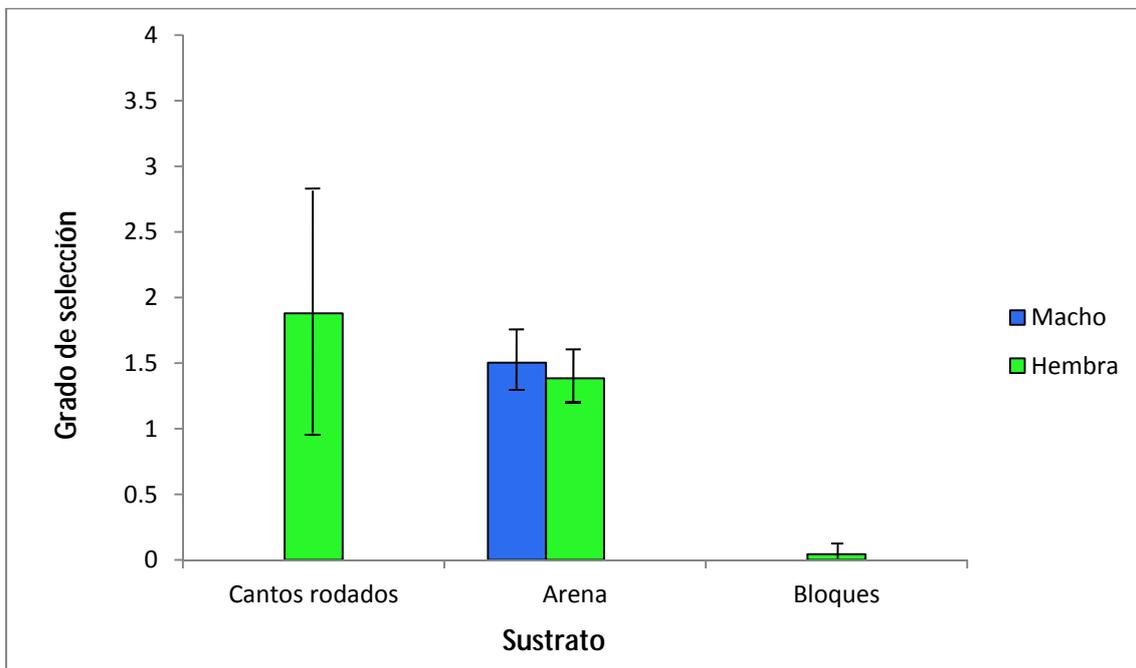
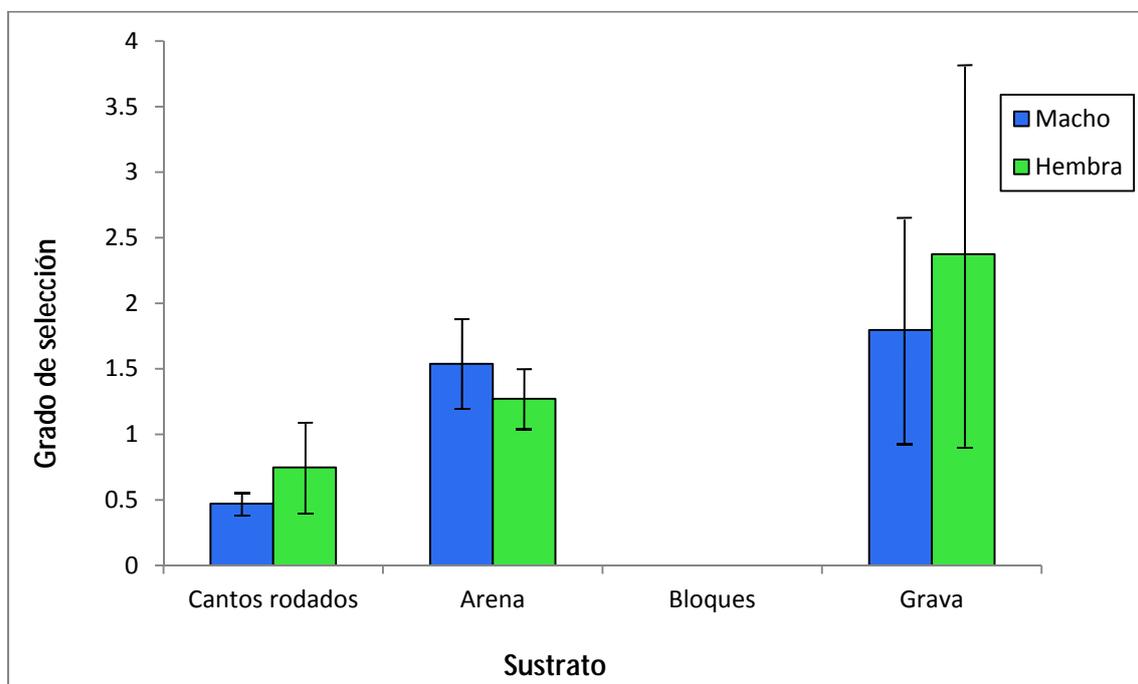


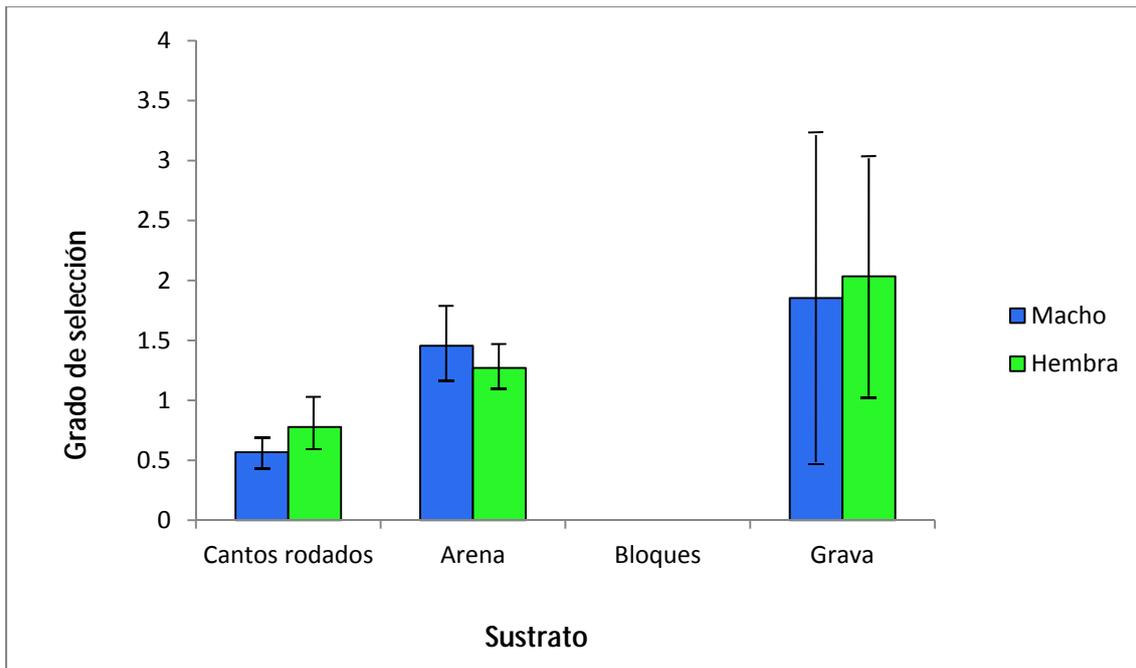
Figura 5.15: Grado de selección de sustrato por machos y hembras en reposo de *S. squatina* observados en Sardina, isla de Gran Canaria. Las barras de error representan el intervalo de confianza del 95%.

En Caleta ambos sexos seleccionaron significativamente la arena, con un grado de selección mayor en los machos. Las hembras emplearon los cantos rodados en relación a su disposición y los machos no la utilizaron significativamente. La grava fue seleccionada en proporción a su disposición por ambos sexos (Figura 5.16).

Para reposar, ambos sexos presentaron una selección significativa para la arena. Los cantos rodados no fueron seleccionados significativamente por ambos sexos. La grava fue significativamente seleccionada por las hembras y los machos la emplearon en relación a su disponibilidad (Figura 5.17).

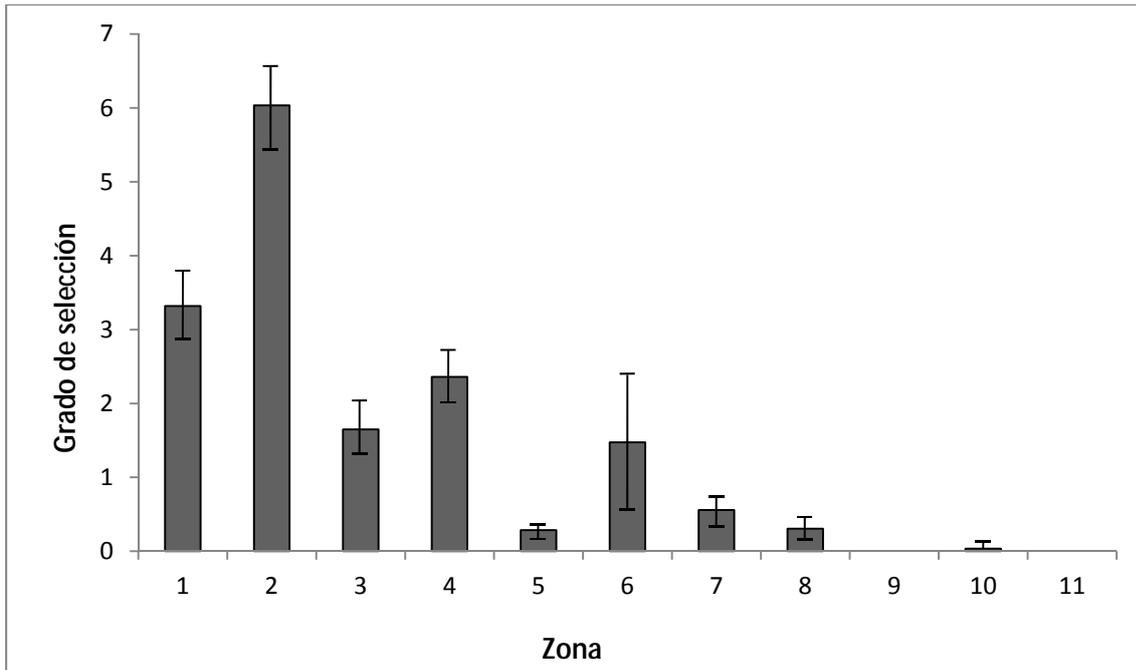


**Figura 5.16:** Grado de selección de sustrato de individuos machos y hembras de *S. squatina* observados en Caleta, isla de Gran Canaria. Las barras de error representan el intervalo de confianza del 95%.

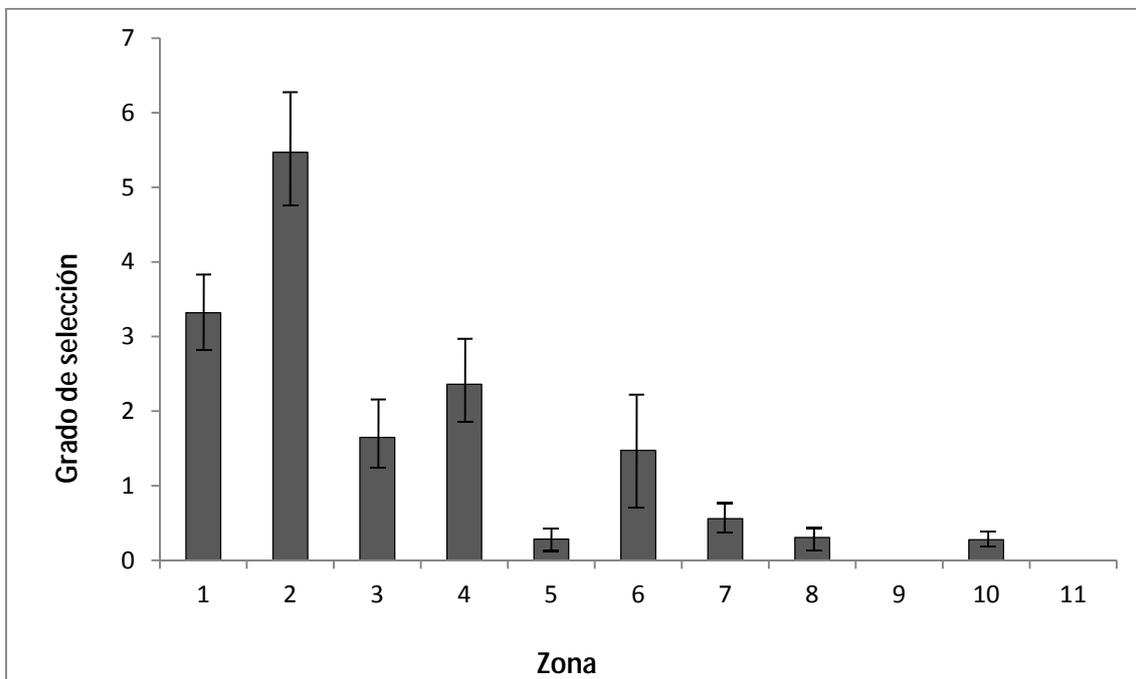


**Figura 5.17:** Grado de selección de sustrato por individuos machos y hembras en reposo de *S. squatina* observados en Caleta, isla de Gran Canaria. Las barras de error representan el intervalo de confianza del 95%.

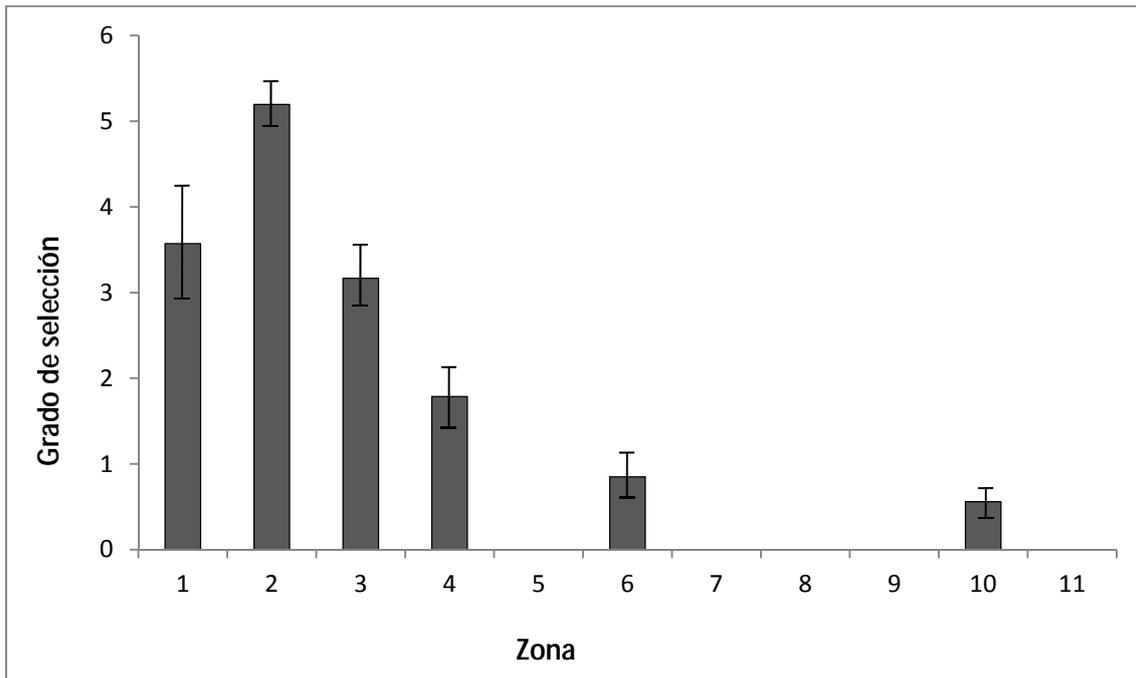
En Sardina los individuos fueron avistados en nueve de las 11 zonas establecidas. Las zonas 1, 2, 3 y 4 fueron seleccionados significativamente, con un mayor grado de selección para la zona 2. La zona 6 fue utilizada en proporción a su disponibilidad. Las zonas 5, 7, 8 y 10 no fueron seleccionadas significativamente (Figura 5.18). Los ejemplares mostraron una selección significativa para reposar en las zonas 1, 2, 3 y 4, con un mayor grado de selección para las zonas 1 y 2. La zona 6 se escogió en proporción a su disponibilidad (Figura 5.19). Se observaron a los ejemplares nadando en seis de las 11 zonas disponibles. Las zonas 1, 2, 3 y 4 fueron seleccionados significativamente, la zona 2 con un grado de selección mayor. La zona 6 se utilizó en proporción a su disponibilidad y no hubo selección significativa por la zona 10 (Figura 5.20).



**Figura 5.18:** Grado de selección de zonas por individuos de *S. squatina* observados en Sardina, isla de Gran Canaria. Las barras de error representan el intervalo de confianza del 95%.



**Figura 5.19:** Grado de selección de zonas por individuos en reposo de *S. squatina* observados en Sardina, isla de Gran Canaria. Las barras de error representan el intervalo de confianza del 95%.



**Figura 5.20:** Grado de selección de zonas por individuos en natación de *S. squatina* observados en Sardina, isla de Gran Canaria. Las barras de error representan el intervalo de confianza del 95%.

En Caleta los individuos fueron avistados en nueve de las diez zonas establecidas, seleccionando significativamente las zonas 1 y 6, con un mayor grado de selección para la zona 1. Las zonas 3, 7 y 10 fueron utilizadas en proporción a su disponibilidad. Las zonas 2, 5, 8 y 9 no fueron significativamente seleccionadas (Figura 5.21). En reposo, se encontró un patrón de selección igual a la descrita para todos los individuos avistados (Figura 5.22). Se observaron a los ejemplares nadando en cinco de las zonas disponibles, pero solo fue significativamente seleccionada la zona 6 para esta actividad. Las zonas 7 y 10 se utilizaron en proporción a su disponibilidad y las zonas 1 y 2 no fueron significativamente seleccionadas (Figura 5.23).

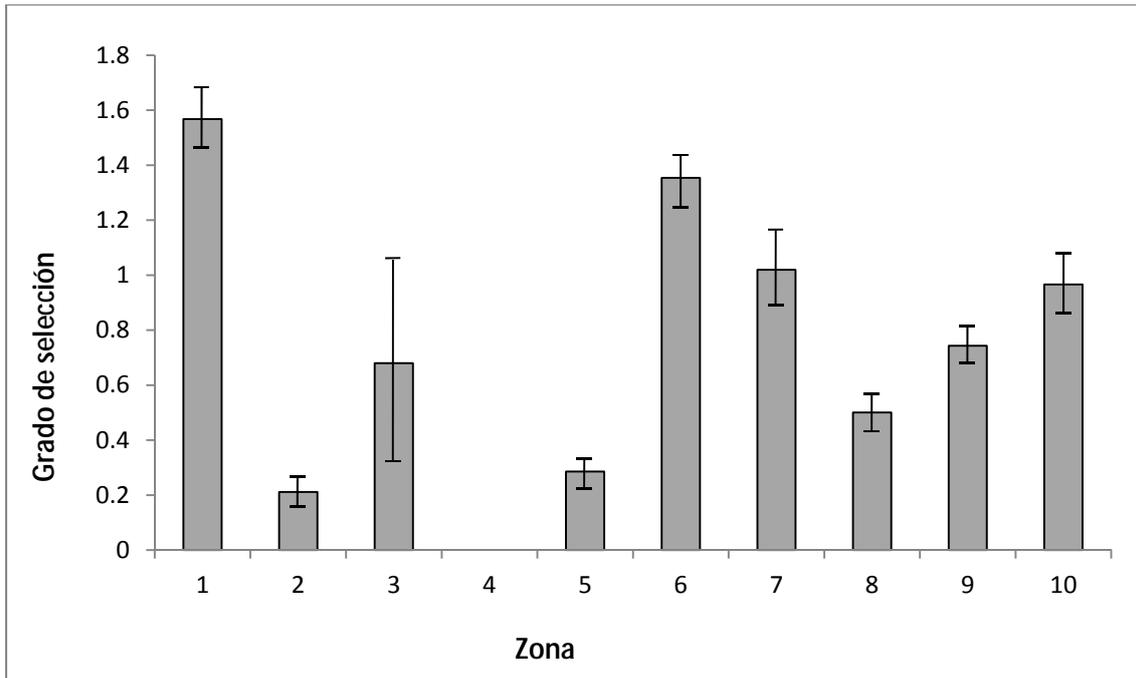


Figura 5.21: Grado de selección de zonas por individuos de *S. squatina* observados en Caleta, isla de Gran Canaria. Las barras de error representan el intervalo de confianza del 95%.

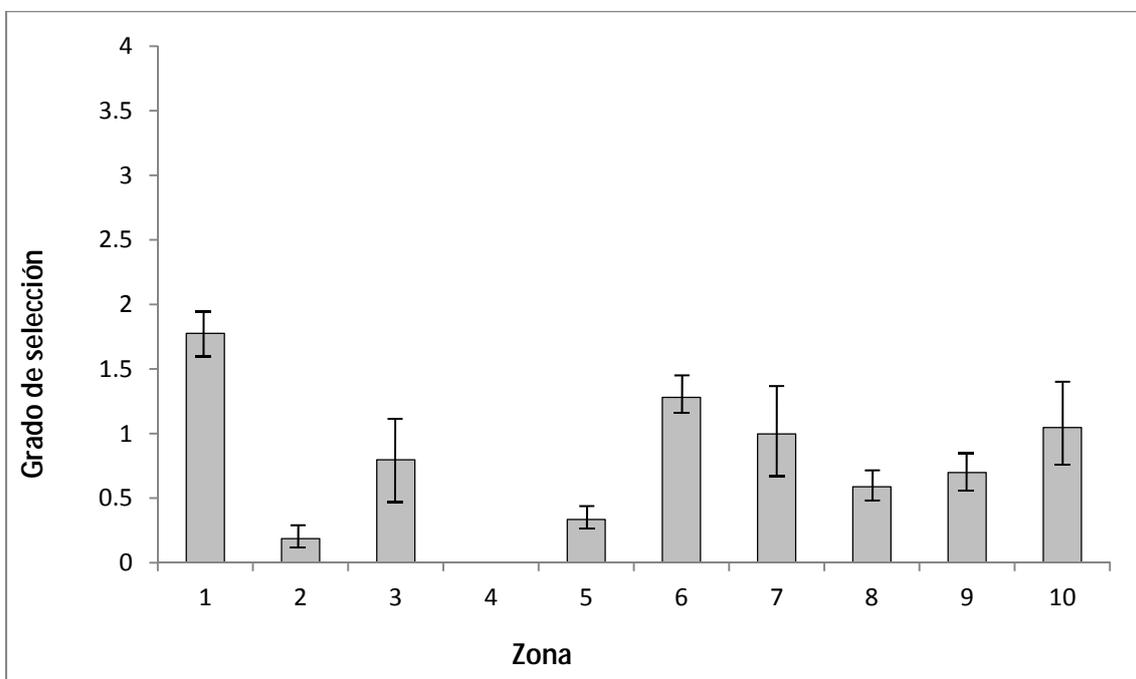


Figura 5.22: Grado de selección de zonas por individuos en reposo de *S. squatina* observados en Caleta, de Gran Canaria. Las barras de error representan el intervalo de confianza del 95%.

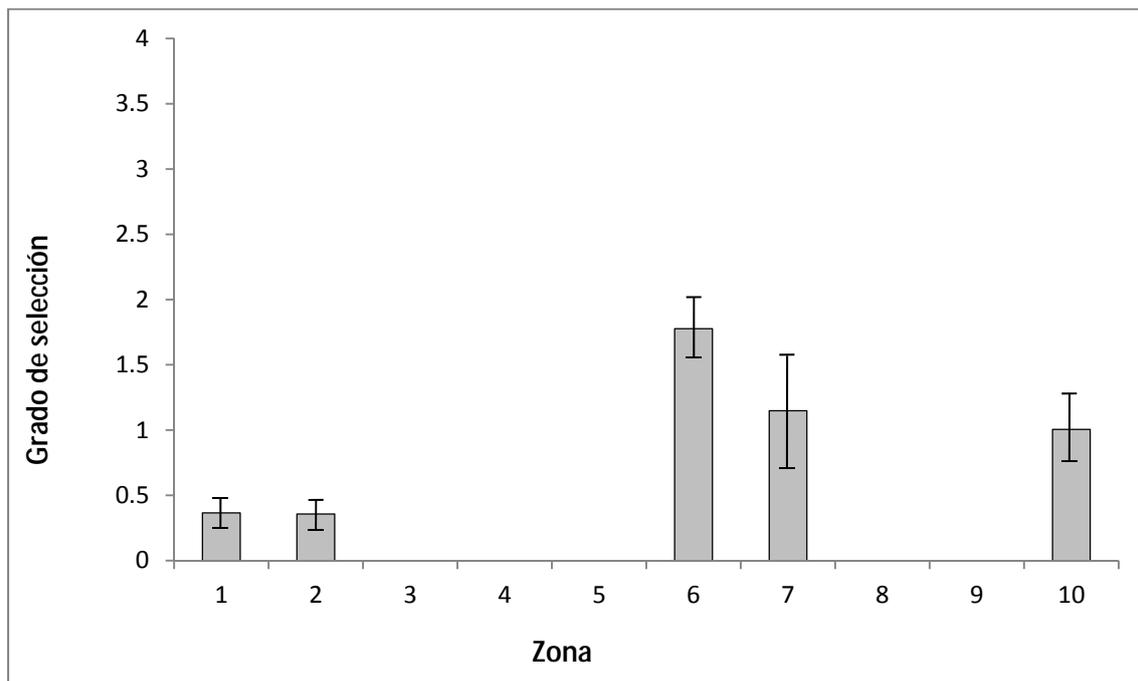


Figura 5.23: Grado de selección de zonas por individuos en natación de *S. squatina* observados en Caleta, isla de Gran Canaria. Las barras de error representan el intervalo de confianza del 95%.

### 5.3.2.5 Fidelidad y residencia

#### Poblacional

En Sardina los individuos avistados mostraron una fidelidad baja a la mayoría de las zonas en la localidad. En las zonas más extensas, los individuos se encontraron más dispersos y fueron menos frecuentes. Los mayores porcentajes de avistamiento se hallaron en zonas colindantes con características similares (14.2%, 13.3%, 33.2% y 18.6% respectivamente) (Figura 5.24).

En Caleta los individuos avistados mostraron una fidelidad alta a determinados sitios. En la zona más extensa, los individuos se encontraron a lo largo de una franja, más concentrados en algunos sitios y fueron más frecuentes que en otras zonas. Los mayores porcentajes de avistamiento se hallaron en zonas alejadas entre ellas con características diferentes (17.2% y 60.8% respectivamente) (Figura 5.25).

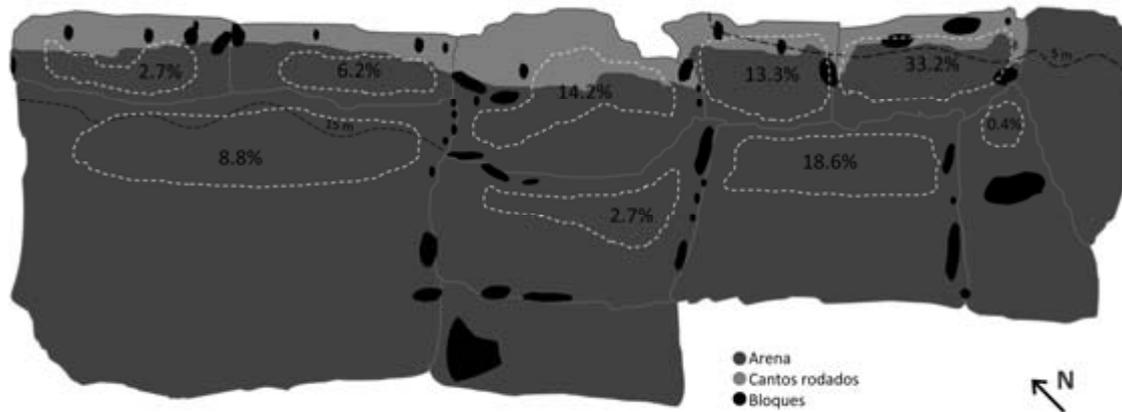


Figura 5.24: Distribución del porcentaje de avistamiento por zona de individuos de *S. squatina* observados en Sardina, isla de Gran Canaria. Línea continua gris separa las zonas. Línea de trazos blanca limita el área donde se avistaron los individuos en cada zona.

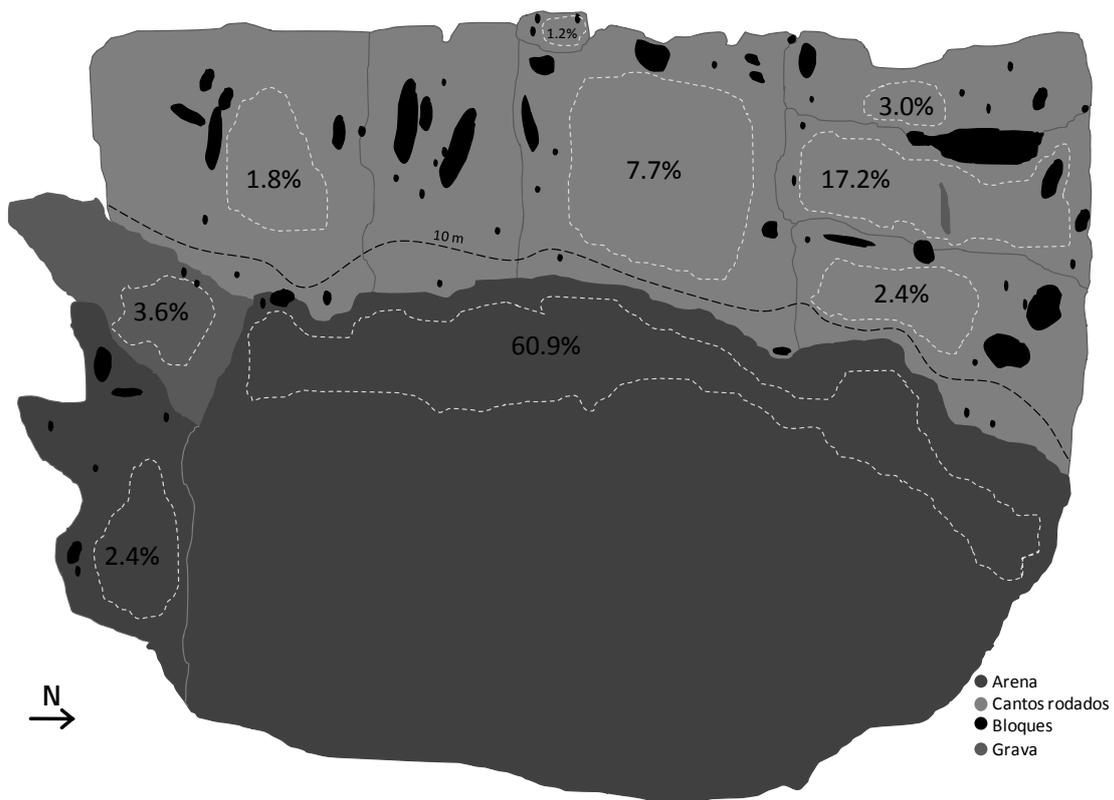


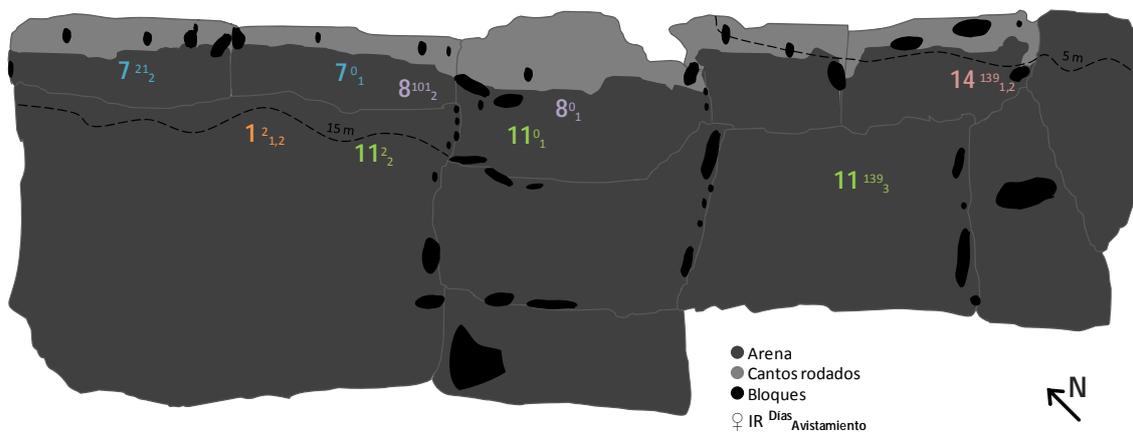
Figura 5.25: Distribución del porcentaje de avistamiento por zona de individuos de *S. squatina* observados en Caleta, isla de Gran Canaria. Línea continua gris separa las zonas. Línea de trazos blanca limita el área donde se avistaron los individuos en cada zona.

Individual

De cinco individuos reavistados en Sardina, uno se observó en la misma zona inicial después de un día. Tres fueron reavistados a menos de 50 m de su avistamiento inicial después de entre 21 y 134 días, utilizando dos zonas. Un individuo se reavistó a menos de 200 m de su avistamiento inicial después de dos días y luego a menos de 100 m de este sitio después de 139 días, empleando tres zonas (Tabla 5.4 y Figura 5.26). El 40% de los individuos reavistados fueron observados en la misma zona de su avistamiento inicial.

Sexo/Ind	D	# Zonas	Distancia (m)	
			1-R	2-R
♀1	2	1	<20	
♂7	21	2	20>50	
♀8	101	2	20>30	
♀11	141	3	50>200	50>100
♀14	134	1	<20	

**Tabla 5.4:** Días (D) entre el primer y último avistamiento, zonas ocupadas y distancia relativa entre sitios de avistamiento de individuos de *S. squatina* reavistados en Sardina, isla de Gran Canaria. Primer reavistamiento (1-R), segundo reavistamiento (2-R).



**Figura 5.26:** Distribución de individuos de *S. squatina* reavistados en Sardina, isla de Gran Canaria. Línea continua gris separa las zonas. Individuos reavistados (IR). Días transcurridos desde su avistamiento anterior.

De 13 individuos reavistados en Caleta, uno se observó en el mismo sitio y posición inicial después de un día. Ese mismo individuo fue reavistado a menos de 10 m después de 36 días y a menos de 300 m después de 66 días, en dos zonas. Cinco individuos se reavistaron a menos de 50 m de su avistamiento inicial después de 1 a 346 días, utilizando dos zonas. Tres ejemplares se reavistaron entre 50 y 100 m de su avistamiento inicial después de 5 a 36 días, empleando dos zonas. Cuatro individuos se reavistaron entre 100 y 300 m de su avistamiento inicial después de 1 y 164 días en dos zonas (Tabla 5.5 y Figura 5.27). El 53.8% de los individuos reavistados fueron observados en la misma zona de su avistamiento inicial.

Sexo/Ind	D	# Zonas	Distancia (m)		
			1-R	2-R	3-R
♂2	5	1	50>100		
♀3	346	1	20>50		
♀4	363	3	50>100	100>150	
♀5	12	1	50>100		
♂6	164	2	250>300		
♀9	6	3	250>300	10>20	
♀10	103	2	0	<10	250>300
♀12	1	2	250>300		
♀13	1	2	<10		
♀15	3	2	150>250		
♀16	4	1	<10		
♀17	45	1	20>50		
♀18	19	1	10>20		

**Tabla 5.5:** Días (D) entre el primer y último avistamiento, zonas ocupadas y distancia relativa entre sitios de avistamiento de Individuos de *S. squatina* reavistados en Caleta, isla de Gran Canaria. Primer reavistamiento (1-R), segundo reavistamiento (2-R), tercer reavistamiento (3-R).

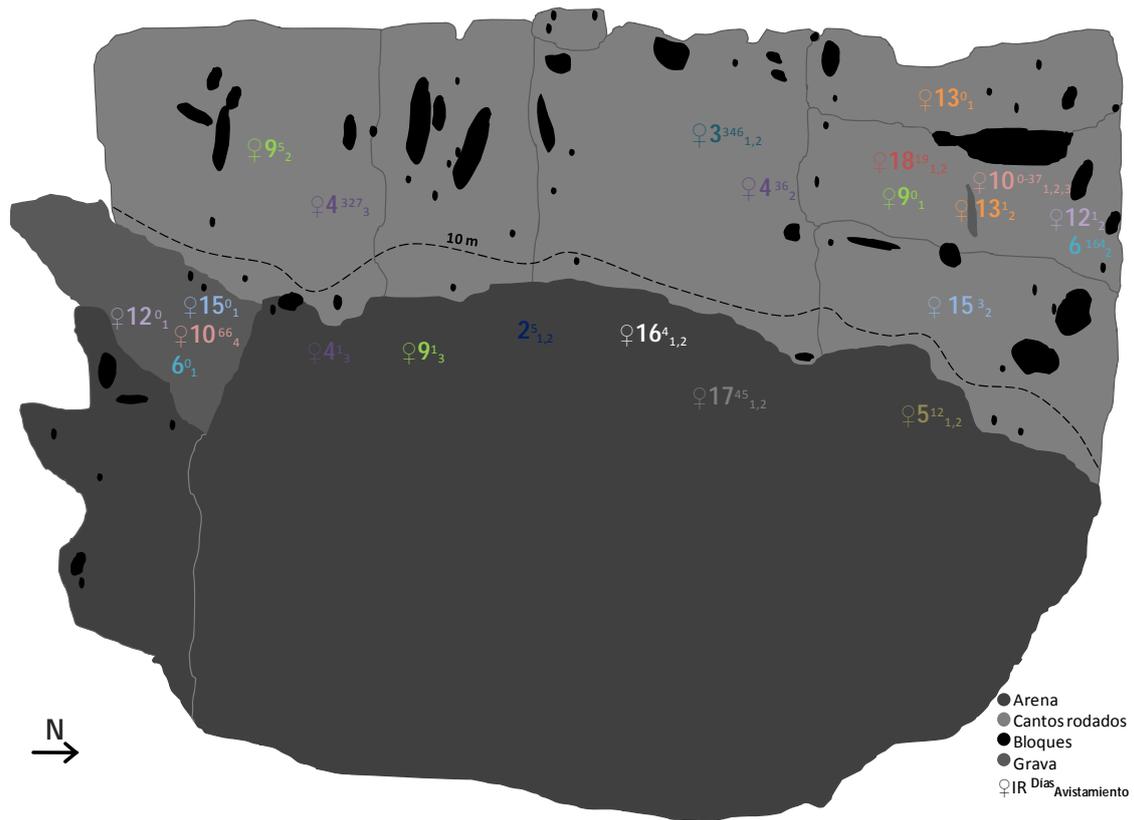
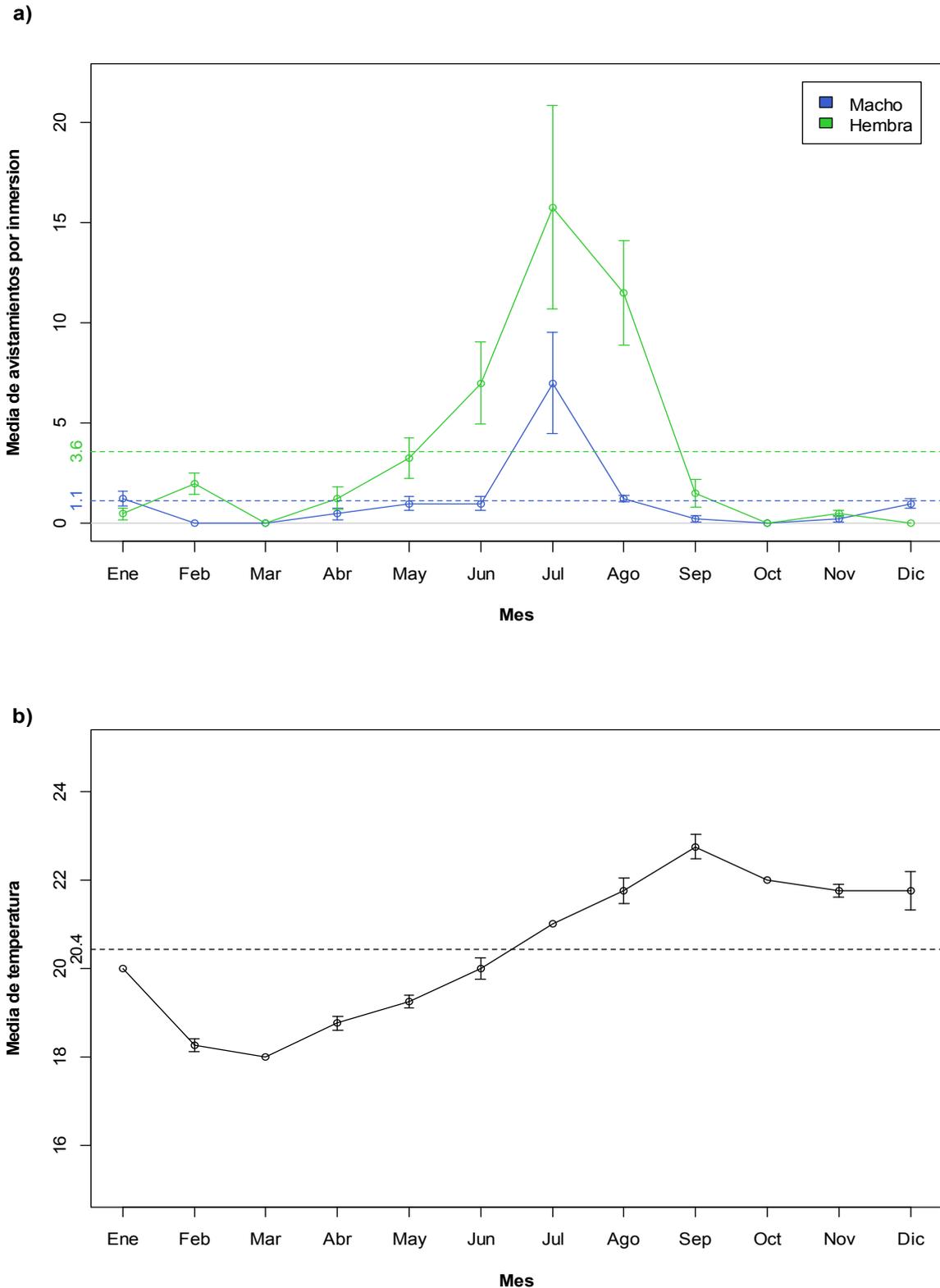


Figura 5.27: Distribución de individuos de *S. squatina* reavistados en Sardina, isla de Gran Canaria. Línea continua gris separa las zonas. Individuos reavistados (IR). Días transcurridos desde su avistamiento anterior.

### 5.3.2.6 Probabilidad de avistamiento en función de la temperatura

En Sardina, la media de avistamiento por transecto-sendero de los machos fue de 1.1 y para las hembras 3.6. Los meses con mayor probabilidad de avistamiento fueron los estivales, con el mes de julio para los machos y los meses de junio a agosto para las hembras. (Figura 5.28a). En estos meses, el rango de temperatura fue entre 20 y 21 °C, la media total fue de 20.4 °C (Figura 5.28b).

En Caleta, la media de avistamiento por transecto-sendero de los machos fue de 1.0 y 2.6 para las hembras. Los meses con mayor probabilidad de avistamiento para los machos fueron enero, mayo, noviembre y diciembre (Figura 5.29a), y para las hembras en enero, mayo, junio, octubre y diciembre. Estos meses corresponden al rango de temperatura entre 19 y 22 °C, la media total fue de 20.6 °C (Figura 5.29b).



**Figura 5.28:** a. Media de avistamientos por transecto-sendero mensual de individuos de *S. squatina* en Sardinia, isla de Gran Canaria y b. media de temperatura mensual. La línea de puntos azul y verde representa la media de individuos machos y hembras respectivamente. La línea de puntos negro representa la media total de temperatura. Las barras de error representan el intervalo de confianza del 95%. Las barras de error con un resultado infinito no son representadas en la gráfica.

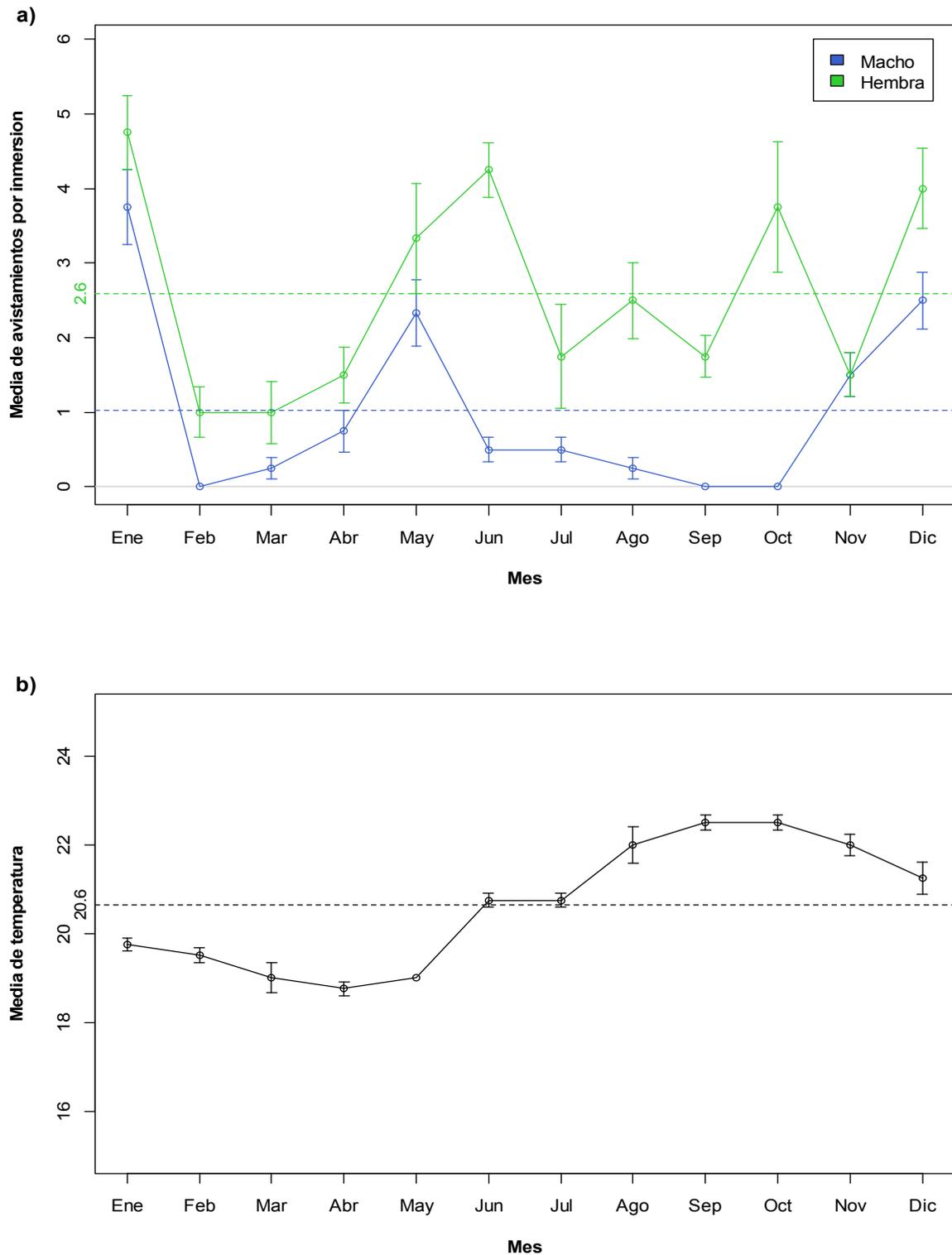


Figura 5.29: a. Media de avistamientos por transecto-sendero mensual de individuos de *S. squatina* en Caleta, isla de Gran Canaria y b. media de temperatura mensual. La línea de puntos azul y verde representa la media de individuos machos y hembras respectivamente. La línea de puntos negro representa la media total de temperatura. Las barras de error representan el intervalo de confianza del 95%. Las barras de error con un resultado infinito no son representadas en la gráfica.

## 5.4 DISCUSIÓN

### 5.4.1 Estructura poblacional

La mayor parte de la población avistada en ambas localidades estuvo compuesta por individuos adultos, principalmente hembras, lo que indica que existe una segregación marcada por estado de madurez sexual y sexo, común en los elasmobranquios (Springer 1967, Klimley 1987). Esto podría ser consecuencia de la depredación, la competencia por los recursos (Sims 2003), el tipo de sustrato o incluso por una diferencia en las necesidades energéticas. Así como un reflejo a una tolerancia diferencial a la salinidad, oxígeno disuelto o temperatura (Pikitch *et al.* 2005; Conrath & Musick 2008).

Individuos neonatos y juveniles estuvieron representados en una muy baja proporción en Sardina y ausentes en Caleta. Si bien, el reclutamiento anual de la especie es muy bajo, por una proporción baja de hembras en condición maternal, el extenso ciclo reproductivo de tres años y una fecundidad media de solo 13 crías por camada (Osaer 2009). Esto aún, no permitiría explicar la escasa tasa observada de individuos neonatos y juveniles. Varios factores pueden contribuir al reducido número de avistamientos de ejemplares en los primeros estados de madurez sexual. Se puede esperar una subestimación de los individuos pequeños con el método de muestreo elegido, ya que estos son más crípticos y por tanto menos factibles de ubicar. Además de la vulnerabilidad intrínseca, que aumenta con la perturbación provocada por los buzos recreativos (capítulo 3) y que es reflejada en la alta mortalidad observada (Narváez *et al.* 2006; capítulos 2 y 3). Así como un posible mecanismo de evasión al canibalismo, el cual ha sido reportado en *S. guggenheim* (Vögler *et al.* 2003). Aunque, la distribución de tallas en el capítulo 6 también se observó una baja proporción de individuos neonatos y juveniles. Quigley (2006), también encontró muy bajas proporciones de individuos inmaduros en poblaciones de Irlanda y para *S. californica* en la Isla de Santa Catalina, esta clase de edad estuvo ausente (Pittenger 1984). Igualmente los adultos fueron más comunes en *S. oculata* (Capapé *et al.* 2002). *Squatina tergocellata* también exhibió una segregación espacial por clases de edad, pero presumiblemente en un gradiente de profundidad (Bridge *et al.* 1998).

La segregación por sexo puede estar explicada por la marcada sobreposición en la dieta y la diferencia en el consumo de cefalópodos (capítulo 6) con ello reduciendo la partición del

hábitat y la competencia por los recursos. El hecho que los machos estén mejor adaptados a la natación (Osaer 2009) sugiere patrones de movimiento diferentes y, por lo tanto, es otro factor que contribuye a la segregación. En ambas localidades hubo una significativa mayor proporción de hembras que de machos, con diferencias temporales, lo que contrasta con una significativa mayor proporción de machos que de hembras encontrada por Quigley (2006). En *S. californica* también se ha observado una segregación por sexo (Zayas-Alvarez 1998; Escobar-Sánchez 2004) y el mismo patrón de mayor proporción de hembras que machos ha sido observado en varias especies del género (p. ej Bridge *et al.* 1998; Capapé *et al.* 2002; Capapé *et al.* 2005; Shelmerdine & Cliff 2006). Así mismo, para *S. guggenheim* (Awruch *et al.* 2008) y *S. californica* (Pittenger 1984) se encontraron diferencias en la proporción de machos y hembras pero estacionalmente.

Los machos avistados fueron menores en talla que las hembras, congruente con lo encontrado por Osaer (2009) y común en los elasmobranquios (Klimley 1987). En *S. squatina* las hembras son más grandes como una adaptación para albergar material reproductivo y embriones, así como mayores reservas energéticas (Osaer 2009). El menor tamaño de los machos es una adaptación a una mayor movilidad. Al ser más ligeros, esto les permitiría desplazarse con más facilidad y emplear menos energía. Como consecuencia podrían abarcar un área mayor en búsqueda de hembras y aumentar sus posibilidades de apareamiento, propiciando una mayor diversidad genética.

Durante el día, *S. squatina* tuvo principalmente un comportamiento solitario. En escasas ocasiones se observaron en grupos pequeños, de hasta cuatro ejemplares. Los grupos fueron mixtos o de hembras, principalmente organizados en paralelo, y compuestos de adultos o adultos y subadultos. Sin embargo, no fue posible inferir la organización social, así como el objetivo o los mecanismos responsables de esta conducta con las observaciones realizadas. Es probable que este comportamiento sea la sincronía en la selección de sitios óptimos de reposo o alimentación. Para *S. squatina* se han observado agregaciones nocturnas (Narváez *et al.* 2006), compuestas de más de seis individuos. Cuvier *et al.* (1834) reportaron hábitos gregarios para la especie, pero no lo asociaron a ningún comportamiento o función. También se han advertido agregaciones durante el verano en *S. californica* (Standora & Donald 1977; Pittenger 1984). Se han observado varias especies de elasmobranquios en grupos permanentes o temporales de pocos a cientos de individuos,

incluso formando escuelas. Aunque los mecanismos que subyacen a los procesos que dan lugar a las agregaciones son poco conocidos y cuantificados, se cree que las motivaciones están asociadas a la reproducción (Harvey-Clark *et al.* 1999; Dudgeon *et al.* 2008; Goldman & Musick 2009), al ahorro de energía (Klimley 1985), a las interacciones sociales (O'Shea *et al.* 2010), a un comportamiento anti-depredador (Heupel & Simpfendorfer 2005), a la protección (Clark 1971; Klimley 1985; Holland *et al.* 1993; Semeniuk & Dill 2004), a zonas de alimentación (Springer 1979; Klimley 1985; Heyman *et al.* 2001; Hulbert *et al.* 2005; Osaer *et al.* 2010; de la Parra Venegas *et al.* 2011), a zonas de limpieza (Deakos *et al.* 2011) y al sitio (Powter & Gladstone 2009).

### 5.4.2 Uso de hábitat

El patrón de comportamiento diurno de *S. squatina* es complejo y adaptable. Se encontró principalmente en reposo sobre la arena y completamente cubierto por ella, como ha sido descrito por varios autores (p. ej. Compagno 1984; Compagno *et al.* 2005). Raramente se alejó de su lugar de reposo, mientras se realizaba la toma de los datos. En algunos casos, fue difícil discernir entre estado de reposo y periodos de desplazamiento, ya que muchos de ellos se realizan con varias paradas.

En ambas localidades se encontraron la mayoría de los individuos en reposo, enterrados y muy pocos nadando o alimentándose. Esto indica que *S. squatina* no realiza desplazamientos grandes ni continuos durante el día, con una tasa de alimentación baja y oportunista. Por ello, el comportamiento letárgico durante este período atribuido a esta especie (p. ej. Compagno 1984; Compagno *et al.* 2005) debería ser revaluado. El patrón de comportamiento diurno contrasta con una mayor actividad durante el crepúsculo y principalmente la noche (Compagno 1984; Compagno *et al.* 2005). El patrón de comportamiento diurno descrito para otras especies del género como *S. californica* y *S. australis* (Standora & Nelson 1977; Compagno *et al.* 2005), es similar al observado en *S. squatina*.

Varios autores han reportado la habilidad de camuflarse para *S. squatina* (p. ej. Brito *et al.* 2002; Moreno García 2004; Espino *et al.* 2006) y de enterrarse (Moreno García 2004;

Compagno *et al.* 2005). *Squatina squatina* es un tiburón de hábito esquatinobéntico (Compagno 1990) con una cripsis elaborada y diversa. Para ello, entre otros aspectos, es comprimido dorsoventralmente lo que implica un aplanamiento del cráneo y el cuerpo, con las aletas pectorales y las pelvianas anchas. Se caracteriza por mantenerse inmóvil con una homocromía dorsal, incluso en textura visual. Incluye una coloración disruptiva y cambios en ella (no instantáneos), cuando no está enterrado. La capacidad de adaptación cromática ha sido descrita para varias especies de elasmobranquios (p. ej. Lundstrom & Bard 1932; Parker & Porter 1934; Schaeffer 1921; Compagno *et al.* 2005) capaces de alterar drásticamente el color de la piel en respuesta al color o a la sombra de su entorno inmediato (Gelsleichter 2004). La coloración disruptiva en mayor o menor medida está presente en casi todos los elasmobranquios, tanto en su parte ventral, lateral y dorsal. También se observó un comportamiento críptico de enterramiento en sustratos blandos (arena y grava), con la cornea y aberturas de los espiráculos despejados. Es probable que estas tácticas sean empleadas tanto como protección, al reducir la posibilidad de ser detectados por predadores y perturbadores. Como de vigilancia, al no ser descubierto por sus presas potenciales y mejorar sus posibilidades de captura. El enterramiento es frecuente en muchas especies de batoideos bentónicos (p. ej. especies de las familias Rajidae, Gymnuridae, Torpedinidae, Dasyatidae, Narcinidae y Urolophidae) y en tiburones únicamente es conocido para el género *Squatina*. Solo Squatinidae y Torpedinidae cazan desde esta condición.

En Sardina, la mayoría de los individuos que nadaban fueron observados en la última hora de luz, posiblemente movilizándose a las zonas de alimentación. En Caleta, la mayoría de los individuos que nadaban fueron machos entre octubre y enero durante periodos de plena luz. Su trayectoria fue en línea y en zigzag, observándose más dinámicos de lo habitual. Incluso se avistó a un mismo individuo varias veces nadando en diferentes sitios durante un mismo transecto-sendero. Es probable que este comportamiento esté relacionado con la búsqueda de hembras para aparearse, ya que coincide con la época reproductora de la especie (Osaer 2009).

Los eventos de alimentación observados más que sucesos al azar son una táctica de caza oportunista. Considerando que su presa principal es más activa en el día, esta táctica estaría encaminada a minimizar la inversión de energía con relación a la posibilidad de éxito de

captura. Por ello la importancia del camuflaje, ya que estas presas están más alerta durante este periodo, aumentando la contingencia de detección del depredador y su consiguiente evasión. La vulnerabilidad de *S. squatina* a potenciales predadores se acrecentaría durante este periodo. En ambas localidades la presa ingerida o atacada fue *Boops boops* (Linnaeus, 1758), acorde con su habito ictiófago (Capapé 1975; Ellis *et al.* 1996) y la preferencia marcada por ella encontrada en el capítulo 6. Tanto la estrategia de caza (Fouts & Nelson 1999) como la conducta oportunista de alimentación durante el día (Standora & Nelson 1977) son similares a lo observado en *S. californica*.

Ambas localidades no fueron usadas de manera constante durante el estudio y la mayor probabilidad de avistamiento fue en un rango similar de temperatura, aunque en temporadas dispares y con diferentes proporciones de sexo. En Sardina ocurrió en verano, con un considerable incremento en los avistamientos a finales de la primavera, que coincide con el periodo de nacimiento de la especie (Osaer 2009). Teniendo en cuenta la prevalencia de hembras en este periodo, con la mayoría por encima de la longitud de maternidad masiva y la LT de los neonatos observados es probable que Sardina sea un área donde las hembras den a luz algunas de sus crías de la camada, como una estrategia de la especie de dejar pocas y dispersas, sin ser un área de crianza de gran importancia. Por otra parte, en verano (julio) se produjo el mayor número de individuos avistados en ambos sexos. Esto está vinculado a las agregaciones nocturnas que han sido observadas en esta localidad (Narváez *et al.* 2006), que coincide con un considerable incremento de su presa principal. Sin embargo, aun se desconoce los mecanismos o importancia de este evento. En Caleta, la estación con mayor probabilidad de avistamiento fue invierno para ambos sexos. Las hembras se observaron durante todo el año y el mayor número de machos en el periodo reportado como de máxima actividad reproductora (Osaer 2009), además coincide con la mayoría de ellos nadando activamente. Por lo tanto, es factible que esta área sea importante para el apareamiento. En Sardina también se observó una proporción de machos por encima o igual al promedio, en esta época. Sin embargo, el número de hembras avistadas fue muy bajo, disminuyendo así la probabilidad que sea un área de apareamiento de igual importancia que Caleta. Lo anterior destaca que ambas localidades son de diferente importancia en el ciclo vital de la especie. En la distribución norte, *S. squatina* fue observada

durante todo el año con la mayor frecuencia durante los meses de verano (Wheeler 1969), similar a lo observado en Sardina.

Se avistaron machos y hembras en los mismos rangos de profundidad, aunque en Sardina se distribuyeron en menores profundidades que en Caleta, probablemente debido más a la estructura física de cada localidad que a una diferencia de uso. *Squatina squatina* empleó todos los sustratos disponibles en las localidades estudiadas, excepto los bloques en Caleta. Sin embargo, tuvo una marcada preferencia para la arena, donde pasó la mayor parte del tiempo completamente cubierto por ella (enterrado). Así mismo, mostró una selectividad alta al presentar una preferencia para determinadas zonas de cada localidad. En ambas localidades los individuos prefirieron significativamente zonas compuestas de sustratos arenosos, pero en Sardina usaron varias y en Caleta una tanto para el reposo como la natación. Sardina es más compleja estructuralmente y proporciona mayor protección por su ubicación y la dirección dominante del viento a las condiciones hidrodinámicas comparado con Caleta. La elección puede estar influenciada por la protección que brinda la localidad y las condiciones ambientales predominantes. También es una localidad más frecuentado por buceadores por lo que hay mayor probabilidad de perturbación, forzando los individuos a dispersarse por más zonas. Se debe destacar que hasta ahora no se conoce depredadores naturales, ni especies de potenciales depredadores (p. ej. *Sphyrna* spp., *C. taurus* o tiburones más grandes (Compagno 1984)) para individuos adultos de *S. squatina*, que incurran en Sardina o en Caleta. Además, estas especies no son especialmente frecuentes en el archipiélago (Brito *et al.* 2001), por lo que es poco probable que esta situación sea determinante en la selección de las zonas. Así mismo, esto evidenciaría la condición de superpredador de individuos adultos de *S. squatina* en ambas localidades. Considerando las actividades y el comportamiento oportunista diurno observado, es factible que la selección de las zonas esté relacionada con la disponibilidad, rutas y densidad de potenciales presas, maximizando así las tasas de encuentro con ellas en función del sosiego para reposar sobre sustratos arenosos.

La preferencia por la selección de sustratos blandos está vinculada con la estrategia de antipredador y predador, y posiblemente con el proceso de termorregulación. La mayoría de los sitios donde se avistaron a ejemplares en la arena o grava fueron cercanos a la interfase arena-cantos rodados o a bloques en parche o solitarios. En los cantos rodados y

bloques fue común en depresiones, orientados en contra de la corriente. En otras localidades también se pueden observar cerca de estructuras artificiales, como pecios o jaulas de engorde (Espino *et al.* 2006) o arrecifes artificiales y praderas de fanerógamas (Brito *et al.* 2002). Para eventos de alimentación diurnos los ejemplares prefirieron arena y cantos rodados, esta selección está más encaminada a escoger zonas con presas potenciales, ya sean sitios de paso, forrajeo o descanso, que el tipo de sustrato *per se*. Aunque, es probable que características físicas del hábitat como la pendiente del sustrato, la corriente y el mar de fondo también influyan en la selección. Así mismo, es posible que otras demandas como la organización social, la competencia intra e interespecífica principalmente con batoideos que utilizan las mismas localidades (Narváez *et al.* 2006) y las condiciones climáticas pueden ser importantes factores en la selección y preferencia del sustrato. Sin embargo, todas estas hipótesis deben ser confirmadas con mediciones rigurosas y específicas de disponibilidad, distribución, abundancia y densidad de presas y las características del sustrato. La misma estrategia de selección, de áreas localizadas adyacentes a los arrecifes, fue descrita para *S. californica* que eligió los sitios de emboscada con base en las características del sustrato para ser asociados con la disponibilidad de presas (Fouts 1995; Fouts & Nelson 1999).

*Squatina squatina* puede permanecer en el ámbito de ambas localidades desde varios días hasta algunas semanas. Incluso, dos tiburones regresaron al año siguiente, en la misma época y a la misma zona donde fueron avistados por primera vez. Estos datos indican que estas localidades no son residencias permanentes, sin embargo los individuos pueden presentar una cierta filopatría y fidelidad temporal. Existe entonces una alta tasa de movimientos desde y hacia otras áreas, lo que implica que estas localidades son solo una parte de su ámbito hogareño, que puede estar a 5 m o 5 km o más distancia. La baja tasa de individuos reavistados en ambas zonas, sugiere que *S. squatina* puede ser mucho más dinámica y móvil de lo reportado y contrario a lo esperado en una especie bentónica (Musick *et al.* 2004). A pesar que la distancia que separa Sardina de Caleta es menor a 6.50 km, no se encontraron individuos avistados en ambos sitios, lo cual en cierto modo es contradictorio con la baja fidelidad observada y la mayor vagilidad esperada. La baja fidelidad junto a la diferencia en la importancia de ambas localidades en el ciclo vital implica que en pro de la conservación de la especie sería necesaria la gestión de una zona muy

amplia y no bastaría con un área pequeña. En un estudio de 31 años de marcaje (con etiquetas tradicionales registradas por pescadores) en Irlanda, Quigley (2006) también obtuvo una tasa baja de recaptura (16.89%), con la mayoría de los individuos relativamente cerca a su ubicación inicial, pero con varios individuos a cientos de kilómetros, migrando largas distancias. Wheeler (1969) consideró una posible migración estacional en el verano, desde aguas más profundas a someras en su distribución norte, poniendo de manifiesto su movilidad. Para otra especie del género, Pittenger (1984) indica que *S. californica* se mueve distancias significativas, pero sin abandonar su ámbito hogareño.

Los individuos reavistados se observaron principalmente en Caleta, indicando que permanecen más tiempo que en Sardina. Sin embargo, no se observó un patrón de fidelidad a una localidad específica a nivel individual, pero sí a la zona. La baja frecuencia de reavistamientos indica que *S. squatina* emplea pequeñas áreas esenciales por períodos cortos (probablemente de horas a días) para luego desplazarse a otra área. Esa misma tendencia se ha observado en individuos de *S. californica*, que emplea sitios de emboscada en repetidas ocasiones, para luego seleccionar nuevos sitios (Fouts & Nelson 1999). La mayoría de ejemplares reavistados fueron hembras, que mostraron mayor fidelidad y pasaron más tiempo en cada localidad, que los machos. Posiblemente esto ocurra para reducir la competencia intraespecífica y estaría acorde con la segregación sexual observada y la mejor adaptación para la natación de los machos (Osaer 2009). En otras especies de elasmobranquios se ha observado fidelidad al sitio (p. ej. Sims *et al.* 2005; Hight & Lowe 2007), a áreas de alimentación (p. ej. Goldman & Anderson 1999; Lowe *et al.* 2006; Domeier & Nasby-Lucas 2008) o de residencia temporal (p. ej. Bruce *et al.* 2006; Johnson *et al.* 2009). *Orectolobus halei* Whitley, 1940 mostró fidelidad a áreas pequeñas (Huveneers *et al.* 2006) y podían permanecer periodos de varios meses en la zona, aunque no fueron residentes permanentes (Carraro & Gladstone 2006).

La vulnerabilidad de *S. squatina* en Canarias y en Gran Canaria particularmente es alta y en aumento. Ya que factores intrínsecos a su condición de elasmobranquio son agravados con la modificación y deterioro de su hábitat, la perturbación constante de buceadores y la presión pesquera (artesanal, recreativa y submarina). Los rasgos biológicos específicos para individuos de Gran Canaria donde, solo la tercera parte de la población se encuentra en condición maternal, con un ciclo reproductivo de tres años y una relativa baja fecundidad

(Osaer 2009) incrementan su vulnerabilidad. Si a todo ello se suma la condición de ser posiblemente una de las dos únicas poblaciones remanentes de una especie ampliamente distribuida en Europa (Mar del Norte, Mediterráneo, Atlántico noreste), el aislamiento a esta distribución y la probable imposibilidad de transferencia entre las poblaciones de las islas del archipiélago por una esperada baja vagilidad y las condiciones batimétricas a nivel regional, hacen que la situación empeore. Por lo tanto, el panorama no es alentador para esta especie. La información biológica y ecológica obtenida tanto por Osaer (2009) sobre aspectos morfométricos y reproductivos como en los diferentes capítulos en este estudio es la única herramienta para su gestión a nivel local y regional, para hacer frente a las múltiples amenazas que sufre *S. squatina*.

## 5.5 BIBLIOGRAFÍA

Anderson TW, Demartini EE, Roberts DA (1989) The relationship between habitat structure, body size and distribution of fishes at a temperate artificial reef. *Bull Mar Sci* 44:681-697

Awruch CA, Lo Nostro FL, Somoza GM, Di Giacomo EE (2008) Reproductive biology of the angular angel shark *Squatina guggenheim* (Chondrichthyes: Squatinidae) off Patagonia (Argentina, southwestern Atlantic). *Cienc Mar* 34(1):17-28

Bell SS, McCoy ED, Mushinsky HR (1991) Habitat structure: the physical arrangement of objects in space. Chapman & Hall, London

Benjamini Y, Hochberg Y (1995) Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *J Roy Statist Soc B* 57:289-300

Blott, SJ, Pye K (2001) Gradistat: a grain-size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. *Earth Surf Process Landforms* 26:1237-1248

Bridge NF, Mackay D, Newton G (1998) Biology of the ornate angel shark (*Squatina tergocellata*) from the Great Australian Bight. *Mar Freshw Res* 49:679-686

Brito A, Pascual PJ, Falcón JM, Sancho A, González G (2002) Peces de las islas Canarias. Catálogo comentado e ilustrado. Francisco Lemus, La Laguna

Bruce BD, Stevens J, Malcolm H (2006) Movements and swimming behaviour of white sharks (*Carcharodon carcharias*) in Australian waters. *Mar Biol* 150:161-172

Capapé C (1975) Observations sur le régime alimentaire de 29 Sélaciens pleurotrêmes des côtes tunisiennes. *Arch Inst Pasteur Tunis* 52:395-414

Capapé C, Diatta Y, Seck AA, Guelorget O, Ben Souissi J, Zaouali J (2005) Reproduction of the sawback angel shark *Squatina aculeata* (Chondrichthyes: Squatinidae) off Senegal and Tunisia. *Cybiurn* 29(2):147-157

Capapé C, Seck AA, Gueye-Ndiaye A, Diatta Y, Diop M (2002) Reproductive biology of the smoothback angel shark, *Squatina oculata* (Elasmobranchii: Squatinidae), from the coast of Senegal (eastern tropical Atlantic). *J Mar Biol Assoc UK* 82(04):635-640

Carraro R, Gladstone W (2006) Habitat preference and site fidelity of the ornate wobbegong shark (*Orectolobus ornatus*) on rocky reefs of New South Wales. *Pac Sci* 60(2):207-224

Cohen Y, Cohen JY (2008) Statistics and data with R: an applied approach through examples. John Wiley & Sons, Chichester

Compagno LJV (1984) FAO species catalogue, vol 4 parts 1 and 2: sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species know to date. FAO fisheries synopsis No 125. FAO, Rome

Compagno LJV (1990) Alternative life-history styles of cartilaginous fishes in time and space. *Environ Biol Fish* 28:33-75

Compagno LJV, Dando M, Fowler S (2005) Sharks of the world. Princeton University Press, Princeton

Conrath CL, Musick JA (2008) Investigations into depth and temperature habitat utilization and overwintering grounds of juvenile sandbar sharks, *Carcharhinus plumbeus*: the importance of near shore North Carolina waters. *Environ Biol Fish* 82:123-131

Cortés E (1999) Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES J Mar Sci* 56:707-717

Cuvier G, Griffith E, Smith CH (1834) *The class Pisces*. Whittaker, London

Dalgaard P (2002) *Introductory statistics with R*. Springer-Verlag, New York

de la Parra Venegas R, Hueter R, González Cano J, Tyminski J, Gregorio Remolina J, *et al.* (2011) An unprecedented aggregation of whale sharks, *Rhincodon typus*, in Mexican coastal waters of the Caribbean Sea. *PLoS ONE* 6(4): e18994

Deakos MH, Baker JD, Bejder L (2011) Characteristics of a manta ray *Manta alfredi* population off Maui, Hawaii, and implications for management. *Mar Ecol Prog Ser* 429:245-260

Dobson AJ (1990) *An introduction to generalized linear models*. Chapman & Hall, New York

Domeier M, Nasby-Lucas N (2008) Migration patterns of white sharks *Carcharodon carcharias* tagged at Guadalupe Island, Mexico, and identification of an eastern Pacific shared offshore foraging area. *Mar Ecol Prog Ser* 370:221-237

Dudgeon CL, Noad MJ, Lanyon JM (2008) Abundance and demography of a seasonal aggregation of zebra sharks *Stegostoma fasciatum*. *Mar Ecol Prog Ser* 368:269-281

Ellis JR, Pawson MG, Shackley SE (1996) The comparative feeding ecology of six species of shark and four species of ray (Elasmobranchii) in the north-east Atlantic. *J Mar Biol Ass U K* 76:89-106

Escobar-Sánchez O (2004) Hábitos alimentarios de *Squatina californica*. Tesis de maestría, Centro de Investigaciones Marinas CICIMAR, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, BCS

Espino F, Boyra A, Tuya F, Haroun R (2006) *Guía visual de especies marinas de Canarias*. Oceanográfica, Gran Canaria

Folk RL (1974) *Petrology of sedimentary rocks*. Hempill Pub Co, Austin

Fouts WR (1995) The feeding behavior and associated ambush-site characteristics of the Pacific angel shark, *Squatina californica*, at Santa Catalina Island, California. MS thesis, California State University, Long Beach, CA

Fouts WR, Nelson DR (1999) Prey capture by the Pacific angel shark, *Squatina californica*: visually mediated strikes and ambush-site characteristics. *Copeia* 1999:304-312

Garson GD (2008) *Generalized linear models and generalized estimating equations*. from Statnotes: topics in multivariate analysis. [http://faculty.chass.ncsu.edu/garson/PA765/gzlm\\_gee.htm](http://faculty.chass.ncsu.edu/garson/PA765/gzlm_gee.htm)

Gelsleichter J (2004) Hormonal regulation of elasmobranchs physiology. In: Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR (eds) *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press LLC, Boca Raton, pp 287-323

Goldman K, Anderson S (1999) Space utilization and swimming depth of white sharks, *Carcharodon carcharias*, at the South Farallon Islands, central California. *Env Biol Fish* 56:351-364

Goldman KJ, Musick JA (2009) The biology and ecology of the salmon shark, *Lamna Ditropis* chapter 8. In: Camhi MD, Pikitch EK, Babcock EA (eds) Sharks of the open ocean: biology, fisheries and conservation. Blackwell Publishing Ltd, Oxford, pp 95-104

GRAFCAN (2008) [www.grafcan.com](http://www.grafcan.com) (consultado desde el 13 de enero)

Graves S, Piepho HP, Dorai-Raj S (2006) Multcomp view: visualizations of paired comparisons. R package version 0.1-2. <http://cran.r-project.org/web/packages/multcompView/multcompView.pdf>

Gutián F, Carballas T (1976) Técnicas de análisis de suelos. Pico Sacro, Santiago de Compostela

Harvey-Clark CJ, Strobo WT, Helle E, Mattson M (1999) Putative mating behavior in basking sharks off the Nova Scotia coast. *Copeia* 1999:780-782

Heupel MR, Simpfendorfer CA (2005) Quantitative analysis of aggregation behaviour in juvenile blacktip sharks. *Mar Biol* 147:1239-1249

Heyman WD, Graham RT, Kjerfve B, Johannes RE (2001) Whale sharks *Rhincodon typus* aggregate to feed on fish spawn in Belize. *Mar Ecol Prog Ser* 215:275-282

Hight BV, Lowe CG (2007) Elevated body temperatures of adult female leopard sharks, *Triakis semifasciata*, while aggregating in shallow nearshore embayments: evidence for behavioral thermoregulation? *J Exp Mar Biol Ecol* 352:114-128

Holland KN, Wetherbee BM, Peterson JD, Lowe CG (1993) Movements and distribution of hammerhead shark pups on their natal grounds. *Copeia* 1993:495-502

Hothorn T, Bretz F, Westfall P (2008) Simultaneous inference in general parametric models. *Biom J* 50(3):346-363

Hulbert LB, Aires-da-Silva AM, Gallucci VF, Rice JS (2005) Seasonal foraging movements and migratory patterns of female *Lamna ditropis* tagged in Prince William Sound, Alaska. *J Fish Biol* 67(2):490-509

Huveneers C, Harcourt RG, Otway NM (2006) Observations of localised movements and residence times of wobbegong sharks (*Orectolobus halei*) at Fish Rock, NSW, Australia. *Cybius* 30(4):103-111

Johnson R, Bester MN, Dudley SFJ, Oosthuizen WH, Meyër MA, Hancke S, Gennari E (2009) Coastal swimming patterns of white sharks (*Carcharodon carcharias*) at Mossel Bay, South Africa. *Env Biol Fish* 85(3):189-200

Jones GP Syms C (1998) Disturbance, habitat structure and the ecology of fishes on coral reefs. *Aust J Ecol* 23:287-297

Klimley AP (1985) Schooling in the large predator, *Sphyrna lewini*, a species with low risk of predation: a non-egalitarian state. *Z Tierpsychol* 70:297-319

Klimley AP (1987) The determinants of sexual segregation in the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*. *Env Biol Fish* 18:27-40

Kramer DL, Rangeley RW, Chapman LJ (1997) Habitat selection: patterns of spatial distribution from behavioural decisions. In: Godin JGJ (ed) Behavioural ecology of teleost fishes. Oxford University Press, Oxford, pp 37-80

Lowe CG, Wetherbee BM, Meyer CG (2006) Using acoustic telemetry monitoring techniques to quantify movement patterns and site fidelity of sharks and giant trevally around French Frigate Shoals and Midway Atoll. *Atoll Res Bull* 543:281-303

Lundstrom HM, Bard P (1932) Hypophysial control of cutaneous pigmentation in an elasmobranch fish. *Biol Bull* 62:1-9

Manly BFJ, McDonald LL, Thomas DL, McDonald TL, Erickson WP (2002) Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht

Moreno García JA (1995) Guía de los tiburones de aguas ibéricas, Atlántico nororiental y Mediterráneo. Omega, Madrid

Musick JA, Harbin MM, Compagno LJV (2004) Historical zoogeography of the Selachii, chapter 2. In: Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR (eds) *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press LLC, Boca Raton, pp 33-78

Narváez K, Osaer F, Haroun R (2006) Preliminary results of habitat use of the angel sharks. In: abstracts of 10th Annual Conference of the European Elasmobranchs Association, Hamburgo

Oksanen J, Kindt R, Legendre P, O'Hara B, Simpson GL, Solymos P, Stevens HH, Wagner H (2008) *Vegan: community ecology package*. R package version 1.15-1. <http://vegan.r-forge.r-project.org/>

Osaer F (2009) Morfometría y reproducción del angelote *Squatina squatina* (Linnaeus, 1758) en la isla de Gran Canaria. Tesis doctoral, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Las Palmas de Gran Canaria

Osaer F, Narváez K, Haroun R (2010) Aggregation of batoid fishes around a sea cage fish farm in Gran Canaria Island, Eastern Central Atlantic. En: memorias del II Encuentro colombiano sobre condriictios, Cali

O'Shea OR, Kingsford MJ, Seymour J (2010) Tide-related periodicity of manta rays and sharks to cleaning stations on a coral reef. *Mar Ecol Prog Ser* 61(1):65-73

Parker GH, Porter H (1934) The control of the dermal melanophores in elasmobranch fishes. *Biol Bull* 66:30-37

Pikitch EK, Chapman DD, Babcock EA, Shivji MS (2005) Habitat use and demographic population structure of elasmobranchs at a Caribbean atoll (Glover's Reef, Belize). *Mar Ecol Prog Ser* 302:187-197

Pittenger GG (1984) Movements, distribution, feeding, and growth of the Pacific angel shark, *Squatina californica*, at Catalina Island, California. MSc thesis, California State University, Long Beach, CA

Powter D, Gladstone W (2009) Habitat-mediated use of space by juvenile and mating adult Port Jackson sharks, *Heterodontus portusjacksoni*, in Eastern Australia. *Pac Sci* 63:1-14

Quigley DT (2006) Angelshark (*Squatina squatina*) in Irish waters. *Sherkin Comment* 41:5

R Development Core Team (2008) R: a language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing. <http://www.R-project.org>

- Schaeffer JG (1921) Beiträge zur physiologie des farbenwechsels der fische. Arch Physiol 188:25-42
- Semeniuk CAD, Dill LM (2004) Cost/benefit analysis of group and solitary resting in the cowtail stingray, *Pastinachus sephen*. Behav Ecol 16(2):417-426
- Shelmerdine R, Cliff G (2006) Sharks caught in the protective gill nets off kwaZulu-Natal, South Africa. 12. The African angelshark *Squatina africana* (Regan). S Afr J Mar Sci 28(3-4):581-588
- Simpfendorfer CA, Heupel MR (2004) Assessing habitat use and movement. In: Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR (eds) Biology of sharks and their relatives. CRC Press LLC, Boca Raton, pp 553-572
- Sims DW (2003) Tractable models for testing theories about natural strategies: foraging behaviour and habitat selection of free-ranging sharks. J Fish Biol 63:53-73
- Sims DW, Southall EJ, Tarling GA, Metcalfe JD (2005) Habitat-specific normal and reverse diel vertical migration in the plankton-feeding basking shark. J Anim Ecol 74:755-761
- Speed CW, Field IC, Meekan MG, Bradshaw CJA (2010) Complexities of coastal shark movements and their implications for management. Mar Ecol Prog Ser 408:275-293
- Springer S (1967) Social organization of shark populations. In: Gilbert PW, Mathewson RF, Rall DP (eds) Sharks, skates and rays, John Hopkins Press, Baltimore, pp 149-174
- Springer S (1979) Report on shark fishing in the Western Central Atlantic. United nations development programme. FAO, Panamá
- Standora EA, Nelson DR (1977) A telemetric study of the behavior of free-swimming Pacific angel sharks, *Squatina californica*. Bull S Cal Acad Sci, 76:193-201
- Vittinghoff E, Glidden DV, Shiboski SC, McColloch CE (2004) Regression methods in biostatistics: linear, logistic, survival, and repeated measures models. Springer Verlag, Berlin
- Vögler R, Milessi AC; Duarte LO (2009) Changes in trophic level of *Squatina guggenheim* with increasing body length: relationships with type, size and trophic level of its prey. Environ Biol Fish 84:41-52
- Walker T (2000) Fisheries management 1. Conservation and management of sharks. FAO technical guidelines for responsible fisheries, No 4 suppl 1. FAO, Rome
- Wheeler A (1969) The fishes of the British Isles and north-west Europe. Michigan State University Press, London
- Zayas-Alvarez A (1998) Biología reproductiva de tiburón ángel *Squatina californica* (Ayres, 1859) en el Golfo de California. Tesis de licenciatura, Universidad autónoma de Baja California Sur, La Paz, BCS
- Zeileis A, Kleiber C, Jackman S (2008) Regression models for count data in R. J Stat Soft 27(8):1-25

---

---

# Capítulo 6



---

---

## 6 HÁBITOS ALIMENTICIOS

### 6.1 INTRODUCCIÓN

Los elasmobranchios son peces carnívoros con un amplio espectro trófico, dado que su dieta puede incluir desde plancton hasta mamíferos marinos (Wetherbee & Cortés 2004). Muchas especies de tiburones son consideradas como predadores en o cercanos al ápice de las redes tróficas, desarrollando un importante papel en la transferencia de energía (Wetherbee *et al.* 1990; Lowe 2002), en la regulación de poblaciones a través de la predación, en la estructuración de la comunidad (Estrada *et al.* 2003; Heithaus 2004) y en la contribución de su estabilidad (Cortés 1999; Stevens *et al.* 2000). Sin embargo, su rol en los ecosistemas marinos todavía es poco conocido y entendido (Heithaus 2004).

El conocimiento de los hábitos alimenticios de una especie suministra una idea sobre su posible rango de distribución y posición en la red trófica (Ebert *et al.* 1991; Barry *et al.* 1996; Ellis *et al.* 1996; Cortés 1999). Así como información referente a los modelos de impacto de la pesca sobre las relaciones predador-presa (Schindler *et al.* 2002), contribuyendo a una mejor comprensión de la dinámica poblacional y aportando herramientas para su gestión y conservación. Por otra parte las interacciones tróficas influyen la dinámica poblacional y la estructura de la comunidad. Los estudios de hábitos alimenticios son importantes para comprender la amplitud de uso de recursos a lo largo de la distribución temporal y espacial de cualquier especie (Krebs 1999).

Aunque Capapé (1975) en Túnez y Ellis *et al.* (1996) en el Atlántico Noreste, han realizado estudios de ecología alimentaria de *S. squatina* con 32 y 19 estómagos respectivamente, la información que existe de esta especie sobre sus hábitos alimenticios es escasa en todo su rango de distribución y nula en Canarias.

Con el propósito de conocer aspectos de su ecología alimenticia, se analizaron contenidos estomacales del tiburón ángel *S. squatina* en la isla de Gran Canaria para (1) describir la dieta (2) estimar la composición del espectro trófico y (3) determinar diferencias en la dieta considerando el sexo, la talla y la época del año.

## 6.2 MATERIALES Y MÉTODOS

Se analizó el contenido estomacal de 323 ejemplares de *S. squatina*, de los cuales 160 eran machos y 163 hembras, recolectados en los desembarques de la pesca artesanal que faena en la zona nerítica alrededor de la isla de Gran Canaria. Los tiburones ángel fueron capturados incidentalmente entre enero 2007 y diciembre 2008, por medio de trasmallos de un solo paño, con luz de malla de 40 a 80 mm y una altura de 1.5 a 2 m. Calados desde 18 a 50 m de profundidad durante 4 a 12 horas entre la tarde y el amanecer. Todos los especímenes fueron congelados para su posterior análisis.

### 6.2.1 Trabajo de laboratorio

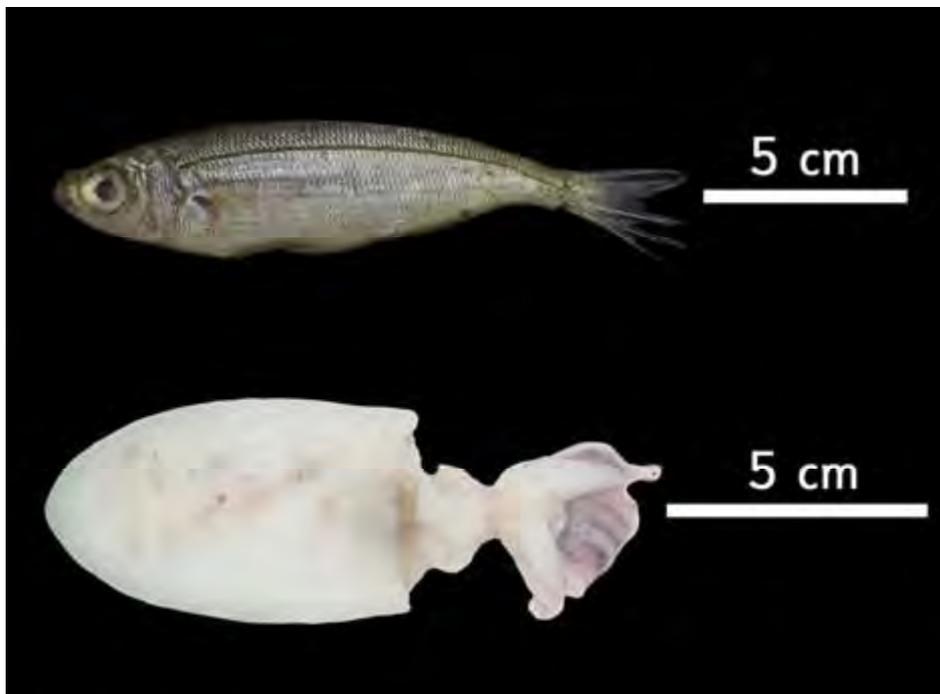
Cada individuo fue sexado y se le midió la LT con una apreciación de  $\pm 1$  cm, sobre un ictiómetro, colocando al ejemplar con la parte ventral apoyado en dirección al eje antero-posterior del cuerpo. Posteriormente, fueron abiertos por la línea media abdominal, practicando una incisión desde el cinturón pélvico hasta el pectoral para extraer el estómago.

En cada estómago abierto, se estimó la presencia o ausencia de alimento como el porcentaje de la capacidad del estómago, mediante una evaluación visual de escala 1 a 5 (1= estómago vacío, 2= 1 a 25% lleno, 3= 26 a 50% lleno, 4= 51 a 75% lleno y 5= 76 a 100% lleno) (Treloar *et al.* 2007). Un estómago se consideró vacío cuando no tenía ninguna clase de alimento o estructura dura-acumulada.

El contenido estomacal fue separado y lavado sobre un tamiz de 500  $\mu\text{m}$  de luz de malla. Posteriormente se eliminó el exceso de agua con papel absorbente de cada ítem. Estos fueron identificados, pesados con una balanza analítica, con una apreciación de  $\pm 0.01$  g, contados y almacenados en etanol al 70%. Se identificaron las presas hasta el nivel taxonómico más bajo posible, mediante el análisis de estructuras duras, endo y exoesqueleto, y una combinación de la forma general y las características anatómicas de la presa, utilizando varias guías y claves de identificación. Para los peces se empleó a

Whitehead *et al.* (1989), Quéro *et al.* (1990) y Brito *et al.* (2002), en el caso de los cefalópodos a Roper *et al.* (1984), y para los crustáceos a González Pérez (1995).

Se clasificó el estado de digestión de la presa de I a IV (I: individuos que presentan todas las características morfológicas completas (Figura 6.1). II: individuos sin piel, sin ojos y músculos al descubierto (Figura 6.2). III: individuos desarticulados, con algunas partes del cuerpo presente, esqueleto axial y con otolitos (Figura 6.3). IV: presencia únicamente de cristalinos y picos de cefalópodos) (modificado de Cailliet 1977) (Figura 6.4).



**Figura 6.1:** Presas en estado de digestión I: individuos con todas las características morfológicas completas, de los contenidos estomacales de *S. squatina*, isla de Gran Canaria.



Figura 6.2: Presas en estado de digestión II: individuos sin piel, sin ojos, músculos al descubierto y otolitos, de los contenidos estomacales de *S. squatina*, isla de Gran Canaria.

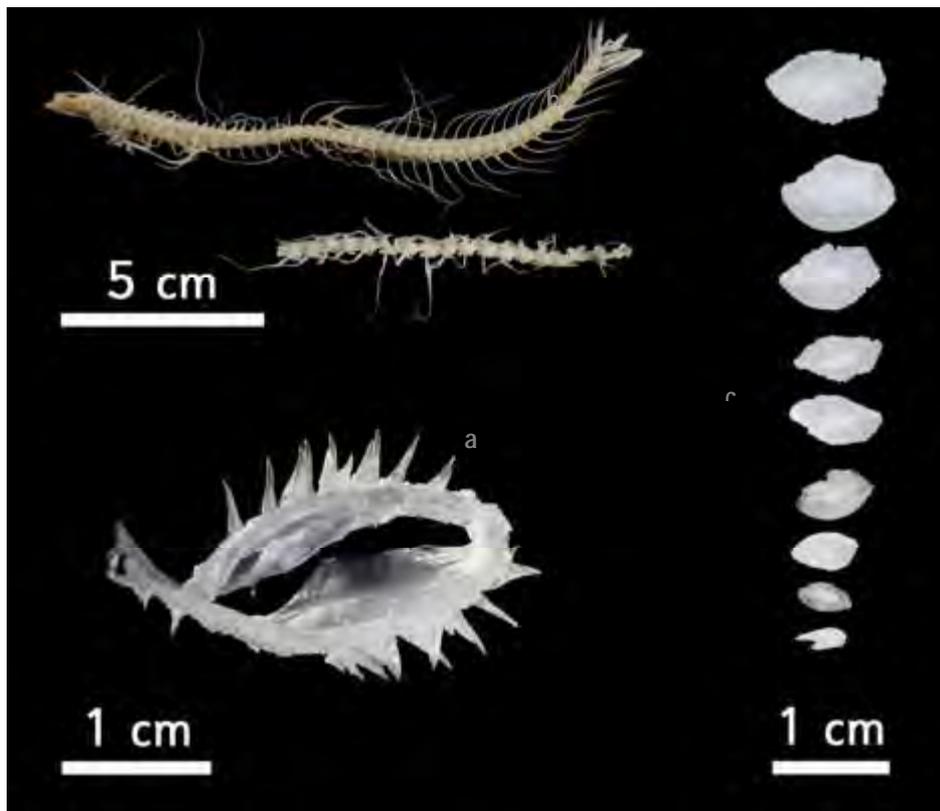
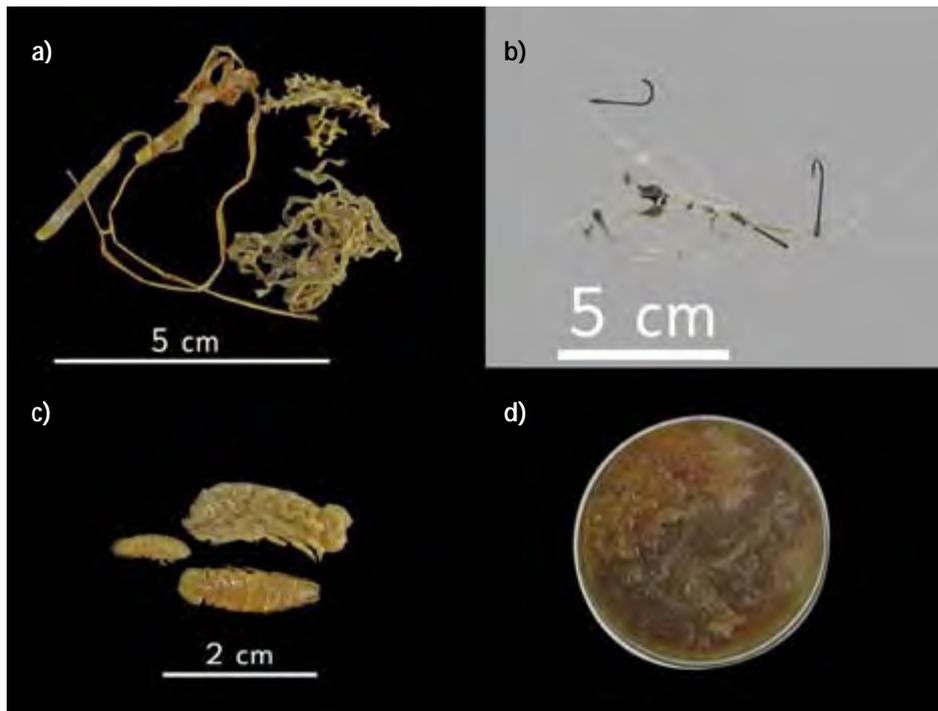


Figura 6.3: Presas en estado de digestión III: individuos sin cabeza, a. algunas partes del cuerpo presente, b. esqueleto axial y c. otolitos, de los contenidos estomacales de *S. squatina*, isla de Gran Canaria.



Figura 6.4: Presas en estado de digestión IV: a. picos de cefalópodos y b. cristalinos de peces, de los contenidos estomacales de *S. squatina*, isla de Gran Canaria.

Los peces en estado de digestión avanzado fueron identificados mediante sus otolitos, por medio de una colección extraída de especies recolectadas en diferentes sitios de Gran Canaria, con la colección de referencia on-line de Pescabase 2008, y las guías de identificación de Härkönen (1986), Van Hal & Menezes (2005) y Tuset *et al.* (2008). Los picos de cefalópodos fueron identificados de acuerdo a Clarke (1986) y picos de especies colectadas en diferentes sitios de la isla. Las presas muy digeridas y fragmentadas se reconstruyeron con cristalinos, cabeza, esqueleto y/o carne, atribuyéndose a un individuo; las piezas no identificables fueron descartadas del análisis. Por otra parte, los materiales ingeridos incidentalmente (p. ej. material vegetal, aparejos de pesca (p. ej. anzuelos y filamentos de nailon), sedimento y detritus, parásitos de las presas (p. ej. copépodos e isópodos) y materia orgánica sin identificar) fueron descartados del análisis (Figura 6.5). Se registró la longitud furcal (LF) para los peces, la longitud del manto (LM) para los cefalópodos y la longitud del caparazón (LC) para los crustáceos, con una apreciación de  $\pm 0.1$  cm, en las presas que estaban en condiciones para tomarla.



**Figura 6.5:** Materiales ingeridos incidentalmente y descartados de los análisis: **a.** material vegetal, **b.** aparejos de pesca (anzuelos y nailon), **c.** parásitos de las presas (isópodos) y **d.** materia orgánica sin identificar, de los contenidos estomacales de *S. squatina*, isla de Gran Canaria.

Se establecieron dos intervalos de clases de talla, I ( $< 103$  cm para machos y  $< 108$  cm LT para hembras) y II (machos  $\geq 103$  cm y hembras  $\geq 108$  cm de LT) y las estaciones fueron agrupadas en primavera-verano y otoño-invierno.

### 6.2.2 Análisis de datos

Todos los análisis estadísticos se realizaron con en el programa R (Kindt & Coe 2005; Oksanen *et al.* 2008; R 2008).

Los ítems de las presas fueron reunidos en tres categorías taxonómicas para eliminar errores asociados con las comparaciones basadas sobre la variabilidad a nivel de identificación de la presa (Cortés 1997): peces, cefalópodos (sepias, calamares y pulpos) y crustáceos.

### 6.2.2.1 Precisión del análisis

La riqueza de especies en una muestra, generalmente aumenta con el tamaño de esta (Hammer & Harper 2006). Para evaluar el efecto del tamaño de la muestra sobre la riqueza de especies en la dieta, se emplearon curvas de acumulación de presas mediante el método exacto descrito por Kindt *et al.* (2006). Tales curvas fueron calculadas para las presas en estado de digestión I a III para el total de la muestra y para los grupos de sexo, talla y periodos estacionales con sus respectivas interacciones.

Se calculó la riqueza extrapolada de la muestra con su intervalo de confianza mediante el estimador no-paramétrico bootstrap (boot) (Smith & van Belle 1984; Oksanen *et al.* 2008). Se consideró la dieta descrita con suficiente precisión si, (1) la riqueza observada estuvo comprendida en el intervalo de confianza del estimador y (2) si el intervalo de confianza es lo suficientemente pequeño respecto al promedio estimado (si, la riqueza observada y estimada convergen) (Longino *et al.* 2002). Para esto último se desarrolló un límite del 25% con base a la distribución de los porcentajes y a las curvas de acumulación.

### 6.2.2.2 Análisis cuantitativo de la composición trófica

Se relacionó el número de estómagos vacíos ( $E_v$ ) con el número de estómagos analizados ( $N$ ), por medio del índice de vacuidad ( $V$ ). Todos los estómagos vacíos no se tuvieron en cuenta en los análisis posteriores.

$$V = (E_v/N) \cdot 100$$

La contribución de cada ítem de presa en la dieta fue estimada utilizando los índices numéricos propuestos por Hynes (1950) y revisados por Hyslop (1980) y Cortés (1997): el índice de porcentaje en número (%N): relaciona el número total de una presa ( $N_n$ ) con el número total de las presas ( $N_p$ ), el índice de porcentaje en peso (%P): relaciona el peso total de una presa ( $P_p$ ) con respecto al peso total de las presas ( $P_t$ ) y el índice de porcentaje de ocurrencia (%O): relaciona el número de individuos cuyo estómago contiene una presa ( $n$ ) con el número total de estómagos ( $N$ ). Donde,  $j$  se refiere a las presas, mientras  $i$  a los

individuos. Los índices %N y %P se calcularon para cada estómago sacando el promedio  $\overline{\%P}$  y  $\overline{\%N}$  y el error estándar (ES) (Cailliet 1986). Expresados en:

$$\% \overline{N}_j = \frac{\left( \sum_{i=1}^n \frac{Nn_i}{Np_i} \right)_j}{n} \cdot 100; \quad \% \overline{P}_j = \frac{\left( \sum_{i=1}^n \frac{Pp_i}{Pt_i} \right)_j}{n} \cdot 100; \quad \% O_j = \left( \frac{n_j}{n} \right) \cdot 100$$

Se calcularon todos los índices mencionados para las presas que se encontraban en estados de digestión I a III. Las presas en estado de digestión IV se analizaron por separado para limitar la subestimación en porcentaje de peso de estas presas, calculándose solo los índices de  $\overline{\%N}$  y %O.

Para evaluar la importancia relativa de cada tipo de presa en la dieta, se utilizó el índice de porcentaje de importancia relativa (IIR) propuesto por Pinkas *et al.* (1971), que empleó los índices numéricos de %O,  $\overline{\%P}$  y  $\overline{\%N}$ , haciéndolo una medida más representativa de la dieta (Hyslop, 1980). El valor de IIR se estandarizó a porcentaje (%IIR) para que sean comparables entre tipos de presas de una misma especie y entre dietas de diferentes especies (Cortés, 1997), Expresados en:

$$IIR_i = \%O_i \cdot (\overline{\%P}_i + \overline{\%N}_i) \quad \%IIR_i = \frac{100 \cdot IIR_i}{\sum_{i=1}^n IIR_i}$$

### 6.2.2.3 Amplitud de nicho

Se calculó la amplitud de nicho ( $B_a$ ) de la especie, por sexo, talla y periodo estacional para determinar la especialización en la dieta usando el índice estandarizado de Levin's (Krebs 1999). Donde,  $B_a$  es la medida de amplitud de nicho de Levin's,  $P_i$  es la proporción de individuos encontrados consumiendo la presa  $j$  y  $n$  es el número de categorías de presa. Este índice varía de 0 a 1, donde valores cercanos a 0 establece una dieta especialista y 1 una generalista (Hulbert 1978; Krebs 1999). Para el cálculo de este índice se transformó el  $\overline{\%N}$  a proporción. Expresado en:

$$B_a = \frac{\left( \frac{1}{\sum P_i^2} - 1 \right)}{(n - 1)}$$

### 6.2.3 Comparaciones intraespecíficas

#### 6.2.3.1 Diferencia en la riqueza de especies en la dieta

Las curvas de acumulación de presas posibilitan la comparación de dietas de grupos diferentes. Por ello, conviene cotejarlos con el número de especies (Gotelli & Colwell 2001), dado que los índices tradicionales que combinan número y abundancia relativa, dependen del tamaño de muestra y del patrón de muestreo, aparte de ser difíciles de interpretar (Gaston 1996). Para determinar diferencias en la riqueza de la dieta entre los grupos principales (sexo, talla y periodo estacional) y las interrelaciones entre ellos se compararon los promedios en el número de muestra máxima comparable con una prueba t (Hammer & Harper 2006).

#### 6.2.3.2 Diferencia en la composición trófica

##### 6.2.3.2.1 Análisis canónico de coordenadas principales

Para conocer cuáles son las presas que marcan mayores diferencias en la composición de la dieta dentro de los grupos establecidos (sexo, talla y periodo estacional) se realizó un análisis canónico de coordenadas principales (CAP) (Anderson & Robinson 2003; Anderson & Willis 2003) sobre la abundancia de las presas con base a la distancia ecológica de Bray-Curtis. Los datos fueron transformados a la raíz cuarta para disminuir la influencia de las especies dominantes, ya que la distancia elegida refleja principalmente las diferencias de las especies con una abundancia dominante (Kindt & Coe 2005). La significancia de la variable clasificatoria en la ordenación fue verificado con un análisis de varianza con 5000 permutaciones como describieron Oksanen *et al.* (2008). La representación grafica de la ordenación fue ajustada para que se reflejen las distancias ecológicas entre las presas.

## 6.2.3.2.2 Sobreposición de la dieta

Para determinar la sobreposición de la dieta entre sexos, tallas y periodos estacionales se emplearon los índices de similitud de Pianka ( $O_{kl}$ ) y de Morisita-Horn (CH) (Krebs 1999). Estos índices se calcularon con el índice  $\frac{\%N}{n}$  de las presas convertido a proporción (Kindt & Coe 2005; Oksanen *et al.* 2008). El índice de  $O_{kl}$  es una medida cuantitativa no influenciada por el número de categorías de presas consideradas (Cortés 1997). Donde  $O_{kl}$  y CH son los índices de sobreposición entre el grupo  $k$  y  $l$ ,  $P_{jk}$  es la proporción de la presa  $j$  del total de presas usadas por el grupo  $k$ ,  $P_{jl}$  es la proporción de la presa  $j$  del total de presas usadas por el grupo  $l$ , y  $n$  es el número total de presas identificadas. Por otra parte CH es el índice para datos cuantitativos, que no está influenciado por la riqueza de especies y el tamaño de la muestra, comportándose mejor en muestreos no balanceados (Krebs 1999). Estos índices varían entre 0 cuando las dietas son completamente distintas, a 1 cuando son idénticas. Se consideraron valores mayores a 0.60 como indicadores de sobreposición significativa, siguiendo el criterio de Zaret & Rand (1971).

$$O_{kl} = \frac{\sum_{j=1}^n P_{jk} P_{jl}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n P_{jk}^2 \cdot \sum_{j=1}^n P_{jl}^2}}; \quad CH_{kl} = \frac{2 \sum_{j=1}^n (P_{jk} \cdot P_{jl})}{(\sum_{j=1}^n P_{jk}^2 + \sum_{j=1}^n P_{jl}^2)}$$

## 6.3 RESULTADOS

### 6.3.1 Caracterización general de la dieta

Se examinaron los hábitos alimenticios de individuos entre 24 a 122 cm LT (Figura 6.6) de ellos 14 tenían el Ev, con un V de 4.3%.

#### 6.3.1.1 Presas en estado de digestión I a III

De los estómagos totales que tenían alimento en estados de digestión I a III, 120 eran de individuos machos y 128 hembras. Por otra parte 84 individuos pertenecían al intervalo de talla I y 164 al II (Tabla 6.1). El 22.2% de estómagos analizados estaban entre 26-75% llenos, mientras el 59.3% se encontraron entre 1-25% llenos y el 18.5% se hallaron entre 76-100% llenos. (Figura 6.7).

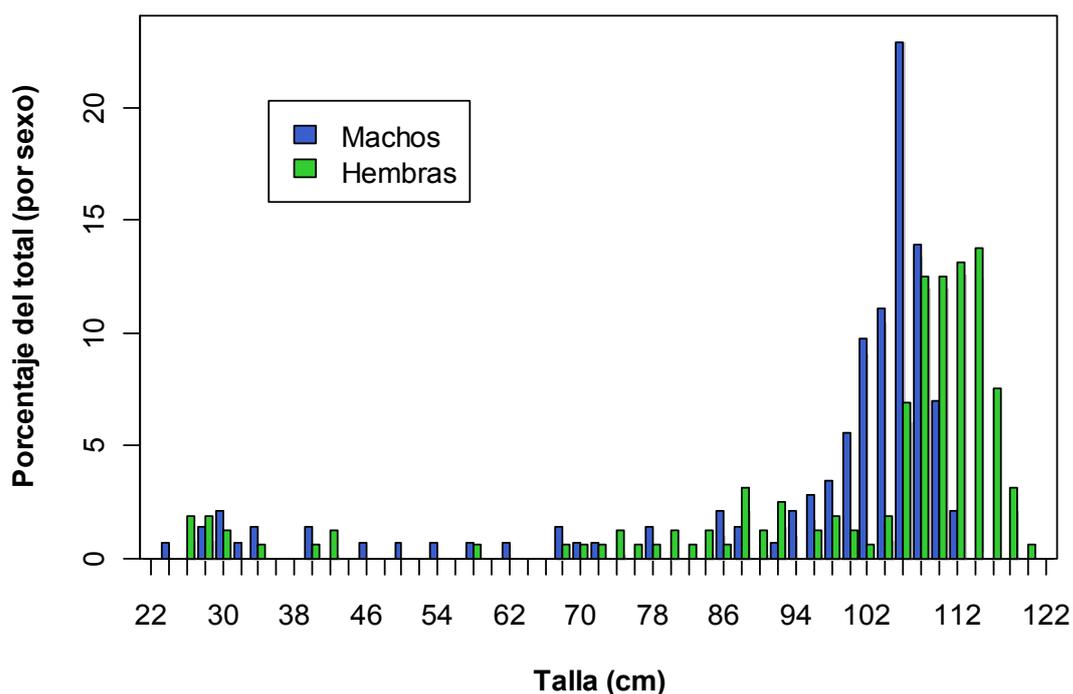
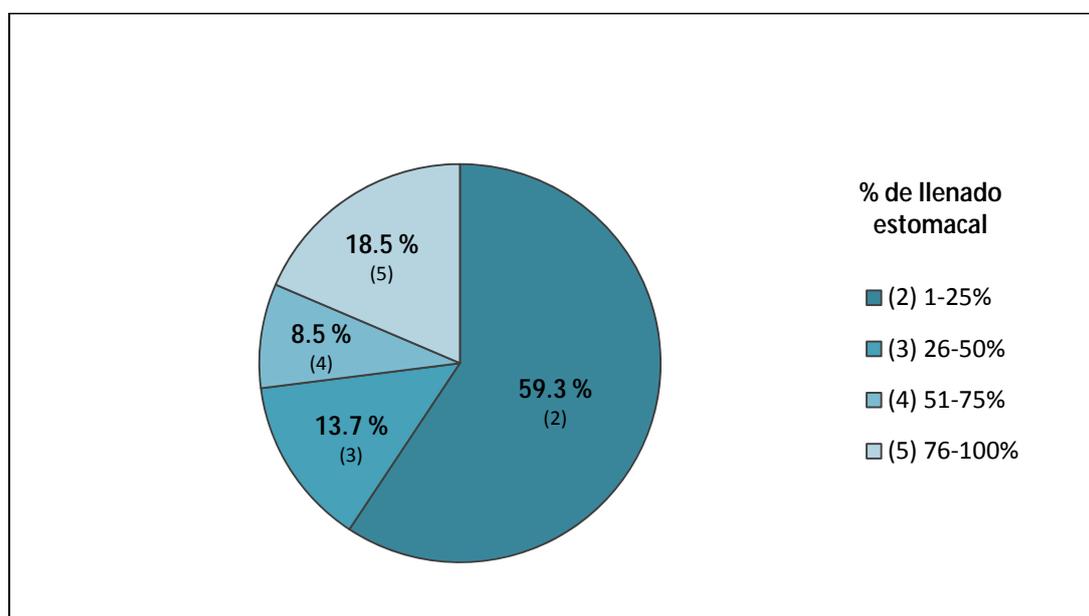


Figura 6.6: Distribución de la frecuencia de tallas de individuos de *S. squatina*, isla de Gran Canaria empleados en el análisis de contenidos estomacales.

	Machos	Hembras	Total
I. talla I	42	42	84
I. talla II	78	86	164
Primavera-Verano	25	47	72
Otoño-Invierno	95	81	176
Total	120	128	248

**Tabla 6.1:** Número de estómagos analizados con presas en estado de digestión I a III por sexo, talla y periodo estacional de *S. squatina*, isla de Gran Canaria.

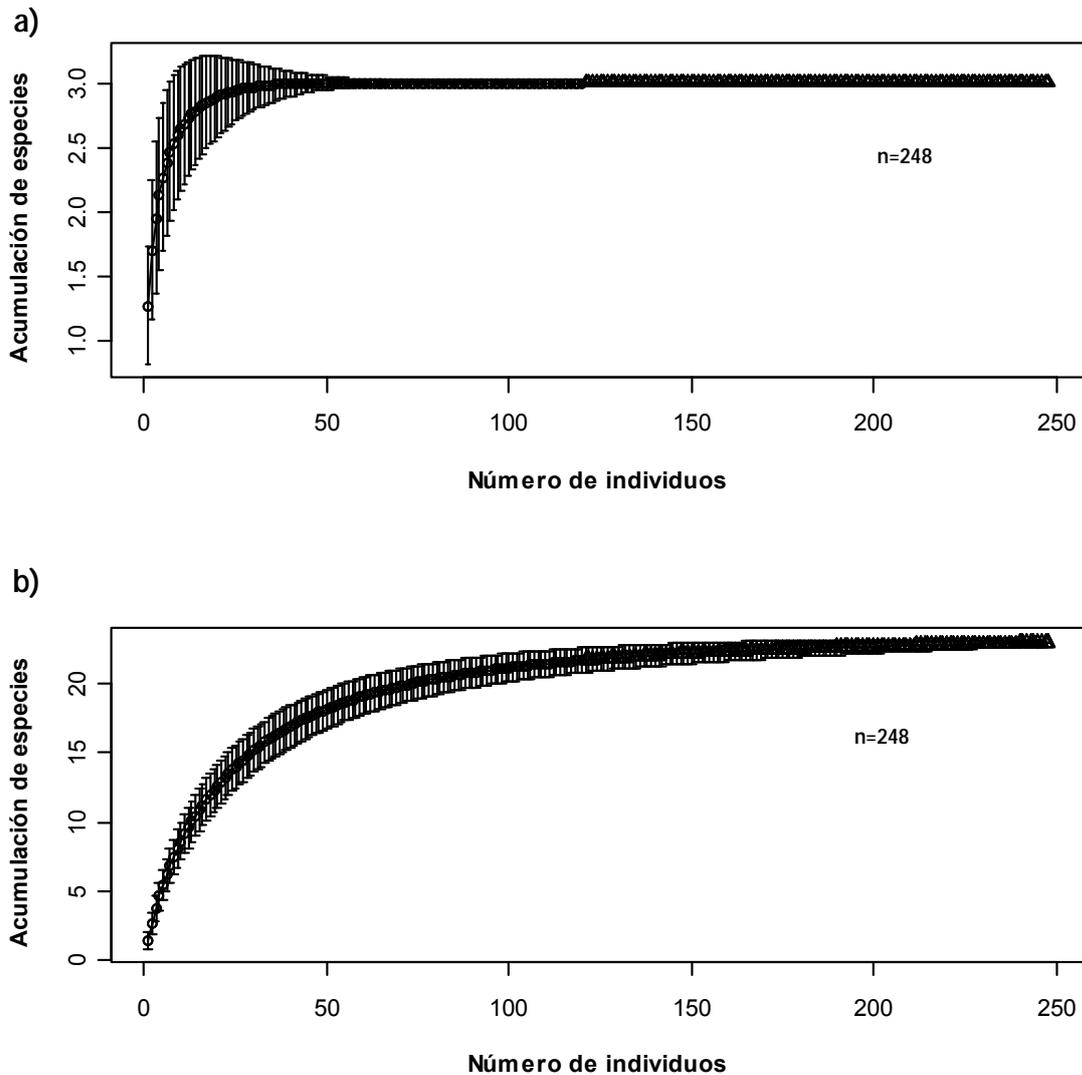


**Figura 6.7:** Proporción del porcentaje de llenado de los estómagos con presas en estado de digestión I a III de *S. squatina*, isla de Gran Canaria.

#### 6.3.1.1.1 Precisión del análisis

Las curvas de acumulación de presas de los grupos generales (peces, cefalópodos y crustáceos) (Figura 6.8a) y de las presas a nivel taxonómico específico (Figura 6.8b) presentaron una tendencia hacia una asíntota en menos de 50 y 100 estómagos respectivamente, indicando que se analizaron suficientes estómagos para estimar la riqueza de especies en la dieta. El estimador de precisión de esta curva (boot) fue de 22.29 y la

riqueza observada de 23, corroborando que el número de estómagos analizados fue suficiente para describir la dieta de *S. squatina* en la isla de Gran Canaria adecuadamente.



**Figura 6.8:** Curvas de la media del número de acumulación de presas de **a.** los grupos generales (peces, cefalópodos y crustáceos) y **b.** de las presas a nivel taxonómico específico para la dieta de *S. squatina*, isla de Gran Canaria. Las barras verticales indican la desviación estándar.

### 6.3.1.1.2 Composición trófica

Se hallaron 429 presas con un peso total de 8039.9 g, de estas 26.1% estaban en estado de digestión I, 18.6% en II y 55.6% en III. Las presas encontradas en estado de digestión I eran principalmente peces (92.0%), en II solo peces y en III peces (53.6%) y cefalópodos (35.9%).

El espectro trófico incluye 21 especies, 13 familias y 18 géneros, compuesto por al menos 17 especies de peces, tres de cefalópodos y una de crustáceos. (Tabla 6.2). Este último se encontró principalmente en estado de digestión III y tan solo se pudo determinar una presa hasta nivel de género.

Los peces, fueron el grupo más diverso con 15 géneros y, el ítem más importante y dominante en la dieta de *S. squatina* con un 89.8 %IIR, un  $73.2 (\pm 2.4 \text{ ES}) \overline{\%N}$ , un  $73.7 (\pm 2.5 \text{ ES}) \overline{\%P}$  y un 84.7 %O. Los cefalópodos, fueron el segundo grupo más importante, con un 9.4 %IIR, un  $20.4 (\pm 2.1 \text{ ES}) \overline{\%N}$ , un  $20.8 (\pm 2.3 \text{ ES}) \overline{\%P}$  y un 31.5 %O. Mientras que los crustáceos, fueron el menos consumido con un 0.9 %IIR (Tabla 6.2).

Una amplia variedad de especies de peces fue consumida, siendo *B. boops* la presa más importante con un 53.5 %IIR, un  $25.2 (\pm 2.5 \text{ ES}) \overline{\%N}$ , un  $25.2 (\pm 2.6 \text{ ES}) \overline{\%P}$  y un 33.1 %O. La segunda presa más importante en la dieta fue *Sepia officinalis* (Linnaeus, 1758) con un 23.9 %IIR, un  $14.9 (\pm 1.8 \text{ ES}) \overline{\%N}$ , un  $14.8 (\pm 2.0 \text{ ES}) \overline{\%P}$  y un 25.0 %O. El resto de presas tienen un %IIR inferior a 6. *Boops boops* fue la presa que más aportó en peso y número en estado de digestión I 1557.4 g (48) y II 532.6 g (36), y *S. officinalis* 410.6 g (64) en estado de digestión III.

Las especies bentónicas fueron el 52.4% del total de las especies ingeridas, con un  $68.2 \overline{\%N}$  y  $28.1 \overline{\%P}$ , teniendo un 8.7 %IIR en la dieta. Las especies bentopelágicas constituyeron el 28.6% del total de las especies ingeridas, con un  $46.8 \overline{\%N}$  y  $47.7 \overline{\%P}$ , pero siendo las especies con la mayor importancia relativa en la dieta (78.8 %IIR) y las especies pelágicas fueron el 19.0% del total de las especies ingeridas, con un  $10.1 \overline{\%N}$ ,  $11.7 \overline{\%P}$  y con 3.2 % IIR en la dieta (Tabla 6.2).

Ítem	Familia	Especie	Hábito	Presas en estado de digestión I a III				
				% $\overline{N}$ ( $\pm$ ES)	% $\overline{P}$ ( $\pm$ ES)	%O	IIR	%IIR
Peces				<b>73.2 (2.4)</b>	<b>73.7 (2.5)</b>	<b>84.7</b>	<b>12445.5</b>	<b>89.8</b>
	Clupeidae	<i>Sardina pilchardus</i>	Pelágico	1.7 (0.7)	2.2 (0.9)	2.8	11	0.4
		<i>Sardinella aurita</i>	Pelágico	1.3 (0.6)	1.8 (1.2)	2.4	8	0.2
	Synodontidae	<i>Synodus saurus</i>	Bentónico	4.4 (1.2)	4.1 (1.2)	5.2	45	1.4
		<i>Synodus synodus</i>	Bentónico	1.5 (0.7)	1.5 (0.7)	2.0	6	0.2
	Triglidae	<i>Chelidonichthys obscurus</i>	Bentónico	1.3 (0.7)	1.6 (0.8)	1.6	5	0.1
	Apogonidae	<i>Apogon imbersis</i>	Bentónico	3.7 (1.1)	3.6 (1.1)	4.8	35	1.1
	Carangidae	<i>Trachurus trachurus</i>	Pelágico	2.2 (0.8)	2.3 (0.9)	3.6	16	0.5
	Haemulidae	<i>Pomadasys incisus</i>	Bentónico	4.2 (1.0)	4.7 (1.2)	8.1	72	2.3
	Sparidae	<i>Boops boops</i>	Bentopelágico	25.2 (2.5)	25.2 (2.6)	33.1	1668	53.5
		<i>Lithognathus mormyrus</i>	Bentónico	1.8 (0.8)	1.5 (0.7)	1.6	5	0.2
		<i>Pagellus acarne</i>	Bentopelágico	1.7 (0.8)	2.1 (0.9)	2.4	9	0.3
		<i>Sarpa salma</i>	Bentónico	2.0 (0.8)	2.3 (0.9)	2.4	10	0.3
		<i>Spondyliosoma cantharus</i>	Bentopelágico	2.6 (0.8)	2.8 (0.9)	4.4	24	0.8
	Pomacentridae	<i>Chromis limbata</i>	Bentopelágico	0.4 (0.3)	0.5 (0.4)	0.8	1	0.0
	Labridae	<i>Thalassoma pavo</i>	Bentónico	3.8 (1.2)	3.6 (1.1)	4.4	33	1.1
	Trachinidae	<i>Trachinus draco</i>	Bentónico	4.5 (1.2)	3.9 (1.1)	6.5	54	1.7
		<i>Trachinus radiatus</i>	Bentónico	2.4 (0.9)	2.6 (1.0)	2.8	14	0.5
		Sin identificar		8.3 (1.6)	7.2 (1.6)	11.7	182	5.8
<b>Cefalópodos</b>			<b>20.4 (2.1)</b>	<b>20.8 (2.3)</b>	<b>31.5</b>	<b>1296.3</b>	<b>9.4</b>	
Sepiidae	<i>Sepia officinalis</i>	Bentopelágico	14.9 (1.8)	14.8 (2.0)	25.0	743.7	23.9	
	<i>Sepia sp</i>	Bentónico	0.6 (0.5)	0.6 (0.5)	0.8	1.0	0.0	
Loliginidae	<i>Loligo vulgaris</i>	Pelágico	4.9 (1.3)	5.4 (1.4)	6.5	66.0	2.1	
<b>Crustáceos</b>			<b>6.4 (1.3)</b>	<b>5.4 (1.3)</b>	<b>10.1</b>	<b>119.0</b>	<b>0.9</b>	
Processidae	<i>Processa sp</i>	Bentónico	0.4 (0.4)	0.4 (0.4)	0.4	0.3	0.0	
	Sin identificar		6.0 (1.3)	5.0 (1.3)	9.7	106.5	3.4	

**Tabla 6.2:** Ítems de presas en estado de digestión I-III por grupos principales y especies encontradas en la dieta de *S. squatina*, isla de Gran Canaria y sus respectivos valores de media y error estándar (ES), del índice de porcentaje en número ( $\overline{N}$ ) e índice de porcentaje en peso ( $\overline{P}$ ); índice de porcentaje de ocurrencia (O%), índice de importancia relativa (IIR) y porcentaje de índice de importancia relativa (%IIR).

### 6.3.1.1.3 Talla y número de las presas en la dieta

Las presas que se encontraron en condiciones de medir fueron 257, de las cuales 244 eran de peces, 12 de cefalópodos y una de crustáceo. El promedio de talla y número de presas por estómago fue de 12.9 cm y 1.7 respectivamente. De la principal presa en la dieta (*B. boops*) se midieron 102 individuos, con un rango de talla de 6.1 a 18.9 cm LF, con una media de 11.4 cm. La presa más pequeña fue del crustáceo *Processa sp* Leach, 1896 con 2.3 cm LC, en un individuo de 25.3 cm. En cuanto a los peces, la presa más pequeña fue un *B. boops* de 6.1 cm LF. Mientras el cefalópodo ingerido más pequeño fue un *Loligo vulgaris* Lamarck, 1798 de 5.9 cm LM y el más grande fue una *S. officinalis* de 18.8 cm LM. La máxima talla de una presa fue de 24.5 cm (*Sardinella aurita* Valenciennes, 1847 y *Trachinus radiatus* Cuvier, 1829), encontrada en estómagos de individuos de más de 110 cm LT (Tabla 6.3).

Se encontraron hasta siete presas en un solo estómago de un individuo de 114.5 cm LT. Las cuales estaban en estado de digestión I (una *Sardina pilchardis* (Walbaum, 1792)) II (dos *B. boops*) y III (tres *B. boops* y un *L. vulgaris*), con un rango de talla entre 6.8 a 16.3 cm. El mayor número de presas de peces en un estómago fue de seis *B. boops* en estado de digestión I con LF de 6.8 a 16.1 cm. Mientras hasta un máximo de cuatro cefalópodos (una *S. officinalis* y tres *L. vulgaris*) en estado de digestión III se encontraron en un solo estómago.

	Presa	n	Rango de talla (cm)	Promedio de talla (cm) (±ES)
Peces	Teleosteos	244	6.1-24.5	13 (0.3)
	Clupeidae			
	<i>Sardina pilchardus</i>	9	12.6 - 22.2	17.6 (1.1)
	<i>Sardinella aurita</i>	7	14.3 - 24.5	20.5 (1.4)
	Synodontidae			
	<i>Synodus saurus</i>	12	9.4 - 23.6	15.8 (1.2)
	<i>Synodus synodus</i>	6	8.1 - 16.7	12.4 (1.4)
	Triglidae			
	<i>Chelidonichthys obscurus</i>	5	12.8 - 17.4	15.3 (0.8)
	Apogonidae			
	<i>Apogon imberbis</i>	11	7.1 - 12	8.4 (0.5)
	Carangidae			
	<i>Trachurus trachurus</i>	9	11.3 - 24	16.9 (1.3)
	Haemulidae			
	<i>Pomadasys incisus</i>	22	8 - 18.6	13.2 (0.7)
	Sparidae			
	<i>Boops boops</i>	102	6.1 - 18.9	11.4 (0.3)
	<i>Lithognathus mormyrus</i>	3	10.9 - 19	14.7 (2.3)
	<i>Pagellus acarne</i>	6	16.6 - 8.5	13.2 (1.1)
	<i>Sarpa salpa</i>	3	15.2 - 16.8	16.2 (0.5)
	<i>Spondyliosoma cantharus</i>	14	9.3 - 16.7	13.4 (0.7)
	Pomacentridae			
	<i>Chromis limbata</i>	2	6.6 - 11.6	9.1 (2.5)
Labridae				
<i>Thalassoma pavo</i>	10	7 - 14.6	11.4 (0.6)	
Trachinidae				
<i>Trachinus draco</i>	12	12.2 - 21	15.4 (0.7)	
<i>Trachinus radiatus</i>	5	16.6 - 24.5	18.9 (1.5)	
Sin identificar	6	9.5 - 11.2	10.4 (0.3)	
<b>Cefalópodos</b>		<b>12</b>	<b>5.9-18.7</b>	<b>13.4 (1.3)</b>
Sepiidae				
<i>Sepia officinalis</i>	10	11 - 18.8	15.5 (0.8)	
Loliginidae				
<i>Loligo vulgaris</i>	3	5.9 - 7	6.4 (0.3)	
<b>Crustáceos</b>				
Processidae				
<i>Processa sp</i>	1	2.3	2.3 (0.0)	

**Tabla 6.3:** Rango (talla mínima y máxima), media y error estándar (ES) de la talla de presas encontradas en los estómagos de *S. squatina*, isla de Gran Canaria. Longitud furcal (LF) para peces, longitud del manto (LM) para cefalópodos y longitud del caparazón (LC) para crustáceos.



#### 6.3.1.1.4 Amplitud de nicho

La amplitud de nicho calculada para *S. squatina* fue de 0.364. Los machos e individuos de intervalo de talla I fueron más especialistas en la que las hembras y los individuos de intervalo de talla II. Los individuos en primavera-verano fueron más generalistas que en otoño-invierno en la dieta (Tabla 6.4).

	<b>Ba</b>
Total	0.364
Machos	0.296
Hembras	0.415
I. talla I	0.428
I. talla II	0.334
Primavera-Verano	0.574
Otoño-Invierno	0.369

**Tabla 6.4:** Valores de amplitud de nicho para sexo, talla y períodos estacionales de *S. squatina*, isla de Gran Canaria.

#### 6.3.1.2 Presas en estado de digestión IV

Del total de estómagos analizados el 95% contenían presas acumuladas (estado de digestión IV), estos estuvieron representados por estructuras duras como cristalinos de peces y picos de cefalópodos, los cuales por su composición fueron resistentes a la digestión y se acumularon en el estómago pilórico. Presas acumuladas se hallaron en 153 estómagos de individuos machos y en 154 de hembras. Se encontraron 1482 pares de cristalinos y 375 picos de cefalópodos, principalmente de *S. officinalis* (217) y de *L. vulgaris* (61).

Los cristalinos de peces tuvieron un 98.7 %O y un  $82.8 (\pm 1.3 \text{ ES}) \overline{\%N}$  de los estómagos con presas acumuladas, sin embargo es imposible determinar un taxón específico para ellos. El %O y  $\overline{\%N}$  fue similar para machos (100.0 y  $84.5 (\pm 1.6 \text{ ES})$  respectivamente) y hembras (97.4 y  $81.1 (\pm 2.0 \text{ ES})$  respectivamente), pero mayor para los primeros (Tabla 6.5).

Los picos de cefalópodos presentaron un 52.1 %O y un 17.2 ( $\pm 1.3$  ES)  $\overline{\%N}$  de los estómagos con presas acumuladas. El %O y  $\overline{\%N}$  fue similar para machos (51.0 y 15.5 ( $\pm 1.6$  ES) respectivamente) y hembras (53.2 y 18.9 ( $\pm 2.0$  ES) respectivamente), pero mayor para estas últimas. Se identificaron ocho especies (*Spirula spirula* (Linnaeus, 1758), *Sepia elegans* d'Orbigny 1826, *S. officinalis*, *Sepia sp.*, *L. vulgaris*, *Todarodes sagittatus* (Lamarck, 1798), *O. vulgaris* y *Ocythoe tuberculata* Rafinesque, 1814), siendo *S. officinalis* y *L. vulgaris* las presas con un más alto %O (36.8 y 15.3 respectivamente) y  $\overline{\%N}$  (9.8 ( $\pm 0.9$  ES) y 3.1 ( $\pm 0.8$  ES) respectivamente). El %O y  $\overline{\%N}$  para *S. officinalis* fue mayor en las hembras (41.6 y 11.5 ( $\pm 1.5$  ES) respectivamente) que en los machos (32 y 8.1 ( $\pm 1.1$  ES) respectivamente) y en *L. vulgaris* fue similar en ambos sexos (16.3 y 3.2 ( $\pm 0.7$  ES) y, 14.3 y 3.1 ( $\pm 0.8$  ES)). Las especies ingeridas fueron principalmente bentónicas (3) y pelágicas (2), también consumió una especie mesopelágica, una epipelágica y una bentopelágica. Esta última tuvo los mayores %O y  $\overline{\%N}$  en el análisis de presas acumuladas en la dieta (Tabla 6.5).

Se encontró un máximo de 21 pares de cristalinos de peces en un solo estómago de un individuo de 112.0 cm LT y un promedio de 4.46 ( $\pm 0.2$  ES) cristalinos por estómago. Por otro lado, se hallaron hasta 12 pares de picos de cefalópodos en un solo estómago de un individuo de 78.9 cm LT, de los cuales 11 eran de *S. officinalis* y uno de *L. vulgaris*. El promedio de picos de cefalópodo por estómago fue de 1.1 ( $\pm 0.5$  ES).

Item	Familia	Especie	Categoria	Presas en estado de digestión IV					
				Total		Machos		Hembras	
				$\overline{\%N} (\pm ES)$	%O	$\overline{\%N} (\pm ES)$	%O	$\overline{\%N} (\pm ES)$	%O
Peces				82.8 (1.3)	98.7	84.5 (1.6)	100.0	81.1 (2.0)	97.4
		Sin identificar	-	82.8 (1.3)	98.7	84.5 (1.6)	100.0	81.1 (2.0)	97.4
Cefalópodos				17.2 (1.3)	52.1	15.5 (1.6)	51.0	18.9 (2.0)	53.2
	Spirulidae	<i>Spirula spirula</i>	Mesopelágico	0.4 (0.2)	1.3	0.7 (0.4)	2.0	0.1 (0.1)	0.6
	Sepiidae	<i>Sepia elegans</i>	Bentónico	1.2 (0.4)	4.9	0.9 (0.3)	5.2	1.5 (0.8)	4.5
		<i>Sepia officinalis</i>	Bentopelágico	9.8 (0.9)	36.8	8.1 (1.1)	32.0	11.5 (1.5)	41.6
		<i>Sepia sp</i>	Bentónico	1.4 (0.3)	7.2	1.5 (0.5)	7.2	1.4 (0.4)	7.1
	Loliginidae	<i>Loligo vulgaris</i>	Pelágico	3.1 (0.5)	15.3	3.2 (0.7)	16.3	3.1 (0.8)	14.3
	Ommastrephidae	<i>Todarodes sagittatus</i>	Pelágico	0.8 (0.3)	2.9	0.5 (0.3)	2.0	1.2 (0.5)	3.9
	Octopodidae	<i>Octopus vulgaris</i>	Bentónico	0.0 (0.0)	0.3	0.0 (0.0)	0.7	0.0 (0.0)	0.0
	Ocythoidae	<i>Ocythoe tuberculata</i>	Epipelágico	0.4 (0.2)	2.3	0.6 (0.3)	2.6	0.2 (0.1)	1.9

**Tabla 6.5:** Valores de media y error estándar (ES) del índice de porcentaje en número ( $\overline{\%N}$ ) y el índice de porcentaje de ocurrencia (O%) para grupos principales y especies encontradas en estado de digestión IV en los contenidos estomacales de *S. squatina*, isla de Gran Canaria.

### 6.3.2 Comparaciones intraespecíficas

#### 6.3.2.1 Precisión del análisis

Las curvas de la media del número de acumulación de presas a nivel taxonómico específico para cada categoría (sexo, periodo estacional y talla) (Figura 6.9) y las interrelaciones de individuos machos y hembras de otoño-invierno, las hembras de primavera-verano e intervalo de talla II y las curvas de otoño-invierno para ambos intervalos de talla (Figura 6.10 y Figura 6.11) mostraron una tendencia hacia o al menos cercana, a una asíntota. Indicando que se analizaron suficientes estómagos de estas categorías para describir y estimar la riqueza de especies adecuadamente, y compararlas en la dieta.

Al realizar las predicciones de la riqueza total de especies (boot) se encontró una concordancia con lo observado en el análisis de las curvas de acumulación de presas (Tabla 6.6). Por lo tanto, las interacciones donde, la riqueza observada fue menor que la esperada y/o el porcentaje de la proporción de la diferencia del intervalo de confianza y el estimador fue  $>$  a 25%, no fueron tenidas en cuenta para los análisis posteriores. Ya que, para estos grupos no se analizó un número adecuado de estómagos para describir la dieta con suficiente precisión.

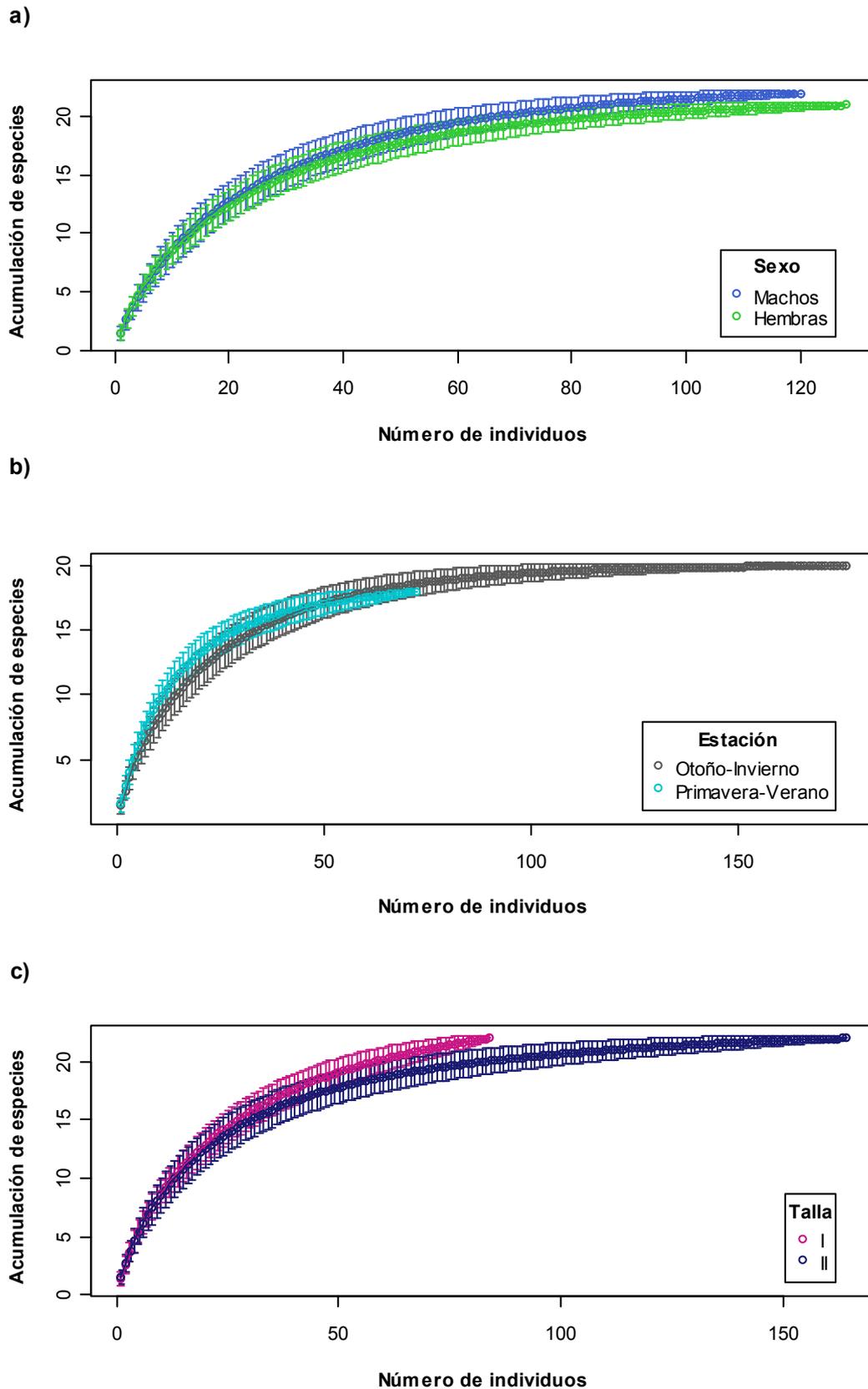


Figura 6.9: Curvas de la media del número de acumulación de presas a nivel taxonómico específico por: a. sexo b. periodo estacional y c. talla para la dieta de *S. squatina* en la isla de Gran Canaria. Las barras verticales indican la desviación estándar.

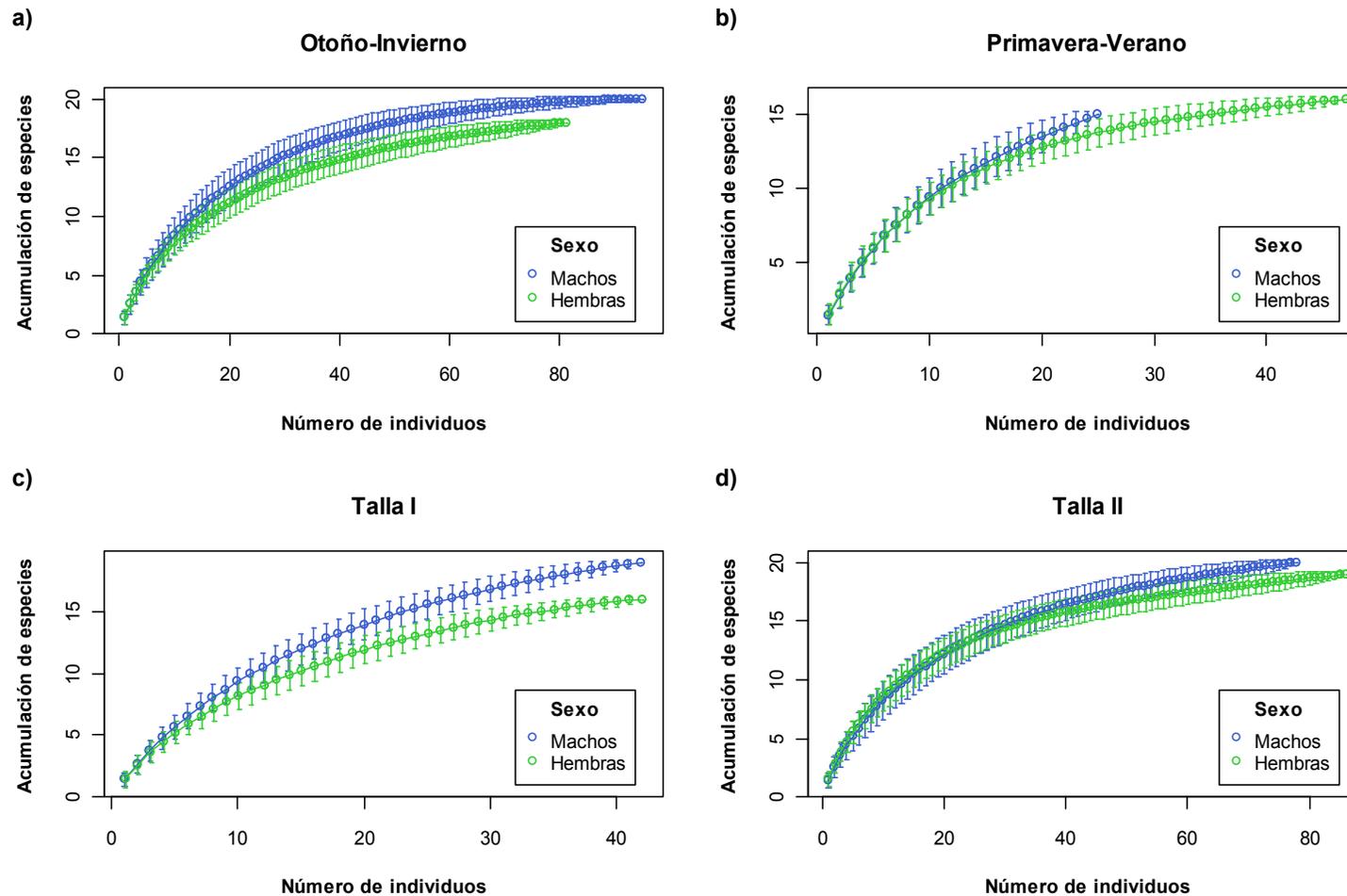
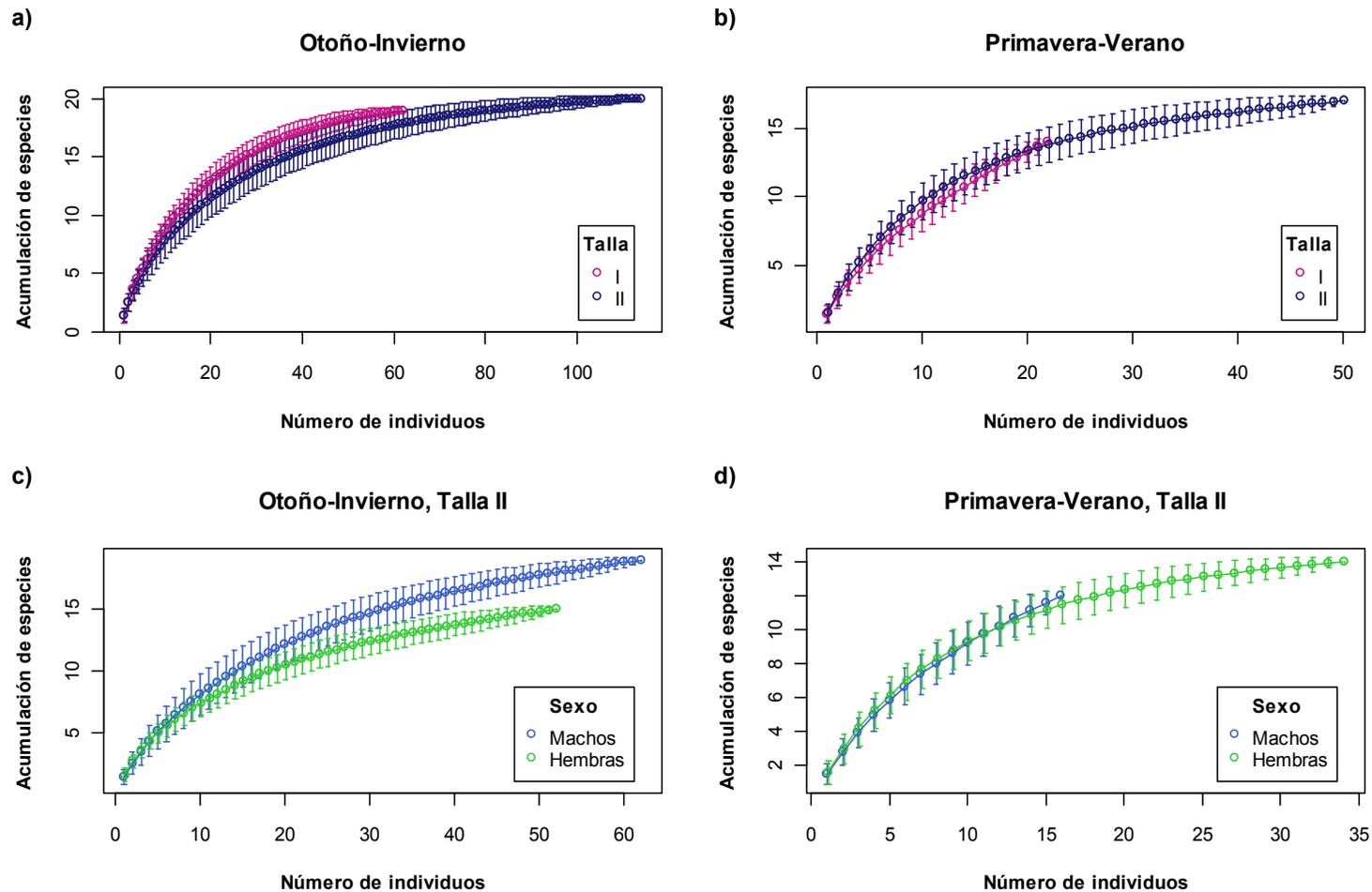


Figura 6.10: Curvas de la media del número de acumulación de presas a nivel taxonómico específico por sexo para: a. otoño-invierno, b. primavera-verano, c. intervalo de talla I y d. intervalo de talla II para la dieta de *S. squatina*, isla de Gran Canaria. Las barras verticales indican la desviación estándar.



**Figura 6.11:** Curvas de la media del número de acumulación de presas a nivel taxonómico específico por talla para: **a.** otoño-invierno y **b.** primavera-verano, y por sexo para **c.** otoño-invierno e intervalo de talla II y **d.** primavera-verano e intervalo de talla II para la dieta de *S. squatina*, isla de Gran Canaria. Las barras verticales indican la desviación estándar.

	n	Riqueza	boot	Intervalo	% intervalo/boot
Total	248	23	23.68	22.29-25.07	11.75
Machos	120	22	23.42	21.42-25.42	17.07
Hembras	128	21	22.18	20.37-23.99	16.33
I. Talla I	84	22	24.53	21.98-27.06	20.59
I. Talla II	164	22	23.22	21.38-25.06	15.87
Otoño-Invierno	176	20	20.35	19.26-21.44	10.74
Primavera-Verano	72	18	19.22	17.34-21.10	19.57
<b>Macho-I. Talla I</b>	<b>42</b>	<b>19</b>	<b>21.99</b>	<b>19.34-24.64</b>	<b>24.10</b>
Macho-I. Talla II	78	20	22.38	19.94-24.83	21.84
<b>Hembras-I. Talla I</b>	<b>42</b>	<b>16</b>	<b>18.36</b>	<b>15.97-20.75</b>	<b>26.00</b>
Hembras-I. Talla II	86	19	20.97	18.79-23.16	20.84
Machos-Oto-Inv	95	20	21.19	19.29-23.09	17.96
<b>Machos-Pri-Ver</b>	<b>25</b>	<b>15</b>	<b>17.87</b>	<b>14.90-20.85</b>	<b>33.29</b>
Hembras-Oto-Inv	81	18	19.94	17.72-22.16	22.27
Hembras-Pri-Ver	47	16	17.52	15.56-19.49	22.42
Oto-Inv-I. Talla I	62	19	20.90	18.66-23.14	21.40
Oto-Inv-I. Talla II	114	20	21.46	19.41-23.52	19.14
<b>Pri-Ver-I. Talla I</b>	<b>22</b>	<b>14</b>	<b>17.26</b>	<b>14.42-20.09</b>	<b>32.84</b>
<b>Pri-Ver-I. Talla II</b>	<b>50</b>	<b>17</b>	<b>18.66</b>	<b>16.23-21.09</b>	<b>26.06</b>
<b>Machos-Oto-Inv-I. Talla II</b>	<b>62</b>	<b>19</b>	<b>21.66</b>	<b>19.09-24.23</b>	<b>23.71</b>
<b>Machos-Pri-Ver-I. Talla II</b>	<b>16</b>	<b>12</b>	<b>14.70</b>	<b>11.76-17.63</b>	<b>39.97</b>
<b>Hembras-Oto-Inv-I. Talla II</b>	<b>52</b>	<b>15</b>	<b>17.18</b>	<b>14.90-19.46</b>	<b>26.53</b>
<b>Hembras-Pri-Ver-I. Talla II</b>	<b>34</b>	<b>14</b>	<b>15.42</b>	<b>13.38-17.46</b>	<b>26.43</b>

**Tabla 6.6:** Resultados del estimador no-paramétrico bootstrap (boot) para la riqueza de la dieta por grupo (sexo, talla y periodo estacional) y sus interrelaciones, a nivel de las categorías específicas de presa de *S. squatina*, isla de Gran Canaria. Intervalo (I.), otoño-invierno (Oto-Inv), primavera-verano (Pri-Ver). n, corresponde a el número total de individuos en cada grupo y la riqueza, es el valor observado de esta en cada grupo. Valores resaltados no cumplen con las condiciones del estimador.

### 6.3.2.2 Diferencia en la riqueza de especies en la dieta

Solo se observó diferencias significativas en la riqueza de presas en machos y hembras de otoño-invierno ( $t=3.783$ ,  $p= 0.000$ ) (Tabla 6.7).

	n 1	n 2	Riqueza 1	Riqueza 2	n	medio 1	medio 2	t	p-valor
Sexo	120	128	22	21	120	22.00	20.87	-3.279	0.999
Talla	164	84	22	22	84	20.06	22.00	-1.789	0.961
P. Estacionales	176	72	20	18	72	18.62	18.00	0.657	0.257
Oto-Inv - Sexo	95	81	20	18	81	19.74	18.00	3.783	<b>0.000</b>
Oto-Inv - Talla	114	62	20	19	62	17.85	19.00	-0.985	0.836

**Tabla 6.7:** Resultados de la prueba t de la riqueza de la dieta por grupo (sexo, talla y periodo estacional) y sus interrelaciones a nivel de las categorías específicas de presa de *S. squatina*, isla de Gran Canaria. Otoño-invierno (Oto-Inv), primavera-verano (Pri-Ver). n 1 y 2 corresponde a el número total de individuos en cada grupo. La riqueza 1 y 2, corresponde a la riqueza total observada en cada grupo. Medio 1 y 2, corresponde al promedio de la riqueza observada en cada grupo. Número de individuos (n) y t es el estadístico.

### 6.3.2.3 Diferencias en la composición trófica

#### 6.3.2.3.1 Índice de importancia relativa (%IIR)

Los índices numéricos y %IIR indican que los peces fueron el grupo principal en la dieta por grupo (sexo, talla y periodo estacional), pero fueron más importantes en la dieta de los machos (94.1 %IIR) que en las hembras (84.4 %IIR). Así como con una importancia relativa más alta en individuos de intervalo de talla I (93.1 %IIR) que en intervalo de talla II (87.7 %IIR). Los peces tuvieron similar importancia relativa en ambos periodos estacionales (Tabla 6.8).

Aunque *B. boops* fue la principal presa consumida por ambos sexos, en la dieta de los machos (66.7 %IIR) fue más relevante (Tabla 6.8), fundamentalmente en individuos de intervalo de talla II (73.2 %IIR) y durante el otoño-invierno (71.6 %IIR). En cambio en las hembras (38.9 %IIR) tuvo similar importancia en individuos de intervalo de talla I y II, así

como en ambos periodos estacionales (Anexo 4). *Boops boops* fue la presa más importante en ambos intervalos de talla (41.0 %IIR I y 56.7 %IIR II). La presa principal en ambas estaciones fue *B. boops* pero con mayor relevancia en otoño-invierno (56.8 %IIR) que en primavera-verano (38.3 %IIR) (Tabla 6.8).

Los cefalópodos fueron el segundo grupo de importancia en la dieta de ambos sexos, sin embargo fueron más importantes en las hembras (14.9 %IIR) (Tabla 6.8) principalmente en individuos de intervalo de talla II (19.0 %IIR) y en primavera-verano (10.5 %IIR), que en los machos (4.8 %IIR) (Anexo 4). Los cefalópodos fueron más importantes en los individuos de intervalo de talla II (10.9 %IIR) que los de I (6.7 %IIR). Pero, fueron más importantes durante el otoño-invierno (10.4 %IIR) que en primavera-verano (7.0 %IIR) (Tabla 6.8).

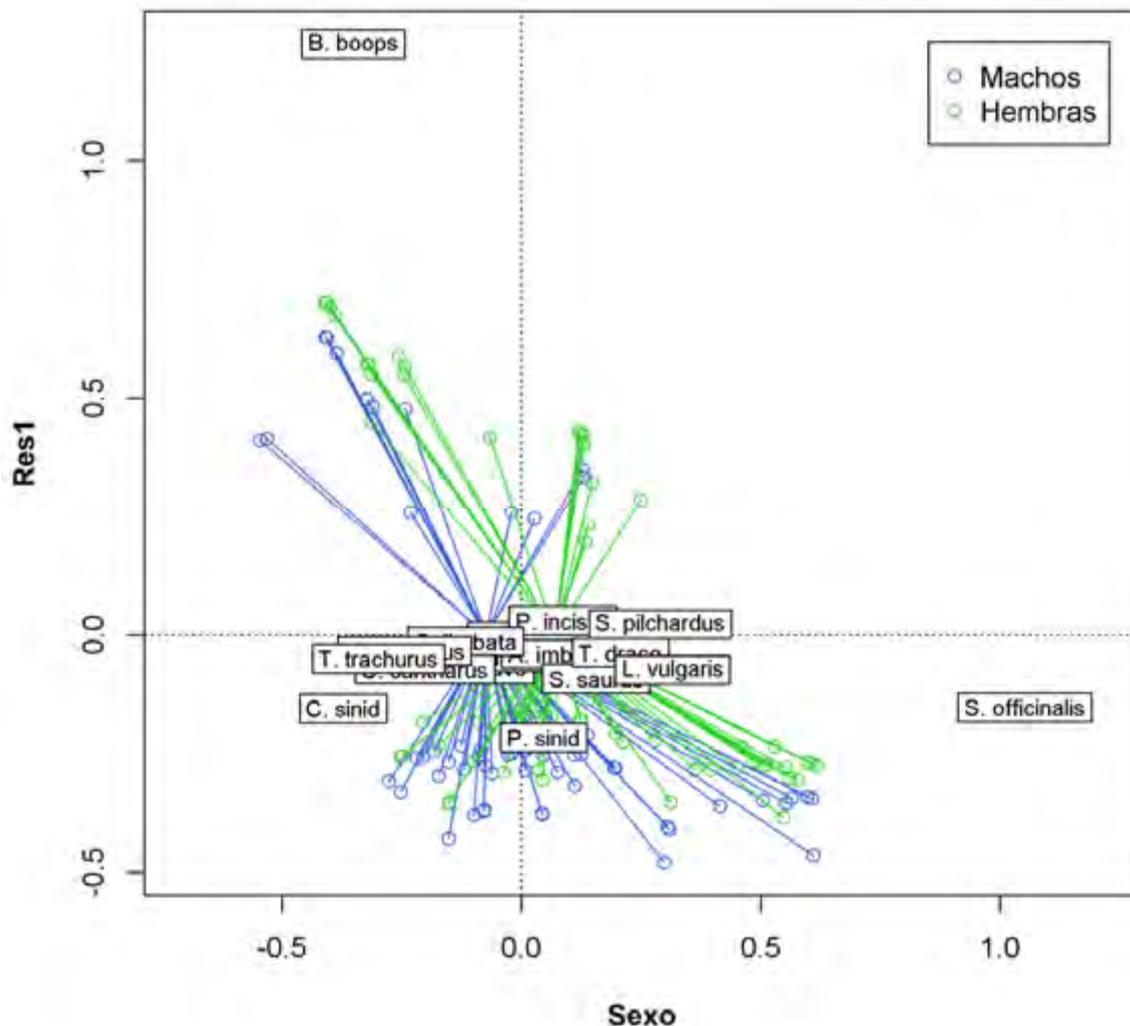
*Sepia officinalis* fue la segunda presa más importante para ambos sexos. Pero mayor en las hembras (35.8 %IIR) de intervalo de talla II (41.3 %IIR) de otoño-invierno (43.1 %IIR). Mientras los machos (12.6 %IIR) la consumieron en menor medida, teniendo un valor destacado en los individuos de intervalo de talla I (19.4 %IIR) (Anexo 4). La tercera presa más importante para las hembras fue *L. vulgaris* (3.6 %IIR). Sin embargo en los machos no se encontró una clara preferencia por alguna otra presa. Las otras especies de peces y cefalópodos no fueron representativas, mientras los crustáceos se encontraron ocasionalmente en la dieta (Tabla 6.8). En los individuos de intervalo de talla I se observó que los peces sin identificar (20.7 %IIR) y *S. officinalis* (20.2 %IIR) fueron las presas secundarias más importantes en la dieta. De la misma manera *S. officinalis* (24.3 %IIR) fue la segunda presa en importancia para los individuos de intervalo de talla II (Tabla 6.8). De forma similar ocurrió con la presa secundaria *S. officinalis* que fue más importante en otoño-invierno (25.5 %IIR) que en primavera-verano (16.6 %IIR) (Tabla 6.8).

Item	Familia	Especie	%IIR		Estado de digestión I-III		Primavera-	
			Machos	Hembras	I. talla I	I. talla II	Verano	Otoño-Invierno
Peces			<b>94.1</b>	<b>84.4</b>	<b>93.1</b>	<b>87.7</b>	<b>91.3</b>	<b>89.0</b>
	Clupeidae	<i>Sardina pilchardus</i>	0.0	0.9	0.1	0.5	4.9	0.0
		<i>Sardinella aurita</i>	0.2	0.3	0.0	0.5	1.7	0.0
	Synodontidae	<i>Synodus saurus</i>	0.9	1.9	2.3	1.0	4.7	0.7
		<i>Synodus synodus</i>	0.1	0.3	0.4	0.1	0.0	0.4
	Triglidae	<i>Chelidonichthys obscurus</i>	0.6	0.0	0.4	0.1	0.1	0.2
	Apogonidae	<i>Apogon imberis</i>	0.8	1.4	2.0	0.8	3.9	0.5
	Carangidae	<i>Trachurus trachurus</i>	1.1	0.1	1.2	0.3	0.3	0.6
	Haemulidae	<i>Pomadasys incisus</i>	1.7	2.8	2.4	2.2	1.3	2.6
	Sparidae	<i>Boops boops</i>	66.7	38.9	41.0	56.7	38.3	56.8
		<i>Lithognathus mormyrus</i>	0.2	0.2	0.1	0.2	0.0	0.3
		<i>Pagellus acarne</i>	0.2	0.4	0.7	0.2	0.0	0.5
		<i>Sarpa salma</i>	0.3	0.3	1.5	0.1	0.0	0.6
		<i>Spondylisoma cantharus</i>	1.3	0.4	0.2	1.1	0.6	0.8
		Pomacentridae	<i>Chromis limbata</i>	0.1	0.0	0.1	0.0	0.3
	Labridae	<i>Thalassoma pavo</i>	1.2	0.8	0.9	1.1	3.1	0.5
	Trachinidae	<i>Trachinus draco</i>	1.0	2.5	3.1	1.2	2.3	1.5
		<i>Trachinus radiatus</i>	0.7	0.3	0.3	0.5	0.5	0.4
		Sin identificar	4.5	6.8	20.7	1.9	10.7	4.2
	cefalópodos			<b>4.8</b>	<b>14.9</b>	<b>6.7</b>	<b>10.9</b>	<b>7.0</b>
Sepiidae		<i>Sepia officinalis</i>	12.6	35.8	20.2	24.3	16.6	25.5
		<i>Sepia sp</i>	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.1
Loliginidae	<i>Loligo vulgaris</i>	0.9	3.6	1.7	2.2	3.6	1.6	
Crustáceos			<b>1.1</b>	<b>0.6</b>	<b>0.2</b>	<b>1.4</b>	<b>1.7</b>	<b>0.6</b>
	Processidae	<i>Processa sp</i>	0.0	0.0	0.1	0.0	0.1	0.0
	Sin identificar		4.7	2.1	0.5	5.2	6.8	2.3

**Tabla 6.8:** Valores del índice de porcentaje de importancia relativa (%IIR), para los grupos principales y presas en estado de digestión I-III, encontradas en los contenidos estomacales de machos y hembras de *S. squatina*, isla de Gran Canaria.

## 6.3.2.3.2 Análisis canónico de coordenadas principales

El primer eje de la variable clasificatoria no fue significativo en los casos de sexo (permutaciones=5000,  $F=1.677$ ,  $p=0.077$ ) y periodo estacional (permutaciones=5000,  $F=1.703$ ,  $p=0.060$ ). Pero, si se encontraron diferencias significativas en el caso de la talla (permutaciones=5000,  $F=1.880$ ,  $p=0.042$ ). El eje clasificatorio fue dominado por *S. officinalis* en la ordenación del sexo (Figura 6.12); peces sin identificar en la ordenación de talla (Figura 6.13), y *B. boops* y *S. pilchardus* en la ordenación del periodo estacional (Figura 6.14). En todas las ordenaciones calculadas, *B. boops* dominó el eje residual.



**Figura 6.12:** Representación gráfica del análisis canónico de coordenadas principales para la dieta de machos y hembras de *S. squatina*, isla de Gran Canaria. Peces sin identificar (P. sinid) y crustáceos sin identificar (C. sinid).

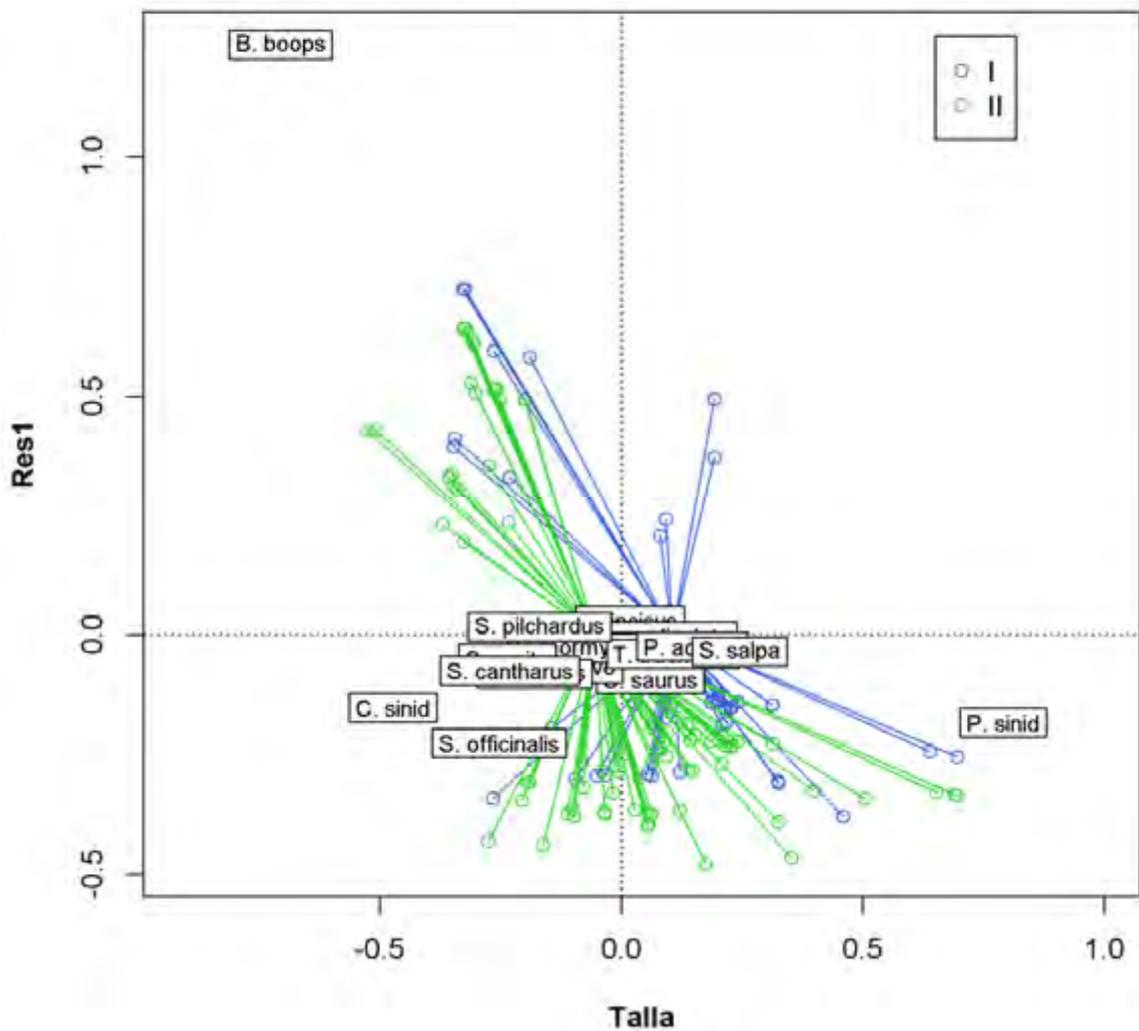


Figura 6.13: Representación gráfica del análisis canónico de coordenadas para la dieta por talla de *S. squatina*, isla de Gran Canaria. Peces sin identificar (P. sinid) y crustáceos sin identificar (C. sinid).

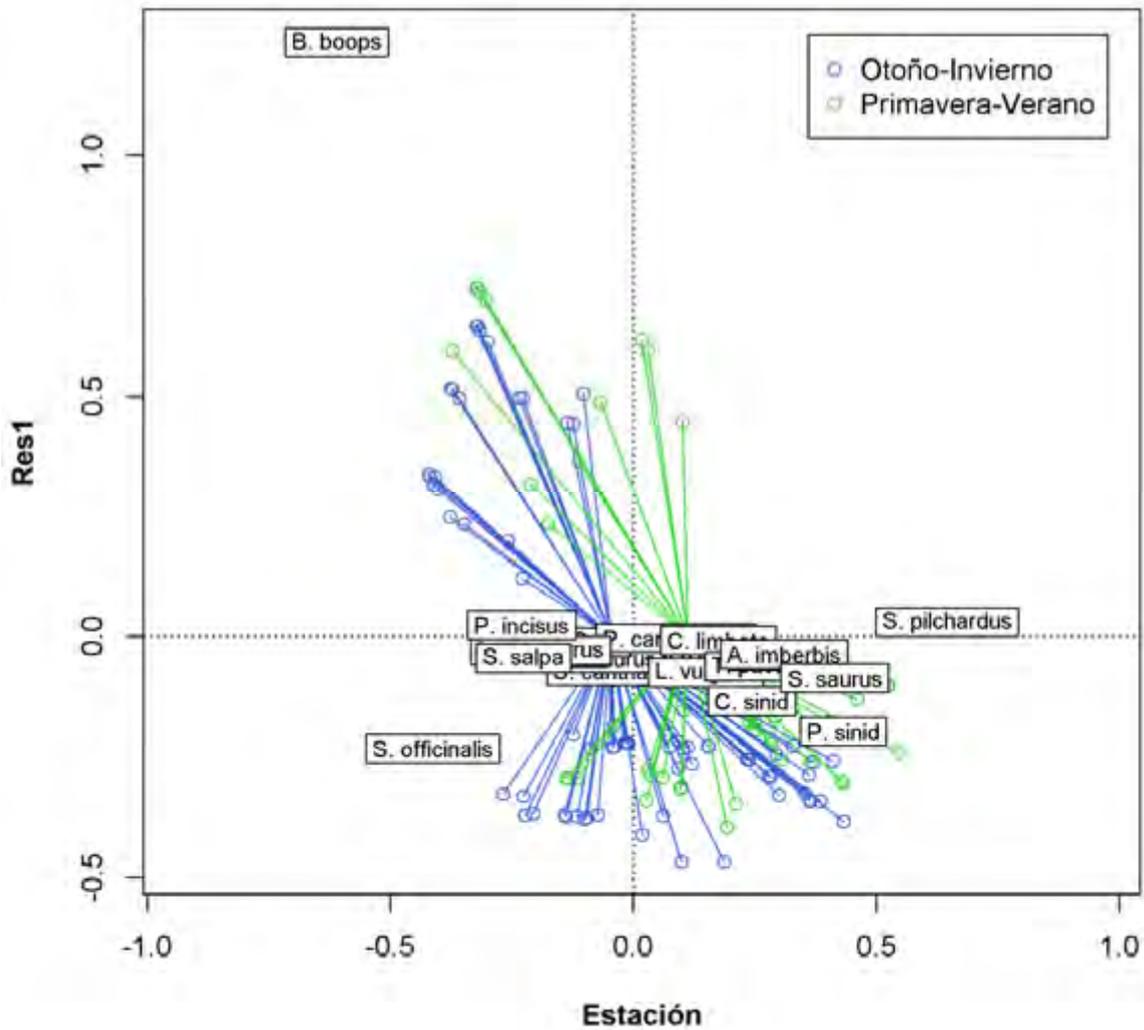


Figura 6.14: Representación gráfica del análisis canónico de coordenadas para la dieta por periodo estacional de *S. squatina*, isla de Gran Canaria. Peces sin identificar (P. sinid) y crustáceos sin identificar (C. sinid).

## 6.3.2.3.3 Sobreposición de trófica de dieta

Se encontró una sobreposición trófica alta entre la dieta de machos y hembras, intervalos de talla y periodos estacionales (Tabla 6.9). De 21 especies que componen la dieta de *S. squatina* 18 fueron compartidas entre machos y hembras, 19 entre tallas y 13 entre periodos estacionales, las especies que no se compartieron fueron raras en la dieta.

Comparaciones por pares	Índices de sobreposición	
	Pianka	Morisita-Horn
Machos - Hembras	0.926	0.921
I. talla I - I. talla II	0.903	0.898
Primavera-Verano - Otoño-Invierno	0.911	0.902

**Tabla 6.9:** Valores de la comparación por pares de los índices de sobreposición trófica entre sexo, talla y periodo estacional en la dieta de *S. squatina*, isla de Gran Canaria.

## 6.4 DISCUSIÓN

### 6.4.1 Caracterización general de la dieta

#### 6.4.1.1 Presas en estado de digestión I a III

Más de la mitad de individuos tenían el estómago entre 1-25% lleno, con la mayoría de presas en estado de digestión II y III pero, pocos con presas en al menos dos estados de digestión diferentes. Todo esto evidencia que su alimentación es principalmente intermitente. En el análisis se encontró un bajo número de estómagos sin alimento (23.2%), en comparación con otros estudios de hábitos alimenticios para la especie. Donde, se han reportado pocos (5.2%) a casi la mitad (43.7%) de estómagos vacíos. Sin embargo, estas investigaciones se han realizado con un número limitado de muestras (19 y 32) y con otros métodos de pesca (Capapé 1975; Ellis *et al.* 1996). En otras especies del género como *S. africana* (56%) (Shelmadine & Cliff 2006), *S. argentina* (43.6%) (Cousseau 1973), *S. californica* (54%) (Escobar-Sánchez 2004) y *S. guggenheim* (51.3%) (Vögler *et al.* 2003) casi la mitad de ellos estaban vacíos.

En los meses de otoño-invierno se encontraron más de la mitad de los estómagos vacíos, lo cual coincide con el periodo reproductor fijado por Osaer (2009) para la especie en Gran Canaria. Sin embargo, al no haber un número alto de estómagos en este estado no se podría relacionar con una tendencia en la disminución de la ingesta o ayuno durante este periodo. Por otra parte, las hembras preñadas tenían el estómago muy reducido, el cual se encontraba vacío o con presas acumuladas (estado de digestión IV, picos de cefalópodos y cristalinos de peces) o en un avanzado estado de digestión con no más de 20 g. Lo que sugiere una baja actividad alimenticia, pudiendo pasar por un periodo de ayuno durante la gestación, posiblemente para disponer de más espacio en la cavidad abdominal para el desarrollo embrionario.

##### 6.4.1.1.1 Composición trófica

Al calcular los índices numéricos para los diferentes estados de digestión y sus combinaciones, se encontró un buen equilibrio en maximizar la diversidad de especies

mientras el error introducido en peso fue aceptable considerando los estados I, II y III juntos.

El análisis de los hábitos alimenticios de *S. squatina* en la isla de Gran Canaria reveló que es una especie principalmente ictiófaga, con una preferencia marcada por *B. boops*, especie que tiene una alta abundancia relativa en la isla (Boyra *et al.* 2004), y bajo interés y valor comercial (Socorro *et al.* 2005; cofradías de la isla de Gran Canaria, com. per.).

Al comparar este estudio con otros realizados sobre la dieta de *S. squatina* se observó como los peces también fueron el principal ítem en la dieta, sin embargo el espectro trófico fue diferente ya que estuvo compuesto principalmente de pleuronectiformes y peces sin identificar en el Atlántico noreste (Ellis *et al.* 1996). Mientras que en el Mediterráneo se observó ocho especies de peces en la dieta (Capapé 1975). Encontrando mayor similitud cualitativa en la composición trófica con la dieta de Túnez que con la del Atlántico, especialmente en cefalópodos. Por otra parte Linnaeus (1767) informó que se alimentaba de lenguados y peces planos; Lacepède (1798) reportó que consumía pequeños peces de bancos y Cuvier (1838) rayas y peces planos. Couch (1862) encontró opérculos de caracoles sin su concha, por lo cual estimó que estos eran su alimento preferido. Gervais & Boulart (1877) notificaron que se alimentaban de peces, como trígidos, *Merlangius merlangus* (Linnaeus, 1758), Clupeidae (*Alosa sp.*) y cefalópodos. Wheeler (1969) indicó que la alimentación consistía principalmente de organismos bentónicos, principalmente peces planos (platijas, lenguados, soles), rayas, otros peces, moluscos (caracoles) y crustáceos (principalmente cangrejos, incluyendo *Cancer pagurus* (Linnaeus, 1758)). Compagno (1984) y Compagno *et al.* (2005) también reportaron como ítem principal en la dieta de *S. squatina* los peces, especialmente pleuronectiformes, y otros peces demersales y rayas. Sin embargo, en este estudio no se encontró ningún indicio de las especies de pleuronectiformes presentes en la isla, ni de rayas, cangrejos o caracoles en los contenidos estomacales analizados.

Los cefalópodos fueron un grupo secundario en la dieta de *S. squatina*, siendo *S. officinalis* la presa más importante. Aunque el grado de digestibilidad de este taxón, es mayor que la de los peces (excepto picos) y la mayoría de ellos se encontraron en estado de digestión avanzado. Por lo cual podría presentar una mayor contribución en peso a su importancia relativa en la dieta. Sin por ello llegar a ser el grupo más importante. En el Atlántico noreste

no se reportaron cefalópodos en la dieta de *S. squatina* (Ellis *et al.* 1996), sin embargo en el Mediterráneo se observaron con una ocurrencia baja, sin preferencia alguna por las tres especies consumidas (*Sepiolo sp*, *S. officinalis* y *L. vulgaris*) (Capapé 1975).

Los crustáceos (camarones) se encontraron muy rara vez, en muy baja frecuencia y en un estado muy avanzado de digestión, de talla relativamente grande. Siendo presas poco importantes que no contribuyeron sustancialmente en la dieta, por lo cual es probable que estos sean presas incidentales. Cousseau (1973) en *S. argentina* encontró una situación similar en los contenidos estomacales de esta especie.

Existe un predominio de los peces en la dieta de todas las especies del género *Squatina* que han sido analizadas (p. ej. Cousseau 1973; Bass 1975; Capapé 1975; Pittenger 1984; Vooren & Silva 1991; Vögler *et al.* 2003; Escobar-Sánchez 2004; Colonello 2005; Shelmerdine & Cliff 2006; Baremore *et al.* 2008). Sin embargo, en *S. tergocellata* su principal presa fue el cefalópodo *Notodarus gouldi* (McCoy, 1888), aunque también se encontró un porcentaje alto de peces en su dieta (Bridge *et al.* 1998). Esta preferencia de la mayoría de las especies del género por los peces y por cefalópodos y/o crustáceos como presas secundarias, indican la poca variabilidad a nivel de género en la composición de los grupos principales en la dieta, debido principalmente a su morfología, estrategia de caza y al hábitat que ocupan.

Otros ítems encontrados en los contenidos estomacales pero descartados como presas, fueron piezas de *Cystoseira abies-marina* (S.Gmelin) C. Agardh, *Stypocaulon scoparium* (Linnaeus) Kützing y *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson. Estas estaban intactas, sin destrucción de sus tejidos y fueron relativamente frecuentes. En esta línea Couch (1862) encontró trozos de *Zostera marina* Linnaeus y dos piedras del tamaño de una nuez moscada. Piedras de no más de 1 cm de diámetro también se hallaron en algunos estómagos analizados en este estudio. Sin embargo, es poco probable que hayan sido tomadas por los tiburones como consecuencia de haber sido cubiertas con alguno tipo de coral incrustante y luego expulsadas del estómago como es sugerido por Couch (1862). Es más factible que sean ingeridas por algunas de sus presas, al igual que los tres anzuelos que se encontraron en el mismo número de estómagos. Piezas de algas también se encontraron en los estómagos de *S. californica* (Pittenger 1984). Un mucus espeso el cual envolvía las

presas o los restos de ellas (esqueletos, otolitos, picos o cristalinos) y detritus (arena) se encontró en todos los estómagos analizados, incluso en la mayoría de los que no tenían alimento. En *S. californica*, *S. dumeril* y *S. tergozellata* también ha sido reportado este tipo de mucus y detritus. Bridge *et al.* (1998) sugiere que esto además de estar relacionado con la alimentación bento-pelágica, puede ser también para amortiguar el pH del estómago y las toxinas de la presa, principalmente de cefalópodos. Por otra parte Escobar-Sánchez (2004) lo relaciona con una ingesta accidental de detritus debido al comportamiento alimenticio, pero a lo que más peso le otorga es al tiempo de captura de los tiburones. Es probable que tanto el detritus como las algas y los pastos marinos encontrados en los estómagos de *S. squatina* en este estudio hayan sido ingeridos accidentalmente. Ya que en Canarias es normal que durante sucesos de mal tiempo algas, pastos marinos y detritus (arenas) se encuentren en suspensión, lo que las hace susceptibles a ser ingeridas durante los eventos de captura de alguna presa, incluso pueden servir de señuelo para alguna presa potencial.

*Squatina squatina* en la isla de Gran Canaria incluye 21 especies en su dieta, a excepción de *B. boops*, *S. officinalis* y *L. vulgaris* las otras especies no contribuyeron sustancialmente a la dieta. Ya que algunas especies se encontraron en muy pocas ocasiones en este análisis. Sin embargo, su presencia permite inferir que es una especie especialista en su dieta pero, puede llegar a ser oportunista, principalmente por su condición de predador al acecho (Capítulo 5). Esta conducta ha sido reportada en otras ocasiones, con registros de la ingestión de cormoranes (FWP 1881; Davenport 1979).

*Squatina squatina* es una especie que se alimenta principalmente de peces bentopelágicos, especialmente *B. boops*. Pero también preda sobre varias especies bentónicas y algunas pelágicas. En este sentido la estructura social de la presa también tuvo importancia, ya que se observó una preferencia marcada por especies gregarias y en una menor medida sobre especies solitarias o en grupos pequeños no compactos. Teniendo en cuenta la variedad de hábitat, estructura social y movilidad de sus presas; el hábitat bentónico de la especie y su estrategia de caza se puede decir que es una especie que prefiere presas activamente móviles y gregarias, lo cual maximiza la probabilidad de captura. En contraste con Lozano Rey (1928) que reportó que *S. squatina* se alimentaba principalmente de animales de costumbres algo sedentarias o de movimientos poco rápidos como peces pequeños y crustáceos.

La preferencia por este tipo de presas se debe principalmente al modo de caza de *S. squatina* que es por emboscada (Compagno 1984; Compagno *et al.* 2005), permaneciendo en reposo en el fondo esperando una potencial presa (Capítulo 5). Por esto las presas deben ser activas con desplazamientos para ser más fácilmente detectadas al aproximarse a su depredador. Teniendo en cuenta que las especies bentopelágicas encontradas en este estudio tienen un comportamiento con mayor movilidad que las bentónicas, las primeras tienen una mayor probabilidad a ser ingeridas. Por otra parte, es posible que la poca importancia relativa en la dieta de las especies de hábitos pelágicos se deba a que su posibilidad de ser capturadas es reducida, ya que se encuentran cerca del fondo con menor frecuencia que las dos anteriores. Además, de una estacionalidad marcada en la isla (Pizarro 1985; Brito *et al.* 2002). En este sentido *S. squatina* puede servir como una fuente de transferencia de energía entre ambientes pelágicos y bentopelágicos en entornos bentónicos.

En otras especies del género la información sobre el hábitat de sus presas es variada, como en *S. guggenheim* donde Vögler (2003) encontró que tenían mayor importancia los peces pelágicos. Sin embargo, Colonello (2005) reportó a los peces demersales como las presas con mayor proporción en la dieta, aunque la presa individual consumida en mayor proporción fue de hábitos bentopelágicos. Cousseau (1973) y Rahn & Yesaki (1976) observaron que *S. argentina* se alimentó más de especies demersales, incluso pelágicas que de bentónicas. Para *S. californica* (Escobar-Sánchez 2004) y *S. tergocellata* (Bridge *et al.* 1998) las presas con mayor importancia en la dieta fueron de hábitos bentónicos y pelágicos. Mientras para *S. africana* Shelmerdine & Cliff (2006) encontraron que muchos de los peces identificados en la dieta fueron individuos pequeños de especies que ocurren en escuelas o sin agregar cerca al fondo. Aunque la estrategia de caza es la misma para las especies del género, el hábitat de las presas más importantes varía. Por lo cual la ingesta puede también estar condicionada por la disponibilidad de la presa, la dificultad de captura y la distribución geográfica.

*Squatina squatina* es una especie de hábitos nocturnos (Compagno 1984; Compagno *et al.* 2005) que se alimenta principalmente durante este periodo, aunque durante el día también se han observado individuos en eventos de alimentación, pero en una baja proporción (Capítulos 3 y 5). Este comportamiento también condiciona la composición trófica y la

importancia relativa de sus presas en la dieta. De las especies bentopelágicas y gregarias presentes en la dieta, *B. boops* fue la única presa que tanto durante el día como en la noche fue susceptible de ser depredada por *S. squatina*. Mientras *P. acarne*, *Spondyliosoma cantharus* (Linnaeus, 1758) y *Chromis limbata* (Valenciennes, 1833) solo durante el día.

#### 6.4.1.1.2 Talla y número de las presas en la dieta

El género *Squatina* es muy homogéneo en su comportamiento alimenticio. Aunque el tipo y tamaño de la presa a menudo se asocia con las tácticas de forrajeo empleadas por el depredador, en comparación con el rango de talla de *S. guggenheim* (23-91 cm) y el de sus presas (5-40 cm LT) (Vögler *et al.* 2009), *S. squatina* con un rango de talla (24 a 122 cm) mayor, consumió presas con un rango inferior (6.1-24.5 cm LF). Esto puede ser debido a que cuando la presa es pequeña en relación con el depredador, el éxito de captura en general, es más alto. (Mittelbach 2002). Christensen (1996) y Sih & Christensen (2001) afirman que las dietas de piscívoros son fuertemente influenciadas por el éxito de la captura diferencial de la presa y que esta es la razón más importante porque generalmente prefieren presas más pequeñas de lo esperado basados en la maximización de la ingesta de energía por el tiempo empleado.

Las especies de peces pelágicos consumidos fueron de mayor talla mientras las bentónicas y bentopelágicas menores. Lo cual sería una razón adicional del porque esta última fue más importante en la dieta. En contraste con la teoría del forrajeo óptimo (Stephens & Krebs 1986). Por lo tanto, *S. squatina* en la isla de Gran Canaria además de ser especialista en su dieta, es probable que tenga una activa selección en el tamaño de sus presas. Esta selección puede estar relacionada con el tipo de dentición, que es para agarrar y asegurar la presa, pero no cortar, ni masticar. Por lo tanto las presas deben tener un tamaño acorde con su cavidad bucal y tracto digestivo para ser engullidas enteras. Así mismo presas de menor tamaño son más fáciles de capturar. La retención de pequeñas presas en la dieta puede reflejar decisiones rentables de forrajeo de los depredadores, ya que la búsqueda, captura y manejo mantienen bajos los costos energéticos (Juanes *et al.* 2002). Además esta posible selección en la talla de la presa ha sido reportada para *S. dumeril* que consumió presas de 7 a 20 cm LT, teniendo presas disponibles entre 5 a 75 cm LT (Baremore 2008).

En la mayoría de estómagos analizados que tenían alimento se encontraron con una única presa, esencialmente peces. Dos y tres presas en un solo estómago fueron poco frecuentes y de cuatro hasta siete muy raras. Esto apoyaría que *S. squatina* se alimenta intermitentemente. Probablemente condicionados por la disponibilidad de presas, requerimientos energéticos, comportamiento, técnica de caza, incluso por la oportunidad de ingesta. En un individuo de 134 cm de las islas Británicas se encontró 28 opérculos de caracoles sin concha (Couch 1862), sin embargo esto podría ser algo anecdótico o incluso una confusión.

#### 6.4.1.1.3 Presas en estado de digestión IV

El análisis de restos de presas como cristalinos de peces y picos de cefalópodos permitió lograr obtener una imagen más amplia en un lapso de tiempo mayor, sobre los hábitos alimenticios y la composición trófica de la dieta de *S. squatina*. Casi la totalidad de estómagos analizados (95%) contenían presas acumuladas. Los resultados obtenidos con los análisis de los índices numéricos para las presas acumuladas corroboran que los peces son la presa principal y los cefalópodos la secundaria,

Los picos acumulados suministraron valiosa información adicional sobre la composición de especies de cefalópodos en la dieta, aumentando de tres a ocho las especies ingeridas de este grupo. Este análisis también permitió confirmar lo encontrado en las presas en estado de digestión I a III. Donde, se observó que *S. squatina* es una especie especialista en su dieta secundaria por su preferencia marcada por *S. officinalis*.

Adicionalmente, con la observación en la dieta de los que se consideran habitantes pelágicos de aguas profundas *S. spirula* (mesopelágico) y *O. tuberculata* (epipelágicos), se apoyaría la idea que *S. squatina* tiene presencia en profundidades mayores de 60 m en la isla de Gran Canaria y/o la posibilidad de migraciones a aguas menos profundas por parte de ambos cefalópodos, donde serían accesibles a *S. Squatina*. No obstante, los picos de estas especies fueron poco frecuentes y abundantes además, de encontrarse muy degradados, por lo tanto es necesario obtener más información para soportar una u otra hipótesis. Pero si vuelve a poner de manifiesto el comportamiento oportunista de la especie en la ingesta sus de presas.

### 6.4.2 Comparaciones intraespecíficas

La amplitud de nicho y riqueza de presas observada medianamente baja y la sobreposición en la dieta alta ratifica que *S. squatina* es especialista en su dieta, a nivel intraespecífico.

Los valores de amplitud de nicho fueron sutilmente similares para machos y hembras, sin embargo fueron mayores para estas últimas. Revelando que su especialización es menor, relacionado esencialmente porque las hembras consumieron más cefalópodos y la segregación por sexo (Capítulo 5).

También se observó que el índice de amplitud de nicho fue ligeramente mayor para los individuos de intervalo de talla I, que para los de intervalo de talla II. Posiblemente, propiciado por una aparente segregación por talla (Capítulo 5) y por un mayor número de peces sin identificar en la dieta.

El índice de amplitud de nicho fue superior para los individuos de primavera-verano, que para los de otoño-invierno. Es probable que en primavera-verano se diversifique más la dieta al existir una mayor disponibilidad de presas. Además, de la diferencia en el comportamiento y uso de hábitat de los individuos (Capítulo 5).

En otros estudios para especies del género *Squatina* también se ha reportado una baja amplitud de nicho (p. ej. Bridge *et al.* 1998; Vögler *et al.* 2003; Escobar-Sánchez 2004; Colonello 2005; Shelmadine & Cliff 2006). Sin embargo, Baremore *et al.* (2008) encontró que *S. dumeril* no fue un depredador altamente especializado en su dieta pero tampoco fue enteramente oportunista. Aunque, si observó una selección de presas, pero de abundancia relativamente baja.

Es probable que la relativa especialización de *S. squatina* sobre la presa *B. boops* en ambos sexos e intervalos de talla a través del tiempo se deba a que es una especie gregaria, que durante el día se encuentra en cardúmenes relativamente polarizados a media agua, dinámica con desplazamientos amplios verticales y horizontales, llegando al o cerca del fondo con frecuencia. Durante la noche se encuentra en cardúmenes no-polarizados más grandes, cerca del fondo con desplazamientos más limitados. Además, de la alta abundancia

relativa ya mencionada. Cualidades que la hacen una presa más asequible para la especie, que las otras encontradas en la dieta.

La riqueza de presas observada en ambos sexos del intervalo de talla I y II es similar. Lo anterior indica que ocupan nichos análogos y que existen pocos cambios a nivel ontogénico en la composición trófica. Además sugiere que las habilidades de captura y tipo de presa no tienen cambios sustanciales a lo largo del ciclo vital de esta especie. Relacionado principalmente con la baja variabilidad a nivel morfológico (Osaer 2009), de comportamiento, estrategia de caza y dentición observado. Aunque, los resultados de los ejemplares de talla I más pequeños (25 a 70 cm LT) están condicionados porque estos individuos fueron poco asequibles en el muestreo.

La única diferencia en la dieta se presentó entre machos y hembras durante el otoño-invierno, período de la época reproductora para la especie (Osaer 2009) donde ambos sexos emplean el mismo espacio. Los cambios observados en la dieta están relacionados con el consumo de la presa principal y la secundaria, donde la divergencia más notable es que las hembras consumieron más cefalópodos especialmente *S. officinalis* y *B. boops* fue más importante en la dieta de los machos. Es probable que esto sea una estrategia para disminuir la competencia durante este periodo, ya que *B. boops* y *S. officinalis* son presas con un valor energético y proteico similar (Spitz *et al.* 2010; Orban *et al.* 2011), sin embargo su abundancia y facilidad de captura difieren.

Los altos valores de sobreposición indican que predan sobre los mismos recursos, consumiendo de manera preferencial *B. boops*. Por lo tanto, una competición intraespecífica y partición del recurso existe, principalmente entre sexos durante determinadas temporadas. No obstante, la competencia no sería intensa por la segregación sexual y por talla de la especie (Capítulo 5) y la alta abundancia observada de la presa principal en la isla, así como la falta de diferencias significativas en la dieta entre los diferentes grupos. La competencia interespecífica existiría con otros elasmobranquios, principalmente especies de batoideos simpátricos (p. ej. *Gymnura altavela* (Linnaeus 1758), *Rostroraja alba* (Lacepède 1803), *Taeniura grabata* (Geoffroy St. Hilaire 1817) y *Torpedo marmorata* Risso 1810) que han sido observados predando sobre el mismo recurso principal

(*B. boops*) en las zonas de alimentación de *S. squatina*, aunque sería necesario cuantificar este solapamiento de nicho para conocer sus implicaciones ecológicas.

## 6.5 BIBLIOGRAFÍA

Anderson MJ, Robinson J (2003) Generalised discriminant analysis based on distances. *Aust and New Zeal J of Stat* 45(3):301-318

Anderson MJ, Willis TJ (2003) Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology* 84:511-525

Baremore IE, Murie DM, Carlson JK (2008) Prey selection by the Atlantic angel shark *Squatina dumeril* in the Northeastern Gulf of Mexico. *Bull Mar Sci* 82:297-313

Baremore IE, Murie DM, Carlson JK (2010) Seasonal and size-related differences in diet of the Atlantic angel shark *Squatina dumeril* in the Northeastern Gulf of Mexico. *Aquat Biol* 8:125-136

Barry JP, Yoklavich MM, Cailliet GM, Ambrose DA, Antrim BS (1996) Trophic ecology of the dominant fishes in Elkhorn Slough, California, 1974-1980. *Estuaries* 19:115-138

Bass AJ, D'Aubrey JDD, Kistnasamy N (1975) Sharks of the east coast of southern Africa. V. The families Hexanchidae, Chlamydoselachidae, Heterodontidae, Pristiophoridae and Squatinidae. Investigational report of the Oceanographic Research Institute, South Africa 43:1-50

Boyra A, Sanchez-Jerez P, Tuya F, Espino F, Haroun R (2004) Attraction of wild coastal fishes to an Atlantic subtropical cage fish farm, Gran Canaria, Canary Islands. *Environ Biol Fish* 70:393-401

Bridge NF, Mackay D, Newton G (1998) Biology of the ornate angel shark (*Squatina tergocellata*) from the Great Australian Bight. *Mar Freshw Res* 49:679-686

Brito A, Pascual PJ, Falcón JM, Sancho A, González G (2002) Peces de las islas Canarias. Catálogo comentado e ilustrado. Francisco Lemus, La Laguna

Cailliet GM (1977) Several approaches to the feeding ecology of fishes. In: Simenstad CA, Lipovsky SJ (eds) Fish food habits studies. Washington Sea Grant publication, Seattle, pp 1-13

Cailliet GM, Love MS, Ebeling AW (1986) Fishes: a field and laboratory manual on their structure, identification, and natural history. Wadsworth Publishing Co, Belmont

Capapé C (1975) Observations sur le régime alimentaire de 29 sélaciens pleurotrêmes des côtes tunisiennes. *Arch Inst Pasteur Tunis* 52:395-414

Christensen B (1996) Predator foraging capabilities and prey antipredator behaviours: pre- versus postcapture constraints on size-dependent predator-prey interactions. *Oikos* 76:368-380

Clarke MR (1986) A handbook for the identification of cephalopod beaks. Clarendon Press, Oxford

Colonello JH (2005) Ecología reproductiva y hábitos alimentarios del pez ángel, *Squatina guggenheim* (Chondrichthyes: Squatinidae), en el distrito biogeográfico bonaerense, entre 34° y 42°S. Tesis de licenciatura, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina

Compagno LJV (1984) FAO species catalogue, vol 4 parts 1 and 2: sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species know to date. FAO fisheries synopsis No 125. FAO, Rome

Compagno LJV, Dando M, Fowler S (2005) Sharks of the world. Princeton University Press, Princeton

- Cortés E (1997) A critical review of methods of studying fish feeding base on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Can J Fish Aquat Sci* 54:726-738
- Cortés E (1999) Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES J Mar Sci* 56:707-717
- Couch J (1862) A history of the fishes of the British Islands, vol 1. Groombridge and Sons, London
- Cousseau MB (1973) Taxonomía y biología del pez ángel, *Squatina argentina* Marini (Pisces, Squatinidae). *Physis* 32:175-195
- Cuvier G (1838) Le règne animal distribué d'après son organisation pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'Introduction à l'anatomie compare, vol 2. Déterville, Paris
- Davenport LJ (1979) Shag swallowed by monkfish. *British Birds*, 72:77-78
- Ebert DA (1991) Diet of the sevengill shark *Notorynchus cepedianus* in the temperate coastal waters of southern Africa. *S Afr J Mar Sci* 11:565-572
- Ellis JR, Pawson MG, Shackley SE (1996) The comparative feeding ecology of six species of shark and four species of ray (Elasmobranchii) in the North-East Atlantic. *J Mar Biol Ass U K* 76:89-106
- Escobar-Sánchez O (2004) Hábitos alimentarios de *Squatina californica*. Tesis de maestría, Centro de Investigaciones Marinas CICIMAR, Instituto Politécnico Nacional, México
- Estrada JA, Rice AN, Lutcavage ME, Skomal GB (2003) Predicting trophic position in sharks of the north-west Atlantic Ocean using stable isotope analysis. *J Mar Biol Ass U K* 83:1347-1350
- FWP (1881) Cormorant captured by an Angel-Fish. *The Field* 58:149
- Gaston KJ (1996) Species richness: measure and measurement. In Gaston KJ (ed) *Biodiversity: a biology of numbers and difference*. Blackwell Science, Cambridge, pp 77-113
- Gervais H, Boulart R (1877) Les poisons; synonymie, description, moeurs, frai, pêche, iconographie, des espèces composant plus particulièrement la faune française les poissons de mer, vol 3. Rothschild J, Paris
- González Pérez JA (1995) Catalogo de los crustáceos decápodos de las islas Canarias: gambas, langostas, cangrejos. Turquesa, Santa Cruz de Tenerife
- Gotelli NJ, Colwell RK (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4:79-391
- Hammer Ø, Harper DAT (2006) *Paleontological data analysis*. Blackwell, Oxford
- Härkönen T (1986) Guide to the otoliths of the bony fishes of the Northeast Atlantic. Danbiu ApS. Biological Consultants Hellerup, Denmark
- Heithaus MR (2004) Predator-prey interactions. In: Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR (eds) *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press LLC, Boca Raton, pp 487-521
- Hurlbert SH (1978) The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 59(1)67-77

- Hynes HBN (1950) The food of freshwater sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*) with a review of methods used in studies of the food of fishes. *J Anim Ecol* 19:36-58
- Hyslop EJ (1980) Stomach content analysis: a review of methods and their application. *J Fish Biol* 17:411-429
- Juanes F, Buckel JA, Scharf FS (2002) Feeding ecology of piscivorous fishes, chapter 12 in: Hart PJB, Reynolds JD (eds) *Handbook of fish biology and fisheries*, vol 1 fish biology. Blackwell Publishing, pp 267-283
- Kindt R, Coe R (2005) *Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies*. World Agroforestry Centre (ICRAF), Nairobi
- Kindt R, Van Damme P, Simons AJ (2006) Patterns of species richness at varying scales in western Kenya: planning for agroecosystem diversification. *Biodiversity Conserv* 15:3235-3249
- Krebs CJ (1999) *Ecological methodology*. Addison Wesley Longman Inc, California
- Lacepède BGE (1798) *Histoire naturelle des poisons*, vol 1. Plassan, Paris
- Langton RW (1982) Diet overlap between Atlantic cod, *Gadus morhua*, silver hake, *Merluccius bilinearis*, and fifteen other northwest Atlantic finfish. *Fish Bull* 80:745-759
- Linnaeus C (1767) *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*, vol 1. Ioannis Thomae nob de Trattner, Viena
- Longino JT, Coddington J, Colwell RK (2002) The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness three different ways. *Ecology* 83(3):689-702
- Lowe CG (2002) Bioenergetics of free-ranging juvenile scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*) in Kaneohe Bay, Oahu. *J Exp Mar Biol Ecol* 278:141-156
- Lozano Rey L (1928) *Fauna ibérica. Peces (generalidades, ciclostomos y elasmobranchios)*, vol 1. Mus Nac de Cienc Nat, Madrid
- Mittelbach GG (2002) Fish foraging and habitat choice: a theoretical perspective, chapter 11 in: Hart PJB, Reynolds JD (eds) *Handbook of fish biology and fisheries*, vol 1 fish biology. Blackwell Publishing, pp 251-266
- Oksanen J, Kindt R, Legendre P, O'Hara B, Simpson GL, Solymos P, Stevens HH, Wagner H (2008) *Vegan: community ecology package*. R package version 1.15-1. <http://vegan.r-forge.r-project.org/>
- Orban E, Di Lena G, Navigato T, Masci M, Casini I, Caproni R (2011) Proximate, unsaponifiable lipid and fatty acid composition of bogue (*Boops boops*) and horse mackerel (*Trachurus trachurus*) from the Italian trawl fishery (2011) *J Food Comp Anal* 24(8):1110-1116
- Osaer F (2009) *Morfometría y reproducción del angelote *Squatina squatina* (Linnaeus, 1758) en la isla de Gran Canaria*. Tesis doctoral, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Las Palmas de Gran Canaria, España
- PescaBase (2008) Colección de referencia de estructuras duras. [http://www.pescabase.org/doc\\_html/frameset\\_pb.html](http://www.pescabase.org/doc_html/frameset_pb.html) (consultada 20 de enero 2008)

- Pinkas L, Oliphant MS, Iverson ILK (1971) Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in Californian waters. *Fish Bulletin* 152:1-105
- Pittenger GG (1984) Movements, distribution, feeding, and growth of the Pacific angel shark, *Squatina California*, at Catalina Island, California. MSc thesis, California State University, Long Beach, CA
- Pizarro M (1985) Peces de Fuerteventura. Gobierno de Canarias. Consejería de Agricultura y Pesca, IBERDOS, SA
- Quéro JC, Hureau JC, Karrer C, Post A, Saldanha L (eds) (1990) Check-list of the fishes of the eastern tropical Atlantic (CLOFETA), vol 1. JNICT, Lisbon & SEI and UNESCO, Paris
- R Development Core Team (2008) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>
- Rhan E, Yesaki M (1976) Sumário das observações biológicas sobre o cação-anjo (*Squatina argentina*) na costa sudeste e sul do Brasil. FAO-SUDEPE, Brasília. Documentos Técnicos 18:1-16
- Roper CFE, Sweeney MJ, Nauen CE (1984) Vol 3. Cephalops of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries. FAO fisheries synopsis, 125
- Schindler DE, Essington TE, Kitchell JF, Boggs C Hilborn R (2002) Sharks and tunas: fisheries impacts on predators with constrating life histories. *Ecol Appl* 12(3):735-748
- Shelmerdine R, Cliff G (2006) Sharks caught in the protective gill nets off kwaZulu-Natal, South Africa. 12. The African angelshark *Squatina africana* (Regan). *S Afr J Mar Sci* 28(3-4):581-588
- Sih A, Christensen B (2001) Optimal diet theory: when does it work and when and why does it fail? *Anim Behav* 61:379-90
- Smith EP, van Belle G (1984) Nonparametric estimation of species richness. *Biometrics* 40:119-129
- Socorro J, Roo J, Fernández-López A, Guirao R, Reyes T, Fernández-Palacios H, Izquierdo MS (2005) Engorde de pulpo *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 en jaulas flotantes alimentado exclusivamente con boga *Boops boops* (L., 1758) de descarte de la acuicultura. *Bol Inst Esp Oceanogr* 21 (1-4):207-212
- Spitz J, Mourcq E, Schoen V, Ridoux V (2010) Proximate composition and energy content of forage species from the Bay of Biscay: high- or low-quality food? *ICES J Mar Sci* 67:909-915
- Stephens DW, Krebs JR (1986) Foraging theory. Princeton University Press, Princeton
- Stevens JD, Bonfil R, Dulvy NK, Walker PA (2000) The effects of fishing on sharks, rays & chimaeras (chondrichthyans), & the implications for marine ecosystems. *ICES J Mar Sci* 57:476-494
- Treloar MA, Laurenson LJB, Stevens JD (2007) Dietary comparisons of six skate species (Rajidae) in Southeastern Australian waters. *Environ Biol Fish* 80(2-3): 181-196
- Tuset VM, Lombarte A, Assis CA (2008) Otolith atlas for the western Mediterranean, north and Central Eastern Atlantic. *Scientia Marina* 72:(Extra 1)7-198
- Van Hal R, Menezes GM (2005) Catalogue of demersal fish otoliths from the Azores. Arquivos do DOP Série Estudos Nº 1 /2005 DOP/UAç, Horta

Vögler R, Milessi A, Quiñones RA (2003) Trophic ecology of *Squatina guggenheim* (Chondrichthyes: Squatinidae) on the continental shelf of the Argentine-Uruguayan Common Fishing Zone (AUCFZ). *J Fish Biol* 62:1254-1267

Vögler R, Milessi AC, Duarte LO (2009) Changes in trophic level of *Squatina guggenheim* with increasing body length: relationships with type, size and trophic level of its prey. *Environ Biol Fish* 84:41-52

Vooren CM, Da Silva KG (1991) On the taxonomy of the angels sharks from southern Brazil, with the description of *Squatina occulta* sp.n. *Rev Brasileira de Biol* 51(3):589-602

Wetherbee BM, Gruber SH, Cortés E (1990) Diet, feeding habits, digestion, and consumption in sharks, with special reference to the lemon shark, *Negaprion brevirostris*. In: Pratt HL, Gruber Jr SH, Taniuchi T (eds) *Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries*. NOAA Tech Rep NMFS vol 90, US Department of Commerce, Seattle, pp 29-47

Wheeler A (1969) *The fishes of the British Isles and North-West Europe*. Macmillan, London

Wheterbee B, Cortés E (2004) Food consumption and feeding habits. In: Carrier JF, Musik JA, Heithaus M (eds) *Biology of sharks and their relatives*. CRC press LLC, Boca Raton, pp 225-246

Whitehead PJP, Bauchot ML, Hureau JC, Nielsen J, Tortonese E (eds) (1989) *Fishes of the North-Eastern Atlantic and the Mediterranean*, vol 1 a 3. UNESCO, Paris

Winemiller KO, Pianka ER (1990) Organization and natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecol Monogr* 60:27-55

Zaret TM, Rand AS (1971) Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology* 52:336-342



---

# Capítulo 7





## 7 CONCLUSIONES

1. El conocimiento sobre la biología y la ecología de *S. squatina*, es exiguo, aunque existen reseñas desde el siglo IV AEC. La gran mayoría de información existente es somera y deductiva, la cual ha sido transmitida de un autor a otro sin estar corroborada por estudios nuevos.
2. Los reportes de avistamiento oportunista por buzos recreativos de la isla de Gran Canaria sin formación científica, permiten establecer la presencia y el comportamiento de *S. squatina* frente a los submarinistas en áreas de buceo, así como obtener información anecdótica de datos biológicos y percepciones ecológicas. Sin embargo, los reportes orales, personales y de foros de buceo son esporádicos e incompletos, con una mínima participación.
3. Para generar datos útiles y continuos derivados de avistamientos por buceadores es necesario obtener al menos el compromiso de un centro de buceo en cada zona costera de la isla de Gran Canaria. El mejor compromiso durante esta investigación, con un alto grado de fiabilidad y coherencia de los datos, fue el obtenido con el centro de buceo “Davy Jones Diving”.
4. *Squatina squatina* generalmente no reacciona frente a la presencia de submarinistas y tiene una gran tolerancia en caso de ser perturbada por ellos, evitando la confrontación. Sin embargo, también se han registrado interacciones negativas, las cuales inquietan a los individuos y alteran su comportamiento, provocando su huida o ataques.
5. *Squatina squatina* es potencialmente observable alrededor de toda la isla de Gran Canaria. Los datos registrados por el centro de buceo “Davy Jones Diving” en el área de El Cabrón muestran un patrón anual en los avistamientos, donde es observada durante todo el año y con mayor probabilidad en los meses con temperaturas entre 18 y 21 °C.
6. *Squatina squatina* tiene una crípsis elaborada y compleja, que incluye homocromía dorsal, coloración disruptiva y cambios en ella, adaptaciones anatómicas y comportamiento sedentario con escasos movimientos corporales.

7. *Squatina squatina* es una especie idónea para la foto identificación por su habito sedentario y no reacción a la presencia de submarinistas. Su comportamiento críptico y las condiciones hidrodinámicas predominantes en la isla, dificultan la obtención de fotografías óptimas para ello.
8. Las diferentes marcas naturales de *S. squatina* no son por sí solas adecuadas para caracterizar un individuo por su variabilidad, probabilidad de ocurrencia o la susceptibilidad a cambios a largo plazo. Para la identificación individual se descarta el patrón de pigmentación, el patrón de pecas, el patrón de manchas oscuras y claras, las mordeduras de cópula, y las pecas laterales. Se toma con precaución las manchas marrones claras, los lunares, las muescas, las mellas, los flecos, las mordeduras, las heridas, las cicatrices y las protuberancias corporales.
9. La foto identificación es una herramienta medianamente invasiva y práctica en la caracterización individual de *S. squatina*.
10. La longitud total en Sardina oscila entre 28 y 113 cm en los machos y entre 27 y 122 cm en las hembras, y en Caleta entre 102 y 114 cm en los machos y entre 82 y 118 cm en las hembras.
11. Existe un dimorfismo sexual de tamaño en *S. squatina*. Los machos son menores en talla que las hembras.
12. La población avistada está compuesta por adultos, principalmente hembras, y baja proporción o ausencia de neonatos y juveniles. La estructura social está caracterizada por una segregación por sexo y estado de madurez sexual, con individuos principalmente en solitario, raramente en grupos pequeños.
13. Las localidades de Sardina y Caleta tienen diferente importancia en el ciclo vital de *S. squatina*, aunque no son usadas de manera permanente a lo largo del año. La mayor probabilidad de avistamiento fue en un rango similar de temperatura, pero en temporadas dispares y con diferentes proporciones de sexo. En Sardina ocurre en el verano, compuesto principalmente de hembras. En Caleta ocurre durante el invierno sin el predominio de ningún sexo.

14. El comportamiento diurno de *S. squatina* es solitario, adaptable y oportunista. En ambas localidades emplea todos los sustratos disponibles, excepto los bloques en Caleta. Tiene una preferencia marcada para la arena, donde se encuentra principalmente en reposo y completamente cubierto por ella.
15. La población avistada de *S. squatina* tiene fidelidad a Sardina y Caleta, con una selección marcada para determinadas zonas en ambas localidades. La fidelidad individual es baja, en ambas localidades, que se refleja en periodos cortos de estancia, con periodos de retorno de días y anual.
16. *Squatina squatina* es especialista en su dieta, tanto en tamaño como en especie, la presa principal es *Boops boops* (peces óseos) y la secundaria es *Sepia officinalis* (cefalópodos). El carácter oportunista de predador al acecho, se refleja en la diversidad de presas en la dieta.
17. *Squatina squatina* preda principalmente peces de hábitos bentopelágicos y en menor proporción sobre bentónicos y algunos pelágicos. En su gran mayoría por presas activamente móviles y gregarias, y en menor medida sobre presas solitarias o en grupos pequeños no compactos.
18. La sobreposición en la dieta de *S. squatina* entre sexos es alta, pero con una competición intraespecífica por los recursos baja. La dieta de los machos es más especializada hacia *B. boops* y para las hembras hacia *S. officinalis* y *Loligo vulgaris*.
19. Existen pocos cambios a nivel ontogénico en la composición trófica de la dieta de *S. squatina*.



---

# Anexos





## ANEXOS

### Anexo I: Lista de abreviaciones

'	minutos
"	pulgada
%	porcentaje
%O	índice de porcentaje de ocurrencia
$\overline{\%N}$	índice de porcentaje en número
$\overline{\%P}$	índice de porcentaje en peso
<	menor que
>	mayor que
±	mas o menos
≤	menor o igual que
≥	mayor o igual que
°	grados
°C	grado centígrados
μm	micrómetro
†	especie extinta
‰	salinidad
€	euro

---

AEC	antes de la era común, (equivalente a antes de Cristo)
ADN	ácido desoxirribonucleico
ANOVA	análisis de varianza de una vía
ARNr	ácido ribonucleico ribosomal
Ba	amplitud de nicho
BOCAIB	boletín oficial de la comunidad autónoma de las Islas Baleáricas
BOE	boletín oficial del estado
BOIB	boletín oficial de las Islas Baleares
boot	estimador no-paramétrico bootstrap
Caleta	Caleta de abajo
CAP	análisis canónico de coordenadas principales
CH	índice de Morisita-Horn
cm	centímetros
COI	cytochrome c oxidase subunit I
com. pers.	comunicación personal
CR	críticamente en peligro de extinción
Cytb	cytochrome b
DD	datos deficientes
DE	desviación estándar
DO	diario oficial de la Unión Europea
E	este
EC	era común, (equivalente a después de Cristo)

---

EN	en peligro
ES	error estándar
Ev	estómagos vacíos
EW	extinta en estado silvestre
EX	extinta
F	prueba F
FAO	food and agriculture organization
g	gramo
gl	grados de libertad
GRAFCAN	cartográfica de Canarias, S.A.
HELCOM	Helsinki commission o convention on the protection of the marine of the Baltic Sea area
HSD	prueba de diferencia honestamente significativa
ICES	international council for the exploration of the sea
IIR	índice de porcentaje de importancia relativa
ISFC	irish specimen fish committee
IUCN	international union for conservation of nature and natural resources
JNCC	joint nature conservation comittee
kg	kilógramo
km	kilómetro
km <sup>2</sup>	kilómetro cuadrado

---

KS	prueba de Kolmogorov - Smirnov
lb	libra
LC	longitud del cuerpo
LC	preocupación menor
LF	longitud furcal
LM	longitud del manto
LT	longitud total
m	metro
m <sup>2</sup>	metro cuadrado
ma	millones de años
MLG	modelo lineal generalizado
mm	milímetro
MW	prueba de Mann-Whitney
n	número de individuos cuyo estómago contiene una presa
N	número total de estómagos analizados
N	norte
NADH2	dehydrogenase subunit 2
NADH4	dehydrogenase subunit 4
NE	no evaluado
Nn	número total de una presa
Np	número total de las presas

---

NT	casi amenazada
∅	diámetro
O	oeste
O <sub>kl</sub>	índice de Pianka
OSPAR	OSPAR convention o the convention for the protection of the marine environment of the North-East Atlantic
P	p-valor de un análisis no paramétrica
p	p-valor de un análisis paramétrico
p. ej.	por ejemplo
P2W	anchura pélvica
Pp	peso total de una presa
Pt	peso total de las presas
RAG	recombination activating gene
Sardina	Puerto de Sardina del norte
SCUBA	self contained underwater breathing apparatus
TL	longitud total
TOW	anchura pectoral
UE	Unión Europea
V	índice de vacuidad
VSFC	voluntarios sin formación científica
VU	vulnerables

WGFE	working group on fish ecology
Z	prueba del valor Z de la distribución normal
$\alpha$	nivel de significancia
$\chi^2$	valor del estadístico Chi cuadrado

## Anexo II: Formulario de registros diarios de inmersiones

 
<b>CONTROL DE INMERSIONES ESFUERZO DE AVISTAMIENTO DEL</b> <b>ANGELOTE (<i>Squatina squatina</i>)</b>

1. a. Fecha:
- b. Numero de inmersiones del día:
- c. Numero de inmersiones con avistamiento:
2. a. Fecha:
- b. Numero de inmersiones del día:
- c. Numero de inmersiones con avistamiento:
3. a. Fecha:
- b. Numero de inmersiones del día:
- c. Numero de inmersiones con avistamiento:
4. a. Fecha:
- b. Numero de inmersiones del día:
- c. Numero de inmersiones con avistamiento:
5. a. Fecha:
- b. Numero de inmersiones del día:
- c. Numero de inmersiones con avistamiento:
6. a. Fecha:
- b. Numero de inmersiones del día:
- c. Numero de inmersiones con avistamiento:
7. a. Fecha:
- b. Numero de inmersiones del día:
- c. Numero de inmersiones con avistamiento:
8. a. Fecha:
- b. Numero de inmersiones del día:
- c. Numero de inmersiones con avistamiento:
9. a. Fecha:
- b. Numero de inmersiones del día:
- c. Numero de inmersiones con avistamiento:
10. a. Fecha:
- b. Numero de inmersiones del día:
- c. Numero de inmersiones con avistamiento:

Responsable del proyecto: Krupskaya Narváez e-mail:  
 krupskaya.narvaez101@doctorandos.ulpgc.es

## Anexo III: Formulario de registro de avistamiento

  <p style="text-align: center;"><b>FICHA DE REPORTE DE AVISTAMIENTOS DE ANGELOTES</b> <i>(Squatina squatina)</i></p> <p style="text-align: center;">PROYECTO DINAMICA POBLACIONAL Y USO DE HABITAT DE <i>Squatina sqautina</i> (ANGELOTES)</p>
---

### I. Datos del observador

1. Nombre:

2. Telefono:

### II. Información del sitio de avistamiento

3. Fecha:  4. Hora:  5. Profundidad:

6. Temperatura:  7. Localidad:

8. Sitio de inmersión:

### III. Información sobre la especie ANGELOTE *Squatina squatina*

9. Numero de individuos:  10. Tamaño aproximado:

11. Sexo: Macho      Hembra      12. Distancia de la costa:

#### 13. Actividad:

- a.) Descanso      b.) Posado completamente en el fondo      c.) Reproducción
- d.) Alimentación      e.) Cubierto por arena: 1/4      2/4      3/4      4/4
- f.) Cubriéndose de arena      g.) Natación: Lenta      Rápida

#### 14. Reacción frente a los buzos:

No reacciona      Se aleja      Se acerca

15. Fotografía: Si      No

#### 16. Observaciones:

Responsable del proyecto: Krupskaya Narváez e-mail: [krupskaya.narvaez101@doctorandos.ulpgc.es](mailto:krupskaya.narvaez101@doctorandos.ulpgc.es)

## Anexo IV: %IIR de machos y hembras por talla y periodo estacional

Item	Familia	Especie	%IIR					Estado de digestión I-III				
			Machos					Hembras				
			Total	I. talla I	I. talla II	Pri-Ver	Oto-Inv	Total	I. talla I	I. talla II	Pri-Ver	Oto-Inv
Peces			94.1	94.5	93.6	94.3	93.7	84.4	91.5	80.1	88.5	93.7
	Clupeidae	<i>Sardina pilchardus</i>	0.0	0.4	0.0	1.1	0.0	0.9	1.8	0.0	2.1	0.0
		<i>Sardinella aurita</i>	0.2	0.0	0.4	0.6	0.1	0.3	0.6	0.0	2.2	0.0
	Synodontidae	<i>Synodus saurus</i>	0.9	6.2	0.1	0.5	1.0	1.9	2.8	0.4	1.6	0.3
		<i>Synodus synodus</i>	0.1	0.0	0.1	0.0	0.1	0.3	0.1	1.4	1.8	0.7
	Triglidae	<i>Chelidonichthys obscurus</i>	0.6	1.6	0.3	0.9	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Apogonidae	<i>Apogon imberis</i>	0.8	2.5	0.3	9.2	0.1	1.4	1.2	1.4	0.8	1.1
	Carangidae	<i>Trachurus trachurus</i>	1.1	1.1	1.0	0.4	1.2	0.1	0.0	1.2	1.8	0.1
	Haemulidae	<i>Pomadasys incisus</i>	1.7	3.1	1.2	5.9	1.0	2.8	3.1	1.6	2.9	4.9
	Sparidae	<i>Boops boops</i>	66.7	43.5	73.2	32.8	71.6	38.9	36.1	35.9	34.8	35.8
		<i>Lithognathus mormyrus</i>	0.2	0.4	0.1	0.0	0.2	0.2	0.3	0.0	0.9	0.3
		<i>Pagellus acarne</i>	0.2	0.4	0.1	0.0	0.2	0.4	0.2	0.9	0.6	0.9
		<i>Sarpa salma</i>	0.3	1.5	0.1	0.0	0.5	0.3	0.0	1.4	1.6	0.7
		<i>Spondyllosoma cantharus</i>	1.3	0.8	1.4	0.5	1.4	0.4	0.7	0.0	3.4	0.2
	Pomacentridae	<i>Chromis limbata</i>	0.1	0.2	0.1	2.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Labridae	<i>Thalassoma pavo</i>	1.2	1.8	0.9	1.1	1.2	0.8	1.0	0.4	1.6	0.1
	Trachinidae	<i>Trachinus draco</i>	1.0	3.3	0.4	4.5	0.5	2.5	2.2	2.6	3.3	3.1
		<i>Trachinus radiatus</i>	0.7	0.0	1.3	0.0	1.0	0.3	0.1	0.9	1.2	0.0
		Sin identificar	4.5	11.6	2.2	11.7	3.1	6.8	1.4	29.2	13.3	5.1
cefalópodos			4.8	5.3	4.5	2.2	5.6	14.9	8.3	19.0	10.5	5.6
	Sepiidae	<i>Sepia officinalis</i>	12.6	19.4	9.4	10.8	12.2	35.8	41.3	18.9	20.2	43.1
		<i>Sepia sp</i>	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	1.4	0.1
	Loliginidae	<i>Loligo vulgaris</i>	0.9	0.4	1.0	0.0	1.2	3.6	3.5	3.2	2.1	1.8
Crustáceos			1.1	0.2	1.9	3.5	0.7	0.6	0.2	0.9	1.0	0.7
	Processidae	<i>Processa sp</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0	0.0
		Sin identificar	4.7	1.3	6.4	17.2	2.7	2.1	3.6	0.1	2.4	1.6

**Tabla anexo 4:** Valores del índice de porcentaje de importancia relativa (%IIR), de machos y hembras por talla y periodo estacional de las presas en estado de digestión I-III, encontradas en los contenidos estomacales de de *S. squatina*, isla de Gran Canaria

