



UNIVERSITAT DE  
BARCELONA

## Ecología trófica de tiburones y rayas en ecosistemas explotados del Mediterráneo noroccidental

## Trophic ecology of sharks and rays in exploited ecosystems of northwestern Mediterranean

Claudio Barría Oyarzo

**ADVERTIMENT.** La consulta d'aquesta tesi queda condicionada a l'acceptació de les següents condicions d'ús: La difusió d'aquesta tesi per mitjà del servei TDX ([www.tdx.cat](http://www.tdx.cat)) i a través del Dipòsit Digital de la UB ([diposit.ub.edu](http://diposit.ub.edu)) ha estat autoritzada pels titulars dels drets de propietat intel·lectual únicament per a usos privats emmarcats en activitats d'investigació i docència. No s'autoritza la seva reproducció amb finalitats de lucre ni la seva difusió i posada a disposició des d'un lloc aliè al servei TDX ni al Dipòsit Digital de la UB. No s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX o al Dipòsit Digital de la UB (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant al resum de presentació de la tesi com als seus continguts. En la utilització o cita de parts de la tesi és obligat indicar el nom de la persona autora.

**ADVERTENCIA.** La consulta de esta tesis queda condicionada a la aceptación de las siguientes condiciones de uso: La difusión de esta tesis por medio del servicio TDR ([www.tdx.cat](http://www.tdx.cat)) y a través del Repositorio Digital de la UB ([diposit.ub.edu](http://diposit.ub.edu)) ha sido autorizada por los titulares de los derechos de propiedad intelectual únicamente para usos privados enmarcados en actividades de investigación y docencia. No se autoriza su reproducción con finalidades de lucro ni su difusión y puesta a disposición desde un sitio ajeno al servicio TDR o al Repositorio Digital de la UB. No se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR o al Repositorio Digital de la UB (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al resumen de presentación de la tesis como a sus contenidos. En la utilización o cita de partes de la tesis es obligado indicar el nombre de la persona autora.

**WARNING.** On having consulted this thesis you're accepting the following use conditions: Spreading this thesis by the TDX ([www.tdx.cat](http://www.tdx.cat)) service and by the UB Digital Repository ([diposit.ub.edu](http://diposit.ub.edu)) has been authorized by the titular of the intellectual property rights only for private uses placed in investigation and teaching activities. Reproduction with lucrative aims is not authorized nor its spreading and availability from a site foreign to the TDX service or to the UB Digital Repository. Introducing its content in a window or frame foreign to the TDX service or to the UB Digital Repository is not authorized (framing). Those rights affect to the presentation summary of the thesis as well as to its contents. In the using or citation of parts of the thesis it's obliged to indicate the name of the author.

Ecología trófica de tiburones y rayas en ecosistemas  
explotados del Mediterráneo noroccidental

Claudio Barría Oyarzo, Tesis Doctoral

Barcelona 2017

Barría C. (2017). Ecología trófica de tiburones y rayas en ecosistemas explotados del Mediterráneo noroccidental. Trophic ecology of sharks and rays in exploited ecosystems of northwestern Mediterranean. Tesis Doctoral, Universitat de Barcelona, 339 pp.

Institut  
de Ciències  
del Mar

**icm**



**CSIC**  
CONSEJO SUPERIOR DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS



UNIVERSITAT DE  
BARCELONA

Ecología trófica de tiburones y rayas en ecosistemas  
explotados del Mediterráneo noroccidental

Trophic ecology of sharks and rays in exploited ecosystems  
of northwestern Mediterranean.

Memoria presentada por

**Claudio Barría Oyarzo**

para optar al título de Doctor por la Universidad de Barcelona

Programa de Doctorado de Ciencias del Mar

Directores:

**Dr. Joan Navarro Bernabé**

Instituto de Ciencias del Mar, Consejo  
Superior de Investigaciones Científicas

**Dra. Marta Coll Montón**

Instituto de Ciencias del Mar, Consejo  
Superior de Investigaciones Científicas

Tutor:

**Dr. Lluís Cardona Pascual**

Departamento de Biología Evolutiva, Ecología y Ciencias Ambientales  
Facultat de Biologia, Universidad de Barcelona

2017



La presente tesis se ha desarrollado en el marco del Proyecto ECOTRANS “*Dynamics and ecological role of small pelagic fish in the northwest mediterranean: Energy transfer from planktonic organism to higher predators*” Plan Nacional CTM2011-26333 del Ministerio de Economía y Competitividad, España”, gracias a la Beca Doctoral “Becas Chile Conicyt”, como parte del Programa de Formación de Capital Humano Avanzado.



*A mi padre*





## **AGRADECIMIENTOS**

Esta etapa está llegando a su fin, podría decir que no me imaginaba que este momento iba a llegar pero estaría mintiendo, si me lo imaginaba, era uno de mis sueños. Lo que no sabía era que dos de las personas que más admiro iban a fallecer en el transcurso de esta tesis mi padre Ismael y mi mentor Julio, por eso mismo es que quiero agradecer a todos los que habéis estado en estos momentos tan complejos.

Muchas gracias a mis Directores de Tesis Marta Coll y Joan Navarro, que junto a Isabel Palomera me permitieron participar en el proyecto Ecotrans, quienes me guiaron y apoyaron durante el desarrollo de esta Tesis Doctoral. Gracias también a mi tutor de la UB Lluís Cardona. También quiero agradecer a Conicyt por otorgarme la beca sin la cual no hubiese podido desarrollar este estudio.

También quiero agradecer a toda la gente del Instituto de Ciencias del Mar que me ha acogido y acompañado de una manera increíble. Es difícil nombrar a todos y agradezco a cada uno de vosotros. Comenzando por las personas de recepción que cada día me alegraban el día, la tarde o la noche, preguntaban por los tiburones y me dejaban entrar cuando me dejaba la tarjeta. A Ignacio y Natalia gracias por permitirme hurgar en lo más recóndito de la biblioteca, ayudarme a buscar literatura de tiempos pretéritos y encontrar pequeños tesoros que necesitaban ver un poco la luz. Muchas gracias también a Ricardo y Fran de colecciones por darme acceso a los tibus y rayas del subsuelo y así ir despejando dudas. Gracias también a Elisabetta y María por invitarme a ser parte de proyectos tan apasionantes como Magnet y Observadores del Mar, y sobre todo por seguirme el rollo de los tiburones. Gracias a Vanessa por la ilustración que adorna la portada de esta Tesis.

Muchas gracias a todo el capital humano de recursos por compartir tantos momentos agradables. A Isabel, Batis, Guio y Montse D. por permitirme ir de campaña con vosotros, lo he pasado muy bien y he aprendido muchísimo. Muchas gracias también a los Jefes del Departamento por apoyarme desde mí llegada al ICM: Pilar, Roger y Batis. Gracias también a Toni, Laura, Joan, Francesc M, Jordi, Montse S, Francesc P, Sílvia,

Ciscu, Montse R, Eva, Elena por la ayuda en el transcurso de mi trabajo. Muchas gracias a Domingo, por aquellas conversaciones y discusiones interminables donde los peces eran el primero, el segundo y el postre, siempre será un agrado aprender y mejorar los conocimientos taxonómicos con alguien que tiene tanta pasión por estos animales. Gracias también por la fotografía de *R. montagui*.

A l@s chic@s de mi primer despacho Anabel, Vanessa, J. Antonio y Amalia, gracias. A Gemma, Paula y Cristina gracias por acceder a que mis compañeros cartilagosos adornen nuestras estanterías y paredes. A los compañeros del pasillo, de los chanclas, los descartes de al lao' y la morralla gracias por aguantarme y por hacer de estos pasillos un lugar más que agradable, donde las penas pueden rápidamente convertirse en alegrías: Ainhoa, Alba, Alejandro, Alfredo, Amalia, Anabel, Ana Mari, Ariadna, Balbina, Balcells, Carol, Catarina, Chiara, Cillo, Cristina, Dafni, Dani, Daniela, Eli, Fafa, Fede, Fran, Giulia, Guio, José Antonio, John, María, Marc, Mariona, Marta A, Marta G, Morane, Noelia, Paula, Raquel, Sonia, Susana, Suso, Tabita, Ulla, Valerio, Xavi... gracias Totales. Sobre todo gracias a todos lo que me han llamado cada vez que tenían un tiburón, raya o quimera, ni se imaginan la felicidad que provocaban cada vez que me llamaron, por supuesto pueden seguir haciéndolo ☺. Muchas gracias a todos los estudiantes que han colaborado conmigo en las diferentes etapas de mi investigación y de catsharks David, Lourdes, Elisenda, Nieves, Antonio, Adrián, Marc, Héctor, Patri y todos los estudiantes que han pasado por disección. Moltes gràcies a tots!!!

A mis amigos, compañeros, confidentes en distintas etapas de este proceso de tesis, Sonia, Marc, Elisenda, Nieves, Adrián, gracias por vuestro apoyo y amistad incondicional. Y por supuesto a Fede y Dafni, gracias por conversar de nada y de todo, por tantos momentos gratos y de los otros, gracias por estar siempre.

A Julio Lamilla, ya no estás con nosotros, pero muchas gracias por todo lo que me has enseñado de tiburones y rayas, sobre todo gracias por enseñarme a valorar y respetar estos animales que tanto nos apasionan. Esperaba que estuvieses aquí, de hecho me habías dicho que vendrías, pero el destino quiso otra cosa, muchas gracias por todo JL.

Muchas gracias a Manoli y Manolo por las super-croquetas y los tupper! han sido fundamentales para llevar esta tesis a buen puerto, de verdad muchas gracias a vosotros y a vuestra familia por acogerme. A todas las personas de Chile que han contribuido con su amistad y apoyo para que pueda terminar esta tesis Roberto, Osito, Marcelo, Olga, Ema, Manuel, Sylvia, Marcela, Yayo, Oncho, Lucas, Pía, Joaco y Flavia, a mi familia muchas gracias a todos, en especial a la Guachinanga y a Marsupial, por comprender mis arrebatos científicos y personales. A mi madre por quererme en la distancia, por soportar la lejanía, por apoyarme cada día de mi vida, por ser la mejor y la más fuerte. Por confiar en mí desde que daba saltos por la ventana de Puerto Varas hasta ahora que estoy lejos y con suerte doy saltos por skype. Madre, te quiero mucho, gracias por ser mi madre las veinticuatro horas del día todos los días, esta tesis también es fruto del esfuerzo y dedicación que has tenido por cada uno de tus hijos.

Padre, tú que has participado desde el inicio y no has podido ver el final, agradecerte por la tesis es uno de las cosas que debo hacer, pero darme la vida y participar en cada etapa de ella es lo que me hace ser quien soy, si estuvieses aquí me mirarías con tus ojos ataviados en orgullo y seguramente me dirías... está bien... es un paso más, sin challas, adornos, ni festejos. Yo lo asumiría con la misma parsimonia, pero la verdad es que un abrazo tuyo haría que lo que en algún momento fue mi sueño, se acerque un poco más a lo que deseaba desde niño. Esta tesis es para ti.

Por supuesto agradecerte a ti Anabel. Esta tesis es tan tuya como mía, como nuestras vidas. Has llegado en uno de los peores momentos de mi vida y con tu magia has convertido esos momentos en un camino cargado de esperanzas y alegrías. Muchas gracias por elegir estar a mi lado y acompañarme en este camino, aún nos quedan muchos más capítulos de vida por vivir y espero realmente escribirlos junto a ti. Queda todo un mundo por recorrer, gracias por darme la felicidad de tu compañía, te quiero mucho.

Barcelona, 14 de junio del 2017



## ÍNDICE

---

### ECOLOGÍA TRÓFICA DE TIBURONES Y RAYAS EN ECOSISTEMAS EXPLOTADOS DEL MEDITERRÁNEO NOROCCIDENTAL

---

RESUMEN-RESUM-ABSTRACT	3
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN	11
1.1 Objetivos	26
INFORME SUPERVISORES	35
CAPÍTULO 2. RESULTADOS	37
2.1 <u>Condrictios abundantes en el Mediterráneo noroccidental</u>	39
Subcapítulo 1: <i>Quantifying the trophic habits of an abundant shark in the northwestern Mediterranean Sea using an isotopic nonlethal approach</i>	43
Subcapítulo 2: <i>Consistency in the feeding strategies of four sympatric sharks in two areas of the western Mediterranean Sea</i>	63
2.2 <u>Condrictios poco comunes y amenazados en el Mediterráneo noroccidental</u>	95
Subcapítulo 3: <i>Unravelling the ecological role and trophic relationships of uncommon and threatened elasmobranchs in the western Mediterranean Sea</i>	97
Subcapítulo 4: <i>Morphological parameters of abundant and threatened chondrichthyans of the northwestern Mediterranean Sea</i>	131
Subcapítulo 5: <i>Short- and long-term importance of small sharks in the diet of the rare deep-sea shark <i>Dalatias licha</i></i>	147
2.3 Resumen de resultados	171
CAPÍTULO 3. DISCUSIÓN GENERAL	183
CAPÍTULO 4. CONCLUSIONES	201
BIBLIOGRAFÍA	205
ANEXOS	239

---



**RESUMEN**

**RESUM**

**ABSTRACT**





**RESUMEN**

En esta tesis se ha avanzado en el conocimiento del rol ecológico de 26 especies de condriactos abundantes, poco comunes y en peligro de extinción presentes en el Mediterráneo occidental, mediante el estudio de la ecología trófica y de los principales caracteres morfológicos. Por el número de especies incluidas, la presente tesis constituye el trabajo de investigación más completo sobre ecología trófica de tiburones, rayas y quimeras en el Mar Mediterráneo. Para ello se han utilizado de manera combinada diferentes metodologías como el análisis del contenido estomacal, la revisión de la literatura disponible y herramientas novedosas como el análisis de isótopos estables. Los resultados encontrados ponen de manifiesto la importancia de los condriactos en el Mediterráneo occidental como mesodepredadores y depredadores apicales. Los tiburones de pequeño tamaño como *Scyliorhinus canicula*, *Etmopterus spinax* y *Galeus melastomus* actúan como mesodepredadores del ecosistema y por su abundancia pueden ser consideradas especies relevantes en el Mar Mediterráneo. *S. canicula* presenta cambios intraespecíficos en relación con su ecología trófica. Los individuos pequeños de esta especie depredan sobre presas diferentes a los individuos de mayor tamaño. Lo mismo sucede con los machos y las hembras, probablemente porque se alimentan en diferentes zonas de la plataforma continental. *S. canicula*, *E. spinax* y *G. melastomus*, junto a *Dalatias licha*, no presentan cambios en su ecología trófica entre áreas con diferente grado de impacto antrópico como lo son el Mar Catalán y una zona restringida a la pesca del Golfo de León. Este resultado probablemente está relacionado con el hecho de que *S. canicula*, *E. spinax* y *G. melastomus* son especies oportunistas, pudiendo explotar diferentes recursos, incluidos parte de los descartes pesqueros. Además, *D. licha* depreda principalmente sobre estas especies de tiburones oportunistas. Puede ser también que la zona del Golfo de León no se haya recuperado significativamente después de su declaración como área restringida a la pesca y no muestre características substancialmente diferentes a la zona explotada del Mar Catalán. Otros condriactos que tienen un rol ecológico similar a los pequeños tiburones demersales son las diferentes especies de rayas del orden Rajiformes, especies que se alimentan principalmente de crustáceos. Otras rayas mesodepredadoras, como *Mobula*

*mobular* y *Myliobatis aquila*, tienen un rol trófico único dentro de las especies estudiadas: *M. mobular* es una especie filtradora y *M. aquila* se alimenta principalmente de bivalvos. Como depredadores apicales se encuentran los tiburones *Alopias vulpinus*, *Galeorhinus galeus* y la raya *Gymnura altavela*. Otros depredadores apicales son los Torpediniformes, Chimaeriformes y otros tiburones de tamaño medio de los órdenes Carcharhiniformes, Hexanchiformes y Squaliformes. En esta tesis doctoral se ha confirmado que los condricios del Mar Mediterráneo tienen diferentes roles ecológicos y se ha dado un paso muy importante en el conocimiento de la ecología trófica de estos organismos. Además cabe resaltar el uso por primera vez del análisis de isótopos estables en sangre, una técnica no letal, para el estudio de la ecología trófica del tiburón *S. canicula*. Esta metodología puede ser muy útil para estudiar la ecología trófica y el rol ecológico en tiburones y rayas poco abundantes o en peligro de extinción.

**RESUM**

En aquesta tesi s'ha avançat en el coneixement del rol ecològic de 26 espècies de condriactis abundants, rars i en perill presents a la Mediterrània occidental mitjançant l'estudi de l'ecologia tròfica i els principals caràcters morfològics. Pel nombre d'espècies incloses, la present tesi constitueix el treball de recerca més complet sobre ecologia tròfica de taurons, rajades i quimeres en el Mar Mediterrani. Per a això s'han utilitzat de manera combinada diferents metodologies com l'anàlisi del contingut estomacal, la revisió de la literatura disponible i eines noves com l'anàlisi d'isòtops estables. Els resultats posen de manifest la importància dels condriactis a la Mediterrània occidental com mesodepredadors i depredadors apicals. Els petits taurons *Scyliorhinus canicula*, *Etmopterus spinax*, i *Galeus melastomus* actuen com mesodepredadors de l'ecosistema i per la seva abundància poden ser considerades espècies importants en el Mar Mediterrani. *S. canicula* presenta canvis intraespecífics en relació amb la seva ecologia tròfica i els individus petits depreden sobre preses diferents als individus més grans. El mateix succeeix amb els mascles i les femelles, probablement perquè s'alimenten en diferents zones de la plataforma continental. Aquestes tres espècies, juntament amb *Dalatias licha*, no presenten canvis en la seva ecologia tròfica entre àrees amb diferent grau d'impacte antròpic com ho són el Mar Català i una zona restringida a la pesca del Golf de Lleó. Aquest resultat probablement està relacionat amb el fet que *S. Canicula*, *E. spinax*, i *G. melastomus* són espècies oportunistes, podent explotar diferents recursos inclosos part del rebuig pesquer. A més, *D. licha* depreda principalment sobre aquestes espècies oportunistes. Pot ser també que la zona del Golf de Lleó no s'hagi recuperat significativament després de la seva declaració com a àrea restringida a la pesca i no mostri característiques substancialment diferents a la zona explotada del Mar Català. Altres condriactis que tenen un paper ecològic similar als petits taurons demersals són les diferents espècies de rajades (Rajiformes), espècies que s'alimenten principalment de crustacis. Altres rajades com *Mobula mobular* i *Myliobatis aquila* tenen un paper tròfic únic dins de les espècies estudiades: *M. mobular* és una espècie filtradora i *M. aquila* s'alimenta principalment de bivalves. Com depredadors apicals es troben els taurons *Alopias vulpinus*, *Galeorhinus galeus* i la rajada *Gymnura altavela*, a més dels

Torpediniformes, Chimaeriformes i altres taurons de mida mitjana dels ordres Carcharhiniformes, Hexanchiformes i Squaliformes. En aquesta tesi doctoral s'ha confirmat que els condriactis de la Mediterrània tenen diferents rols ecològics i s'ha fet un pas molt important en el coneixement de l'ecologia tròfica d'aquests organismes. A més cal ressaltar l'ús per primera vegada de l'anàlisi d'isòtops estables en sang, una tècnica no letal, per a l'estudi de l'ecologia tròfica del tauró *S. canicula*. Aquesta pot ser una metodologia molt útil per avaluar l'ecologia tròfica i el paper ecològic en taurons i rajades poc abundants o en perill de extinció.

**ABSTRACT**

In this thesis, the ecological role of 26 species of abundant, rare and endangered chondrichthyans present in the western Mediterranean has been studied through the study of trophic ecology and main morphological characters. Due to the number of species included, this thesis constitutes the most complete research on the trophic ecology of sharks, rays and chimeras in the Mediterranean Sea. For this purpose, different methodologies such as stomach content analysis, review of available literature and new tools such as stable isotope analysis have been combined. The results reveal the importance of chondrichthyans in the western Mediterranean as mesopredators and top predators. The small sharks *Scyliorhinus canicula*, *Etmopterus spinax* and *Galeus melastomus* act as mesopredators of the ecosystem and, because of their abundance, they could be considered important species in the Mediterranean Sea. *S. canicula* presents intraspecific changes in relation to its trophic ecology and small individuals feed on different prey than larger individuals. The same occurs with males and females, probably because they feed on different areas of the continental shelf. These three species, along with *Dalatias licha*, do not present changes in their trophic ecology between areas with different degrees of human impact such as the Catalan Sea and an area restricted to fishing in the Gulf of Lions. This result is probably related to the fact that *S. canicula*, *E. spinax*, and *G. melastomus* are opportunistic species, being able to exploit different resources including part of the fishing discards. In addition, *D. licha* prey mainly on these opportunistic species. It may also be that the area of the Gulf of Lions has not recovered significantly after its declaration as an area restricted to fishing and does not show substantially different characteristics to the exploited area of the Catalan Sea. Other chondrichthyans that have an ecological role similar to the small demersal sharks are the different species of skates (Rajiformes), species that feed mainly on crustaceans. Other mesopredator rays, such as *Mobula mobular* and *Myliobatis aquila*, have a unique trophic role within the studied species: *M. mobular* is a filter feeding species and *M. aquila* feeds mainly on bivalves. As top predators are the sharks *Alopias vulpinus* and *Galeorhinus galeus*, the ray *Gymnura altavela*, Torpediniformes, Chimaeriformes and other medium-sized sharks of the orders

Carcharhiniformes, Hexanchiformes and Squaliformes. The results present in this thesis have confirmed that the chondrichthyans of the Mediterranean Sea have different ecological roles, being a very important step in the knowledge of the trophic ecology of these organisms. In addition, it has to be emphasized the use of the stable isotope analysis in blood for the first time, a non-lethal technique, for the study of the trophic ecology of the shark *S. canicula*. This methodology could be very useful for investigating the trophic ecology and the ecological role in sharks and rays that are rare or endangered.

# **CAPÍTULO 1**

## **INTRODUCCIÓN**





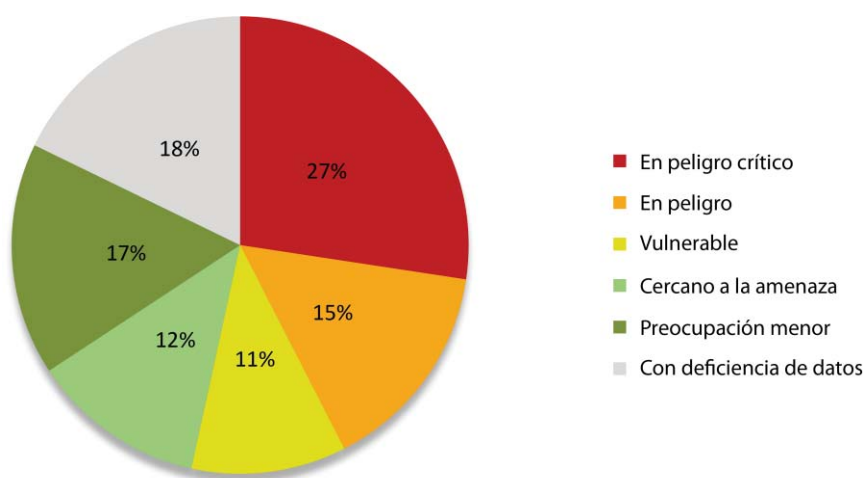
## **CARACTERÍSTICAS DE LOS CONDRICTIOS Y SU SITUACIÓN EN EL MAR MEDITERRÁNEO**

Los peces cartilagosos o condriictios (Clase Chondrichthyes) son probablemente uno de los grupos de peces más exitosos en términos evolutivos, debido principalmente a la ausencia de otros depredadores en los hábitats donde están presentes y a su alta plasticidad fenotípica (Hussey et al. 2009; Rosa et al. 2014). El origen de este grupo de depredadores se remonta al período Devónico (hace 400 millones de años) y ha sobrevivido desde entonces a varias extinciones masivas a nivel global (Cavanagh & Gibson 2007, Grogan et al. 2012). Hasta la fecha se han descrito 1.223 especies de condriictios a nivel mundial (actualizado desde Weigmann 2016), de los cuales aproximadamente al 55% corresponde a batoideos (rayas, torpedos y mantas), 40% a tiburones y el restante 5% a quimeras. De los condriictios que habitan en el planeta, el 5% son oceánicos, el 50% se encuentra en aguas de la plataforma continental hasta los 200 metros de profundidad y el 35% se encuentra bajo los 200 metros de profundidad, el resto de especies está presente en ambientes dulceacuícolas o salobres (Camhi 2009).

Los tiburones y rayas son especies que presentan una baja resiliencia. Esto significa que tienen poca capacidad para resistir alteraciones en sus hábitats y para recuperar sus poblaciones tras sufrir presiones antrópicas (García et al. 2008, Lucifora et al. 2011). La baja resiliencia está relacionada con su lento crecimiento, madurez sexual tardía, baja fecundidad y largos períodos de gestación (Compagno 1984). Estas características los hacen muy susceptibles a cambios ambientales tales como el calentamiento global, la sobreexplotación pesquera, la contaminación ambiental y la degradación de sus hábitats (p.ej. Stevens et al. 2000, Dulvy et al. 2008, Camhi 2009, Lucifora et al. 2011).

En el Mar Mediterráneo la riqueza de condriictios es considerablemente alta y actualmente se han contabilizado alrededor de 80 especies. Este número abarca aproximadamente el 7% de todos los condriictios existentes en la actualidad, incluyendo 45 especies de tiburones pertenecientes a 17 familias, 34 especies de batoideos de nueve familias y una especie de quimera (Cavanagh & Gibson 2007, Abdul Malak 2011). Similar a lo que ocurre en otros océanos y mares del planeta (Baum & Myers 2004, Camhi 2009, Dulvy & Reynolds 2009), en el Mar Mediterráneo las poblaciones de

condrictios están en serio declive. De las 76 especies de condrictios evaluadas en el Mar Mediterráneo, 31 están consideradas como amenazadas (40%) o cercanas a estar amenazadas de extinción (13%) por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN, Dulvy 2016). Además, cerca del 30% de los condrictios en el Mediterráneo presentan deficiencia de datos biológicos para poder ser evaluados y catalogados correctamente (Figura 1, Dulvy 2016), por lo que probablemente las cifras de especies amenazadas o en riesgo podrían ser más elevadas.



**Figura 1.** Estado de conservación de los tiburones, rayas y quimeras en el Mar Mediterráneo, según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza UICN (Dulvy 2016).

La clasificación de la UICN determina el estado de conservación para diferentes especies, que incluye la evaluación de sus hábitats, las amenazas (pasadas, presentes y futuras) y las presiones a la cuales están sometidas (que explica como las amenazas afectan al taxón). De acuerdo a éstos parámetros y a la información existente cataloga a las especies como: en peligro crítico de extinción (CR), en peligro (EN), vulnerable (VU), cercano a la amenaza (NT), preocupación menor (LC) y con deficiencia de datos para ser evaluada (DD) (UICN 2017). Según la UICN, gran parte de los condrictios situados en niveles tróficos superiores de los ecosistemas se encuentran en peligro de extinción. En cambio, las especies de situadas generalmente en niveles tróficos medios mantienen sus poblaciones estables o en status desconocido (Dulvy et al. 2014), como por ejemplo los tiburones demersales *Scyliorhinus canicula* (pintarroja), *Etmopterus*

*spinax* (negrito) y *Galeus melastomus* (olayo), los tiburones más abundantes del Mar Mediterráneo y que se encuentran en estatus de preocupación menor (Dulvy 2016).

Aun así, el Mediterráneo es considerado el mar más peligroso para los condriictios (Cavanagh & Gibson 2007) y aún desconocemos gran cantidad de información acerca de la biología y ecología de una gran cantidad de especies, en especial de elasmobranquios poco comunes, y de cómo pueden afectar las acciones antrópicas en la ecología de este grupo.

El conocimiento de los diferentes aspectos de la biología y ecología de los condriictios en el Mar Mediterráneo se ha incrementado durante las últimas décadas (White & Last 2012). La mayoría de los estudios aportan información puntual sobre la ecología trófica, su importancia como estructuradores de las comunidad marinas y las repercusiones en el funcionamiento de los ecosistemas ante una disminución en sus poblaciones (Myers & Worm 2003, Ferretti et al. 2010, Britten et al. 2014). Estos cambios están generalmente mediados por depredadores de nivel intermedio que proveen de un vínculo importante entre los niveles tróficos superiores y los niveles basales (Myers et al. 2007, Ritchie & Johnson 2009, Ritchie et al. 2012, Grubbs et al. 2016). Por esta razón resulta muy importante conocer cuál es el rol ecológico de las diferentes especies de condriictios en los ecosistemas.

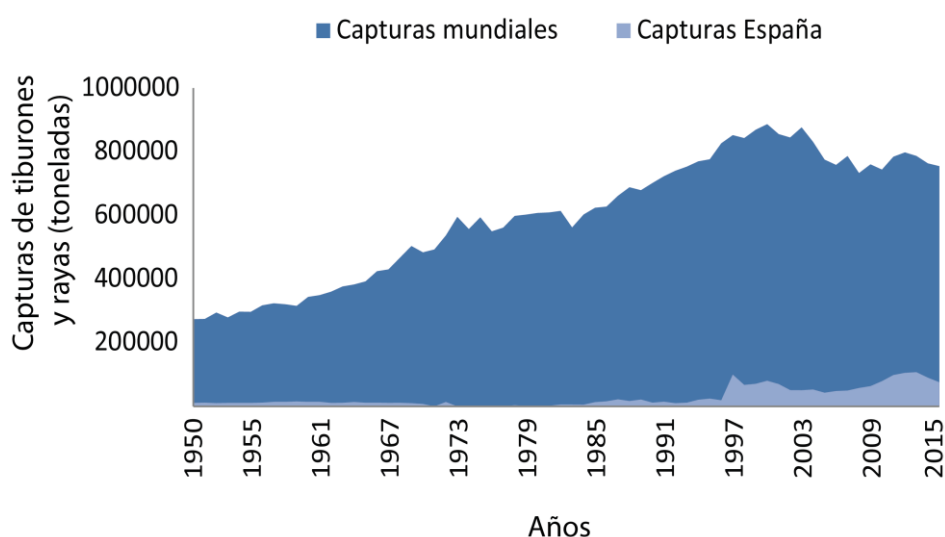
Además, para poder gestionar y conservar las poblaciones de elasmobranquios es fundamental conocer la biología y ecología de las diferentes especies (Simpfendorfer et al. 2011), así como también conocer el rol ecológico de cada una de ellas, su posición trófica y cuáles son sus principales presas dentro de ese ecosistema. Sin embargo, en comparación con los peces teleósteos, nuestro conocimiento acerca de los hábitos de alimentación y ecología de los elasmobranquios es reducido (Weherbee et al. 1990, Cortés 1999, Heithaus et al. 2010).

## **LAS PESQUERÍAS COMERCIALES Y LAS POBLACIONES DE CONDRICTIOS**

Es difícil encontrar a los tiburones y rayas dentro de las especies más pescadas a nivel mundial, esto se debe principalmente a que estos grupos no presentan biomasa

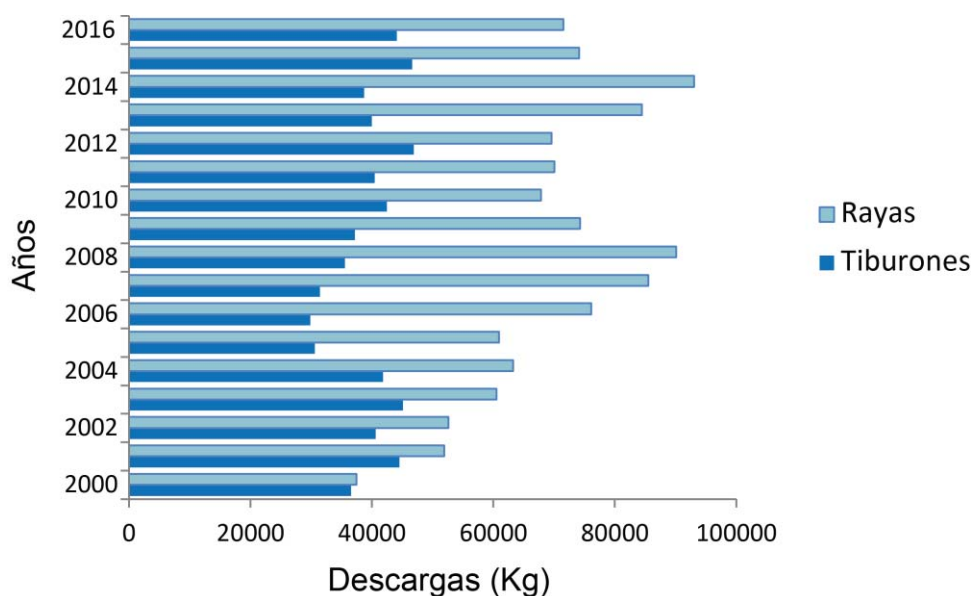
excesivamente altas (FAO 2006–2017). A pesar de ello se estima que una de cada cuatro especies de elasmobranquios están en peligro de extinción debido principalmente a la sobrepesca (Dulvy et al. 2014). Los tiburones y rayas de mayor tamaño y de hábitos pelágicos son los más susceptibles a las pesquerías (Baum & Myers 2004, Jackson 2008, Heupel et al. 2014). Un problema particular y bien conocido es el comercio de aletas de tiburón, un recurso altamente valorado en algunos países asiáticos y cuya recolección ha provocado que más de la mitad de los tiburones y rayas se encuentren bajo algún grado de amenaza de extinción (Dent & Clarke 2015).

España es uno de los tres países con más capturas de elasmobranquios a nivel mundial (Figura 2). De hecho entre los años 2000 al 2011 se pescaron alrededor de 61.000 toneladas, convirtiéndose en el tercer mayor exportador después de países como India o Indonesia y es uno de los principales países exportadores de aletas de tiburón a nivel mundial (Dent & Clarke 2015). Estas pesquerías están sustentadas principalmente en la pesca de *Prionace glauca* (tintorera) (Dent & Clarke 2015, Nos-Francisco & Cabrera 2016), una especie que se encuentra cercana a la amenaza a nivel global y críticamente amenazada de extinción en el Mar Mediterráneo (Dulvy 2016, Sims et al. 2016).



**Figura 2.** Capturas declaradas de rayas y tiburones a nivel mundial (azul oscuro) y nacional (azul claro) (en toneladas), desde 1950 hasta el 2015. Fuente: FAO 2006–2017.

En el Mediterráneo occidental, el impacto de las pesquerías sobre las poblaciones de elasmobranquios es bastante elevado (Nos-Francisco & Cabrera 2016). Por ejemplo, en la costa catalana entre los años 2000 y el 2016 se han capturado cerca de 2.000 toneladas de tiburones y rayas (Figura 3, *Direcció General de Pesca i Afers Marítims, Generalitat de Catalunya 2017*). Al contrario de lo que ocurre con las capturas totales a nivel español y europeo (FAO 2006–2017), en la zona de estudio dónde se realizó esta tesis se capturan más rayas que tiburones. Según los datos de la Generalitat de Cataluña los tiburones más pescados son *S. canicula* y *G. melastomus*. Mientras que las rayas más pescadas son las especies del género *Raja* spp., principalmente *Raja asterias* (raya estrellada) y *R. clavata* (raya de clavos) (*Direcció General de Pesca i Afers Marítims, Generalitat de Catalunya 2017*). A pesar de que el valor económico de los elasmobranquios en la zona de estudio es relativamente bajo, durante los últimos 16 años el nivel de desembarco de estas especies se ha mantenido a un mismo nivel, probablemente porque los desembarcos sólo abastecen un mercado local de consumo directo y porque están mal documentados y subestimados (Coll et al. 2014; Carreras et al. 2015).



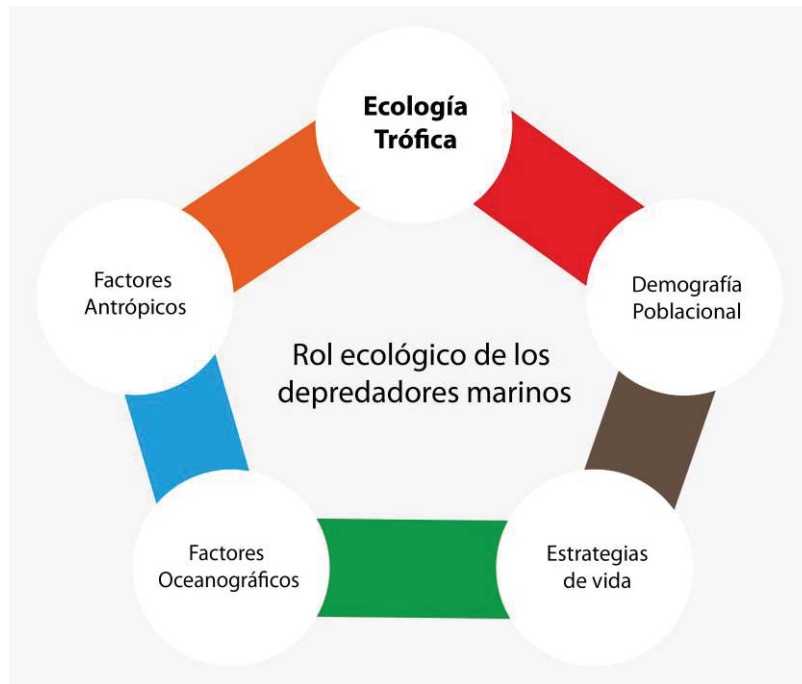
**Figura 3.** Capturas declaradas de rayas (azul claro) y tiburones (azul oscuro) en Cataluña desde el año 2000 hasta el 2016 (Fuente: *Direcció General de Pesca i Afers Marítims, Generalitat de Catalunya 2017*).

## **LA IMPORTANCIA DE CONOCER EL ROL ECOLÓGICO DE LOS DEPREDADORES MARINOS**

Los ecosistemas marinos son sistemas complejos mediados por una multitud de relaciones funcionales entre sus componentes, que van desde la adquisición de la energía por parte de los productores primarios hasta la regulación de poblaciones de organismos situados en niveles tróficos bajos por parte de los grandes depredadores (Pimm 1984, Paine 1988, Levin 1998, Carpenter 2002). Estos ecosistemas están sujetos a cambios en su estructura, que pueden ser originados desde la base de la cadena trófica por la producción primaria conocidos como sistemas *bottom-up* o desde arriba por los depredadores superiores conocidos como sistemas *top-down* (Hunter & Price 1992).

Los depredadores apicales son importantes reguladores de los ecosistemas ya que depredan sobre los organismos situados en niveles tróficos más bajos, modulando directamente su abundancia y diversidad e indirectamente la producción primaria y secundaria del ecosistema y los ciclos biogeoquímicos (Schmitz 2006, Stief & Hölker 2006, Trussell et al. 2006). Los organismos mesodepredadores, depredadores situados en la parte media de la red trófica (Ritchie & Johnson 2009, Heupel et al. 2014), generalmente actúan como vínculo entre los depredadores apicales y los productores primarios equilibrando los balances energéticos (Werner & Peacor 2003, Ritchie et al. 2012).

Cada grupo de depredadores tiene un rol ecológico y este rol varía de acuerdo a varios factores ecológicos (Figura 4; Williams et al. 2004, Ritchie et al. 2012). Entre los más importantes destaca el tamaño poblacional, el tipo de estrategias de vida de los depredadores (vida corta o vida larga), los factores antrópicos y el tipo de dieta, posiblemente el principal factor que regula las relaciones entre organismos de un ecosistema y las transferencias de energía. Es el estudio de la ecología trófica el tema vehicular de la presente tesis.



**Figura 4.** Algunos de los principales factores que definen el rol ecológico de una especie depredadora en un ecosistema marino. Esquema realizado a partir de Ritchie et al. (2012) y Williams et al. (2004).

Conocer la ecología trófica de una determinada especie es uno de los principales aspectos básicos en su biología, ya que las funciones vitales, y por ende el éxito reproductivo, dependerán de la energía que ingiere a través de su alimento (Macpherson 1977). Aunque las especies se han adaptado evolutivamente a depredar sobre determinados recursos, existen factores que pueden determinar las estrategias tróficas, como son la abundancia de presas y depredadores, el tipo de hábitat, la zona geográfica o el tamaño de las presas y del consumidor, entre otros (Heupel & Hueter 2002, Heithaus et al. 2008, Sims et al. 2008).

Entre los diferentes depredadores marinos, los condriictios cumplen un rol importante en los ecosistemas marinos, ya que son los principales depredadores en muchos ecosistemas marinos (Ferretti et al. 2010, Heupel et al. 2014, Roff et al. 2016). Sin embargo el rol que ejercen las diferentes especies en diferentes ambientes no está del todo claro debido principalmente a la alta diversidad en sus hábitos tróficos (Cortés 1999, Ebert & Bizzarro 2009, Jacobsen & Bennett 2013). Por ejemplo, queda por aclarar el rol que ejercen las especies poco comunes, cuales es su rol ecológico en ecosistemas altamente explotados y como este puede variar a nivel intrapoblacional o



espacial (Lucifora et al. 2009, Match et al. 2011, Vaudo & Heithaus 2011). Además, considerando que muchas especies de condrictios están en peligro de extinción (Dulvy 2016), es de suma importancia establecer el rol que cumplen estas especies en los ecosistemas marinos. Además de conocer como estas especies pueden modificar sus estrategias de alimentación, a nivel intraespecífico y entre diferentes zonas, especialmente en ecosistemas explotados donde la acción humana puede modificar sus estrategias de alimentación (Heithaus et al. 2008). Está documentado que la ausencia o disminución de depredadores apicales puede causar cascadas tróficas y cambiar la estructura de la comunidad (Paine 1980, Pinnegar et al. 2000, Worm & Myers 2003).

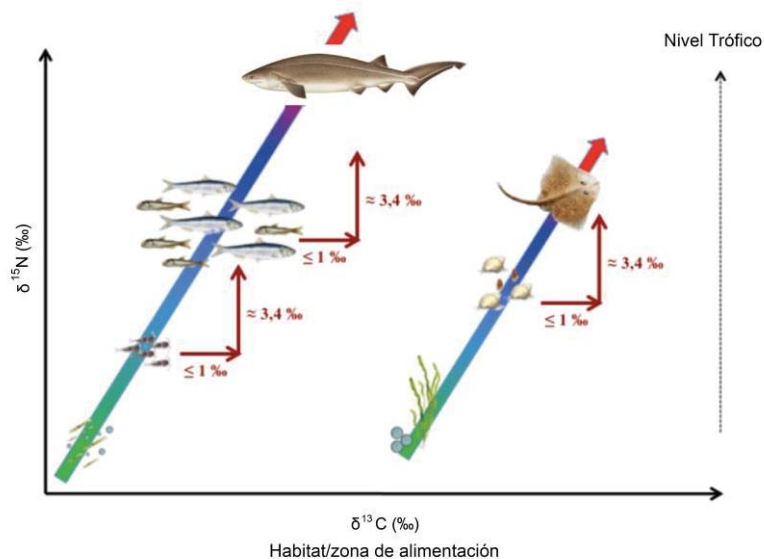
### **CONOCER LOS HÁBITOS TRÓFICOS COMO PRIMER PASO PARA ENTENDER EL ROL ECOLÓGICO DE LOS ELASMOBRANQUIOS**

La ecología trófica en elasmobranquios ha sido estudiada principalmente a través de los estudios de Análisis de Contenido Estomacal (ACE) (Cortés 1999). El principal impulsor de esta técnica en peces fue Pinkas (1971) quien realizó importantes aportaciones metodológicas en la manera de categorizar los principales ítems alimenticios mediante la combinación de métodos ya existentes, desarrollando el Índice de Importancia Relativa (IRI). El IRI incorpora el número de presas, su ocurrencia en el depredador y el porcentaje en peso de cada presa. A través del análisis del contenido estomacal es posible también estimar el nivel trófico del consumidor estudiado en un determinado ecosistema (Stergiou & Karpouzi 2002; Navarro et al. 2013b).

Aunque el uso del análisis del contenido estomacal es muy útil al permitir identificar las presas a un nivel taxonómico muy alto, tiene algunas desventajas como el alto número de estómagos necesarios para tener una muestra representativa de la dieta a nivel poblacional, algo que para muchas especies de elasmobranquios es difícil de obtener dada sus bajas abundancias, además de que a menudo las presas se encuentran bastantes digeridas (Hyslop 1980, Stergiou & Karpouzi 2002, Pethybridge et al. 2011). Por otro lado muchos de los estómagos de los elasmobranquios se encuentran vacíos, imposibilitando el análisis de sus contenidos (Wetherbee & Cortés 2004). Además, desde un punto de vista de conservación, para analizar los estómagos es necesario

sacrificar un gran número de individuos, lo que limita el uso del análisis de contenido estomacal en el caso de especies poco abundantes o con algún grado de amenaza (Smart et al. 2013).

Como complemento al análisis de contenido estomacal, durante los últimos años se ha generalizado el uso de Análisis de Isótopos Estables (AIE) de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) y nitrógeno ( $\delta^{15}\text{N}$ ) para el estudio de la ecología trófica de depredadores marinos incluidos los condriktios (Shiffman et al. 2012, Caut et al. 2013, Albo-Puigserver et al. 2015, Shipley et al. 2017). Esta aproximación se basa en que los valores isotópicos de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  se transforman desde la presa hacia su depredador de una manera predecible (Peterson & Fry 1987).



**Figura 5.** Esquema conceptual del enriquecimiento de Carbono y Nitrógeno en los ecosistemas marinos (Fuente: modificado de *Marine Strategy Framework Directive - Marine food webs* (<http://www.dcsmm-d4.fr/?lang=fr>)).

En animales, el  $^{14}\text{N}$  se transforma preferentemente a  $^{15}\text{N}$ , lo que resulta en un enriquecimiento de  $^{15}\text{N}$  de aproximadamente 3‰ entre el depredador y sus presas (Figura 5, Peterson & Fry 1987, Post 2002). Por el contrario, el  $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$  se fracciona muy poco entre depredadores y presas (0 a 1‰) (Figura 5, Peterson & Fry 1987, France & Peters 1997, Kelly 2000), pero puede diferenciar entre los productores primarios

costeros o más oceánicos (McConnaughey & McRoy 1979, Kline 1999) u oceánicos y estuarinos (Beck et al. 2001, Hoffman 2016). Esto es muy importante a la hora de determinar los diferentes gradientes de hábitat entre productores y consumidores (Reum & Essington 2013).

Además, si se conocen los valores isotópicos de las presas potenciales se pueden aplicar modelos estadísticos de mezcla isotópica para estimar la contribución relativa de cada ítem a la dieta del depredador (Shiffman et al. 2012). Un modelo de mezcla muy utilizado es el modelo Bayesiano SIAR (Stable Isotope Analysis in R; Parnell et al. 2010). Este modelo sigue una lógica Bayesiana utilizando distribución de Dirilichlet (Kotz et al. 2004, Jackson et al. 2009, Jackson et al. 2011), lo que permite estimar las proporciones de las presas potenciales que integra el tejido del depredador. El modelo Bayesiano simula una distribución previa con todas las muestras y permite que un modelo propuesto se pueda ajustar de mejor forma reduciendo la incertidumbre (Ross 2014). Cada tejido del depredador incorporará una señal diferente que variará de acuerdo a la tasa metabólica del tejido a analizar, de esta manera se puede determinar la importancia de las presas en diferentes escalas de tiempo (Hussey et al. 2010b). Los tejidos con altas tasas metabólicas reflejan más rápidamente los cambios de dieta (como el hígado o sangre), mientras los tejidos menos activos metabólicamente integran la dieta de un período de tiempo mucho más largo (como músculos, huesos o cartílagos) (Tieszen et al. 1983, MacNeil et al. 2005, MacNeil et al. 2006). En elasmobranquios, el período de retención isotópica del músculo es de alrededor de un año, el hígado en cambio integra un período de dos a tres meses, por lo que es especialmente útil a la hora de ver patrones estacionales (Logan & Lutcavage 2010).

Aunque los resultados de los modelos Bayesianos deben ser interpretados con precaución al ser una aproximación indirecta (Shiffman et al 2012), estos modelos han sido muy utilizados en estudios de ecología trófica (p.ej. Post 2002, Tilley et al. 2013, Matich & Heithaus 2014) y han permitido obtener nuevos conocimientos acerca del rol ecológico de muchos consumidores marinos (Hussey et al. 2014).

El análisis de isótopos estables puede tener limitaciones también (Newsome et al. 2006, Layman et al. 2007). Dentro de estas limitaciones podemos mencionar que no

existen valores de fraccionamiento para todas las especies, por lo que generalmente se utilizan valores de fraccionamiento de especies similares. Además, en ocasiones no se puedan obtener todas las presas importantes de los depredadores (Shiffman et al. 2012).

A través de la combinación de análisis de contenido estomacal que entrega una señal próxima en el tiempo y de isótopos estables que incorporan un período de tiempo más prolongado (Hussey et al. 2010b) se puede conocer de mejor manera la ecología trófica de los tiburones y rayas, y observar posibles cambios en el tiempo, en el espacio o entre especies (Hussey et al. 2010b; Shiffman et al 2012). Los resultados de isótopos estables complementados con el análisis de contenido estomacal proporciona una idea robusta sobre el rol ecológico que ejercen los depredadores en los ecosistemas (Navarro et al. 2011, Coll et al. 2013b).

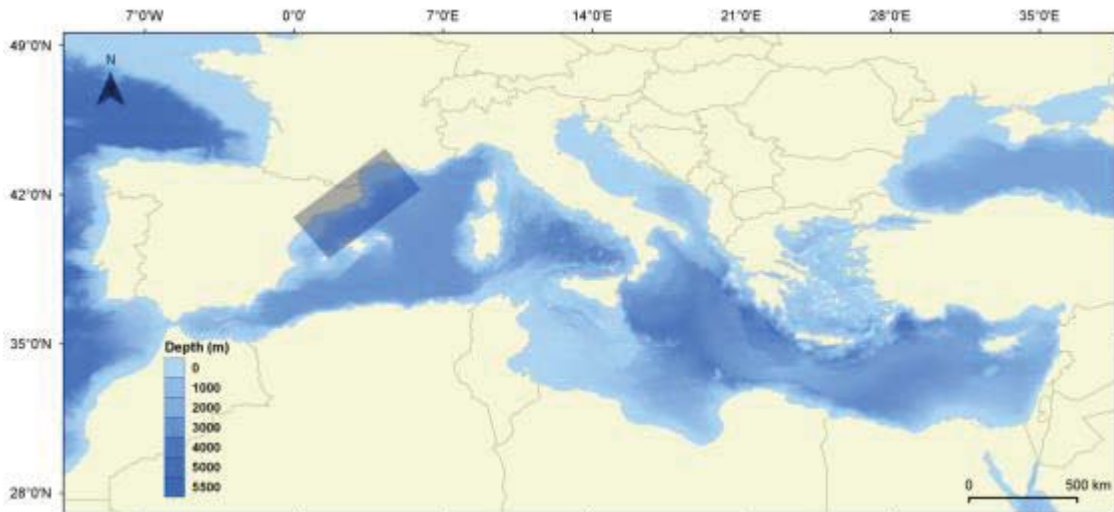
Dado que el isótopo estable de nitrógeno se enriquece desde la presa al depredador de una manera predecible y con un valor cercano a 3‰ por cada nivel trófico (Layman et al. 2012) este fraccionamiento se utiliza para estimar la posición trófica de las especies en las redes tróficas (Navarro et al. 2013b). Al analizar conjuntamente los datos de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  es posible estimar la amplitud del nicho trófico de las especies, poblaciones o ecosistemas calculando el área isotópica (Layman et al. 2007, Jackson et al. 2011). Además recientemente se han incorporado nuevos estimadores cuantitativos de comunidad que permiten conocer la estructura de la comunidad a partir de los datos de isótopos estables (Layman et al 2011), lo que es muy útil a la hora de comparar comunidades entre diferentes áreas.

El análisis de isótopos estables puede ser una herramienta especialmente útil a la hora de conocer la ecología trófica de especies amenazadas ya que puede ser utilizada sin necesidad de sacrificar animales (Creed Jr & Thigpen III 2007). Uno de los posibles usos de los isótopos estables es intentar conocer el rol ecológico de una especie a través de análisis de sangre o muestras de aletas, de esta manera el animal puede ser liberado vivo.

### ZONA DE ESTUDIO

El Mar Mediterráneo es un mar semicerrado situado en la zona subtropical del Hemisferio Norte. Se caracteriza por presentar fuertes variaciones estacionales, alta insolación y elevada evaporación lo que lo convierte en un mar con salinidades bastantes elevadas (Figura 6, Garrett et al. 1993, Poulain et al. 2007). La temperatura disminuye desde la superficie al fondo, pero no de manera gradual. En superficie, en las épocas frías, ronda los 12 °C mientras en la época calurosa puede alcanzar los 28 °C. Por esta razón, en profundidad se puede producir un cambio importante con respecto a la superficie según la época del año, ya que cerca de los 200 metros de profundidad, la temperatura suele mantenerse alrededor de los 13 °C durante todo el año. Las aguas fluviales que llegan al Mar Mediterráneo juegan un papel muy importante aportando nutrientes y fertilizando los ecosistemas (Lloret et al. 2004; Barale & Gade 2008), lo que estimula la productividad y a su vez actúa como barrera biológica disminuyendo la salinidad y participando en la distribución de algunos organismos (Lloris 2016).

La circulación general de las masas se puede describir como una serie de capas que se desplazan por toda la cuenca, estas capas no son continuas y uniformes pero se puede establecer un patrón general (Hecht et al. 1988; Pinnardi et al. 2015). Este patrón consta de una capa superficial situada entre los 160 y 200 metros de profundidad formada por agua Atlántica que entra por el Mediterráneo a través del Estrecho de Gibraltar. Otra capa proveniente del Mediterráneo oriental, el agua Levantina intermedia, situada entre los 200 y 600 metros de profundidad que se desplaza hacia el Mediterráneo occidental y que se junta con el agua Occidental intermedia para luego salir por el Estrecho de Gibraltar. Finalmente está el agua profunda del Mediterráneo occidental, muy fría y salada que una vez se hunde sale junto al agua Levantina intermedia a través del Estrecho de Gibraltar. A lo largo del Mediterráneo también existen grandes remolinos de mesoescala (Millot 1999) que pueden jugar un papel fundamental en la circulación y la distribución de los animales marinos.



**Figura 6.** Mapa del Mar Mediterráneo con el perfil de batimetría. En el recuadro se indica la zona de estudio situada en el oeste del Mediterráneo y que comprende el Mar Catalán y el Golfo de León.

Los trabajos realizados en la presente tesis doctoral se han desarrollado en el área noroccidental del Mar Mediterráneo. Las muestras de esta tesis provienen de descartes pesqueros y lonjas de la zona de estudio, además de campañas científicas de pesca de los proyectos ECOTRANS y DOS-MARES (proyectos de investigación financiados por el Ministerio de Economía y Competitividad del Gobierno Español) en dos zonas diferentes: el Mar Catalán (aguas próximas a la Comunidad Catalana, dentro del Mar Balear) y el Golfo de León (Figura 7). El Mar Catalán (Figuras 6 y 7) se caracteriza por ser una zona oligotrófica con una plataforma continental extensa donde el enriquecimiento con nutrientes se produce por acontecimientos ambientales relacionados con episodios de vientos regionales, condiciones de termoclina estacional y la descarga de ríos importantes como el Ebro (Estrada 1996, Salat 1996, Danovaro et al. 1999). Estas entradas de aguas desde el Delta del Ebro inciden en que las capas más superficiales reciban aguas menos saladas y más frías que aumentan la productividad primaria y subvencionan la producción pesquera (Font et al. 1987). El Mar Catalán es un ecosistema altamente explotado con pesquerías de bajo nivel trófico centradas principalmente en peces pelágicos pequeños, además de peces y crustáceos demersales (Lleonart 1990, Palomera 1992, Coll et al. 2006, Navarro et al. 2016). Los principales

recursos pesqueros de la zona en biomasa son *Sardina pilchardus* (sardina) y *Engraulis encrasicolus* (boquerón).

El Golfo de León (Figura 7) es una de las zonas más productivas del Mediterráneo noroccidental (Salat 1996), con una fuerte influencia de las descargas de ríos, principalmente del Río Ródano. La plataforma continental se puede extender sobre los 70 km y termina en una red de al menos doce cañones submarinos que inciden en el transporte de sedimentos y nutrientes a las zonas más profundas beneficiando a los organismos que allí habitan (Canals et al. 2006, Salvadó et al. 2012). Las pesquerías de esta zona están constituidas por stocks compartidos explotados por flotas españolas y francesas. Sin embargo en esta zona la flota de arrastre de los puertos franceses más próximos no se dirige a la explotación de especies de profundidad. En el año 2009 la Comisión General de Pesquería del Mediterráneo (*General Fisheries Commission for the Mediterranean Sea*, GFMC) creó un Área Restringida a la Pesca (FRA); ésta zona se ubica frente a las costas españolas y francesas y también incluye una Zona de Protección Ecológica francesa (Lleonart et al. 2008; UNEP-MAP-RAC/SPA 2013). Según el BOE-A-2012-11221 sólo pueden faenar en pesquerías de especies demersales aquellas embarcaciones españolas con derechos históricos, cerrando la entrada a nuevas embarcaciones. Además, los barcos de arrastre de la costa norte catalana disponen de horario especial para trabajar en aguas internacionales del Golfo de León y no suelen alcanzar estos caladeros tan alejados por lo que explotan principalmente los situados entre 50 y 60 millas de sus puertos (Massutí et al. 2008). Consecuentemente, estos caladeros del Golfo de León y por ende los organismos marinos que allí habitan deberían estar menos explotados que los de la zona del Mar Catalán.



**Figura 7.** Mapa de la zona de estudio (noroeste del Mediterráneo) con el perfil de batimetría, y FRA-Área Restringida a la Pesca (sombreado).

En relación a la diversidad de elasmobranquios, en el Mediterráneo noroccidental se han citado 26 especies de tiburones (Barrull et al. 1999). En últimos años, los estudios de estas especies de tiburones en aguas del Mediterráneo han aumentado, incrementando el escaso conocimiento que se tiene de este grupo (p.ej. Bradai et al. 2012, Finotto et al. 2015, Navarro et al. 2015, Damalas & Megalofonou 2016, Navarro et al. 2016, Saidi et al. 2016, Valls et al. 2016).

En relación con las rayas la información es aún más deficitaria, y aunque también los estudios han aumentado en los últimos años (p.ej. Coll et al. 2013b, Bustamante et al. 2016, Frodella et al. 2016, Navarro et al. 2016, Nos et al. 2017), desconocemos gran parte de la biología y ecología de las especies que componen este grupo. En la zona de estudio se ha documentado la presencia de al menos 29 especies de rayas (Lloris et al. 1984). Sin embargo los pocos estudios realizados generalmente están enfocados a las especies más capturadas por las pesquerías de la zona, como por ejemplo *R. asterias* (p.ej. Coll et al. 2013b, Navarro et al. 2013a), desconociéndose las características biológicas y ecológicas de otras rayas, probablemente relacionado con su reducido valor comercial, la dificultad de muestrearlas y por los problemas de identificación que generan las especies de este grupo (Ebert & Sulikowski 2008).



## 1.1 OBJETIVOS DE LA TESIS Y ESPECIES ESTUDIADAS

El objetivo general de esta tesis es aportar nuevos datos sobre la ecología trófica y parámetros morfométricos de la comunidad de elasmobranquios en el Mediterráneo occidental (especies indicadas en la Tabla 1) que contribuyan a aumentar el conocimiento sobre su rol ecológico.

En concreto, se han incluido un total de 26 especies de condriictios (Tabla 1): 13 tiburones pertenecientes a los Órdenes Carcharhiniformes (*Scyliorhinus canicula*, *Galeorhinus galeus*, *Galeus melastomus* y *Prionace glauca*), Hexanchiformes (*Hexanchus griseus*), Lamniformes (*Alopias vulpinus*) y Squaliformes (*Centrophorus granulosus*, *Centroscymnus coelolepis*, *Dalatias licha*, *Etmopterus spinax*, *Oxynotus centrina*, *Squalus acanthias* y *Somniosus rostratus*), 12 rayas pertenecientes a los Órdenes Rajiformes (*Dipturus oxyrinchus*, *Leucoraja naevus*, *Raja asterias*, *R. clavata*, *R. montagui* y *R. polystigma*), Myliobatiformes (*Gymnura altavela*, *Myliobatis aquila*, *Mobula mobular*) y Torpediniformes (*Torpedo marmorata*, *T. torpedo* y *Tetronarce nobiliana*) y una quimera perteneciente al Orden Chimaeriformes (*Chimaera monstrosa*).

**Tabla1.** Especies estudiadas y estatus de amenaza según la UICN en el Mar Mediterráneo y a nivel global. CR: En peligro crítico de extinción, EN: En peligro de Extinción, VU: Vulnerable, NT: Cercano a la amenaza, LC: Preocupación menor, DD: Deficiencia de datos (Dulvy et al 2016). Más información de las especies en sección anexos.

ORDEN	FAMILIA	ESPECIE	Nombre Común	Estado UICN Medit.	Estado UICN Global
Carcharhiniformes	Carcharhinidae	<i>Prionace glauca</i>	Tintorera	CR	NT
Carcharhiniformes	Scyliorhinidae	<i>Galeus melastomus</i>	Olayo	LC	LC
Carcharhiniformes	Scyliorhinidae	<i>Scyliorhinus canicula</i>	Pintarroja	LC	LC
Carcharhiniformes	Triakidae	<i>Galeorhinus galeus</i>	Cazón	VU	VU
Chimaeriformes	Chimaeridae	<i>Chimaera monstrosa</i>	Quimera	NT	NT
Hexanchiformes	Hexanchidae	<i>Hexanchus griseus</i>	Cañabota	LC	NT
Lamniformes	Alopiidae	<i>Alopias vulpinus</i>	Zorro	EN	VU
Myliobatiformes	Gymnuridae	<i>Gymnura altavela</i>	Mantellina	CR	VU
Myliobatiformes	Mobulidae	<i>Mobula mobular</i>	Manta	EN	EN
Myliobatiformes	Myliobatidae	<i>Myliobatis aquila</i>	Águila marina	VU	DD
Rajiformes	Rajidae	<i>Dipturus oxyrinchus</i>	Raya picuda	NT	NT

Rajiformes	Rajidae	<i>Leucoraja naevus</i>	Raja santiguada	NT	LC
Rajiformes	Rajidae	<i>Raja asterias</i>	Raja estrellada	NT	LC
Rajiformes	Rajidae	<i>Raja clavata</i>	Raya de clavos	NT	NT
Rajiformes	Rajidae	<i>Raja montagui</i>	Raja pintada	LC	LC
Rajiformes	Rajidae	<i>Raja polystigma</i>	Raya manchada	LC	NT
Squaliformes	Centrophoridae	<i>Centrophorus granulosus</i>	Quevalcho	VU	VU
Squaliformes	Dalatiidae	<i>Dalatias licha</i>	Carocho	DD	NT
Squaliformes	Etmopteridae	<i>Etmopterus spinax</i>	Negríto	LC	LC
Squaliformes	Oxynotidae	<i>Oxynotus centrina</i>	Tiburón Cerdo	CR	VU
Squaliformes	Somniosidae	<i>Centroscyrnus coelolepis</i>	Pailona	LC	NT
Squaliformes	Somniosidae	<i>Somniosus rostratus</i>	Dormilón	DD	DD
Squaliformes	Squalidae	<i>Squalus acanthias</i>	Mielga	EN	VU
Torpediniformes	Torpedinidae	<i>Torpedo marmorata</i>	Tembladera	LC	DD
Torpediniformes	Torpedinidae	<i>Tetronarce nobiliana</i>	Tremielga negra	LC	DD
Torpediniformes	Torpedinidae	<i>Torpedo torpedo</i>	Tembladera de ojos	LC	DD

Para el estudio de estas especies se ha utilizado un enfoque multidisciplinar que combina el análisis de contenidos estomacales y el análisis de isótopos estables en diferentes tejidos para entender cuál es el rol trófico de los condriictios en diferentes escalas temporales y si ese rol puede cambiar entre especies, en tamaños de una misma especie o entre sexos, y de forma espacial.

Para lograr el objetivo general, esta tesis se ha organizado en torno a dos bloques temáticos dirigidos a las especies más abundantes y a las especies poco comunes o en peligro, respectivamente. En el **Capítulo 2.1**, centrado en las especies más abundantes, se evalúa por un lado si existen diferencias en los hábitos tróficos y rol ecológico entre sexos y tallas en el tiburón demersal *S. canicula* (**Subcapítulo 1**) y las estrategias de alimentación en cuatro especies de tiburones abundantes (*S. canicula*, *G. melastomus*, *E. spinax* y *D. licha*) entre dos áreas de diferente grado de impacto humano (**Subcapítulo 2**). En el **Capítulo 2.2**, centrado en las especies poco comunes y amenazadas, se estudia la ecología trófica y rol ecológico de un total de 22 especies de tiburones y rayas (**Subcapítulo 3**), los parámetros morfológicos principales de esas especies raras y otras comunes con la finalidad de contribuir a su caracterización poblacional (**Subcapítulo 4**), y los hábitos tróficos a corto y largo plazo de *D. licha*

(carocho) (**Subcapítulo 5**), una especie de tiburón de profundidad que se considera vulnerable en el Mar Mediterráneo.

Objetivos específicos por cada capítulo:

### **CAPÍTULO 2.1: Condrictios abundantes en el Mediterráneo noroccidental**

#### **SUBCAPÍTULO 1: Ecología trófica del tiburón demersal *Scyliorhinus canicula* a través de una aproximación no letal: comparación entre sexos y entre edades**

Determinar la ecología de los depredadores marinos es fundamental para establecer su rol ecológico en los ecosistemas. A pesar de que la dieta de la pintarroja, *Scyliorhinus canicula* ha sido muy estudiada, estos trabajos se han llevado a cabo mediante técnicas muy invasivas, como el análisis del contenido estomacal a partir de individuos muertos. Además, la información relativa a las posibles diferencias tróficas entre sexos y tallas en esta especie es muy reducida. El objetivo de este primer capítulo es evaluar si existen diferencias en los hábitos tróficos y el rol ecológico entre sexos y entre edades en la pintarroja mediante el análisis de isótopos estables en muestras de sangre tomada en individuos vivos.

Este capítulo de tesis se encuentra actualmente en revisión:

**Barría C.**, Navarro J., Coll M. (2017). Quantifying the trophic habits of an abundant shark in the northwestern Mediterranean Sea using an isotopic non-lethal approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, en revisión.

#### **SUBCAPÍTULO 2: Consistencia en las estrategias tróficas de cuatro tiburones entre dos zonas del Mediterráneo noroccidental: el Golfo de León y el Mar Catalán**

Determinar el rol ecológico y las relaciones tróficas de los depredadores abundantes en áreas con diferente grado de impacto antrópico nos puede informar del efecto de la acción del hombre en las comunidades marinas. El objetivo de este capítulo es investigar los hábitos alimentarios y las relaciones tróficas entre cuatro tiburones que coexisten en los mismos hábitats (el negrito *Etmopterus spinax*, el olayo *Galeus melastomus*, la pintarroja *Scyliorhinus canicula* y el carocho *Dalatias licha*) en dos

áreas con diferente grado de protección ante el impacto antrópico. Para este capítulo se combina el uso del contenido estomacal e isótopos estables con el objetivo de comparar la alimentación de estas especies a dos escalas temporales: en un periodo próximo en el tiempo utilizando contenido estomacal (~ 1-7 días) y un período más largo analizando los valores de isótopos estables en músculo (~ 1 año). Además, para examinar el papel trófico de estas cuatro especies en el Mediterráneo occidental, comparamos el nicho trófico de cada especie con la información trófica publicada de otras especies de condriactos en la zona de estudio.

Este capítulo de tesis se encuentra actualmente en revisión:

**Barría C.**, Navarro J., Coll M. (2017). Consistency in the feeding strategies of four sympatric sharks in two areas of the western Mediterranean Sea. **Marine Biology**, en revisión.

## **CAPÍTULO 2.2: Condriactos poco comunes y amenazados en el Mediterráneo noroccidental**

### **SUBCAPÍTULO 3: Análisis del rol ecológico de la comunidad de elasmobranquios poco comunes y amenazados del Mediterráneo occidental**

La existencia de deficiencias en los datos sobre la ecología básica de especies de elasmobranquios poco comunes y amenazados es un condicionante para poder evaluar su rol ecológico en los ecosistemas marinos. En este tercer capítulo se describe la ecología trófica y rol ecológico (composición de la dieta y nivel trófico) de un total de 22 elasmobranquios poco comunes y amenazados (2 Carcharhiniformes, 1 Hexanchiformes, 1 Lamniformes, 3 Myliobatiformes, 6 Rajiformes, 6 Squaliformes y 3 Torpediniformes) en el oeste del Mar Mediterráneo. Para obtener una visión general de la ecología trófica de estas especies se combinaron los resultados de tres metodologías complementarias: análisis de contenido estomacal, análisis de isótopos estables y una revisión bibliográfica de toda la información trófica de estas especies en el Mar Mediterráneo.

Este tercer capítulo se encuentra publicado:

**Barría C.**, Coll M., Navarro J. (2015). Unravelling the ecological role and trophic relationships of uncommon and threatened elasmobranchs in the western Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series* 539, 225-240.

### **SUBCAPÍTULO 4: Descripción morfológica de condriictios abundantes y amenazados del noroeste del Mar Mediterráneo**

La riqueza de condriictios en el Mediterráneo es muy elevada. Sin embargo, actualmente este grupo de depredadores marinos se encuentra en peligro, con muchas especies con claras regresiones poblacionales y otras consideraras muy raras y amenazadas. Como resultado, la necesidad de incrementar la información básica de la biología y ecología de estas especies es vital para poder evaluar su estado actual y poder predecir el futuro de las mismas. El objetivo de este cuarto capítulo es describir los parámetros morfológicos básicos en el máximo número de condriictios en el noroeste del Mar Mediterráneo. Esta información es básica para describir la taxonomía, la dinámica poblacional de estas especies y para poder evaluar el rol ecológico y tendencias futuras de los condriictios en la zona de estudio.

Este cuarto capítulo se encuentra publicado:

**Barría C.**, Navarro J., Coll M., Fernández-Arcaya U., Sáez-Liante R. (2015). Morphological parameters of abundant and threatened chondrichthyans of the northwestern Mediterranean Sea. *Journal of Applied Ichthyology* 31, 114-119.

### **SUBCAPÍTULO 5: Hábitos tróficos a corto y largo plazo en *Dalatias licha*, una especie de tiburón de profundidad casi amenazada en el Mar Mediterráneo.**

El número de trabajos realizados con especies de tiburones de profundidad es muy reducido. Sin embargo su rol ecológico puede ser muy importante debido a que muchos de ellos son depredadores. En este capítulo el objetivo es investigar los hábitos tróficos y nivel trófico del tiburón carocho o *Dalatias licha* en el Mediterráneo occidental, en diferentes escalas temporales y a través de dos técnicas analíticas complementarias: el análisis de contenido estomacal y el análisis de isótopos estables en dos tejidos diferentes.

Este quinto capítulo se encuentra publicado:

Navarro J., López L., Coll M., **Barría C.**, Sáez-Liante R. (2014). Short- and long-term importance of small sharks in the diet of the rare deep-sea shark *Dalatias licha*. *Marine Biology* 161,1697-1707.

En el **Anexo 2** se recopilan los artículos originales que ya han sido publicados fruto de la presente tesis doctoral (3 artículos publicados). Además, en el **Anexo 3** se presentan otras publicaciones en revistas científicas en las que el autor de la presente tesis doctoral participó como autor y que muestran relación con la temática estudiada.



# Informe de los Supervisores





El Dr. Joan Navarro Bernabé y la Dra. Marta Coll Montón, directores de la Tesis Doctoral titulada *Ecología trófica de tiburones y rayas en ecosistemas explotados del Mediterráneo noroccidental*, certifican que el trabajo presentado en esta tesis ha sido llevado a cabo en su totalidad por Claudio Barría Oyarzo y garantizan su derecho a defender esta tesis frente a un comité científico.

Como supervisores nosotros hemos participado en el diseño, guía y correcciones de los manuscritos y capítulos escritos por el candidato a Doctor Claudio Barría Oyarzo. Además certificamos que ninguno de los manuscritos presentados en esta Tesis ha sido utilizado como parte de otra Tesis Doctoral. La contribución del candidato en cada manuscrito se detalla a continuación:

Subcapítulo 1: *Quantifying the trophic habits of an abundant shark in the northwestern Mediterranean Sea using an isotopic non-lethal approach.*

**Barría C.**, Navarro J., Coll M. (2017).

*Estuarine, Coastal and Shelf Science*, en revisión. Factor de impacto 2015: 2,355

El candidato doctoral Claudio Barría ha participado en el diseño del estudio, en el análisis de los datos y en la redacción de este manuscrito.

Subacítulo 2: *Consistency in the feeding strategies of four sympatric sharks in two areas of the western Mediterranean Sea.*

**Barría C.**, Navarro J., Coll M. (2017).

*Marine Biology*, en revisión. Factor de impacto 2015: 2,375

El candidato doctoral Claudio Barría ha participado en el diseño del estudio, en el análisis de los datos y en la redacción de este manuscrito.

Subcapítulo 3: *Unravelling the ecological role and trophic relationships of uncommon and threatened elasmobranchs in the western Mediterranean Sea.*

**Barría C.**, Coll M., Navarro J. (2015).

*Marine Ecology Progress Series* 539, 225-240. Factor de impacto 2015: 2,361

El candidato doctoral Claudio Barría ha participado en el diseño del estudio, en el análisis de los datos y en la redacción de este manuscrito.

Subcapítulo 4: *Morphological parameters of abundant and threatened chondrichthyans of the northwestern Mediterranean Sea.*

**Barría C.**, Navarro J., Coll M., Fernández-Arcaya U., Sáez-Liante R. (2015).

*Journal of Applied Ichthyology* 31, 114-119. Factor de impacto 2015: 0,786

El candidato doctoral Claudio Barría ha participado en el diseño del estudio, en el análisis de los datos y en la redacción de este manuscrito.

Subcapítulo 5: *Short- and long-term importance of small sharks in the diet of the rare deep-sea shark *Dalatias licha*.*

Navarro J., López L., Coll M., **Barría C.**, Sáez-Liante R. (2014).

*Marine Biology* 161,1697-1707. Factor de impacto 2015: 2,375

El candidato doctoral Claudio Barría ha participado en el análisis de los datos y en la redacción del este manuscrito.

Barcelona, Junio 2017

Dr. Joan Navarro Bernabé  
 Instituto de Ciencias del Mar, Consejo  
 Superior de Investigaciones Científicas

Dr. Marta Coll Montón  
 Instituto de Ciencias del Mar, Consejo  
 Superior de Investigaciones Científicas

# **CAPÍTULO 2**

# **RESULTADOS**



# **CAPÍTULO 2.1**

## **Condrictios abundantes en el Mediterráneo noroccidental**



# 2.1

## Subcapítulo 1

*Quantifying the trophic habits of an abundant shark in  
the northwestern Mediterranean Sea using an isotopic  
non-lethal approach*

**Cuantificando los hábitos tróficos de un tiburón  
abundante en el noroeste del Mar Mediterráneo a  
través de una aproximación no letal**





**Quantifying the trophic habits of an abundant shark in the  
northwestern Mediterranean Sea using an isotopic non-lethal  
approach**

Claudio Barría<sup>a,\*</sup>, Joan Navarro<sup>a,b</sup>, Marta Coll<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC), Passeig Marítim de la Barceloneta, 37-49,  
08003 Barcelona, Spain;

<sup>b</sup> Department of Conservation Biology, Estación Biológica de Doñana (EBD-CSIC),  
Avda. Américo Vespucio s/n, Sevilla 41092, Spain

En revisión en *Estuarine, Coastal and Shelf Science*

## Abstract

---

Studying the feeding ecology of an organism is essential to understanding its ecological role in the ecosystem. Although the small-spotted catshark (*Scyliorhinus canicula*) is widely studied, most feeding studies have been conducted using invasive techniques, such as the analysis of stomach contents. Moreover, information from the Mediterranean Sea is surprisingly scarce and not up to date. Here, we studied the feeding ecology of the small-spotted catshark in the northwestern Mediterranean Sea using stable isotopes (nitrogen and carbon isotopic values) from blood samples, with individuals released alive in the area of capture after sampling. Results reveal a diet mainly composed of euphausiids, with sex and size variations. Results confirm the ecological role of the small-spotted catshark as a mesopredator, which holds a trophic position similar to skates and rays in the study area, but lower than the other demersal and pelagic sharks analysed. The trophic behaviour of the small-spotted catshark indicates its high trophic plasticity, which could allow this species to thrive in highly exploited environments. Our methodological approach, which did not damage the target species, presents new possibilities for conducting ecological studies with other elasmobranchs in the Mediterranean Sea, a highly exploited area that hosts many threatened and rare species.

## Resumen

---

El estudio de la ecología alimentaria de un organismo es esencial para comprender su papel ecológico en el ecosistema. A pesar de que la pintarroja (*Scyliorhinus canicula*) ha sido ampliamente estudiada, la mayoría de los estudios de alimentación se han realizado utilizando técnicas invasivas, como el análisis del contenido estomacal. Además, la información del Mar Mediterráneo es sorprendentemente escasa y no se encuentra actualizada. En este estudio se investigó la ecología trófica de la pintarroja en el noroeste del Mediterráneo usando isótopos estables de muestras de sangre (valores isotópicos de nitrógeno y carbono) en individuos capturados y liberados vivos. Los resultados revelaron una dieta compuesta principalmente de eufáusidos, que varió según el sexo y el tamaño de los animales. Los resultados confirman el papel ecológico de la pintarroja como un mesopredador, con una posición trófica similar a las rayas bentónicas del área de estudio, pero menor que los demás tiburones demersales y pelágicos analizados. El comportamiento trófico de la pintarroja indica su alta plasticidad, lo que le podría permitir mantener sus abundancias en zonas altamente explotadas. Nuestro enfoque metodológico no letal abre nuevas posibilidades para realizar estudios ecológicos con otros elasmobranquios en el Mar Mediterráneo, un área altamente explotada que alberga muchas especies poco comunes y amenazadas de extinción.

## Introduction

Investigating the trophic ecology of an organism is essential to understanding its ecological role in the ecosystem. Among marine predators, sharks are an important component of marine ecosystems (Heithaus et al. 2008, Ferretti et al. 2010). They frequently play a predatory role and their removal affects the structure and functioning of marine ecosystems (Stevens et al. 2000, Baum et al. 2003). Sharks present a large variety of ecological strategies and feeding behaviour and their ecological roles vary between species and regions (Cortés 1999, Simpfendorfer et al. 2001). The Mediterranean Sea is an area of great diversity for these marine predators (Coll et al. 2010). However, many Mediterranean shark species have declined as a consequence of the degradation and loss of habitats or due to the direct impacts of fishing (Aldebert 1997, Ferretti et al. 2008, Coll et al. 2010, Navarro et al. 2016). Currently, around 49% of the Mediterranean sharks are considered threatened by the regional assessment of the International Union for the Conservation of Nature (Abdul Malak 2011).

Despite these declines, there are shark species in the Mediterranean Sea that are more resilient to the impact of human activities and that persist in highly impacted areas (Aldebert 1997, Navarro et al. 2016). This is the case of the small-spotted catshark (*Scyliorhinus canicula*), probably one of the most abundant sharks in the Mediterranean Sea and Eastern North Atlantic (Compagno 1984). However, recent stock assessments from the Ligurian and Tyrrhenian Seas have indicated that the fishing mortality of this species is currently greater than the mortality ensuring a maximum sustainable yield (Serena et al. 2014, GFCM 2015). Therefore, a shift in its conservation status may be underway.

Despite the relatively high abundance of the small-spotted catshark, accurate information about the feeding ecology of this species, and in some areas in particular such as the western Mediterranean Sea, is relatively scarce (Macpherson 1981, Valls et al. 2011). Previous information from diet studies conducted in the Mediterranean Sea and the Atlantic Ocean indicates that this species is an opportunistic predator that exploits a wide range of benthic crustaceans and demersal fish (Lyle 1983, Olaso et al. 1998, Valls et al. 2011, Mnasri et al. 2012). Although the small-spotted catshark also

preys on fin-fish, the importance of crustaceans in its diet appears to vary spatially and ontogenetically (Lyle 1983, Valls et al. 2011). The small-spotted catshark is a mid-level predator and can be preyed upon by other sharks, such as the kitefin shark *Dalatias licha* (Navarro et al. 2014b, Barría et al. 2015a). It generally has a low commercial value and is marginally marketed for human consumption in some areas of the Mediterranean Sea, including Turkey and Spain (Basusta et al. 2005). Because the small-spotted catshark is the most abundant demersal shark in the Mediterranean Sea, it is fundamental to advance our understanding of its ecological role.

The trophic ecology of elasmobranchs has traditionally relied on stomach content analysis (Cortés 1999, Stergiou & Karpouzi 2002). Although this type of analysis provides high levels of taxonomic resolution, it requires dead individuals. Sacrificing individuals of an abundant species will not have a strong effect on a population (Creed Jr & Thigpen III 2007). However, for species that are rare, endangered or threatened, lethal techniques are not recommended, as is the case for many elasmobranchs. As an alternative, non-lethal methodologies based on stable isotopes of nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) and carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) performed on particular animal tissues, such as blood or fins, have been powerful tools to study different aspects of the feeding ecology of marine predators (Layman et al. 2012, Shiffman et al. 2012, Tilley et al. 2013).  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values are indicators of the consumers' trophic positions and dietary sources of carbon, respectively (Layman et al. 2012). This is based on the fact that  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values are transformed from dietary sources to consumers in a predictable manner and integrate the diet of the consumer over a longer time period (Shiffman et al. 2012, Caut et al. 2013). In addition, by combining stable isotope values for consumers with those of their potential prey, isotopic mixing models can be applied to interpreting isotopic values by estimating the relative contribution of each prey item to the diet of the consumer (Parnell et al. 2010).

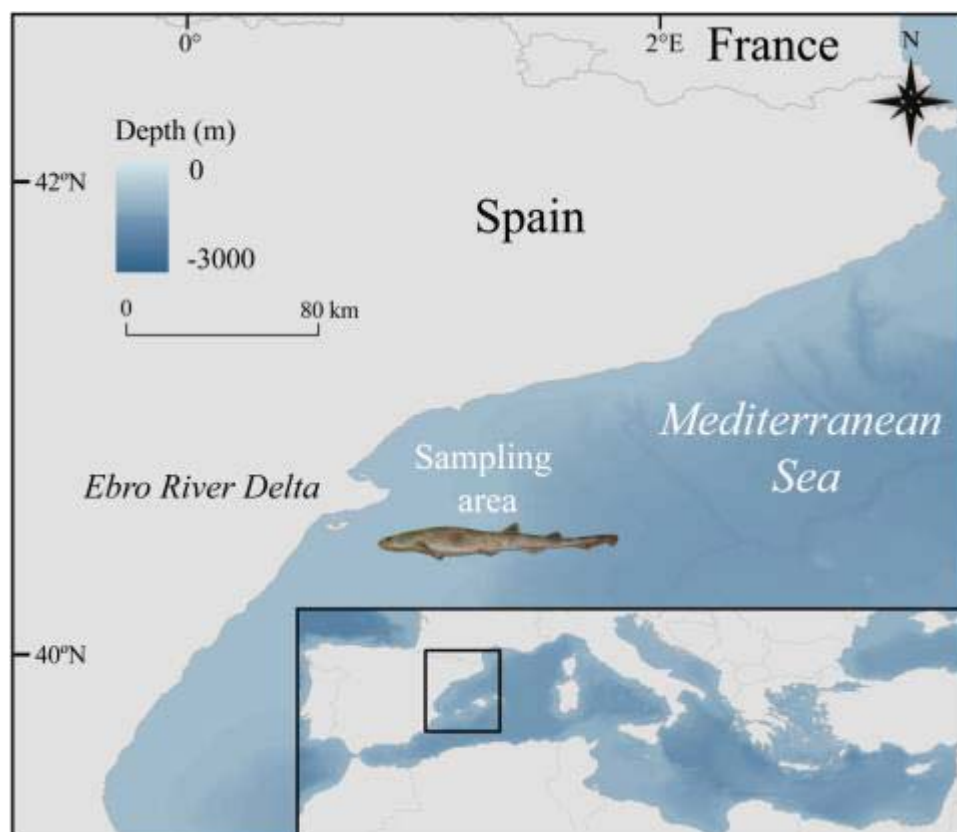
In this study, the main objective was to examine the trophic ecology of the small-spotted catshark in the north-western Mediterranean Sea using stable isotope analyses on blood samples obtained from free-living individuals. Specifically, we investigated whether small-spotted catsharks showed age- (juveniles vs. adults) and sex- (male-

female) related diet differences. To evaluate the ecological role of this species in relation to other elasmobranchs living in the area, we compared the isotopic values of the small-spotted catshark to published isotopic information in other species.

## Materials and methods

### *Study area and sampling procedure*

The present study was conducted in the northwestern Mediterranean Sea (Catalan Sea; Fig. 1). This is a relatively high productive area in the Mediterranean due to the combination of the organic matter contributions from the Ebro River and the effect of the Liguro-Proveçal-Catalan current along the continental slope (Salat 1996). This area is also highly impacted by habitat degradation and human activities, such as fishing (Coll et al. 2012, Navarro et al. 2015).



**Figure 1.** Map of the study area (northwestern Mediterranean Sea) indicating the sampling area.

During July of 2013, a total of 62 small-spotted catshark (*Scyliorhinus canicula*) individuals were caught in the study area during an experimental demersal fishing cruise (held under the ECOTRANS project; Institute of Marine Sciences ICM-CSIC, Spain). Once caught, the individuals were kept in tanks with a continuous flow of seawater and were sampled within 1 hour after capture. The body length ( $\pm 0.1$  cm), body mass ( $\pm 0.1$  g) and sex (visually examining external reproductive organs) were recorded for each individual. The age of each sampled small-spotted catshark was classified based on their total body length (TL) as juveniles (TL < 37 cm) and adults (TL  $\geq$  37 cm) (Leloup & Olivereau 1951). For each individual, we extracted 0.3 ml of blood from the caudal region using 0.5 ml syringes and immediately we separated the red cells from the plasma fraction by centrifugation. The red cells were frozen at  $-70^{\circ}$  C until isotopic determination. After blood sampling and body size measurements, each individual was returned to the water tank for 30 minutes and released alive in the area of capture. The total length of the small-spotted catsharks sampled ranged from 17 cm to 50.5 cm; 32 of them were males and 30 were females (Table 1).

**Table 1.** Number of individuals sampled, mean and standard deviation of total body length (cm) and isotopic values of small-spotted catshark from the northwestern Mediterranean Sea.

Size	n	Body length (cm)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
Juvenile male	18	31.79 $\pm$ 6.29	7.73 $\pm$ 0.47	-19.44 $\pm$ 1.67
Adult male	14	46.21 $\pm$ 1.99	8.73 $\pm$ 0.58	-18.38 $\pm$ 0.78
Juvenile female	16	30.13 $\pm$ 3.28	7.63 $\pm$ 0.33	-19.07 $\pm$ 0.67
Adult female	14	41.05 $\pm$ 3.24	8.19 $\pm$ 0.34	-19.01 $\pm$ 0.67

### ***Stable isotope analyses and isotopic mixing model***

Blood samples were subsequently freeze-dried and powdered and 0.28 to 0.33 mg of each sample was packed into tin capsules. Isotopic analyses were performed at the *Laboratorio de Isótopos Estables* of the *Estación Biológica de Doñana* at CSIC (Spain). Samples were combusted at  $1020^{\circ}\text{C}$  using a continuous flow isotope ratio mass



spectrometry system by means of a Flash HT Plus elemental analyser coupled to a Delta-V Advantage isotope ratio mass spectrometer via a CONFLO IV interface (Thermo Fisher Scientific). The isotopic composition was reported in the conventional delta ( $\delta$ ) per mil notation (‰), relative to Vienna Pee Dee Belemnite ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and atmospheric  $\text{N}_2$  ( $\delta^{15}\text{N}$ ). Replicate assays of standards routinely inserted within the sampling sequence indicated analytical measurement errors of  $\pm 0.1\text{‰}$  and  $\pm 0.2\text{‰}$  for  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ , respectively. The standards used were EBD-23 (cow horn, internal standard), LIE-BB (whale baleen, internal standard) and LIE-PA (razorbill feathers, internal standard). These laboratory standards were previously calibrated with international standards supplied by the International Atomic Energy Agency (IAEA, Vienna). To avoid potential interference from the chemical treatment to remove urea content, we did not remove the urea from the tissues. Because all samples showed a C:N ratio lower than 3.5‰ we did not correct the  $\delta^{13}\text{C}$  values to account for the presence of lipids in muscle samples (Logan et al. 2008).

To interpret the isotopic values of each species from a trophic point of view, we applied the SIAR Bayesian isotopic mixing model (Stable Isotope Analysis in R, 4.1.3; Parnell et al. 2010). The SIAR model estimates the potential contribution of each prey in the diet of the consumer, in our case based on the blood isotopic values of small-spotted catshark and its potential prey grouped taxonomically (Table 2).

**Table 2.** Sample size (n), mean and standard deviation of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of the potential prey of small-spotted catshark sampled in the northwestern Mediterranean Sea.

Species	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
<b>REPTANTIA</b>			
<i>Dardanus arrosor</i>	3	-17.89±0.33	9.66±0.25
<i>Munida intermedia</i>	3	-18.31±0.54	6.38±0.83
<i>Munida rutllanti</i>	3	-18.48±0.31	6.59±0.24
<i>Pagurus prideaux</i>	3	-17.38±0.33	8.56±0.23
<i>Goneplax rhomboides</i>	3	-18.34±1.32	8.29±0.48
<i>Liocarcinus depurator</i>	3	-18.32±0.16	8.30±0.48
<i>Macropipus tuberculatus</i>	3	-18.49±0.69	7.44±0.16
<i>Macropodia longipes</i>	3	-17.81±0.57	6.47±0.26

<i>Medorippe lanata</i>	3	-17.77±0.27	9.12±0.20
<i>Monodaeus couchii</i>	1	-21.4	6.44
EUPHAUSIACEA			
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	3	-20.55±0.24	-5.01±0.31
CEPHALOPODA			
<i>Sepietta oweniana</i>	3	-19.41±0.25	8.32±0.43
<i>Rossia macrosoma</i>	3	-18.95±0.89	7.98±1.78
<i>Sepiolo affinis</i>	3	-19.43±0.26	8.82±1.00
FISHES			
<i>Capros aper</i>	3	-20.15±0.26	8.46±0.39
<i>Cepola macrophthalma</i>	3	-20.42±0.05	8.14±0.04
<i>Engraulis encrasicolus</i>	10	-18.97±0.17	8.09±0.33
<i>Gadiculus argenteus</i>	3	-19.43±0.13	8.85±0.69
<i>Lepidorhombus boscii</i>	3	-19.11±0.39	8.10±0.71
<i>Lepidorhombus whiffiagonis</i>	1	-20.13	8.86
<i>Spicara smaris</i>	3	-19.15±0.57	9.58±1.04
<i>Symphurus nigrescens</i>	2	-18.74±0.30	10.00±0.59
<i>Trachurus trachurus</i>	10	-19.12±0.11	9.13±0.19
NATANTIA			
<i>Alpheus glaber</i>	3	-17.97±0.84	7.82±0.24
<i>Chlorotocus crassicornis</i>	3	-19.71±0.63	6.99±0.47
<i>Pasiphaea sivado</i>	3	-19.47±0.27	6.63±0.63
<i>Plesionika antigai</i>	3	-19.34±0.37	7.20±0.27
<i>Processa canaliculata</i>	3	-19.14±0.14	7.75±0.36
<i>Solenocera membranacea</i>	4	-18.35±0.64	8.46±0.74
POLYCHAETA			
<i>Aphrodita aculeata</i>	3	-17.03±0.55	8.38±1.74

This model runs in the free software R (R Development Core Team 2009) and allows the inclusion of sources of uncertainty in the data, in particular the variability in the stable isotope ratios of the predator and the potential prey (Parnell et al. 2010). To develop the SIAR model, values of the potential prey were taken from a reference isotopic library (corrected mathematically for lipid content) that contains up to 128 species collected in the same study area during the same experimental demersal fishing cruise (ECOTRANS project; Barría et al. 2015). The main potential prey (Table 2) were selected according to the information gathered from studies conducted previously by Valls et al. (2011) and Macpherson (1981) in the northwestern Mediterranean (Table 3).

**Table 3.** Main prey species from the diet of small-spotted catshark reported in previous studies conducted in the northwestern Mediterranean Sea.

Index	Main prey species	References
%F; %V; %IRI	Euphausiacea unid., <i>Meganyctiphanes norvegica</i> , Teleostea unid., Pleuronectidae, <i>Cepola macrophthalmia</i> , Polychaeta unid., Paguridae, Brachyura unid., <i>Processa</i> sp., Natantia sp., Cephalopoda unid.	Valls et al., 2011 (Balearic Islands)
%W	<i>Micromesistius poutassou</i> , <i>Alpheus glaber</i> , <i>Gadiculus argenteus</i> , <i>Meganyctiphanes norvegica</i> , <i>Pasiphaea sivado</i> , <i>Engraulis encrasicolus</i> , <i>Sepietta oweniana</i>	Macpherson, 1981 (NW Mediterranean)

We used different tissue discrimination factors from each prey type experimentally estimated for the nursery catshark (*Scyliorhinus stellaris*), a closely related species (Caut et al. 2013). Specifically, the tissue discrimination factors (mean  $\pm$  standard deviation) used were: Annelida 1,  $\delta^{13}\text{C} = 2.74 \pm 0.02\text{‰}$  and  $\delta^{15}\text{N} = 1.38 \pm 0.21\text{‰}$  for Polychaeta; Mollusca,  $\delta^{13}\text{C} = 2.62 \pm 0.04\text{‰}$  and  $\delta^{15}\text{N} = 2.12 \pm 0.13\text{‰}$  for Cephalopoda; Caridea,  $\delta^{13}\text{C} = 2.75 \pm 0.02\text{‰}$  and  $\delta^{15}\text{N} = 1.01 \pm 0.08\text{‰}$  for Euphausiacea and Natantia; Teleostei,  $\delta^{13}\text{C} = 2.89 \pm 0.01\text{‰}$  and  $\delta^{15}\text{N} = 1.79 \pm 0.07\text{‰}$  for Fishes; and for Reptantia an average between Anomura and Brachyura ( $\delta^{13}\text{C} = 2.79 \pm 0.05\text{‰}$  and  $\delta^{15}\text{N} = 2.14 \pm 0.18\text{‰}$ ) was used.

As a measure of trophic width, we calculated the Bayesian isotopic ellipse area based on the individual isotopic values (Jackson et al. 2011). This metric represents a measure of the total amount of isotopic niche exploited by a particular predator and is thus a proxy for the extent of trophic diversity (or trophic width) exploited by the species considered (high values of isotopic standard ellipse areas indicate high trophic width). Isotopic standard ellipse areas and their overlap were calculated using the routine Stable Isotope Bayesian Ellipses (SIBER; Jackson et al., 2011) incorporated in the SIAR library (Stable Isotope Analysis in R, Parnell et al., 2010).

### ***Statistical analyses***

We tested the effect of sex (female vs. male) and age (juveniles vs. adults) on stable isotope values of the small-spotted catshark using ANOVA tests. The interaction between sex and age was also tested in the model. The assumptions of ANOVA were checked with a Kolmogorov-Smirnov test for normality and a Levene test for homogeneity of variances. All analyses were performed with IBM-SPSS Statistics version 23 statistical software. A significance level of  $p < 0.05$  was used for all tests.

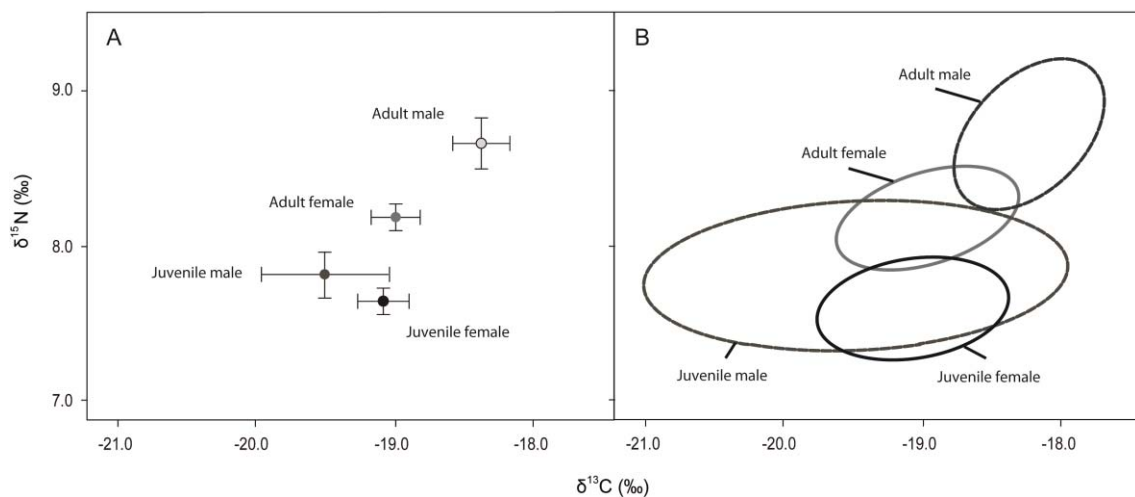
### ***Comparison of the trophic niche of small-spotted catshark with other sympatric elasmobranchs***

To understand the ecological role of the small-spotted catshark in relation to other elasmobranchs, we compared our results with information of sharks and rays coexisting in the same area. Specifically, we compared their trophic position (based on the isotopic values) with published muscle isotopic information of the Selachiformes: Common thresher shark (*Alopias vulpinus*), gulper shark (*Centrophorus granulosus*), Portuguese dogfish (*Centroscymnus coelolepis*), kitefin shark (*Dalatias licha*), tope shark (*Galeorhinus galeus*), bluntnose sixgill shark (*Hexanchus griseus*), angular roughshark (*Oxynotus centrina*), blue shark (*Prionace glauca*), little sleeper shark (*Somniosus rostratus*) and spiny dogfish (*Squalus acanthias*); and the Batoids: Lognosed skate (*Dipturus oxyrinchus*), spiny butterfly ray (*Gymnura altavela*), cuckoo skate (*Leucoraja naevus*), giant devil ray (*Mobula mobular*), common eagle ray (*Myliobatis Aquila*), starry ray (*Raja asterias*), thornback ray (*Raja clavata*), spotted ray (*Raja montagui*), speckled ray (*Raja polystigma*), marbled electric ray (*Torpedo marmorata*), electric ray (*Torpedo nobiliana*) and common torpedo (*Torpedo torpedo*) (Barría et al. 2015a). To standardise the comparison between blood and muscle tissues, the isotopic values of small-spotted catshark were corrected for the difference between blood and muscle isotopic values experimentally estimated by Caut et al. (2013).

## Results

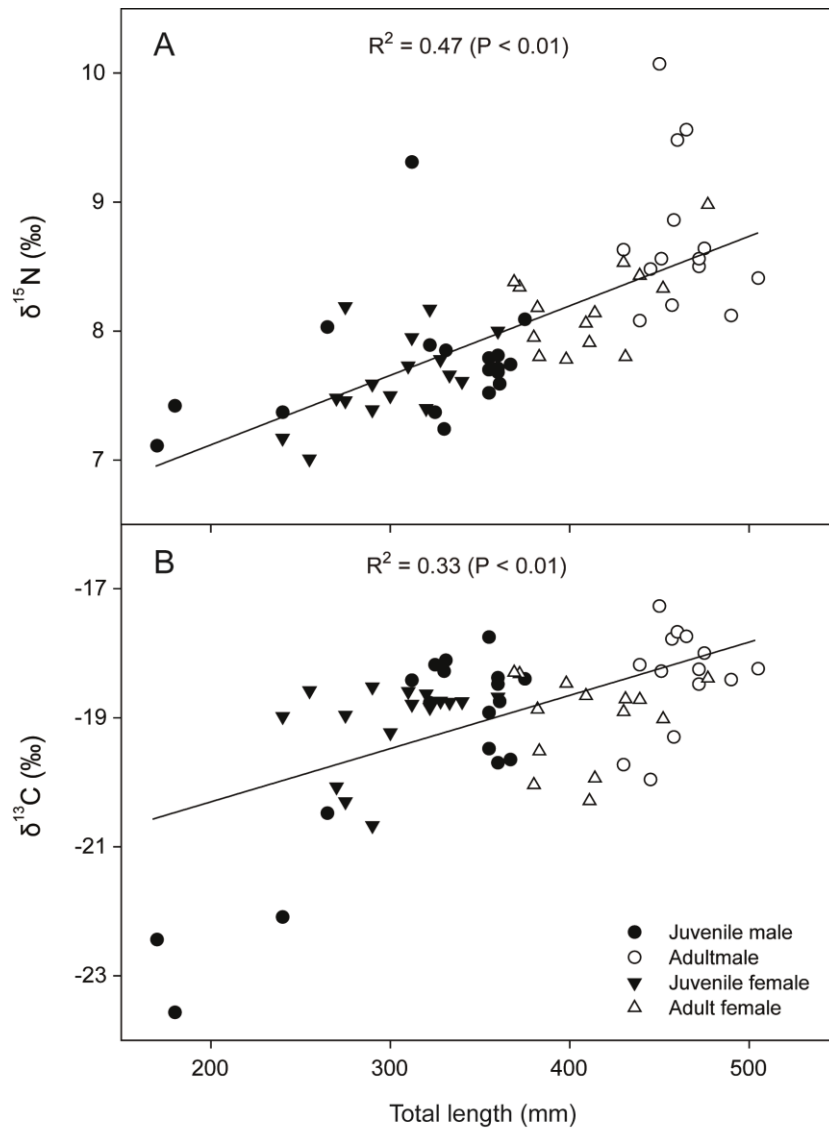
### *Isotopic differences*

$\delta^{15}\text{N}$  values differed significantly between sexes and ages, whereas  $\delta^{13}\text{C}$  values only differed significantly between ages (Tables 1 and 4; Fig. 2A). Adults showed higher  $\delta^{15}\text{N}$  isotopic values than juveniles (Tables 1 and 4; Fig. 2).



**Figure 2.** Mean and standard error of  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values (A) and the standard ellipse areas (B) of small-spotted catshark sampled in the northwestern Mediterranean Sea.

Males showed higher  $\delta^{15}\text{N}$  values than females (Tables 1 and 4; Fig. 2A). Moreover, we found that both  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values showed a positive relationship to body length ( $P < 0.01$ ; Fig. 3).



**Figure 3.** Relationships between  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$  and total length values in small-spotted catshark sampled in the northwestern Mediterranean Sea.

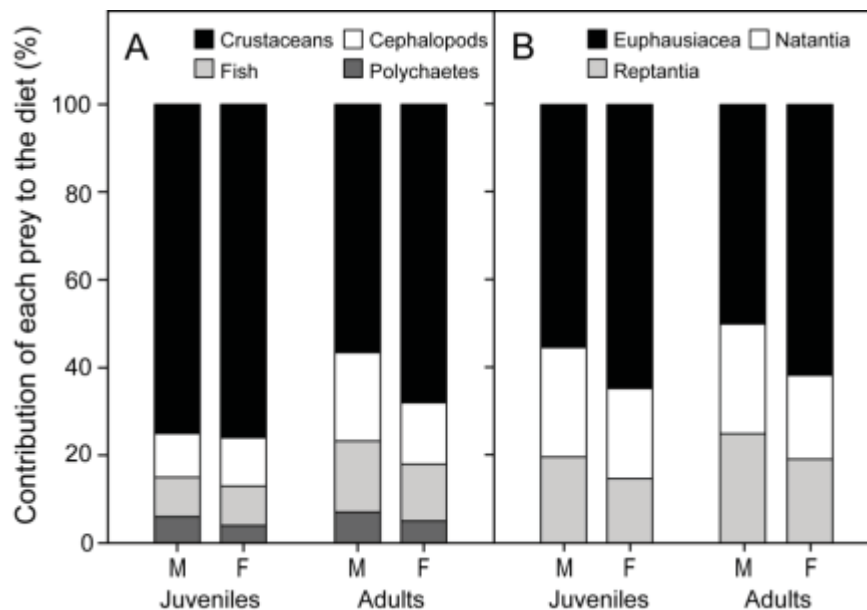
Regarding the standard ellipse areas (SEA; a proxy of the trophic width) and similar to the isotopic values, we found differences between sexes and ages (Fig. 2B). Juvenile ( $\text{SEA}=2.46 \text{ ‰}^2$ ) and adult males ( $1.41 \text{ ‰}^2$ ) showed the widest isotopic niche; whereas the isotopic niche was smaller in juvenile ( $0.72 \text{ ‰}^2$ ) and adult females ( $0.70 \text{ ‰}^2$ ) (Fig. 2).

**Table 4.** Summary of the ANOVA tests examining the variation in blood stable isotopes between sexes (males and females) and ages (juveniles and adults) for small-spotted catsharks sampled in the northwestern Mediterranean Sea.

Parameter	Effect	$F$ [df]	$p$
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	Sex	6.74 <sub>[1,128]</sub>	0.01
	Age	39.06 <sub>[1,60]</sub>	<0.001
	Sex $\times$ age	2.06 <sub>[1,60]</sub>	0.16
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	Sex	0.14 <sub>[1,60]</sub>	0.71
	Age	4.63 <sub>[1,60]</sub>	0.04
	Sex $\times$ age	3.13 <sub>[1,60]</sub>	0.10

### Isotopic mixing model results

The feasible contribution of each potential prey estimated by SIAR models clearly revealed that crustaceans are the most important assimilated prey for the small-spotted catshark, independent of sex and age, followed by cephalopods and fish (Table 5, Fig. 4A).



**Figure 4.** Mean proportional contribution of different prey groups (A) and different crustaceans groups (B) to the diet of small-spotted catshark in the northwestern Mediterranean Sea based on the results of the SIAR model.

Within crustaceans, SIAR outputs indicated that the Euphausiacea group is the most important prey for males and females, and juveniles and adults (Table 5, Fig. 4), followed by the Natantia and Reptantia groups (Table 5, Fig.4B).

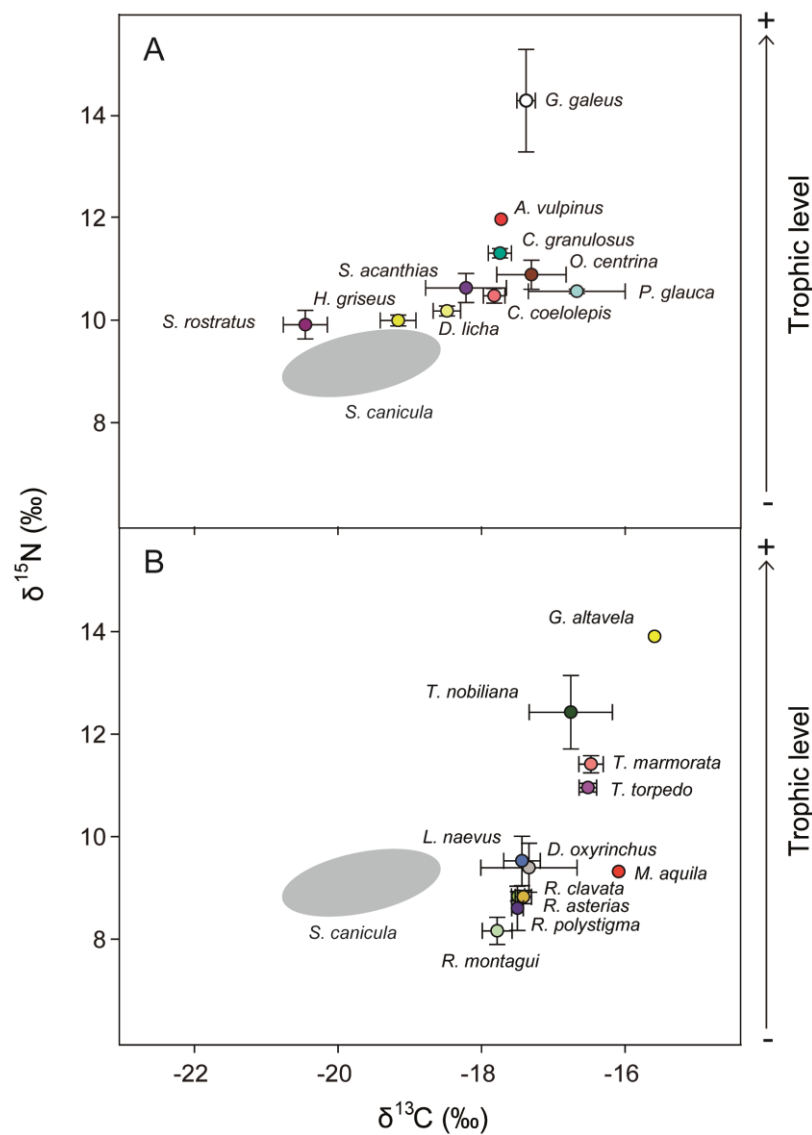
**Table 5.** The relative contribution (%) of the potential prey to the diet of small-spotted catshark from the northwestern Mediterranean Sea estimated with SIAR isotopic mixing models. Contributions are designated as estimated in the low 95% highest density region (hdr), the mean contribution, and the high 95% hdr.

Group	Resources	Low 95% hdr	Mean % contribution	High 95% hdr
Male juvenile				
	Cephalopoda	0	0.10	0.24
	Euphausiacea	0.44	0.54	0.63
	Fishes	0	0.09	0.22
	Natantia	0	0.13	0.33
	Polychaeta	0	0.06	0.18
	Reptantia	0	0.08	0.21
Male adult				
	Cephalopoda	0	0.20	0.40
	Euphausiacea	0.20	0.31	0.42
	Fishes	0	0.16	0.34
	Natantia	0	0.14	0.32
	Polychaeta	0	0.07	0.19
	Reptantia	0	0.11	0.28
Female juvenile				
	Cephalopoda	0	0.11	0.23
	Euphausiacea	0.50	0.58	0.65
	Fishes	0	0.09	0.21
	Natantia	0	0.11	0.27
	Polychaeta	0	0.04	0.12
	Reptantia	0	0.07	0.19
Female adult				
	Cephalopoda	0	0.14	0.29
	Euphausiacea	0.34	0.44	0.52
	Fishes	0	0.13	0.29
	Natantia	0	0.14	0.33
	Polychaeta	0	0.05	0.15
	Reptantia	0	0.10	0.25



### *Isotopic comparison in other sympatric elasmobranch species*

$\delta^{15}\text{N}$  values and trophic level ranged between  $8.20 \pm 0.74\text{‰}$  in the Batoid *R. montagui* and  $14.31 \pm 1.73\text{‰}$  in the Selachiforme *G. galeus* (Fig. 5A and Fig. 5B).  $\delta^{13}\text{C}$  values ranged between  $-20.46 \pm 0.75\text{‰}$  in the Selachiforme *S. rostratus* and  $-15.59\text{‰}$  in the Batoid *G. altavela* (Fig. 5A and Fig. 5B). Regarding small-spotted catshark all of the different sub-groups analysed in this study (males and females, juveniles and adults) were placed in an isotopic niche lower than Selachiformes and similar to the Batoids (Fig. 5A and Fig. 5B).



**Figure 5.** Mean and standard error of  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values of small-spotted catshark from the present study (shaded area) and other sharks (A) and skates and rays (B) from a published study conducted in the northwestern Mediterranean Sea (Barría et al. 2015).

## Discussion

In this study, we present information on the feeding ecology of the small-spotted catshark, for the first time gathered through the analysis of stable isotopes in blood from free-living individuals. Although isotopic methodology in the study of the feeding ecology of sharks is increasing (Hussey et al. 2010b, Shiffman et al. 2012), the use of non-lethal methods such as the analysis of isotopic values in blood is very scarce (Malpica-Cruz et al. 2013, Matich & Heithaus 2014). However, this approach may be very useful for the study of the trophic ecology of threatened or rare elasmobranch species.

In a previous study of the diet of small-spotted catsharks from the western Mediterranean Sea, Macpherson (1981) found that the most important prey were the teleosts, followed by Natantia and euphausiids (Table 3). Three decades later, Valls et al (2011) found that euphausiids were the most important prey followed by Reptantia, polychaetes and teleosts (Table 3). Our isotopic results confirm that the small-spotted catshark is a carnivorous predator and that crustaceans, in particular euphausiids, are especially important in its diet (in agreement with Valls et al., 2011), although fin-fish, cephalopods and polychaetes were also estimated with the SIAR outputs. In the western Mediterranean, crustaceans are generally an important food resource for elasmobranch species present in the continental shelf and slope waters, where the availability of this resource is high. This is the case for the starry ray (*Raja asterias*) and the thornback ray (*Raja clavata*) (Navarro et al. 2013a, Barría et al. 2015a). However, the importance of crustaceans reported in our study contrasts with the results of the study conducted in the western Mediterranean 30 years ago using stomach content analyses, which indicated that fish were the main prey for small-spotted catshark (Macpherson 1981). This difference in the importance of fish in the diet of the species in the past could be due to a decrease in fish abundance in the western Mediterranean as a result of high fishing pressure in recent decades (Coll et al. 2006, Cartes et al. 2013). Moreover, the abundance of crustaceans may explain the current spatial distribution of small-spotted catshark in the western Mediterranean (Navarro et al. 2016).

The diet of small-spotted catshark seems to differ between areas according to prey availability. For example, in the North Sea the small-spotted shark feeds on hermit crabs, cockles and whelks, and in the North Atlantic their main prey are decapod crustaceans (Martinho et al. 2012). In the Mediterranean Sea, according to the results of the present study and Valls et al. (2011), they mainly feed on euphausiids. Small-spotted catsharks have also been described to have the ability to exploit some species present in discards from bottom trawling fishing operations (Olaso et al. 1998, Olaso et al. 2002). Therefore, by showing a wider adaptability of their niche, small-spotted catsharks are probably able to exploit the most abundant resources. This trophic adaptability, in addition to other factors such as their high survivorship when discarded from bottom trawl fisheries (Revill et al. 2005, Rodriguez-Cabello et al. 2005) or their high fecundity (Capapé et al. 2008b), may explain the presence of this species in areas that are highly impacted by fisheries (Navarro et al. 2016). On the contrary, more sensitive sharks may have disappeared from these areas (Revill et al. 2005, Heithaus et al. 2008). One clear example is the reduction of the nursehound (*Scyliorhinus stellaris*), a species closely related to the small-spotted catshark which has virtually disappeared from some highly exploited areas of the western Mediterranean Sea (Maynou et al. 2011, Coll et al. 2014), probably because of its lower trophic plasticity, as well as its larger size and patchy distribution (Ellis et al. 2009).

Despite the fact that the outputs of the isotopic mixing models revealed similar trophic habits for all the sub-groups analysed, we found some isotopic differences between sexes and ages. Specifically, males and adults showed higher  $\delta^{15}\text{N}$  values than females and juveniles, respectively. These sexual and age-related isotopic differences could be related to the differences in the size of the sampled individuals. In fact, we found a clear correlation between isotopic values and body size. This pattern is common in other sharks, such as in the sandbar shark (*Carcharhinus plumbeus*) in the North Atlantic Ocean (Shiffman et al. 2014) and the blue shark in the Indian Ocean (Rabehagaso et al. 2012).

We also found isotopic differences between males and females, probably due to differences in the reproductive requirements in females during the sampling period

(summer) (Wearmouth & Sims 2008), when this species has one of its reproductive peaks in the Mediterranean Sea (Jardas 1972). Differences in the diet between sexes of small-spotted catsharks may also be related to a sexual spatial segregation as previously found in other sharks, such as the spiny dogfish, the kitefin shark and the tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) (Matallanas 1982, Hanchet 1991, Simpfendorfer et al. 2001).

We found a significant relationship between  $\delta^{13}\text{C}$  and size. This could be because larger individuals were feeding in different habitats than small individuals (Heithaus et al. 2013). Juvenile and adult individuals live on different bathymetric strata in the Mediterranean Sea; juveniles inhabit areas below 100-200 m, while in shallower waters the population is composed mainly of adults (D'Onghia et al. 1995, Massutí & Moranta 2003). Ontogenetic shifts in the diet were also observed in our study, where juveniles had a wider trophic spectrum than adults, indicating a more diverse diet. Juveniles probably have a greater range of movement or they tend to be more generalist, feeding on available resources. On the contrary, adult individuals could be staying in the same areas because they need to remain with other adults to reproduce (Sims et al. 2001, Whitney et al. 2004). Furthermore, larger individuals have a greater ability to select high-energy prey, which could explain this ontogenetic change (Cortes et al. 1996, Webber & Cech 1998).

When comparing the trophic niche of small-spotted catshark with other sympatric elasmobranchs, we found that the small-spotted catshark was much closer to Rajiformes skates than to other Selachiformes sharks. The similarity between the small-spotted catshark and skates, such as the starry ray or the thornback ray, could be due to the fact that most mesopredators are generalist species that feed primarily on crustaceans (Navarro et al. 2013a, Barría et al. 2015a). The clear differences between the small-spotted catshark and the other sharks from the western Mediterranean Sea analysed in this study is that these species feed on prey of higher trophic levels (Barría et al. 2015a) and they show highly specialised diets. This is evident in the kitefin shark, which consumes small-sized sharks including small-spotted catshark (Navarro et al. 2014b, Barría et al. 2015a), and the angular roughshark that feeds on egg cases of elasmobranchs (Barrull & Mate 2001, Guallart et al. 2015). Therefore, the small-spotted

catshark and most of the skate species, such as the cuckoo skate, the starry ray or the thornback ray, can be considered mesopredators in our ecosystem; that is, medium-sized and middle-trophic level predators which both is predated upon and predate. Other demersal sharks (e.g., the gulper shark, the Portuguese dogfish, the kitefin shark and the tope shark) and the pelagic sharks (e.g., the common thresher shark, the blue shark from the Western Mediterranean Sea) could be considered top predators (Barría et al. 2015a).

In conclusion, the present study provides, for the first time, information on the diet of the small-spotted catshark in the western Mediterranean Sea using the analysis of stable isotopes in blood, a non-lethal methodology. Results reveal that the small-spotted catshark diet is mainly composed of euphausiids, with subtle sex and size variations. They showed a large trophic plasticity, which may allow this species to live in highly exploited environments. The study confirms the ecological role of the species as a mesopredator in the Western Mediterranean Sea, a role similar to that played by skates and rays. The methodological approach used here to sample the studied individuals without damaging them presents new possibilities for future ecologic studies with threatened or rare elasmobranchs in the Mediterranean Sea.

# 2.1

## Subcapítulo 2

*Consistency in the feeding strategies of four sympatric sharks in two areas of the western Mediterranean Sea*

**Consistencia en la ecología y relaciones tróficas de cuatro tiburones simpátricos en dos zonas en el oeste del Mar Mediterráneo**



# **Consistency in the feeding strategies of four sympatric sharks in two areas of the western Mediterranean Sea**

Claudio Barría<sup>1</sup>, Joan Navarro<sup>1,2</sup>, Marta Coll<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC), Passeig Marítim de la Barceloneta, 37-49,  
08003 Barcelona, Spain;

<sup>2</sup> Department of Conservation Biology, Estación Biológica de Doñana (EBD-CSIC),  
Avda. Américo Vespucio s/n, Sevilla 41092, Spain

En revisión en *Marine Biology*



## Abstract

---

The study of the feeding ecology of marine predators is crucial to understand their ecological roles and advance our knowledge of marine ecosystem functioning, especially in highly human-impacted areas. Here, we examined the trophic ecology of three abundant demersal sharks, the velvet belly lantern shark *Etmopterus spinax*, the blackmouth catshark *Galeus melastomus* and the small-spotted catshark *Scyliorhinus canicula*, and the rare kitefin shark *Dalatias licha* of the western Mediterranean Sea. Data was obtained from two areas with different degree of human impact: in a fishery restricted area (FRA) of the Gulf of Lions and in a highly human-impacted area of the Catalan Sea (non-FRA). We combined analyses of individual stomach contents and stable isotope values from different individuals of each shark species. Specifically our results revealed that *D. licha* is a predator located higher up of the food web, while *G. melastomus*, *E. spinax* and *S. canicula* are located in lower trophic positions. These results confirm that shark species play important and most likely complementary roles as predators in the western Mediterranean Sea. Results also revealed that despite some differences in the diet of the shark species found in the stomach contents, in the long term (isotopic results) the four species showed similar diet habits and similar trophic relationships in both FRA and non-FRA areas. This may be due to the fact that despite efforts to protect the FRA area, the protected area is insufficient to recover the ecosystem. Alternatively, the species chosen in the study may not be good indicators of ecosystem change because they are opportunistic and generalist species, with the exception of *D. licha* which feeds on *G. melastomus* and *E. spinax*. Overall, this study provides new insights into the way in which these sharks exploits trophic resources and contributes to an understanding of their ecological roles within the community.

## Resumen

---

El estudio de la ecología trófica de los depredadores marinos es crucial para comprender su rol ecológico y avanzar en el conocimiento del funcionamiento de los ecosistemas marinos, en especial en zonas altamente explotadas. En este trabajo se analizó la consistencia de la ecología trófica y relaciones interespecíficas de cuatro tiburones abundantes, el carcho *Dalatias licha*, el negrito *Etmopterus spinax*, el olayo *Galeus melastomus* y la pintarroja *Scyliorhinus canicula*, en dos áreas con diferentes grados de impacto humano en el oeste del Mar Mediterráneo: un área con restricción a la pesca dentro del Golfo de León (menor grado de impacto humano) y el Mar Catalán (mayor grado de impacto humano). Los resultados revelaron que a pesar de algunos cambios en la dieta de las especies a partir del análisis del contenido estomacal, a largo plazo (resultados isotópicos) estas especies tienen una dieta similar y sus relaciones tróficas son similares en ambas áreas. *D. licha* es un depredador situado en la parte alta de la red trófica, y tiene una posición trófica similar a otros tiburones demersales del Mar Mediterráneo, mientras que *G. melastomus*, *E. spinax* y *S. canicula* se encuentran en una posición trófica más baja compartiendo este sitio con otros mesopredadores. Estos resultados confirman que las especies de tiburones juegan un papel importante como depredadores en el Mediterráneo occidental y que el manejo de sus poblaciones debe ser una prioridad para la conservación de estas especies.

## Introduction

Sharks are facing declines across many of the world's marine ecosystems, principally due to fishing activity, pollution and habitat degradation (Ferretti et al. 2010). As predators exerting top-down influences on communities, sharks have become the focus of marine ecology research (Myers et al. 2007, Field et al. 2009, Shipley et al. 2017). An important step in the conservation and management of shark populations is to obtain key information about their ecological role, which can be done by studying their feeding habits and trophic interactions. Understanding the trophic relationships of coexisting sharks can indicate whether they share similar ecological niches in the ecosystem and whether they can be considered as a functional unit or should be managed separately (Matich et al. 2011). Although sharks are often classified as top predators, there are important differences in the feeding habits between species (Cortés 1999, Heupel et al. 2014, Barría et al. 2015). While some sharks are considered “generalist species” (wide trophic niche) other sharks are considered “specialists” (narrow trophic niche). Specialist species should be able to access a single resource more effectively, at the expense of accessing a wider range of resources (Gallagher et al. 2015). However, the evolutionary principle of specializing can be a disadvantage given rapid anthropogenic changes in marine ecosystems, especially if the specialist's main prey becomes less abundant in the environment. Conversely, “generalist” species are likely to be less vulnerable to anthropogenic pressures because they have a wider trophic niche (Matich et al. 2011, Gallagher et al. 2015).

The Mediterranean Sea hosts around 76 elasmobranch species and is considered a global hotspot of marine biodiversity (Coll et al. 2010, Abdul Malak 2011). However, many elasmobranchs have declined in abundance across the Mediterranean waters and 50% of them are considered threatened or close to threatened according to the International Union for the Conservation of Nature (Dulvy 2016). Despite this situation, some sharks that are considered relatively abundant could play an important role in structuring ecosystems, such as the velvet belly lantern shark *Etmopterus spinax*, blackmouth catshark *Galeus melastomus* and small-spotted catshark *Scyliorhinus*

*canicula*. Less abundant, but still important, are the kitefin shark *Dalatias licha*. *E. spinax*, *G. melastomus* and *S. canicula*, which are small-sized demersal sharks with a diet based on prey with a low trophic level such as small teleosts, small cephalopods and demersal crustaceans (Carrasson 1992, Neiva et al. 2006, Fanelli et al. 2009, Valls et al. 2011). In contrast, *D. licha* principally exploits other sharks, such as *E. spinax*, *G. melastomus* and *S. canicula* (Macpherson 1980, Navarro et al. 2014b, Barría et al. 2015).

Most of the diet studies available for these species have been conducted in single areas (Fanelli et al. 2009, Valls et al. 2011, Albo-Puigserver et al. 2015, Kousteni et al. 2017) and there are no studies investigating whether the trophic niches and trophic relationships of these four sharks can change due to anthropic impacts, such as fishing pressure. Within the western Mediterranean Sea, the Catalan Sea is characterized by high levels of exploitation with low trophic level fisheries (Coll et al 2006; Lleonart, 1990). Although the Gulf of Lions is one of the most exploited areas in the northwestern Mediterranean Sea (Coll et al. 2012, Micheli et al. 2013), a fishery restricted area (FRA) was created in 2009 in part of the Gulf to reduce human impact and recover the demersal ecosystem (Lleonart et al. 2008). Consequently, the marine ecosystem in this FRA should have a better environmental status than the ecosystem of the Catalan Sea, which has an extensive history of exploitation (Coll et al. 2006, Coll et al. 2008). Comparing the trophic ecology of these species in areas with different degrees of impacts may enable us to describe changes in the community structure.

Most of the diet studies on sharks have been based on stomach content analyses, a method that captures short-term diet information (usually between 1-7 days, Hyslop 1980). Although such data permit high levels of taxonomic resolution, sharks often have empty stomachs and prey that are recovered with this methodology are often skewed towards those that are difficult to digest (Hyslop 1980). For this reason, the use of stable isotopes of carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) and the application of isotopic mixing models have been used as tools complementary to stomach content analysis for a more

integrative study of the feeding ecology of sharks (Shiffman et al. 2012, Hernández-Aguilar et al. 2016, Matich et al. 2017).

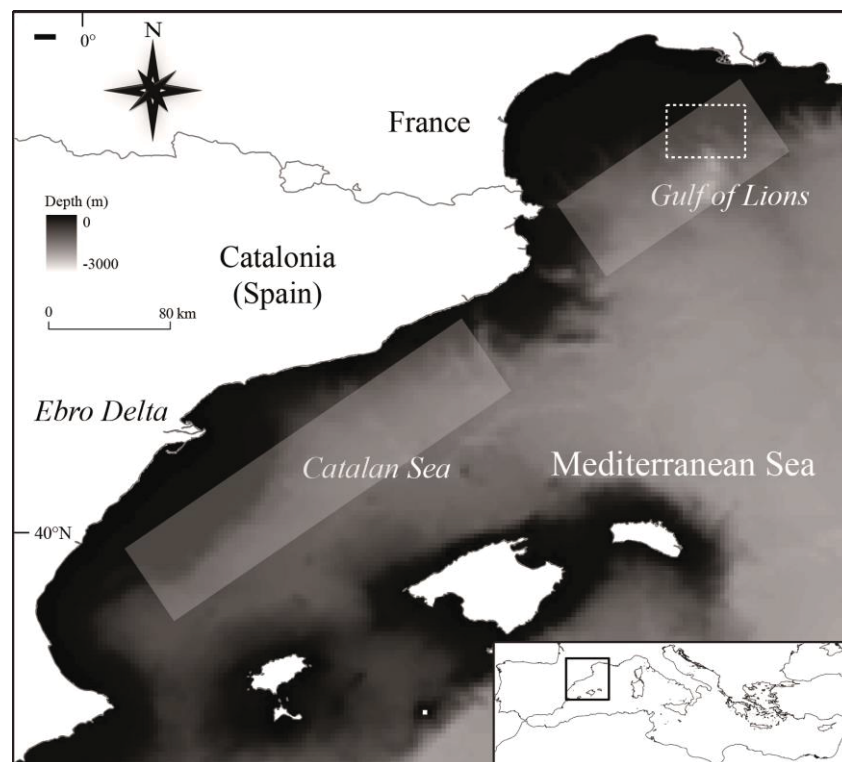
In the present study, we aimed to investigate the feeding habits and trophic relationships (diet overlap/segregation) of four demersal shark species (*E. spinax*, *G. melastomus*, *S. canicula* and *D. licha*) living in sympatry (species cohabiting in the same area) in two different areas of contrasting levels of human impact in the western Mediterranean Sea. Specifically, by combining the use of stomach contents and stable isotopic approaches, we aimed to examine the consistency of the feeding ecology of these four sharks at different temporal scales: in a short-term time frame (~1– 7 days) by using stomach content analysis and in a long-term time frame (~1 year) by analyzing the stable isotope values in muscle (MacNeil et al. 2005). Based on previous diet information of these species and the potential differences in the ecosystem between the two areas (Stergiou & Karpouzi 2002), we expected differences in the trophic habits of species between areas. Trophic specialist species such as *D. licha* should maintain their diet, and generalist species (*E. spinax*, *G. melastomus* and *S. canicula*) should modify their feeding patterns adapting to differences in the available prey between the FRA of the Gulf of Lion and the non-FRA of the Catalan Sea. Finally, to examine the trophic role of these four species in the western Mediterranean, we compared the trophic niche of each species with published trophic information of other sympatric chondrichthyans.

## **Material and Methods**

### ***Study area and sampling procedures***

The present study was conducted in the Catalan Sea and in a FRA located in the Gulf of Lions (western Mediterranean Sea; Fig. 1). Both the Catalan Sea and Gulf of Lions are relatively high productive marine areas in the Mediterranean Sea due to the combination of the Ebro River and the Rhône River discharges, respectively, and the effect of the Liguro-Provencal-Catalan current along the continental slope (Estrada 1996, Salat 1996). Although these two areas are notably impacted by human activities (Coll et al. 2012, Micheli et al. 2013), the sampling locations within the Gulf of Lions were

conducted in a FRA declared by the General Fisheries Commission for the Mediterranean in the year 2009 (Lleonart et al. 2008). This area is located off the Spanish coasts and within the French Ecological Protection Zone and only those Spanish vessels with historical privileges are allowed to fish in this area. Thus, fishing effort has maintained a constant level since 2009 (Massutí et al. 2008, UNEP-MAP-RAC/SPA 2013). The FRA covers an area of 2,051 km<sup>2</sup> and its main objective is to protect very important spawning stocks of several species of fishes that are of paramount importance in the northwestern Mediterranean fisheries.



**Figure 1.** Map of the study area (western Mediterranean Sea) indicating the two sampling area, Catalan Sea and Gulf of Lions (shaded area). FRA area of the Gulf of Lions in dashed line.

### *Sampling procedure*

Adult specimens were captured accidentally by commercial trawlers in the two areas from June to August of 2011 at similar depths (mean  $\pm$  standard deviation=489  $\pm$ 74 m

depth; see Albo et al., 2015). In total, 37 *D. licha* (Gulf of Lions=19; Catalan Sea=18), 58 *E. spinax* (Gulf of Lions=39; Catalan Sea=19), 63 *G. melastomus* (Gulf of Lions=43; Catalan Sea=20) and 40 *S. canicula* (Gulf of Lions=20; Catalan Sea=20) were collected (Table 1). After collection, each individual was immediately frozen on board and stored at  $-20^{\circ}\text{C}$ . From each individual, a sample of muscle was collected for isotopic determination. Total body length (cm) and body mass (g) of each individual were recorded using a fish measuring board ( $\pm 0.1$  cm) and a digital weighing scale ( $\pm 0.001$  g) (Table 1).

**Table 1.** Sampling area, sample size (n), total length, body mass,  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  of *Dalatias licha*, *Etmopterus spinax*, *Galeus melastomus* and *Scyliorhinus canicula* captured in the Western Mediterranean Sea (Catalan Sea=CS and Gulf of Lion=GL).

Species	Area	n	Total length (cm)	Body mass (g)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
<i>Dalatias licha</i>	CS	18	55.84 ± 27.05	1643.01 ± 2402.22	-18.45 ± 1.51	10.33 ± 0.62
	GL	19	37.30 ± 3.72	209.21 ± 93.91	-18.39 ± 0.64	10.03 ± 0.50
<i>Etmopterus spinax</i>	CS	19	19.51 ± 4.50	38.56 ± 27.44	-18.79 ± 0.33	8.97 ± 0.36
	GL	39	23.95 ± 6.04	57.86 ± 58.83	-18.90 ± 0.79	8.38 ± 0.71
<i>Galeus melastomus</i>	CS	20	39.11 ± 17.18	266.03 ± 225.57	-18.02 ± 0.36	8.86 ± 0.74
	GL	43	51.46 ± 4.91	367.22 ± 110.88	-18.03 ± 0.50	8.97 ± 0.38
<i>Scyliorhinus canicula</i>	CS	20	37.91 ± 7.75	201.25 ± 128.62	-18.15 ± 0.25	8.97 ± 0.27
	GL	20	43.27 ± 3.55	256.40 ± 63.27	-18.00 ± 0.34	8.97 ± 0.39



### ***Stomach content determination***

After dissection, each stomach was extracted and weighed with a digital scale ( $\pm 0.01$  g). Each prey found in the stomach was weighed and identified to the lowest taxonomic level possible. Whenever fragments of prey were found, the number of counted individuals was the lowest possible. To avoid potential biases associated with opportunistic feeding while the organisms were being captured, we only considered prey items with some evidence of digestion and we removed all prey found in the teeth and mouth of the studied specimens.

To assess the importance of different prey in the diet, the combined index of relative importance (IRI) of species  $i$  (Pinkas 1971) was calculated as follows:

$$IRI_i = (N_i + W_i) \times FO_i \quad (1)$$

where  $FO_i$  is the frequency of occurrence of prey species  $i$  in relation to the total number of stomachs,  $N_i$  is the contribution by number of prey species  $i$  in relation to the whole contents of the stomach and  $W_i$  is the wet weight of prey species  $i$  in relation to the whole contents of the stomach. The %IRI for each species was divided by the total IRI for all items to obtain the IRI on a percent basis (Cortés 1997). Unidentified preys within each functional group were also included in the estimation of these trophic metrics. A functional group was defined as a collection of organisms with similar suites of co-occurring functional attributes with similar responses to external factors and/or effects on ecosystem processes (De Bello et al. 2010). The vacuity index (%V) was calculated as the percentage of empty stomachs. Diet information of *G. melastomus* and *E. spinax* from the Gulf of Lions had already been quantified by Albo-Puigserver et al. (2015), and in this study the authors classified this information at the functional group level since there was no information at the species level.

### ***Stable isotope analyses***

All muscle samples were subsequently freeze-dried and powdered, and 0.28-0.33 mg of each sample was packed into tin capsules. Isotopic analyses were performed at the Laboratorio de Isótopos Estables of the Estación Biológica de Doñana

([www.ebd.csic.es/lie/index.html](http://www.ebd.csic.es/lie/index.html)). Capsules were combusted at 1020°C using a continuous flow isotope-ratio mass spectrometry system by means of a Flash HT Plus elemental analyzer coupled to a Delta-V Advantage isotope ratio mass spectrometer via a CONFLO IV interface (Thermo Fisher Scientific, Bremen, Germany). The isotopic composition was reported in the conventional delta ( $\delta$ ) per mil notation (‰), relative to atmospheric N<sup>2</sup> ( $\delta^{15}\text{N}$ ) and Vienna Pee Dee Belemnite ( $\delta^{13}\text{C}$ ). Replicate assays of standards routinely inserted within the sampling sequence indicated analytical measurement errors of  $\pm 0.2$  and  $\pm 0.1$  for  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ , respectively. The standards used were: EBD-23 (cow horn, internal standard), LIE-BB (whale baleen, internal standard) and LIE-PA (razorbill feathers, internal standard). These laboratory standards were previously calibrated with international standards supplied by the International Atomic Energy Agency (IAEA, Vienna). Because all samples showed a C:N ratio lower than 3.5‰ we did not correct the  $\delta^{13}\text{C}$  values to account for the presence of lipids in muscle samples (Logan et al. 2008).

### ***Isotopic mixing models***

To estimate the potential contribution of each potential prey group in the diet of sharks we used SIAR Bayesian isotopic mixing models (Stable Isotope Analysis in R, SIAR 4.2; Parnell et al. (2010)) based on their muscle isotopic values and those of their potential prey. The potential prey species were selected according to the dietary importance of the prey species found in the stomach contents and from previously published information from the western Mediterranean Sea (Macpherson 1980, Macpherson 1981, Matallanas 1982, Valls et al. 2011, Navarro et al. 2014b, Barría et al. 2015). We used the isotopic values of the potential prey (see Table 2) from an isotopic library containing 128 demersal and pelagic species collected in the study area (Barría et al. 2015). The diet-tissue discrimination factors used were  $1.95 \pm 0.26\text{‰}$  for  $\delta^{15}\text{N}$  and  $0.49 \pm 0.32\text{‰}$  for  $\delta^{13}\text{C}$  that have been experimentally estimated for sharks (Hussey et al., 2010) and used previously for the studied species (Navarro et al. 2014b, Albo-Puigserver et al. 2015, Barría et al. 2015).

**Table 2.** Sample size (n), mean and standard deviation of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values of the potential prey of *Dalatias licha* (Dlic), *Etmopterus spinax* (Esp), *Galeus melastomus* (Gmel) and *Scyliorhinus canicula* (Scan) from the northwestern Mediterranean Sea.

Species	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	Target shark
<b>CEPHALOPODA</b>				
<i>Abralia veranyi</i>	3	-19.40±0.23	8.93±0.73	Espi;Gmel
<i>Alloteuthis media</i>	3	-19.72±0.25	9.89±0.44	Scan
<i>Illex coindetti</i>	5	-19.28±0.12	7.70±0.26	Gmel
<i>Octopus vulgaris</i>	3	-18.04±1.37	8.62±0.46	Espi
<i>Rossia macrosoma</i>	3	-18.95±0.89	7.98±1.78	Espi;Gmel
<i>Sepietta oweniana</i>	3	-19.41±0.25	8.32±0.43	Dlic;Espi;Gmel;Scan
<i>Sepiola affinis</i>	3	-19.43±0.26	8.82±1.00	Espi;Scan
<b>SHRIMPS</b>				
<i>Aegaeon cataphractus</i>	3	-16.98±0.72	8.94±0.30	Espi;Scan
<i>Aegaeon lacazei</i>	3	-17.30±0.22	8.48±0.34	Espi;Gmel;Scan
<i>Alpheus glaber</i>	3	-17.97±0.84	7.82±0.24	Dlic;Espi;Gmel;Scan
<i>Chlorotocus crassicornis</i>	3	-19.71±0.63	6.99±0.47	Scan
<i>Eusergestes arcticus</i>	3	-19.44±0.46	7.62±0.31	Dlic;Espi;Gmel
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	1	-20.32	4.65	Espi;Gmel;Scan
<i>Pasiphaea sivado</i>	3	-19.47±0.27	6.63±0.63	Dlic;Espi;Gmel;Scan
<i>Plesionika antigai</i>	3	-19.34±0.37	7.20±0.27	Scan
<i>Plesionika edwardsii</i>	3	-18.48±0.34	7.16±0.44	Scan
<i>Plesionika heterocarpus</i>	3	-18.57±0.14	8.09±0.38	Scan
<i>Plesionika gigliolii</i>	3	-18.20±0.03	6.53±0.10	Scan
<i>Processa canaliculata</i>	3	-19.14±0.14	7.75±0.36	Scan
<i>Sergia robusta</i>	3	18.81±0.55	7.43±0.55	Gmel; Scan
<i>Solenocera membranacea</i>	5	-18.35±0.64	8.46±0.74	Scan
<b>TELEOSTEI</b>				
<i>Aphia minuta</i>	3	-19.52±0.15	8.51±0.54	Scan
<i>Arnoglossus rueppelii</i>	3	-19.52±0.33	7.58±0.06	Gmel
<i>Callionymus maculatus</i>	3	-18.84±0.10	8.49±0.31	Scan
<i>Callionymus reticulatus</i>	2	-19.86±0.11	8.43±0.10	Scan
<i>Callionymus reticulatus</i>	2	-19.86±0.11	8.43±0.10	Scan
<i>Capros aper</i>	3	-20.15±0.26	8.46±0.39	Scan
<i>Cepola macrophthalma</i>	3	-20.42±0.05	8.14±0.04	Scan
<i>Chelidonichthys cuculus</i>	3	-19.57±0.16	9.10±0.28	Scan
<i>Conger conger</i>	1	-19.03	9.78	Scan
<i>Deltentosteus quadrimaculatus</i>	3	-17.65±0.92	10.38±0.55	Gmel; Scan
<i>Diplodus vulgaris</i>	3	-17.92±0.62	11.91±0.04	Scan
<i>Engraulis encrasicolus</i>	5	-18.98±0.06	7.84±0.19	Espi;Gmel;Scan
<i>Gadiculus argenteus</i>	3	-19.43±0.13	8.85±0.69	Espi;Gmel;Scan
<i>Gobius niger</i>	2	-18.16±0.02	10.31±0.08	Scan
<i>Lepidorhombus boscii</i>	3	-19.11±0.39	8.10±0.71	Scan

<i>Lepidorhombus whiffiagonis</i>	1	-20.13	8.86	Scan
<i>Lesueurigobius friesii</i>	3	-18-98±0.47	10.13±0.49	Scan
<i>Micromesistius poutassou</i>	3	-19.45±0.10	8.75±0.22	Dlic;Scan
<i>Notoscopelus elongatus</i>	2	-20.62±0.83	8.41±0.20	Dlic;Esp;Gmel
<i>Phycis blennoides</i>	3	-19.72±0.13	9.08±0.17	Dlic;Gmel
<i>Spicara smaris</i>	3	-19.15±0.57	9.58±1.04	Scan
<i>Symphurus nigrescens</i>	2	-18.74±0.30	10.00±0.59	Scan
<i>Trachurus trachurus</i>	5	-19.05±0.06	9.24±0.07	Scan
POLYCHAETA				
<i>Aphrodita aculeata</i>		-17.03±0.55	8.38±1.74	Scan
REPTANTIA				
<i>Dardanus arrosor</i>	3	-17.89±0.33	9.66±0.25	Scan
<i>Goneplax rhomboides</i>	3	-18.34±1.32	8.29±0.48	Espi;Gmel;Scan
<i>Liocarcinus depurator</i>	3	-18.32±0.16	8.30±0.48	Espi
<i>Macropipus tuberculatus</i>	3	-18.49±0.69	7.44±0.16	Espi;Scan
<i>Monodaeus couchii</i>	1	-21.4	6.44	Espi;Gmel;Scan
<i>Munida intermedia</i>	3	-18.31±0.54	6.38±0.83	Scan
<i>Munida rutilanti</i>	3	-18.48±0.31	6.80±0.24	Espi;Scan
<i>Munida tenuimana</i>	1	18.7	6.9±	Espi
<i>Pagurus cuanensis</i>	1	-20.02	7.5	Espi;Gmel
<i>Pagurus excavatus</i>	2	-17.96±0.07	8.94±0.01	Espi;Gmel
<i>Pagurus prideaux</i>	3	-17.38±0.33	8.56±0.23	Espi;Gmel;Scan
SELACHII				
<i>Etmopterus spinax</i>	58	-18.86±0.67	8.57±0.68	Dlic
<i>Galeus melastomus</i>	63	-18.03±0.46	8.93±0.51	Dlic

### ***Trophic niche and trophic structure of the community***

As a measure of trophic width, we calculated the Bayesian isotopic ellipse area (SEAc) and the convex hull area for each species (Jackson et al. 2011). These metrics represent two complementary measures of the total amount of isotopic niche exploited by a predator and are considered to be two proxies for the extent of trophic diversity (or trophic width) exploited by a species (high SEAc or convex hull values indicate high trophic width). SEAc uses multivariate ellipse-based Bayesian metrics, which allow for robust statistical comparisons between data sets with different sample sizes. SEAc and convex hull area were calculated using the routine Stable Isotope Bayesian Ellipses in v.R 4.1.3 (SIBER, Jackson et al. 2011).

For a general approach to the structure of the community in both areas, Layman's metrics were used (Layman et al. 2007): (i)  $\delta^{15}\text{N}$  Range (NR), the distance between the species with the most enriched and most depleted  $\delta^{15}\text{N}$  values; (ii)  $\text{d}^{13}\text{C}$  range (CR), the distance between the species with the most enriched and most depleted  $\text{d}^{13}\text{C}$  values; (iii) mean distance to centroid (CD), the average Euclidean distance of each species to the  $\delta^{13}\text{C}$ – $\delta^{15}\text{N}$  centroid, where the centroid is the mean  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  value for all species in the food web; this metric provides a measure of the average degree of trophic diversity within a food web; (iv) Mean nearest neighbor distance (NND), the mean of the Euclidean distances to each species' nearest neighbor in bi-plot space, and thus a measure of the overall density of species packing; and (v) Standard deviation of nearest neighbor distance (SDNND), a measure of the evenness of species packing in bi-plot space that is less influenced by sample size than NND (Layman et al. 2007). Layman's metrics were estimated using the SIBER routine in R v.4.1.3 (Jackson et al. 2011).

### *Statistical analyses*

Differences in diet based on %W among species were tested using two-way semi-parametric permutation multivariate analyses of variance tests (PERMANOVA tests) on the Bray-Curtis dissimilarity matrix (Anderson et al. 2008). PERMANOVA allows for the analysis of complex designs (multiple factors and their interaction) without the constraints of multivariate normality, homoscedasticity and having a greater number of variables than sampling units than traditional ANOVA tests. The method calculates a pseudo-F-statistic directly analogous to the traditional F-statistic for multifactorial univariate ANOVA models, using permutation procedures to obtain p values for each term in the model (Anderson et al., 2008). PERMANOVA tests were carried out with PRIMER-E v6 software (Anderson et al., 2008). The isotopic values were compared between species and between areas in each species by using multivariate ANOVA tests, after checking for normality with the Kolmogorov-Smirnov test. The analyses were performed with IBM-SPSS Statistics 18.1 v23 statistical software. The significance level used for all tests was  $p < 0.05$ .

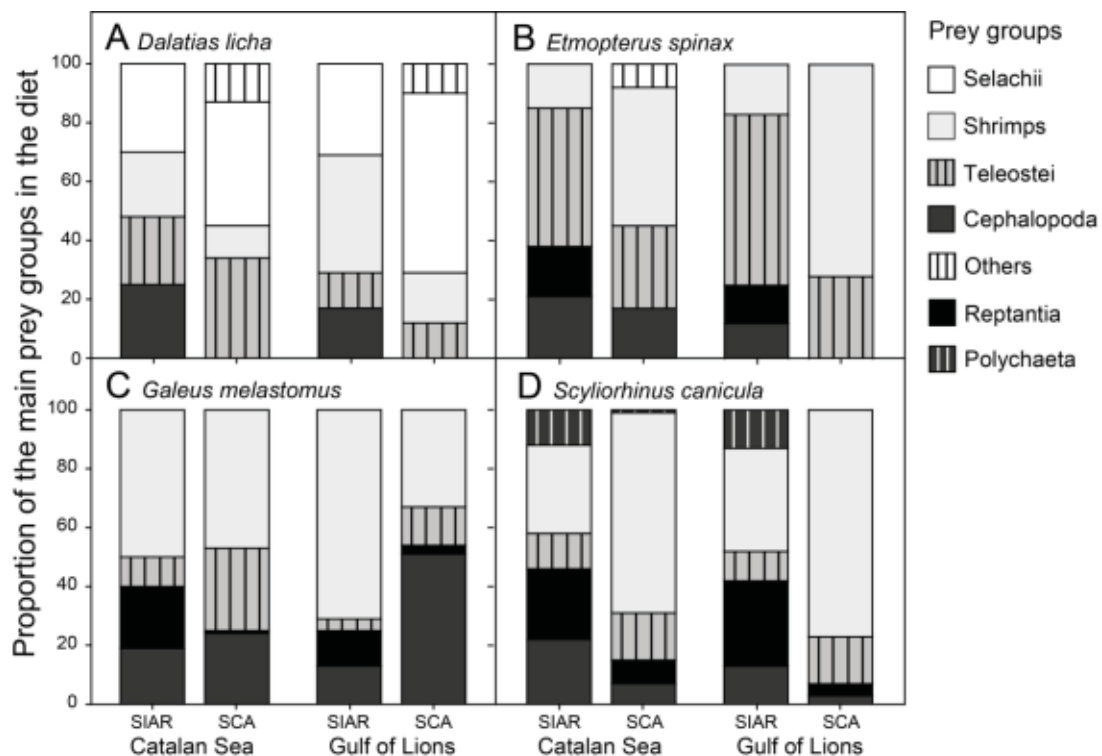
### Comparison of the trophic niche with other chondrichthyans

We compared our results with information from sharks, rays and chimaeras coexisting in the same area. Specifically, we compared their trophic position (based on the isotopic values) with published muscle isotopic information of the Selachiformes, Batoids and Chimaeras (Albo-Puigserver et al. 2015, Barriá et al. 2015).

## Results

### Stomach content results

Stomach contents differed between the four shark species (PERMANOVA tests, pseudo- $F_{3,125} = 4.34$ ,  $p < 0.001$ ) and between areas (pseudo- $F_{1,125} = 3.64$ ,  $p = 0.01$ ; Table 3, Fig. 2), with the interaction species-area being statistically significant (pseudo- $F_{1,125} = 8.02$ ,  $p < 0.001$ ) (Table 3, Fig. 2).



**Figure 2.** Proportion of principal prey groups of each shark species based on stomach content analysis (SCA, index of relative importance) and the proportion of importance of each prey estimated with stable isotope analysis (SIA) mixing models in two areas of study, the Catalan Sea and the Gulf of Lions. (A) *Dalatias licha*, (B) *Etmopterus spinax*, (C) *Galeus melastomus* and (D) *Scyliorhinus canicula*.

The diet of *D. licha* was composed principally of small sharks in both areas, but in the Catalan Sea the second-most common prey was teleosts and in Gulf of Lions it was shrimps (pseudo- $t = 2.38$ ,  $p < 0.001$ , Table 3, Fig. 2). The diet of *E. spinax* and *G. melastomus* was mainly composed of teleosts and shrimps in both areas, however in the Catalan Sea cephalopods were also important (*E. spinax*, pseudo- $t = 2.38$ ,  $p < 0.001$ . *G. melastomus* pseudo- $t = 3.35$ ,  $p < 0.001$ , Table 3, Fig. 2). *S. canicula* fed principally on shrimps and teleosts and no differences between the Catalan Sea and the Gulf of Lions were found (pseudo- $t = 0.98$ ,  $P = 0.39$ , Table 3, Fig. 2).

**Table 3.** Diet composition of *Dalatias licha*, *Etmopterus spinax*, *Galeus melastomus* and *Scyliorhinus canicula* from two areas (Catalan Sea=CS; Gulf of Lion=GL) of the Northwestern Mediterranean Sea. The sample size (n), the vacuity index (%V) and the mean and standard deviation of the total length length (TL) are also indicated for each species and sampling area. Frequency of occurrence (%F) is the percentage of stomachs with a specific type of prey in relation to the total number of stomachs containing food; weight composition (%W), expressed as the percentage contribution of each prey in weight to the whole content; standardized index of relative importance (%IRI=(IRI/ΣIRI)×100), where IRI=%F(%N+%W) and %N is the numeric composition or the percentage of each prey in number to the whole content.

	<i>D. licha</i> (CS)	<i>D. licha</i> (GL)	<i>E. spinax</i> (CS)	<i>E. spinax</i> (GL)	<i>G. melastomus</i> (CS)	<i>G. melastomus</i> (GL)	<i>S. canicula</i> (CS)	<i>S. canicula</i> (GL)
	n = 16; %V = 31.2	n = 14; %V = 57.1	n = 19; %V = 26.3	n = 36; %V = 47.22	n = 20; %V = 0	n = 34; %V = 0	n = 20; %V = 10	n = 20; %V = 0
	T. L. = 55.8±27.1	T. L. = 37.30±3.72	T. L. = 19.51±4.50	T. L. = 22.8±3.1	T. L. = 39.11±17.18	T. L. = 52.9±2.7	T. L. = 37.91±7.75	T. L. = 43.27±3.55
	%IRI	%IRI	%IRI	%IRI	%IRI	%IRI	%IRI	%IRI
POLYCHAETA	0.75						1.11	
<i>Aphrodita aculeata</i>								
Unidentified Polychaeta	0.75						1.11	
CEPHALOPODA			17.29	0.24	24.41	47.26	6.93	
Sepietta sp.							2.99	
Unidentified Cephalopoda			17.29		24.41		3.94	
SHRIMPS (see albo et al 2015)				45.60		30.43		
NATANTIA	10.51	16.51	46.56		46.77		57.81	71.67
<i>Alpheus glaber</i>							18.13	3.49
<i>Aristeus antennatus</i>					1.42			0.61
<i>Pasiphaea sivado</i>					18.40		10.18	
<i>Pasiphaea multidentata</i>					0.49			
<i>Pasiphaea sp.</i>	1.44		24.25		0.81		2.29	2.30
Unidentified Natantia	9.07	16.51	22.31		23.36		27.20	65.28
REPTANTIA					0.62		7.91	4.00
<i>Liocarcinus depurator</i>					0.25			0.69



## Consistency in the feeding strategies of four sympatric sharks

---

<i>Liocarcinus sp.</i>						1.11	1.37
<i>Monodaeus couchii</i>				0.16			
<i>Munida sp.</i>						6.80	1.94
Brachyura indet.				0.21			
OTHER CRUSTACEA	1.45		8.22	0.58			5.98
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>			8.22	0.58		10.51	5.98
<i>Nephrops norvegicus</i>	2.73						
TELEOSTEI	34.33	12.14	27.93	27.63		15.75	15.97
<i>Ceratoscopelus maderensis</i>				0.23			
<i>Echiodon dentatus</i>	0.77						
<i>Engraulis encrasicolus</i>						0.36	3.87
<i>Gadiculus argenteus</i>							1.319
<i>Lepidion lepidion</i>	7.87						
<i>Macrouridae spp.</i>				0.67			
<i>Micromesistius poutassou</i>							0.91
<i>Phycis blennoides</i>						0.55	
<i>Myctophidae spp.</i>			11.83	0.20			
<i>Sardinella aurita</i>						9.81	
Unidentified Teleostei	25.68	12.14	16.10	26.53		5.03	9.87
CHONDRICHTHYANS	42.46	61.34					
<i>Etmopterus spinax</i>	30.98	12.99					
<i>Galeus melastomus</i>	9.06	13.00					
Unidentified Chondrichthyans	2.42	35.34					
OTHERS	9.23						
Unidentified Foraminifera	4.47						
Passeriforme	0.85						
<i>Pyrosoma atlanticum</i>	3.91						
CRABS*				0.24		3.02	

FISH\*

17.79

12.10

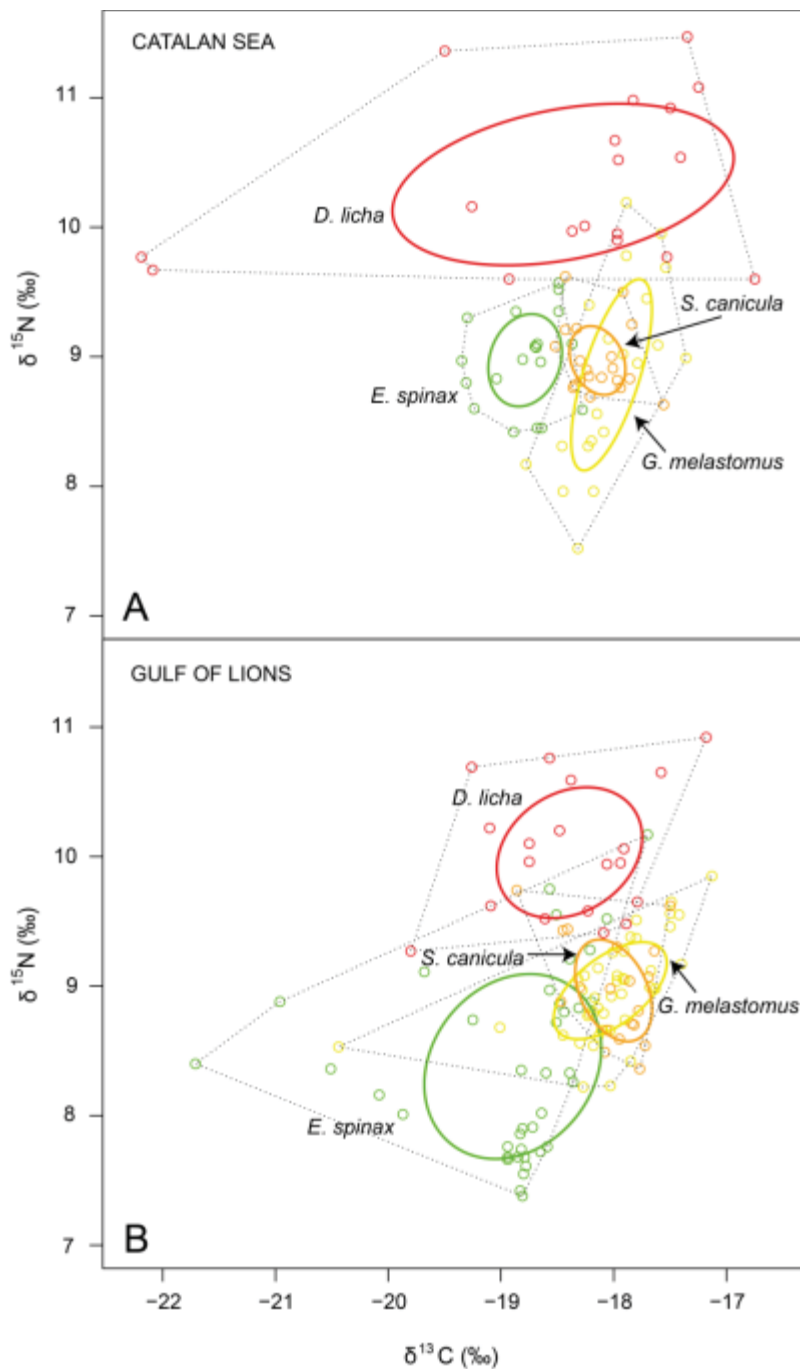
---

\* Based on Albo et al. 2015 results for *G. melastomus* and *E. spinax* from the Gulf of Lions

---

**Stable isotopic results**

$\delta^{13}\text{C}$  values differed between species (pseudo- $F_{3,190} = 15.33$ ,  $p < 0.001$ ; Fig. 3, Table 4) and  $\delta^{15}\text{N}$  values differed between species and between areas (between species, pseudo- $F_{3,190} = 65.12$ ,  $p < 0.001$ ; between areas, pseudo- $F_{3,190} = 6.26$ ,  $p < 0.014$ ; Fig. 3, Table 4).



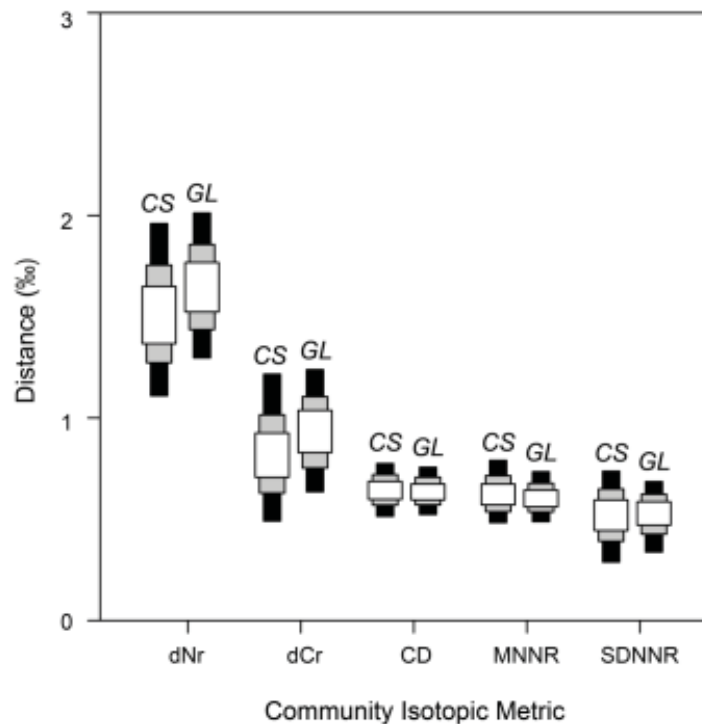
**Figure 3.**  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values, the standard ellipse and convex hull areas of *Dalatias licha*, *Etmopterus spinax*, *Galeus melastomus* and *Scyliorhinus canicula* from the western Mediterranean Sea in two areas (A) Catalan Sea and (B) Gulf of Lions.

Between species, we found that *D. licha* showed higher  $\delta^{13}\text{C}$  values than *E. spinax* (pseudo-t = 2.19, p = 0.03) and lower values than *G. melastomus* in both areas (pseudo-t = 2.36, p = 0.02), whereas *E. spinax* showed lower values than *D licha*, *G. melastomus* and *S. canicula* (pseudo-t = 2.19, p = 0.03; t = 7.32, p <0.001; t = 6.59, p <0.001) in both areas. Regarding  $\delta^{15}\text{N}$  values, *D. licha* showed higher values than *E. spinax*, *G. melastomus* and *S. canicula* in both areas (pairwise tests, always p <0.001). In the Gulf of Lions, *E. spinax* showed the lowest  $\delta^{15}\text{N}$  values (pairwise tests, p <0.001, Fig. 3, Table 4).

**Table 4.** PERMANOVA results showing the significant isotopic differences between species and sampling areas based on pairwise tests between species.

$\delta^{13}\text{C}$ between species			
	<i>E. spinax</i>	<i>G. melastomus</i>	<i>S. canicula</i>
<i>D. licha</i>	0.03	0.02	
<i>E. spinax</i>		<0.001	<0.001
$\delta^{15}\text{N}$ between species Catalan Sea			
	<i>E. spinax</i>	<i>G. melastomus</i>	<i>S. canicula</i>
<i>D. licha</i>	<0.001	<0.001	<0.001
$\delta^{15}\text{N}$ between species Gulf of Lions			
	<i>E. spinax</i>	<i>G. melastomus</i>	<i>S. canicula</i>
<i>D. licha</i>	<0.001	<0.001	<0.001
<i>E. spinax</i>		<0.001	0.001

The isotopic areas estimated with Bayesian procedures (SEAs and convex hull) differed among *D. licha* and *E. spinax* between regions (Fig. 4, Table 5), whereas *G. melastomus* and *S. canicula* overlapped in their isotopic areas in both regions (Fig. 4, Table 5).



**Figure 4.** Isotopic community metrics of four sharks from the western Mediterranean Sea, in two areas: Catalan Sea (CS) and Gulf of Lions (GL). Where (NR) is  $\delta^{15}\text{N}$  Range, (CR) is  $\text{d}^{13}\text{C}$  range, (CD) is the Mean distance to centroid, (NND) is the Mean nearest neighbor distance and (SDNND) is the Standard deviation of nearest neighbor distance (Layman et al. 2007).

**Table 5.** Isotopic areas estimated with Bayesian procedures (SEAc and convex hull) of *Dalatias licha*, *Etmopterus spinax*, *Galeus melastomus* and *Scyliorhinus canicula* from two areas, Catalan Sea and Gulf of Lions.

	Catalan Sea		Gulf of Lions	
	SEAc	Convex hull	SEAc	Convex hull
<i>D. licha</i>	2.98	6.94	1.05	2.77
<i>E. spinax</i>	0.38	0.89	1.77	5.06
<i>G. melastomus</i>	0.64	1.84	0.49	2.25
<i>S. canicula</i>	0.21	0.62	0.41	1.11

### *Isotopic mixing model outputs*

SIAR outputs revealed that small sharks were the main prey for *D. licha*, followed by cephalopods, teleosts and shrimps in both areas (Fig. 2, Table 6). The diet of *E. spinax*

was composed mainly of teleosts and cephalopods, followed by shrimps and Reptantia (Fig. 2, Table 6). SIAR outputs indicated that the diet of *G. melastomus* was composed mainly of shrimps, cephalopods and crabs followed by teleosts (Fig. 2, Table 6). The diet of *S. canicula* diet was composed mainly of shrimps followed by crabs, cephalopods, polychaetes and teleosts (Fig. 2, Table 6).

**Table 6.** Relative contribution of potential prey to the diet of *Dalatias licha*, *Etmopterus spinax*, *Galeus melastomus* and *Scyliorhinus canicula* from Catalan Sea (CS) and Gulf of Lion (GL) estimated with SIAR isotopic mixing models. Contributions are designated as the estimated low 95% highest density region (hdr), mean contribution and high 95% hdr.

Species	Resources	Low 95% hdr	Mean % contribution	High 95% hdr
<i>D. licha</i> (CS)				
	Cephalopod	0	0.25	0.49
	Teleostei	0	0.23	0.43
	Shrimps	0.03	0.22	0.39
	Selachii	0	0.30	0.54
<i>D. licha</i> (GL)				
	Cephalopod	0	0.17	0.38
	Teleostei	0	0.12	0.28
	Shrimps	0.24	0.40	0.57
	Selachii	0.11	0.31	0.50
<i>E. spinax</i> (CS)				
	Cephalopod	0.00	0.21	0.41
	Teleostei	0.26	0.47	0.68
	Shrimps	0	0.15	0.33
	Reptantia	0	0.17	0.35
<i>E. spinax</i> (GL)				
	Cephalopod	0	0.12	0.34
	Teleostei	0.29	0.58	0.87
	Shrimps	0	0.17	0.40
	Reptantia	0	0.13	0.33
<i>G. melastomus</i> (CS)				
	Cephalopod	0	0.19	0.37
	Teleostei	0	0.09	0.24
	Shrimps	0.24	0.50	0.77
	Reptantia	0.01	0.21	0.40
<i>G. melastomus</i> (GL)				

	Cephalopod	0	0.12	0.25
	Teleostei	0	0.04	0.12
	Shrimps	0.6	0.72	0.83
	Reptantia	0	0.12	0.24
<i>S. canicula</i> (CS)				
	Cephalopod	0.01	0.22	0.38
	Teleostei	0,0	0.12	0.27
	Shrimps	0.07	0.30	0.52
	Reptantia	0.05	0.24	0.43
	Polychaeta	0.01	0.12	0.23
<i>S. canicula</i> (GL)				
	Cephalopod	0	0.13	0.29
	Teleostei	0	0.09	0.25
	Shrimps	0.11	0.35	0.60
	Reptantia	0.07	0.29	0.51
	Polychaeta	0	0.13	0.26

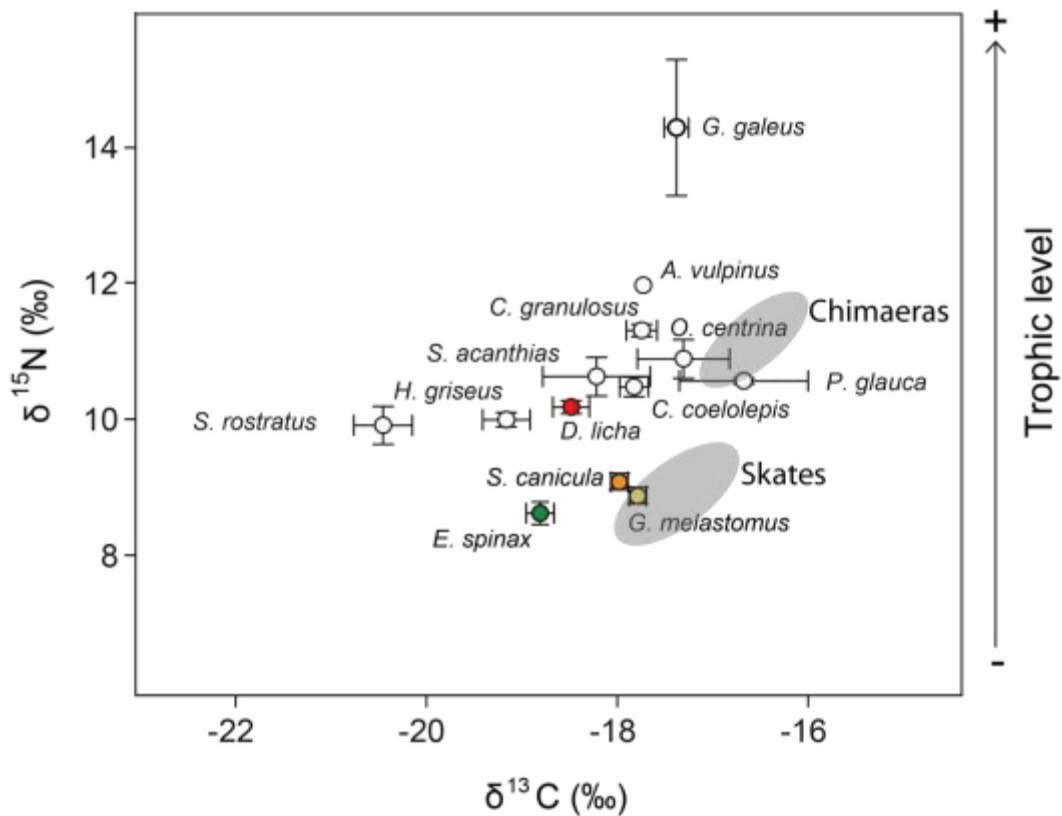
---

### ***Community isotopic metrics***

The range of  $\delta^{15}\text{N}$  (Nr) and  $\delta^{13}\text{C}$  (Cr) was larger in the Gulf of Lions than in the Catalan Sea, Fig. 4). In contrast, the other community isotopic metrics (Cdb, NNR and SDNNR) did not differ between the two sampling areas, indicating that the community structure was similar between the Catalan Sea and the Gulf of Lions (Fig. 4).

### ***Isotopic comparison with other chondrichthyan species***

$\delta^{15}\text{N}$  values (proxy of trophic level) of other sharks in the area ranged between  $9.95 \pm 0.68\text{‰}$  (mean  $\pm$  standard deviation) in little sleeper shark *Somniosus rostratus* and  $14.31 \pm 1.73\text{‰}$  in tope shark *Galeorhinus galeus* (Fig.5).  $\delta^{13}\text{C}$  values ranged between  $-20.46 \pm 0.75\text{‰}$  in *S. rostratus* and  $-16.68 \pm 0.95\text{‰}$  in blue shark *Prionace glauca* (Fig. 5). Regarding the species in this study, *D. licha* was placed in a similar position to other demersal sharks, such as Portuguese dogfish *Centroscymnus coelolepis*, bluntnose sixgill shark *Hexanchus griseus*, *S. rostratus* and the chimaera *Chimaera monstrosa*. The other three species, *S. canicula*, *G. melastomus* and *E. spinax*, were placed in an isotopic niche lower than other sharks of the western Mediterranean Sea, and similar to skates (Fig. 5).



**Figure 5.** Mean and standard error of  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values of *Dalatius licha*, *Etmopterus spinax*, *Galeus melastomus* and *Scyliorhinus canicula* from the present study. Mean and standard error of  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values of other sharks from a published study conducted in the northwestern Mediterranean Sea (Barría et al. 2015); skates and chimaeras from published studied conducted in the northwestern Mediterranean Sea (shaded area) (Barría et al. 2015; Albo-Puigserver et al. 2015).

## Discussion

Although several studies have investigated the trophic ecology of shark species in the Mediterranean Sea, few studies have compared the feeding habits between species or between areas with differences in levels of human impact (Carrasson 1992, Cortés 1999, Fanelli et al. 2009, Valls et al. 2011, Navarro et al. 2014b, Barría et al. 2015). In this study, we present results on the feeding ecology of four relatively abundant sharks of the western Mediterranean Sea: *D. licha*, *E. spinax*, *G. melastomus* and *S. canicula*, in two areas, the Catalan Sea and the Gulf of Lions. We combined stomach content analyses, which integrate feeding behavior over a short period of time, and stable



isotope analyses, which reflect all the food assimilated over a long-term period before sampling (MacAvoy et al. 2001, López et al. 2016). The use of both methodologies provides a more complete view of the diet of these species and of the trophic structure of the chondrichthyan community (Shiffman et al. 2012, Shipley et al. 2017).

The Mediterranean Sea is one of the areas most impacted by humans (Costello et al. 2010). This impact is not homogeneous (Coll et al. 2012) and thus, there are marine areas with different degrees of degradation. Although we expected differences in the trophic ecology of the four sharks between the more human-impacted area (the Catalan Sea) and the less human-impacted area (the FRA located in the Gulf of Lions), we did not find differences. The trophic niche of these sharks and the trophic relationships between them did not differ between the two areas. However, data from stomach content analysis from the Gulf of Lions were not identified at a lower taxonomic level (Albo-Puigserver et al. 2015), so differences in specific prey were not identified in the present study. It is worth noting, however, that *E. spinax* showed a tendency to consume more cephalopods in the Catalan Sea, probably related to the increase in this group in highly exploited areas (Coll et al. 2013a, Doubleday et al. 2016).

Generalist species, such *E. spinax*, *G. melastomus* and *S. canicula*, have a higher trophic plasticity and can adapt to the conditions of highly impacted ecosystems, which would explain the high densities of *S. canicula* and *G. melastomus* in the western Mediterranean Sea (Baino et al. 2001, Fanelli et al. 2009). Although these species are susceptible to fisheries, they are often released into the sea alive when discarded and are also favored by discards of fishing (Lyle 1983, Olaso et al. 1998). Many scavengers learn to associate trawlers with food and their populations may benefit from feeding on discards (Blaber & Wassenberg 1989, Hill & Wassenberg 1990). Scyliorhinid sharks likely survive in areas with a medium level of fishery impact due to their shorter generation times and higher rates of population increase (Camhi 1998, Carbonell et al. 2003); however, it is not known to what extent these species can withstand the current and successive levels of exploitation. To date, the few stock assessments available on populations of *S. canicula* in the Mediterranean Sea show that it is overfished in Algeria

and in the Ligurian and North Tyrrhenian Sea areas (Bradai et al. 2012, Serena et al. 2014). However, the current population trend for this species in the Mediterranean Sea indicates that is increasing (Serena et al 2016), which suggests a possible recovery of the species. Therefore, this species may be very resistant to fishing impact, and seems to rapidly recover from a decline in its populations. The case of *E. spinax* is different because its biomass is declining in the western Mediterranean Sea due to changes in oceanographic conditions (Cartes et al. 2013) and to its lower survival capacity as discards (Ferretti et al. 2005, Damalas & Vassilopoulou 2011). Although there is a fraction of the population that is not fished due to its location at greater depths (Dulvy 2016), large individuals are becoming less common in the Catalan Sea fisheries.

Consistently in both areas, *D. licha* clearly segregated its trophic niche from the other three species. Similar to previous studies, the diet of *D. licha* was mainly composed of two of the small demersal sharks in this study: *E. spinax* and *G. melastomus* (Navarro et al. 2014; Barría et al. 2015). *D. licha* could be consuming other sharks to obtain lipid resources from their livers or this could serve as a mechanism to reduce the number of potential competitors (Lourenço et al. 2014, Navarro et al. 2014b). In the other hand, *E. spinax* is a small predatory shark, feeding principally on small teleosts and demersal shrimps (Macpherson 1980, Bello 1997, Fanelli et al. 2009), except off the southwest African coast, where it also feeds on cephalopods (Zaera 2005). *G. melastomus* and *S. canicula* showed similar feeding habits--these sharks are considered opportunistic generalists and feed on shrimps, teleosts and cephalopods (Macpherson 1980, Fanelli et al. 2009, Valls et al. 2011). However, this can vary ontogenetically, seasonally or according to the availability of prey in the area (Macpherson 1980, Carrasson 1992), thereby decreasing the potential competition between the two species by partitioning their main resources. It is likely that due to this similarity in their feeding patterns, these two species adapted to living at different depths: while *S. canicula* prefers continental shelf and slope areas, *G. melastomus* mainly inhabits greater depths (Gouraguine et al. 2011, Navarro et al. 2016).

We found similar results at a long-term scale using stable isotopes: *D. licha* principally consumed small sharks and showed the highest trophic position in both areas. *E. spinax* showed a lower trophic position in comparison to the other sharks due principally to their small body size, which would prevent them from feeding on prey of higher trophic levels or large sizes. Similar to *E. spinax*, *G. melastomus* and *S. canicula* showed a generalist diet, however, due to their larger body size they could probably predate on larger-sized prey and thus, occupied a slightly higher trophic position (Cortés 1999).

Similar to the diet results, the analogous Layman metric values between the two areas suggest that the potential differences in the human impacts between areas did not affect the trophic structure of the guild composed by these four sharks. For example, the mean distance to the centroid (CD), a measure related to community trophic diversity (Layman et al. 2007), indicated that the trophic diversity was similar between the two sampling areas. The range of the total nitrogen and carbon exploited by these four species was also similar between the two sampling areas (Layman et al. 2007).

Although the impact of fishing on marine ecosystems can affect both the composition of organisms (potential prey) and the degradation and fragmentation of habitat (Coll et al. 2007, Claudet & Fraschetti 2010, Sala et al. 2012), the four species studied here do not appear to be affected in their trophic habits. This could be because, despite efforts to protect the Gulf of Lions by creating the FRA (Lleonart et al. 2008), the FRA is still highly fished. It is thus likely that the measures adopted for the FRA were insufficient and have not led to the recovery of the Gulf of Lions ecosystem, at least for these shark species. Therefore, both areas may be highly impacted and restrictive measures in the fishery restricted area are insufficient. Alternatively, the fact that we did not find differences between areas could be related to the species chosen for the study, which may not be good indicators of ecosystem change. This could be because they are opportunistic and generalist species, with the exception of *D. licha* which feeds on *G. melastomus* and *E. spinax*.

When compared with other chondrichthyans present in the northwestern Mediterranean Sea, we found that the trophic niche of *D. licha* is similar to other large demersal sharks such *H. griseus* and *C. coelolepis* (Barría et al. 2015) and the holocephalan *Chimaera monstrosa* (Navarro et al. 2014a, Albo-Puigserver et al. 2015). In contrast, *G. melastomus*, *S. canicula* and *E. spinax* were placed in lower trophic positions, close to skates such as the longnosed skate *Dipturus oxyrinchus*, cuckoo ray *Leucoraja naevus*, Mediterranean starry ray *Raja asterias*, thornback ray *R. clavata*, spotted ray *R. montagui* and speckled ray *R. polystigma* (Barría et al. 2015). Similar results with closely related species were found in other marine environments. For example, in Western Australia, species such as bamboo shark (*Chiloscyllium punctatum*), stingrays (*Himantura* spp.) or giant shovelnose ray (*Glaucostegus typus*) are mesopredators and sharks, such as tiger sharks (*Galeocerdo cuvier*), are top predators (Heithaus et al. 2010, Vaudo & Heithaus 2011). In the Mediterranean Sea, the biomasses of the top predators are much lower due to overfishing, pollution and habitat degradation (Dulvy 2016). In conclusion, the results of the present study indicate that there are no differences in the trophic relationships of *D. licha*, *E. spinax*, *G. melastomus* and *S. canicula* between the two study areas. These results provide useful data for managers and can be used in further studies to develop predictions based on theoretical scenarios of fishing or oceanographic variations associated with climate change using ecosystem-based modelling (Coll et al. 2013b).



# **CAPÍTULO 2.2**

## **Condriictios poco comunes y amenazados en el Mediterráneo noroccidental**



# 2.2

## Subcapítulo 3

*Unravelling the ecological role and trophic relationships  
of uncommon and threatened elasmobranchs in the  
western Mediterranean Sea*

**Descifrando el rol ecológico y las relaciones tróficas de  
los elasmobranquios poco comunes en el oeste del Mar  
Mediterráneo**





# **Unravelling the ecological role and trophic relationships of uncommon and threatened elasmobranchs in the western Mediterranean Sea**

Claudio Barría<sup>1,\*</sup>, Marta Coll<sup>1,2</sup>, Joan Navarro<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup>Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC), Passeig Marítim de la Barceloneta, 37-49,  
08003 Barcelona, Spain

<sup>2</sup>Institute de Recherche pour le Développement (IRD). UMR MARBEC, Avenue Jean  
Monnet BP171, 34203 Sète Cedex, France

<sup>3</sup>Department of Conservation Biology, Estación Biológica de Doñana (EBD-CSIC),  
Avda. Américo Vespucio s/n, Sevilla 41092, Spain

Publicado en *Marine Ecology Progress Series* 539: 225–240, (2015)

Doi: 10.3354/meps11494

La publicación original se encuentra en el Anexo 2

## Abstract

---

Deficiencies in basic ecological information on uncommon and endangered elasmobranch fishes impair the assessment of their ecological role in marine ecosystems. In this study, we examined the feeding ecology (diet composition and trophic level) and trophic relationships of 22 elasmobranchs (2 Carcharhiniformes, 1 Hexanchiformes, 1 Lamniformes, 3 Myliobatiformes, 6 Rajiformes, 6 Squaliformes and 3 Torpediniformes) present in the western Mediterranean Sea. To obtain a comprehensive view of the feeding ecology of these species, we combined different approaches: stable isotope analyses ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values), stomach content analyses, and published sources. Our results revealed differences in feeding strategies between among elasmobranch groups: skates (Rajiformes) mainly consume crustaceans; sharks (Carcharhiniformes, Hexanchiformes, Squaliformes and Lamniformes) prefer mixed diets composed of cephalopods, crustaceans and fishes; electric rays (Torpediniformes) feed mostly on fishes; and the diet of stingrays (Myliobatiformes) varies between species. Sharks and electric rays show higher trophic positions than skates, and the former occupy similar positions to other apex predators. Skates are more similar to other mesopredator fishes. These new findings offer essential information on the ecological role of several elasmobranchs in the western Mediterranean Sea and provide useful data for managers for future conservation strategies.

## Resumen

---

La información ecológica disponible en elasmobranquios poco comunes y en peligro de extinción es insuficiente y puede dificultar la evaluación de su rol ecológico en los ecosistemas marinos. En este estudio se examinó la ecología trófica (composición de la dieta y nivel trófico) y las relaciones tróficas de 22 elasmobranquios (2 Carcharhiniformes, 1 Hexanchiformes, 1 Lamniformes, 3 Myliobatiformes, 6 Rajiformes, 6 Squaliformes y 3 Torpediniformes) presentes en el oeste del Mar Mediterráneo. Para obtener una visión integral de la ecología trófica de estas especies, combinamos diferentes enfoques metodológicos: análisis de isótopos estables (valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ), análisis de contenido estomacal y una revisión de la literatura. Nuestros resultados mostraron diferencias en las estrategias de alimentación entre los diferentes grupos de elasmobranquios: las rayas bentónicas (Rajiformes) consumen principalmente crustáceos; los tiburones (Carcharhiniformes, Hexanchiformes, Squaliformes y Lamniformes) tienen dietas mixtas compuestas de cefalópodos, crustáceos y peces; Los torpedos (Torpediniformes) se alimentan principalmente de peces; y la dieta de las rayas del Orden Myliobatiformes varía entre las diferentes especies. Los tiburones y los torpedos se ubicaron en posiciones tróficas más altas que las rayas bentónicas, y los primeros ocupan posiciones similares a otros depredadores apicales. Las rayas bentónicas tienen un nivel trófico similar a otros peces meso depredadores. Estos hallazgos ofrecen información esencial sobre el papel ecológico de varios elasmobranquios en el oeste del Mar Mediterráneo y proporcionan importantes datos para los impulsores de futuras estrategias de conservación.

## Introduction

Elasmobranch fishes are usually considered keystone species in marine environments, due to their role in maintaining the structure and functioning of food webs (Libralato et al. 2006, Baum & Worm 2009). As predators, elasmobranchs are highly sensitive to ecosystem changes and human impacts such as fishing activity, pollution and habitat degradation (Stevens et al. 2000, Myers & Worm 2003, Dulvy et al. 2014). Therefore, elasmobranchs can be considered good indicators of ecosystem health (Stevens et al. 2000, Baum & Worm 2009). The decrease in population size of some elasmobranchs may initiate trophic cascades through top-down effects and modify marine communities and ecosystems dramatically (Baum & Worm 2009, Ferretti et al. 2010). For example, the reduced abundance of the pelagic shark *Prionace glauca* was associated with an increased abundance of the pelagic stingray *Pteroplatytrygon violacea* in the tropical Pacific Ocean (Ward & Myers 2005) and a collapse of the bay scallop fishery in the northwest Atlantic (Myers et al. 2007).

The Mediterranean Sea hosts around 80 species of elasmobranchs and is considered a global hotspot of biodiversity (Abdul Malak 2011, Dulvy et al. 2014). Sharks and rays in the Mediterranean Basin represent approximately 7% of all currently existing elasmobranchs worldwide (Cavanagh & Gibson 2007). However, many species have declined in abundance across the Mediterranean Basin mainly due to degradation, loss of habitats and direct impacts from fishing (Ferretti et al. 2008, Coll et al. 2010, Coll et al. 2013b). Currently, 41% of the elasmobranchs in the basin are considered threatened (classified as either Critically Endangered, Endangered or Vulnerable) by the regional assessment of the International Union for the Conservation of Nature (IUCN) (Abdul Malak 2011). In addition, there is an important lack of basic biological and ecological information that precludes the evaluation of their conservation status. Close to 33% of elasmobranchs in the basin are considered Data Deficient (Abdul Malak 2011).

Trophic ecology of marine organisms has been traditionally studied through stomach content analysis (SCA) (Hyslop 1980, Cortés 1999). Although this methodology allows high levels of taxonomic resolution, some marine predators such as elasmobranchs often show a high frequency of empty stomachs, and the prey items that are recovered

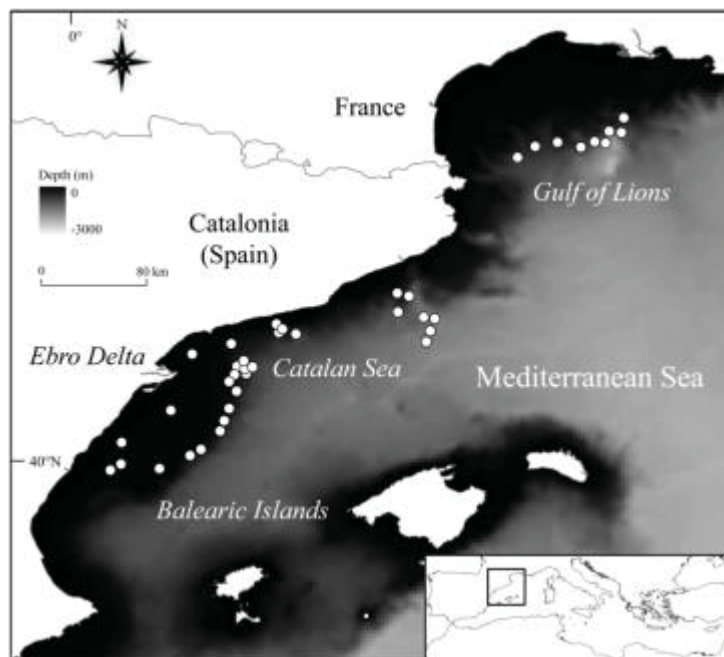
are often skewed towards those that are more difficult to digest (Pethybridge et al. 2011, Navarro et al. 2014b). Moreover, SCA usually requires a large number of stomachs to accurately quantify dietary habits, which can be difficult to obtain, especially for rare, threatened, endangered and protected elasmobranchs (Hyslop 1980, Cortés 1999, Stergiou & Karpouzi 2002). Stable isotope analysis (SIA) of nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) and carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) has been used as a complementary tool to SCA to study the trophic ecology of marine organisms (Estrada et al. 2006, Hussey et al. 2010a, Shiffman et al. 2012, Navarro et al. 2014b). This approach is based on the fact that  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values are transformed from dietary sources to consumers in a predictable manner (Shiffman et al. 2012). Moreover, by combining stable isotope values from consumers with those from their potential prey, isotopic mixing models can be applied to obtain estimates of the relative contribution of each prey item to the diet of the consumer (e.g. Parnell et al. 2013). To use mixing models, previous knowledge of the potential prey of the predator is needed (Phillips et al. 2014). Although outcomes of SCA and isotopic mixing models using SIA should be interpreted with caution, their combination has already been highlighted as a valuable contribution to a better understanding of the feeding ecology of elasmobranchs (Caut et al. 2013, Navarro et al. 2014b, Albo-Puigserver et al. 2015).

In the present study, we aimed to complement and update the available trophic information (dietary habits and trophic position) of 22 uncommon and threatened elasmobranch species present in the northwestern Mediterranean Sea. Specifically, the feeding ecology of these species was examined by combining SCA and SIA of collected individuals and from published diet information. Our study provides new insights into how the different elasmobranch species exploit trophic resources and contributes to a better understanding of the ecological role of these rare and threatened elasmobranchs in the Mediterranean Sea.

## Material and Methods

### Study area and sampling procedures

The present study was conducted in the western Mediterranean Sea (Catalan Sea and Gulf of Lions, Fig. 1) between 2011 and 2014, additionally; samples collected in the Catalan Sea in 2003 were included. Both the Catalan Sea and the Gulf of Lions are highly productive marine areas due to the combination of the Ebro River and the Rhône River discharges, respectively, and the effect of the Liguro-Provencal-Catalan current along the continental slope (Estrada 1996, Salat 1996). These 2 areas are notably impacted by human activities (Coll et al. 2006, Coll et al. 2012). However, the sampling locations within the Gulf of Lions were in a less exploited area due to its greater distance from the coast and the fact that this area includes a Fishery Restricted Area declared by the General Fisheries Commission for the Mediterranean (Leonart et al. 2008).



**Figure 1.** Study area indicating the sampling locations (white circles).

In total, 22 elasmobranch species were collected, including 10 sharks belonging to the following orders: Carcharhiniformes (*Galeorhinus galeus* and *Prionace glauca*), Hexanchiformes (*Hexanchus griseus*), Lamniformes (*Alopias vulpinus*) and

Squaliformes (*Centrophorus granulosus*, *Centroscymnus coelolepis*, *Dalatias licha*, *Oxynotus centrina*, *Squalus acanthias* and *Somniosus rostratus*), 6 skates included in the orders Rajiformes (*Dipturus oxyrinchus*, *Leucoraja naevus*, *Raja asterias*, *R. clavata*, *R. montagui* and *R. polystigma*) and 6 rays of the orders Myliobatiformes (*Gymnura altavela*, *Myliobatis aquila* and *Mobula mobular*) and Torpediniformes (*Torpedo marmorata*, *T. nobiliana* and *T. torpedo*) (Table 1). Elasmobranchs were obtained opportunistically as bycatch of the commercial trawling fleet in the study area and during 3 experimental oceanographic surveys (conducted under the Dos-Mares and EcoTrans projects of the Spanish Government; Fig. 1).



**Table 1.** Sample size (n) and mean  $\pm$  SD of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values for 22 chondrichthyan species from the western Mediterranean Sea. IUCN conservation status in the Mediterranean Sea is also indicated for each species (DD: Data Deficient; LC: Least Concern; NT: Near Threatened; VU: Vulnerable; EN: Endangered; CR: Critically Endangered; Abdul Malak et al. 2011). The zone (CS: Catalan Sea; GL: Gulf of Lions) and the year when the individuals were collected, sex (M: male, F: female) and tissue analysed are also indicated (Mu: muscle; Fi: fin).

Species	n	Year(s)	IUCN status	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	Sex	Zone	Tissue
<b>Carcharhiniformes</b>								
<i>Galeorhinus galeus</i>	3	2012–2013	VU	$-17.38 \pm 0.22$	$14.31 \pm 1.73$	1 (M); 2 (F)	3 (CS)	Mu
<i>Prionace glauca</i>	2	2013	VU	$-16.68 \pm 0.95$	$10.60 \pm 0.06$	2 (M)	2 (CS)	Mu
<b>Hexanchiformes</b>								
<i>Hexanchus griseus</i>	7	2012–2013	VU	$-19.16 \pm 0.65$	$10.03 \pm 0.28$	3 (M); 4 (F)	6 (CS); 1 (GL)	Mu
<b>Lamniformes</b>								
<i>Alopias vulpinus</i>	1	2014	VU	-17.73	12	1 (F)	1 (GL)	Mu
<b>Myliobatiformes</b>								
<i>Gymnura altavela</i>	1	2014	CR	-15.59	13.90	1 (M)	1 (CS)	Mu
<i>Myliobatis aquila</i>	1	2013	NT	-16.09	9.35	1 (M)	1 (CS)	Fi
<i>Mobula mobular</i>	1	2014	EN	-18.59	8.59	1 (M)	1 (GL)	Mu
<b>Rajiformes</b>								
<i>Dipturus oxyrinchus</i>	2	2011–2013	NT	$-17.34 \pm 0.95$	$9.43 \pm 0.67$	1 (M); 1 (F)	1 (CS); 1 (GL)	Mu
<i>Leucoraja naevus</i>	3	2013	NT	$-17.44 \pm 0.44$	$9.56 \pm 0.83$	3 (F)	3 (CS)	Mu

<i>Raja asterias</i>	67	2003–2013	LC	$-17.34 \pm 0.67$	$9.11 \pm 0.78$	35 (M); 32 (F)	51 (CS) 16 (LG)	Mu, Fi
<i>Raja clavata</i>	15	2011–2013	NT	$-17.42 \pm 0.44$	$8.86 \pm 0.49$	5 (M); 10 (F)	11 (CS) 4 (GL)	Mu, Fi
<i>Raja montagui</i>	8	2011–2013	LC	$-17.78 \pm 0.58$	$8.20 \pm 0.74$	4 (M); 4 (F)	6 (CS); 2 (GL)	Mu, Fi
<i>Raja polystigma</i>	2	2011–2012	NT	$-17.50 \pm 0.11$	$8.64 \pm 0.61$	1 (M); 1 (F)	1 (CS); 1 (LG)	Mu
<b>Squaliformes</b>								
<i>Centrophorus granulosus</i>	16	2003–2013	VU	$-17.75 \pm 0.65$	$11.34 \pm 0.36$	13 (M); 3 (F)	3 (CS); 13 (GL)	Mu
<i>Centroscymnus coelolepis</i>	24	2012	LC	$-17.83 \pm 0.74$	$10.51 \pm 0.70$	14 (M); 10 (F)	24 (CS)	Mu
<i>Dalatias licha</i>	35	2011–2013	DD	$-18.48 \pm 1.13$	$10.21 \pm 0.57$	17 (M); 18 (F)	17 (CS); 18 (GL)	Mu, Fi
<i>Oxynotus centrina</i>	3	2012–2013	CR	$-17.31 \pm 0.84$	$10.92 \pm 0.49$	3 (F)	1 (CS); 2 (GL)	Mu
<i>Squalus acanthias</i>	4	2011–2012	EN	$-18.22 \pm 1.12$	$10.66 \pm 0.47$	2 (M); 2 (F)	4 (LG)	Mu, Fi
<i>Somniosus rostratus</i>	6	2012–2013	LC	$-20.46 \pm 0.75$	$9.95 \pm 0.68$	2 (M); 4 (F)	4 (CS); 2 (GL)	Mu
<b>Torpediniformes</b>								
<i>Torpedo marmorata</i>	18	2003–2013	LC	$-16.48 \pm 0.72$	$11.43 \pm 0.70$	3 (M); 15 (F)	18 (CS)	Mu
<i>Torpedo nobiliana</i>	3	2011–2014	DD	$-16.76 \pm 1.00$	$12.43 \pm 1.23$	3 (F)	1 (CS); 2 (GL)	Mu
<i>Torpedo torpedo</i>	28	2003	LC	$-16.52 \pm 0.65$	$10.98 \pm 0.44$	9 (M); 19 (F)	28 (CS)	Mu

After collection, each individual was immediately frozen on board and stored at  $-20^{\circ}\text{C}$ . From each individual, a sample of muscle or fin was collected for the SIA. For the individuals collected during the oceanographic survey in the Catalan Sea (Ecotrans project), we only collected finclips as individuals were released alive after the sampling. Total body length (cm) and body mass (g) of each individual were recorded using a fish measuring board ( $\pm 0.1$  cm) and a digital weighing scale ( $\pm 0.001$  g).

To develop the isotopic mixing models (see the following section), a total of 129 potential prey species (see Table S1 in the Supplement, at [www.int-res.com/articles/suppl/m539p225\\_supp.pdf](http://www.int-res.com/articles/suppl/m539p225_supp.pdf)) were also collected from the northwestern Mediterranean during the experimental oceanographic survey (Ecotrans project) in 2013. For each prey species, a muscle biopsy was collected and stored at  $-20^{\circ}\text{C}$  on board, using the same methods as described above.

## SCA

After dissection, each stomach was extracted and weighed with a digital scale ( $\pm 0.01$  g). Each prey found in the stomach was weighed and identified to the lowest taxonomic level possible. Whenever fragments of prey were found, the number of counted individuals was the lowest possible to avoid overestimation of the occurrence of a particular prey. To avoid potential biases associated with opportunistic feeding while the organisms were being captured, we only considered prey items with some evidence of digestion and we removed all prey found in the teeth and mouth of the studied specimens.

To assess the importance of different prey in the diet, the combined index of relative importance (IRI) of species  $i$  (Pinkas 1971) was calculated as follows:

$$IRI_i = (N_i + W_i) * FO_i \quad (1)$$

where  $FO_i$  is the frequency of occurrence of prey species  $i$  in relation to the total number of stomachs  $N_i$  is the contribution by number of prey species  $i$  in relation to the whole content of the stomach and  $W_i$  is the wet weight of prey group  $i$  in relation to the whole content of the stomach. The %IRI for each species was divided by the total IRI

for all items to obtain the IRI on a percent basis (Cortés 1997). Unidentified preys within each functional group were also included in the estimation of these trophic metrics. Functional group is defined as ‘a collection of organisms with similar suites of co-occurring functional attributes they have similar responses to external factors and/or effects on ecosystem processes’ (De Bello et al. 2010). The vacuity index, %V, i.e. the percentage of empty stomachs, was also calculated.

## **SIA**

Samples (muscle, fin and potential prey) were subsequently freeze-dried and powdered and 0.28 to 0.33 mg of each sample was packed into tin capsules. Isotopic analyses were performed at the Laboratorio de Isótopos Estables of the Estación Biológica de Doñana (LIE.EBD; Spain). Capsules were combusted at 1020°C using a continuous flow isotope-ratio mass spectrometry system by means of a Flash HT Plus elemental analyser coupled to a Delta-V Advantage isotope ratio mass spectrometer via a CONFLO IV interface (Thermo Fisher Scientific). The isotopic composition is reported in the conventional delta ( $\delta$ ) per mil notation (‰), relative to Vienna Pee Dee Belemnite ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and atmospheric  $\text{N}_2$  ( $\delta^{15}\text{N}$ ). Replicate assays of standards routinely inserted within the sampling sequence indicated analytical measurement errors of  $\pm 0.1\text{‰}$  and  $\pm 0.2\text{‰}$  for  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ , respectively. The standards used were: EBD-23 (cow horn, internal standard), LIE-BB (whale baleen, internal standard) and LIE-PA (razorbill feathers, internal standard). These laboratory standards were previously calibrated with international standards supplied by the International Atomic Energy Agency (IAEA, Vienna). To avoid potential interference from the chemical treatment to remove urea content, we did not remove the urea from the tissues. For the samples with a C:N ratio higher than 3.5‰, we corrected the  $\delta^{13}\text{C}$  values to account for the presence of lipids in muscle samples (Logan et al. 2008).

### Isotopic mixing models and isotopic niche analyses

To interpret the isotopic values of each species from a trophic point of view, we applied the SIAR Bayesian isotopic mixing model (Stable Isotope Analysis in R, 4.1.3; Parnell et al. 2010) based on the isotopic values of each elasmobranch species, and those of their potential prey grouped taxonomically (Table 2). SIAR models allow the inclusion of sources of uncertainty in the data, in particular the variability in the stable isotope ratios of the predator and the potential prey (Parnell et al. 2010). To build the SIAR mixing models, we used the isotopic values of prey collected during the present study in the northwestern Mediterranean. We used the isotopic discrimination factors of  $1.95 \pm 0.26\text{‰}$  for  $\delta^{13}\text{C}$  and  $0.49 \pm 0.32\text{‰}$  for  $\delta^{15}\text{N}$  (Hussey et al. 2010a).

As a measure of trophic width, we calculated the Bayesian isotopic standard ellipse areas (SEAs) for Carcharhiniformes, Hexanchiformes, Rajiformes, Squaliformes and Torpediniformes (Jackson et al. 2011). Lamniformes and Myliobatiformes were not considered in the analysis due to their limited number of samples. This metric represents a measure of the total amount of isotopic niche exploited by a particular predator and is thus a proxy for the extent of trophic width exploited by the species considered (high values of isotopic standard ellipse areas indicate high trophic width). SEA was calculated using the routine Stable Isotope Bayesian Ellipses (Jackson et al. 2011) incorporated in the SIAR library.

**Table 2.** Sample size (n) and mean  $\pm$  SD of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values for potential prey of the different target elasmobranchs sampled in the western Mediterranean Sea. Full species names are given in Table 1.

Group	n	$\delta^{13}\text{C}(\text{‰})$	$\delta^{15}\text{N}(\text{‰})$	Target elasmobranch
Amphipoda	1	-21.57	8.62	<i>R. montagui</i> ; <i>R. polystigma</i>
Anguilliformes	1	-19.03	9.78	<i>L. naevus</i> ; <i>T. torpedo</i>
Anomura	16	$-18.11 \pm 0.40$	$8.27 \pm 1.52$	<i>D. oxyrinchus</i> ; <i>G. altavela</i> ; <i>M. aquila</i>
Bivalvia	2	$-18.84 \pm 0.39$	$5.90 \pm 0.21$	<i>M. aquila</i>
Brachyura	20	$-17.37 \pm 3.17$	$7.59 \pm 0.94$	<i>O. centrina</i> ; <i>R. asterias</i> ; <i>R. clavata</i> ; <i>R. polystigma</i>
Cephalopoda	57	$-18.85 \pm 0.44$	$8.64 \pm 0.42$	<i>D. licha</i> ; <i>D. oxyrinchus</i> ; <i>R.</i>

				<i>clavata</i> ; <i>T. marmorata</i>
Clupeiformes	33	$-19.21 \pm 0.36$	$8.26 \pm 0.24$	<i>C. granulosus</i> ; <i>H. griseus</i> ; <i>P. glauca</i> ; <i>G. altavela</i> ; <i>R. clavata</i> ; <i>T. marmorata</i> ; <i>T. torpedo</i>
Euphausiacea	1	-20.32	4.65	<i>M. mobular</i>
Gadiformes	24	$-19.47 \pm 0.26$	$8.73 \pm 0.40$	<i>C. granulosus</i> ; <i>D. licha</i> ; <i>G. galeus</i> ; <i>H. griseus</i> ; <i>P. glauca</i> ; <i>R. clavata</i> ; <i>T. marmorata</i> ; <i>T. nobiliana</i>
Gasteropoda	12	$-17.52 \pm 1.60$	$8.82 \pm 0.98$	<i>M. aquila</i>
Isopoda	3	$-20.40 \pm 3.50$	$10.01 \pm 1.14$	<i>R. polystigma</i>
Mollusca	75	$-18.29 \pm 0.79$	$8.40 \pm 0.95$	<i>R. asterias</i> ; <i>T. torpedo</i>
Myctophiformes	2	$-20.62 \pm 0.83$	$8.41 \pm 0.20$	<i>D. licha</i> ; <i>T. marmorata</i>
Natantia	47	$-18.50 \pm 0.84$	$7.71 \pm 0.59$	<i>C. granulosus</i> ; <i>C. coelolepis</i> ; <i>D. licha</i> ; <i>D. oxyrinchus</i> ; <i>L. naevus</i> ; <i>R. asterias</i> ; <i>R. clavata</i> ; <i>R. montagui</i> ; <i>R. polystigma</i> ; <i>T. torpedo</i>
Octopoda	7	$-18.31 \pm 1.23$	$8.55 \pm 0.64$	<i>G. galeus</i> ; <i>S. acanthias</i>
Osmeriformes	3	$-19.19 \pm 0.44$	$9.30 \pm 1.05$	<i>C. granulosus</i>
Perciformes	105	$-18.87 \pm 0.88$	$9.59 \pm 1.00$	<i>C. granulosus</i> ; <i>H. griseus</i> ; <i>P. glauca</i> ; <i>G. altavela</i> ; <i>R. clavata</i> ; <i>T. marmorata</i> ; <i>T. torpedo</i>
Pleuronectiformes	19	$-19.13 \pm 0.38$	$9.38 \pm 1.13$	<i>L. naevus</i> ; <i>T. torpedo</i>
Polychaeta	3	$-17.03 \pm 0.55$	$8.38 \pm 1.74$	<i>O. centrina</i> ; <i>R. polystigma</i> ; <i>T. nobiliana</i> ; <i>T. torpedo</i>
Selachii (small sharks)	20	$-18.57 \pm 0.50$	$8.59 \pm 0.59$	<i>D. licha</i>
Sepiidae	9	$-18.87 \pm 0.88$	$9.59 \pm 1.00$	<i>P. glauca</i>
Teleostei	223	$-19.26 \pm 0.63$	$9.09 \pm 0.80$	<i>A. vulpinus</i> ; <i>C. coelolepis</i> ; <i>S. acanthias</i> ; <i>D. oxyrinchus</i> ; <i>M. aquila</i> ; <i>R. asterias</i>
Teuthida	31	$-19.04 \pm 0.40$	$9.24 \pm 1.08$	<i>A. vulpinus</i> ; <i>C. granulosus</i> ; <i>C. coelolepis</i> ; <i>G. galeus</i> ; <i>H. griseus</i> ; <i>S. acanthias</i> ; <i>S. rostratus</i> ; <i>P. glauca</i> ; <i>M. aquila</i>
Tunicata	10	$-19.47 \pm 0.32$	$8.12 \pm 1.15$	<i>S. rostratus</i>

## Trophic level

We estimated the trophic level (TL) of each species and taxonomic order by using SCA (TL<sub>sca</sub>) and SIA (TL<sub>sia</sub>). We estimated the TL<sub>sia</sub> according to the algorithm proposed by Zanden & Rasmussen (2001):

$$TL_{consumer} = TL_{basal} + (\delta^{15}N_{consumer} - \delta^{15}N_{basal}) / \Delta\delta^{15}N \quad (3)$$

where  $\delta^{15}N_{consumer}$  is the value for each elasmobranch and  $\delta^{15}N_{basal}$  is that of the bivalve *Pecten jacobaeus* sampled from the northwestern Mediterranean. For the  $\Delta^{15}N$  values, we used 1.95 (Hussey et al. 2010).

In addition, we calculated the TL of elasmobranch species using the SCA results (TL<sub>sca</sub>) using the following equation:

$$TL_j = 1 + \sum_{j=1}^n DC_{ji} - TL_i \quad (4)$$

where  $j$  is the predator of prey  $i$ ,  $DC_{ji}$  is the fraction of prey  $i$  in the diet of predator  $j$ , and  $TL_i$  is the trophic level of prey  $i$ . The  $TL_i$  values used for prey species were obtained from previous modelling studies conducted in the northwestern Mediterranean (Coll et al. 2006, Navarro et al. 2011, Bănaru et al. 2013).

## Statistical analyses

Differences between groups (taxonomic orders) based on %IRI and between groups and species within groups based on  $\delta^{15}N$  and  $\delta^{13}C$  values were tested using semi-parametric permutation multivariate analyses of variance tests (PERMANOVA test) on the Euclidean distance matrix (Anderson et al. 2008). When significant differences between groups or species were found, pairwise tests were performed. If the number of unique permutations was less than 100, Monte Carlo tests were used. PERMANOVA allows for the analysis of complex designs (multiple factors and their interaction) without the constraints of normality, homoscedasticity or the need for a large number of variables as in sampling units of traditional ANOVA tests. The method calculates a pseudo- $F$  statistic directly analogous to the traditional  $F$ -statistic for multifactorial univariate ANOVA models, using permutation procedures to obtain p-values for each

term in the model (Anderson et al. 2008). PERMANOVA tests were carried out with PRIMER-E 6 software.

In addition, the potential relationships between IUCN categories (Critically Endangered, Vulnerable, Endangered, Near Threatened, Least Concern, Data Deficient,) and  $TL_{sia}$  of each elasmobranch species and between  $TL_{sia}$  and  $TL_{sca}$  were assessed using the Pearson product-moment correlation coefficient. This correlation coefficient is a measure of statistical dependence between 2 variables, ranging between  $-1$  and  $1$  (negative and positive correlation, respectively). Previous to this analysis, the number of samples and the body length were normalised using the natural logarithm to smooth the differences between the data. The Pearson product-moment correlation coefficient was also used to determine potential relationships between  $\delta^{15}N$  values and body length of the specimens of each taxonomic order. Results were considered significant at  $p < 0.05$ .

## Results

### SCA

In total, 224 stomachs were collected from 251 individuals (see Table1). The vacuity index differed between species and ranged from 100% for *Prionace glauca* and 78.6% for *Torpedo torpedo* to 0% for *Galeorhinus galeus* and the skates *Dipturus oxyrinchus*, *Leucoraja naevus*, *Raja clavata*, *R. montagui* and *Gymnura altavela* (Tables S2-S4 in the Supplement at [www.int-res.com/etc](http://www.int-res.com/etc)).

We found significant differences in the stomach content composition based on %IRI between taxonomic orders (pseudo- $F_{5,12} = 2.36$ ,  $p = 0.003$ ). In particular, the stomach contents were significantly different between Squaliformes and Rajiformes (pseudo- $t = 1.57$ ,  $p = 0.004$ ), between Squaliformes and Torpediniformes (pseudo- $t = 2.61$ ,  $p = 0.007$ ) and between Rajiformes and Torpediniformes (pseudo- $t = 2.21$ ,  $p = 0.01$ ).

At the species level, cephalopods were the most important prey group for *Centrophorus granulosus* (%IRI = 55.0%,  $N = 14$ ), *Centroscymnus coelolepis* (%IRI = 57.3%,  $N = 53$ ), *Squalus acanthias* (%IRI = 54.6%,  $N = 4$ ), *Somniosus rostratus* (%IRI

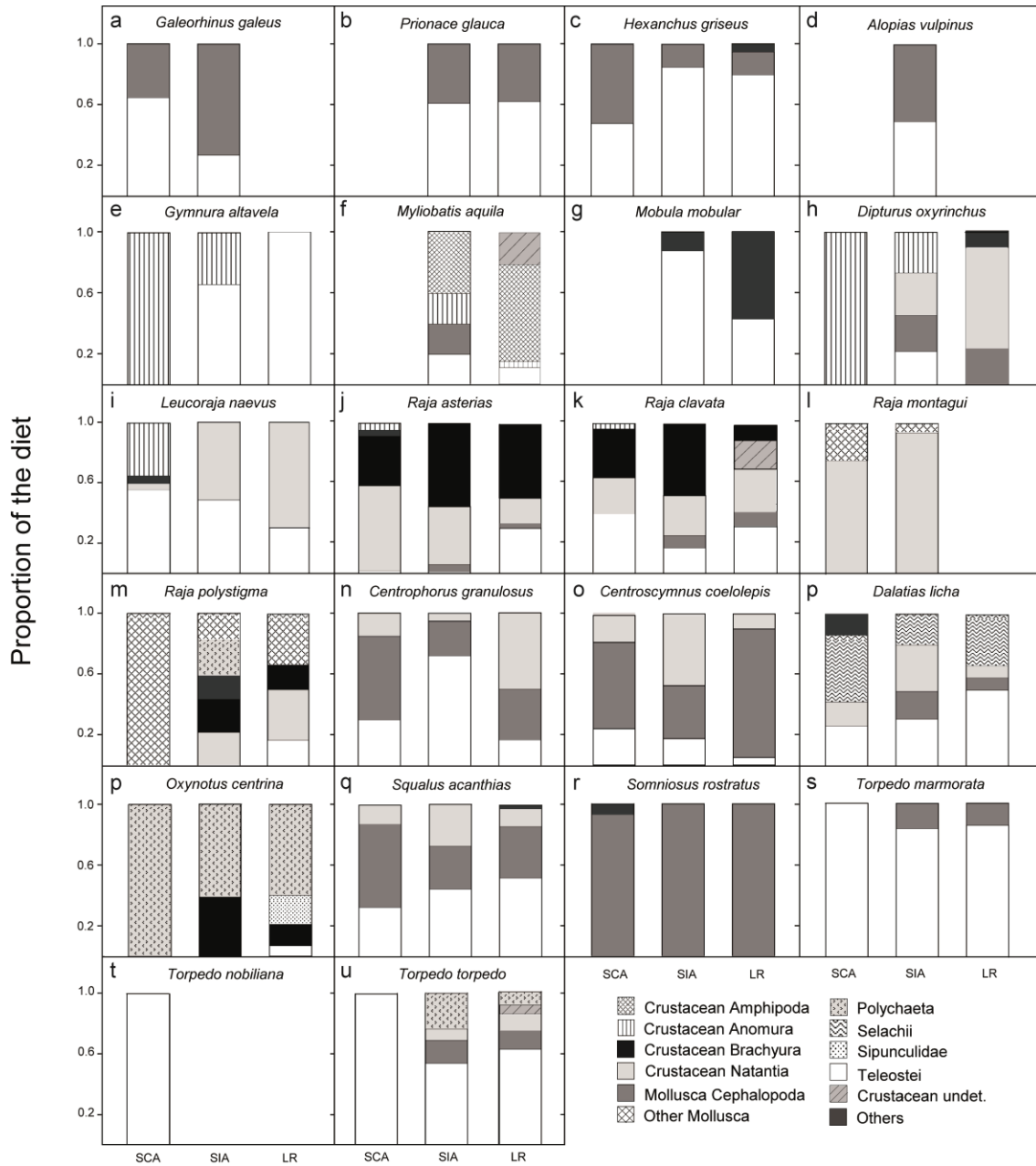


= 93.0%, N = 5) (Squaliformes) and *Hexanchus griseus* (%IRI = 52.1%, N = 6) (Order Hexanchiformes) (Table S2, Fig. 2). Teleostei (fin-fish) was the most important prey group in the stomach of *G. galeus* (%IRI = 64.6%, N = 1, Table S2) (Carcharhiniformes), *Torpedo marmorata*, *T. nobiliana* and *T. torpedo* (%IRI = 100 for the 3 species; N = 16, N = 3, N = 28, respectively, Table S4) (Torpediniformes), *Leucoraja naevus* (%IRI = 54.7%, N = 3, Table S3) and *Raja clavata* (%IRI = 40.6%, N = 6, Table S3) (Rajiformes). Prey of the groups Selachii (representing a group of small demersal sharks) and Polychaeta were the most important prey of *Dalatias licha* (%IRI = 45.3%, N = 30, Table S2) and *Oxynotus centrina* (%IRI = 100%, N = 3, Table S2), respectively (Fig. 2) (Squaliformes). Decapod crustaceans were the most important prey of *R. asterias* (%IRI = 56.3%, N = 39, Table S3) and *R. montagui* (%IRI = 75.6%, N = 8, Table S3) (Rajiformes). Crustaceans of the group Anomura were a unique prey group found in *Dipturus oxyrinchus* (Rajiformes) and *Gymnura altavela* (Myliobatiformes) (for both species, %IRI = 100%, N = 1, Table S3 & S4, respectively), and crustaceans of the group Amphipoda were a unique prey found in the stomach of *R. polystigma* (%IRI = 100%, N = 2; Table S3, Fig. 2) (Rajiformes).

### **Dietary insights from the literature**

We found a total of 49 studies published between 1971 and 2014 documenting the diet of 18 of the 22 elasmobranchs considered in the present study. Of those, 3 works corresponded to studies of stomach contents in Carcharhiniformes, 2 in Hexanchiformes, 8 in Myliobatiformes, 17 in Rajiformes and 12 in Squaliformes, and 7 studies were based on the diet of Torpediniformes (Table S5).

Based on the available published diet data, the diet of Carcharhiniformes and Hexanchiformes were composed mainly of fishes and cephalopods (Fig. 2).



**Figure 2.** Proportion of principal prey groups of each elasmobranch species based on stomach content analysis (SCA) conducted in the present study (index of relative importance), the proportion of importance of each prey estimated with stable isotope analysis (SIA) mixing models and stomach content results expressed as a proportion of each prey from the literature review (LR). (a,b) Carcharhiniformes, (c) Hexanchiformes, (d) Lamniformes, (e–g) Myliobatiformes, (h–m) Rajiformes, (n–s) Squaliformes and (t–v) Torpediniformes. Undet: undetermined.

Myliobatiformes included crustaceans, molluscs and small fishes in their diet. The diet of Rajiformes was basically composed of crustaceans; Squaliformes included cephalopods, fishes and crustaceans. The diet of Torpediniformes was composed mainly of fishes (Table S6, Fig. 2).

## SIA

$\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values differed among orders ( $\delta^{13}\text{C}$ : pseudo- $F_{6,244} = 27.04$ ,  $p < 0.001$ ;  $\delta^{15}\text{N}$ : pseudo- $F_{6,244} = 57.60$ ,  $p < 0.001$ ; Fig. 3, Table 3). In particular, Torpediniformes and Squaliformes showed the highest and lowest  $\delta^{13}\text{C}$ , respectively (Fig. 3), whereas Carcharhiniformes showed the highest  $\delta^{15}\text{N}$  values and Rajiformes the lowest values (Fig. 3). At an intragroup level, we found significant differences in  $\delta^{15}\text{N}$  values between Rajiformes species ( $\delta^{15}\text{N}$ : pseudo- $F_{5,91} = 2.83$ ,  $p = 0.02$ , Fig. 3, Table 3).

**Table 3.** PERMANOVA results showing the significant isotopic differences based on pairwise tests between taxonomic orders, and between species within the orders. Full species names are given in Table 1.

$\delta^{13}\text{C}$ between orders				
	Squaliformes	Hexanchiformes	Torpediniformes	
Carcharhiniformes	0.026	0.001		
Hexanchiformes	0.035			
Rajiformes	<0.001	<0.001	<0.001	
Myliobatiformes	0.031	0.011		
Torpediniformes	<0.001	<0.001		
$\delta^{15}\text{N}$ between orders				
	Squaliformes	Hexanchiformes	Rajiformes	Torpediniformes
Carcharhiniformes	<0.001	0.007	<0.001	0.004
Lamniformes	0.043	0.025	<0.001	
Myliobatiformes			0.015	
Rajiformes	<0.001	<0.001		<0.001
Torpediniformes	<0.001	<0.001		

**$\delta^{15}\text{N}$  between Rajiformes**

	<i>L. naevus</i>	<i>R. asterias</i>	<i>R. clavata</i>
<i>R. montagui</i>	0.024	0.002	0.022

 **$\delta^{13}\text{C}$  between Squaliformes**

	<i>D. licha</i>	<i>S. rostratus</i>
<i>C. granulatus</i>	0.016	<0.001
<i>C. coelolepis</i>	0.013	<0.001
<i>D. licha</i>		<0.001
<i>O. centrina</i>		<0.001
<i>S. acanthias</i>		0.005

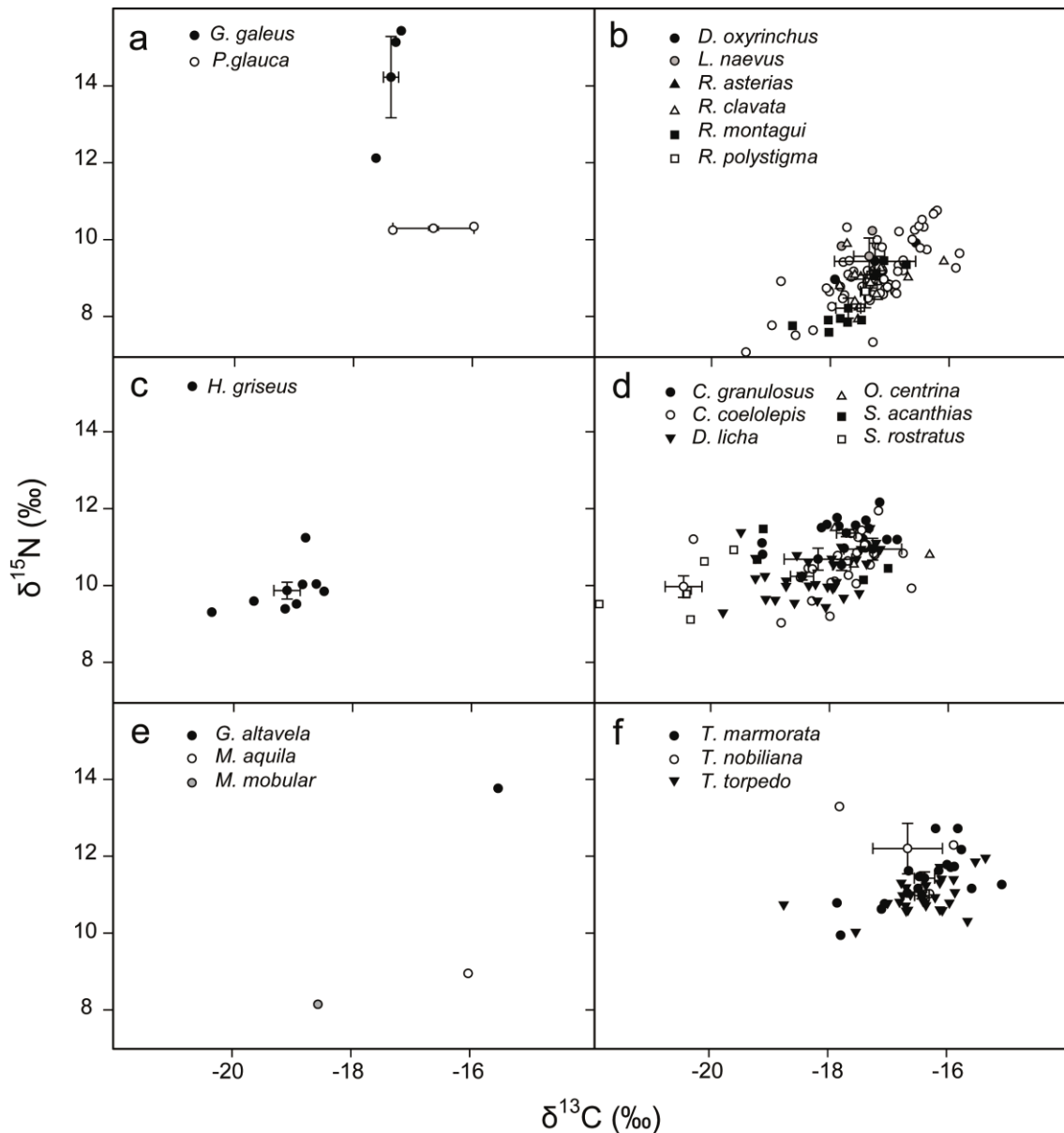
 **$\delta^{15}\text{N}$  between Squaliformes**

	<i>C. coelolepis</i>	<i>D. licha</i>	<i>S. acanthias</i>	<i>S. rostratus</i>
<i>C. granulatus</i>	<0.001	<0.001	0.007	<0.001
<i>O. centrina</i>		0.046		

 **$\delta^{15}\text{N}$  between Torpediniformes**

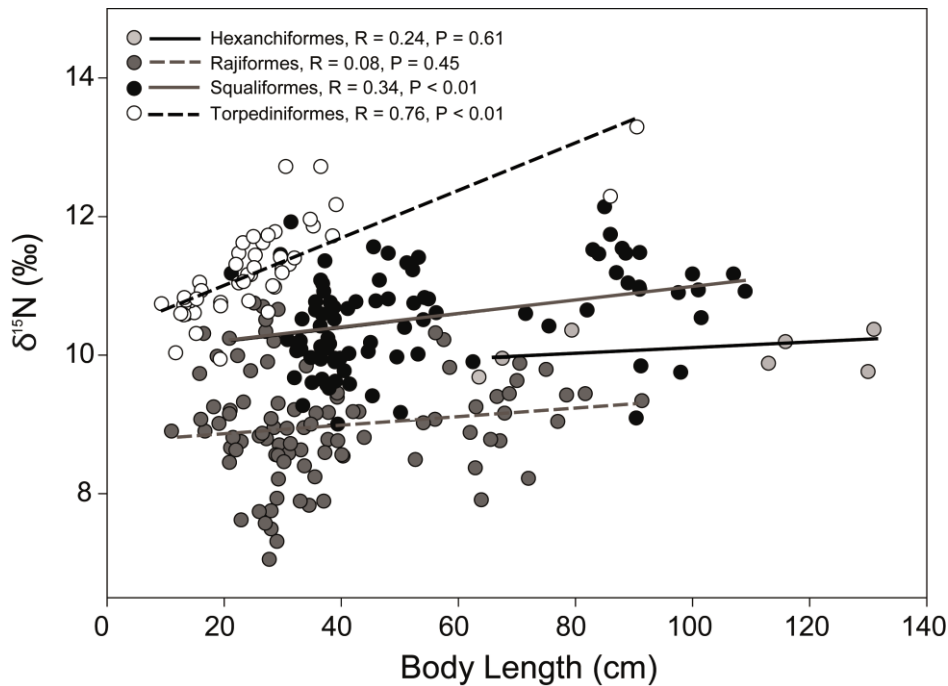
	<i>T. torpedo</i>
<i>T. marmorata</i>	0.009
<i>T. nobiliana</i>	0.005

Significant differences in  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values were found in Squaliformes ( $\delta^{13}\text{C}$ : pseudo- $F_{5,82} = 9.87$ ,  $p < 0.001$ ;  $\delta^{15}\text{N}$ : pseudo- $F_{5,82} = 9.66$ ,  $p < 0.001$ ; Fig. 3, Table 3). In the case of Torpediniformes, we only found statistical differences in  $\delta^{15}\text{N}$  values (pseudo- $F_{2,46} = 7.58$ ,  $p < 0.001$ ; Fig. 3) between species (Table 3).



**Figure 3.** Mean  $\pm$  SD of  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values for (a) Carcharhiniformes, (b) Rajiformes, (c) Hexanchiformes, (d) Squaliformes, (e) Myliobatiformes and (f) Torpediniformes from the western Mediterranean Sea. Full species names are given in Table 1.

$\delta^{15}\text{N}$  values showed a positive relationship to body length in Squaliformes and Torpediniformes ( $p = 0.002$ ,  $p < 0.001$ , respectively), but not in Hexanchiformes and Rajiformes (Fig. 4).



**Figure 4.** Relationships between  $\delta^{15}\text{N}$  values and body length in Hexanchiformes, Rajiformes, Squaliformes and Torpediniformes from the western Mediterranean Sea.

### Isotopic mixing models

Bayesian isotopic mixing model outputs suggested that the proportion of the Teleostei prey group (fin-fish) was high in *C. granulatus* and *H. griseus* (Fig. 2). In *G. altavela*, *C. granulatus* and *T. marmorata*, fishes of the Perciformes represented the most important prey group. Clupeiformes showed a high proportion in the diet of *H. griseus*, *P. glauca* and *Mobula mobular* (Table 4). Cephalopods showed the highest proportion in the diet of *G. galeus* and were the second-most common prey group estimated for *H. griseus*, *S. acanthias* and *A. vulpinus* (Fig. 2). Polychaeta was estimated as an important prey of *O. centrina*, *R. polystigma* and *T. torpedo* (Fig. 2), while decapod crustaceans were an important prey group for *D. oxyrinchus*, *L. naevus*, *R. montagui*, *R. asterias* and *R. clavata* (Table 4).

**Table 4.** Relative contribution of potential prey to the diet of elasmobranchs from the western Mediterranean estimated with SIAR isotopic mixing models. Contributions are designated as the estimated low 95% highest density region (hdr), mean contribution and high 95% hdr. Full species names are given in Table 1.

Species	Potential prey	Low 95% hdr	Mean% contribution	High 95% hdr
<b>Carcharhiniformes</b>				
<i>G. galeus</i>	Gadiformes	0	0.27	0.56
	Octopoda	0.02	0.40	0.74
	Teuthida	0	0.33	0.65
<i>P. glauca</i>	Clupeiformes	0	0.22	0.43
	Gadiformes	0	0.21	0.40
	Perciformes	0	0.18	0.37
	Sepida	0	0.20	0.38
	Teuthida	0	0.19	0.38
<b>Hexanchiformes</b>				
<i>H. griseus</i>	Clupeiformes	0.12	0.46	0.88
	Gadiformes	0	0.29	0.55
	Perciformes	0	0.10	0.30
	Teuthida	0	0.15	0.38
<b>Lamniformes</b>				
<i>A. vulpinus</i>	Teleostei	0.02	0.50	0.96
	Teuthida	0.04	0.50	0.97
<b>Myliobatiformes</b>				
<i>G. altavela</i>	Clupeiformes	0	0.33	0.65
	Perciformes	0	0.34	0.65
	Anomura	0	0.33	0.65
<i>M. aquila</i>	Teleostei	0	0.19	0.39
	Anomura	0	0.20	0.38
	Bivalvia	0	0.20	0.40
	Gasteropoda	0	0.20	0.39
	Teuthida	0	0.20	0.39
<i>M. mobular</i>	Clupeiformes	0.02	0.34	0.59
	Euphausiacea	0	0.10	0.19

	Myctophiformes	0.30	0.56	0.88
<b>Rajiformes</b>				
<i>D. oxyrinchus</i>	Anomura	0	0.26	0.50
	Cephalopoda	0	0.24	0.47
	Natantia	0	0.28	0.54
	Teleostei	0	0.21	0.44
<i>L. naevus</i>	Anguiliformes	0	0.23	0.51
	Natantia	0.14	0.52	0.92
	Pleurenctiformes	0	0.25	0.53
<i>R. asterias</i>	Brachyura	0.43	0.55	0.67
	Mollusca	0	0.05	0.13
	Natantia	0.23	0.38	0.53
	Teleostei	0	0.02	0.06
<i>R. clavata</i>	Brachyura	0.30	0.47	0.64
	Cephalopoda	0	0.08	0.22
	Clupeiformes	0	0.08	0.21
	Gadiformes	0	0.06	0.15
	Natantia	0.02	0.26	0.49
	Perciformes	0	0.05	0.13
<i>R. montagui</i>	Amphipoda	0	0.06	0.15
	Natantia	0.84	0.94	1.01
<i>R. polystigma</i>	Amphipoda	0	0.17	0.35
	Brachyura	0	0.22	0.41
	Isopoda	0	0.16	0.34
	Natantia	0	0.22	0.41
	Polychaeta	0	0.24	0.45
<b>Squaliformes</b>				
<i>C. granulatus</i>	Clupeiformes	0	0.07	0.19
	Gadiformes	0	0.10	0.25
	Osmeriformes	0.01	0.20	0.38
	Perciformes	0.12	0.34	0.55
	Natantia	0	0.07	0.17
	Teuthida	0.01	0.21	0.40

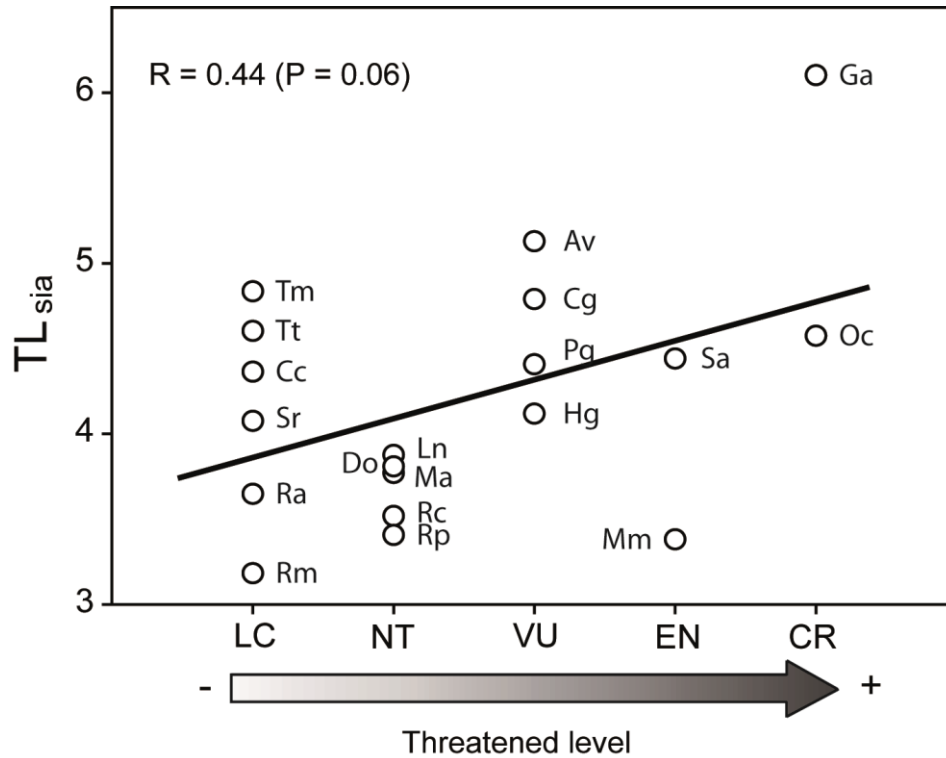


<i>C. coelolepis</i>	Natantia	0	0.47	0.43
	Teleostei	0.31	0.17	0.65
	Teuthida	0.06	0.35	0.59
<i>D. licha</i>	Cephalopoda	0	0.16	0.36
	Gadiformes	0	0.14	0.29
	Myctophiformes	0	0.19	0.38
	Natantia	0.14	0.31	0.48
	Selachii (small sharks)	0	0.20	0.40
<i>O. centrina</i>	Brachyura	0.03	0.39	0.75
	Polychaeta	0.25	0.60	0.97
<i>S. acanthias</i>	Natantia	0	0.27	0.55
	Octopoda	0	0.28	0.57
	Teleostei	0.10	0.45	0.77
<i>S. rostratus</i>	Teuthida	0	0.31	0.63
	Tunicata	0.37	0.69	1.01
<b>Torpediniformes</b>				
<i>T. marmorata</i>	Cephalopoda	0	0.17	0.38
	Clupeiformes	0	0.09	0.24
	Gadiformes	0	0.11	0.31
	Myctophiformes	0	0.05	0.15
	Perciformes	0.31	0.58	0.82
<i>T. nobiliana</i>	Gadiformes	0	0.34	0.73
	Polychaeta	0.27	0.66	1.03
<i>T. torpedo</i>	Anguiliformes	0.02	0.20	0.36
	Clupeiformes	0	0.06	0.17
	Perciformes	0	0.16	0.31
	Pleurenectiformes	0	0.11	0.24
	Mollusca	0	0.15	0.29
	Natantia	0	0.07	0.17
	Polychaeta	0.09	0.24	0.38

---

### Trophic position and trophic width

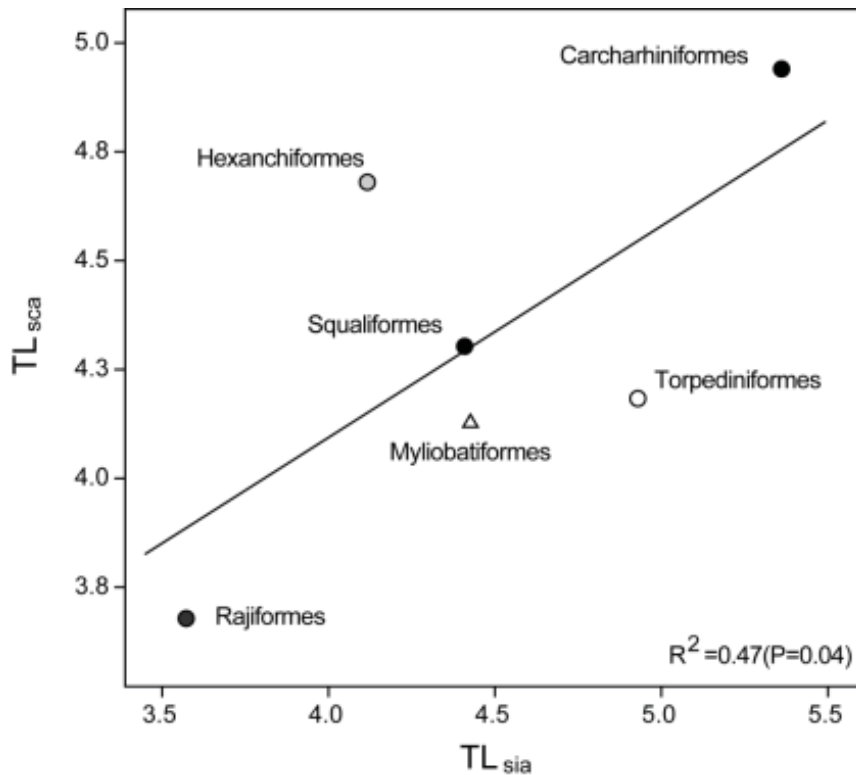
$TL_{sca}$  and  $TL_{sia}$  ranged between  $TL_{sca} = 3.1$  and  $TL_{sia} = 3.2$  for *O. centrina* and *R. montagui*, respectively, to  $TL_{sca} = 4.9$  and  $TL_{sia} = 6.3$  for *G. galeus* (Table S2, S3, Fig. 5).



**Figure 5.** Relationships between the threatened category according to the IUCN conservation status (Abdul Malak et al. 2011) and the trophic level of 19 elasmobranch species estimated with stable isotope analysis ( $TL_{sia}$ ): *Prionace glauca* (Pg), *Hexanchus griseus* (Hg), *Alopias vulpinus* (Av), *Centrophorus granulosus* (Cg), *Centroscyrnus coelolepis* (Cc), *Oxynotus centrina* (Oc), *Squalus acanthias* (Sa), *Somniosus rostratus* (Sr), *Dipturus oxyrinchus* (Do), *Leucoraja naevus* (Ln), *Raja asterias* (Ra), *R. clavata* (Rc), *R. montagui* (Rm), *R. polystigma* (Rp), *Gymnura altavela* (Ga), *Myliobatis aquila* (Ma), *Mobula mobular* (Mm), *Torpedo marmorata* (Tm) and *T. torpedo* (Tt).

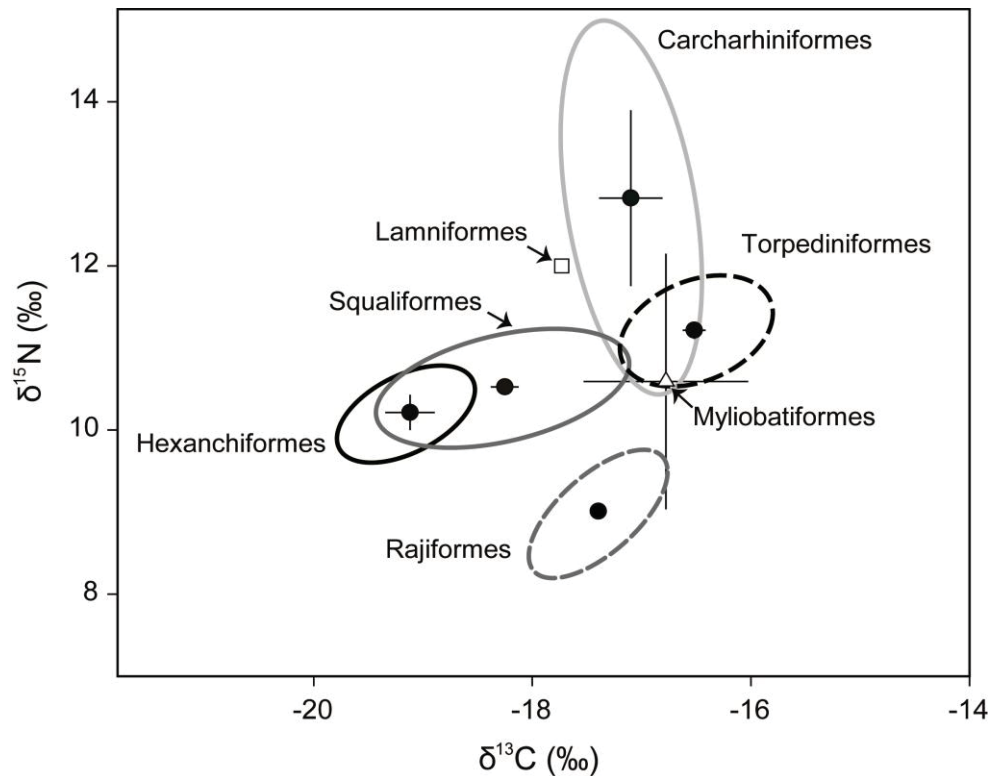
Between orders, we found that both  $TL_{sca}$  and  $TL_{sia}$  showed a positive correlation ( $R^2 = 0.47$ ,  $p < 0.05$ ; Fig. 6), with higher TL values in Carcharhiniformes ( $TL_{sca} = 4.94$ ;  $TL_{sia} = 5.6 \pm 1.22$  [mean  $\pm$  SD]), followed by Lamniformes ( $TL_{sia} = 5.12$ ), Hexanchiformes ( $TL_{sca} = 4.68$ ;  $TL_{sia} = 4.2 \pm 0.3$ ), Squaliformes ( $TL_{sca} = 4.31 \pm 0.61$ ;  $TL_{sia} = 5.6 \pm 1.22$ ), Torpediniformes ( $TL_{sca} = 4.48 \pm 0.02$ ;  $TL_{sia} = 4.93 \pm 0.38$ ),

Myliobatiformes ( $TL_{sca} = 4.14$ ;  $TL_{sia} = 4.41$ ) and Rajiformes ( $TL_{sca} = 3.68 \pm 0.38$ ;  $TL_{sia} = 3.6 \pm 0.4$ ).



**Figure 6.** Relationships between the trophic level estimated with stomach content analysis ( $TL_{sca}$ ) and with stable isotope analysis ( $TL_{sia}$ ) for Carcharhiniformes, Hexanchiformes, Squaliformes, Myliobatiformes, Torpediniformes and Rajiformes from the western Mediterranean Sea.

SEAs differed among Carcharhiniformes ( $SEA = 4.36\%{}^2$ ), Hexanchiformes ( $0.98\%{}^2$ ) and Rajiformes ( $1.14\%{}^2$ ; Fig. 3), whereas Squaliformes ( $2.33\%{}^2$ ) and Torpediniformes ( $1.36\%{}^2$ ) overlapped in their SEAs (Fig. 7).



**Figure 7.** Mean and SD of  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values and the standard ellipse areas of 7 elasmobranch orders from the western Mediterranean Sea.

### Trophic ecology and conservation status

According to the IUCN categories for the Mediterranean Sea (Froese & Pauly 2014), the 22 species collected in the present study were classified as Data Deficient (3 species), Near Threatened (5 species), Vulnerable (4 species), Endangered (2 species) and Critically Endangered (2 species) (Table 1). In addition, we included 6 species considered to be of Least Concern but with deficiencies in ecological data availability in the region.

We found a positive but non-significant relationship between  $\text{TL}_{\text{sia}}$  and the degree of threat as categorised by the IUCN classification ( $R = 0.42$ ,  $p = 0.06$ ; Fig. 7). *Dalatias licha* ( $\text{TL}_{\text{sia}} = 4.21$ ), *G. galeus* ( $\text{TL}_{\text{sia}} = 6.31$ ) and *T. nobiliana* ( $\text{TL}_{\text{sia}} = 5.35$ ) were not included because available information was insufficient to accurately assess their extinction risk (Data Deficient).

## Discussion

In this study, we present new information on the feeding ecology of 22 species of rare and threatened elasmobranchs in the western Mediterranean Sea. SCA data provided information with a higher taxonomic resolution. SIA results allowed us to characterise the feeding habits from a functional point of view. The information from the literature enabled us to summarise the main prey of the species in different habitats of the Mediterranean Sea and complemented the information for those species with low sample sizes. Although our study may have limitations due to the small sample size of some species, obtaining a large sample size of rare elasmobranchs is difficult, and using complementary approaches is probably the only way to advance our knowledge about their ecological role.

Overall, the shark species seem to have similar diets, mainly composed of fishes and cephalopods. However, they may also include other sharks in their diet, such as observed in the kitefin shark *Dalatias licha* (Squaliformes) (Navarro et al. 2014b), or polychaetes, crustaceans and shark eggs such as in the angular roughshark *Oxynotus centrina* (Squaliformes) (Barrull & Mate 2001). The little sleeper shark *Somniosus rostratus* (Squaliformes) is also a specialist predator that feeds mostly on cephalopods, especially squids (Golani 1986). In contrast to sharks, the skates analysed in the present study (Rajiformes) feed principally on crustaceans, which is consistent with Ebert and Bizzarro (2009), who showed that skates are epibenthic predators specializing on invertebrates. Stingrays (Myliobatiformes) prey on different trophic groups, while *Gymnura altavela* feeds mainly on fishes such as other butterfly rays (Yokota et al. 2013). *Myliobatis aquila* feeds on molluscs (Capapé et al. 1992, Jardas et al. 2004), and *Mobula mobular* filters small pelagic crustaceans through modified gills (Couturier et al. 2012). Electric rays (Order Torpediniformes) feed mainly on fishes that they capture actively through electric discharges (Lowe et al. 1994). The largest electric rays show high TLs, similar to the TL reported for the Mediterranean by Stergiou and Karpouzi (2002).

Differences observed in the diet composition between taxonomic orders in this study may be explained by the available resources in the habitat exploited by each functional

group (Barnett et al. 2012). Usually, when resources are shared in a restricted environment, species will adapt and modify their feeding behaviour to coexist in the same area (Lowe et al. 1996, Heithaus 2001, Motta & Wilga 2001, Dean et al. 2007). In this way, elasmobranchs can feed on different prey groups and reduce competition for available food resources (Carrassón & Cartes 2002, Heupel et al. 2007, Navarro et al. 2014b).

Understating the trophic position of elasmobranchs is important to investigate their ecological role in relation to other organisms in the ecosystem (Cortés 1999, Stergiou & Karpouzi 2002). We found differences in the TLs between taxonomic orders using both the SCA and SIA approaches. Sharks, in particular those of the orders Carcharhiniformes and Lamniformes, showed the highest TLs close to cetaceans, seabirds and other marine fishes such as bluefin tuna *Thunnus thynnus* and the anglerfishes *Lophius budegassa* and *L. piscatorius* in Mediterranean ecosystems (Coll et al. 2006, Navarro et al. 2011, Tecchio et al. 2013). This highlights their potential role as apex predators in the marine Mediterranean ecosystem (Ferretti et al. 2008). The results from the SIA showed that, among sharks, *Galeorhinus galeus* (Carcharhiniformes) and *Centrophorus granulosus* (Squaliformes) had the highest TLs. This was not as clearly observed in the SCA results, likely due to the low number of stomach samples available. Electric rays (Torpediniformes) also showed high TLs, probably because they selectively feed on fishes with high  $\delta^{15}\text{N}$  content. These results suggest that electric rays may also play an important role as top predators in the Mediterranean Sea. In addition, electric rays (*Torpedo marmorata*, *T. torpedo* and *T. nobiliana*) have similar TLs to sharks of the order Squaliformes, and these values were in some cases higher, i.e. *Hexanchus griseus* or *Centroscymnus coelolepis*. Skates (Rajiformes) had a significantly lower TL ( $\text{TL}_{\text{sca}}$ ) than the other elasmobranchs we studied, illustrating that they could be considered as mesopredators in the western Mediterranean Sea. Our results differed from those of Ebert and Bizzarro (2009), mainly due to the absence of small demersal sharks in the comparative analyses. In the NW Mediterranean Sea,

skates may occupy a similar TL to small sharks such as *Galeus melastomus*, *Etmopterus spinax* and *Scyliorhinus canicula* (Cortés 1999, Polunin et al. 2001, Albo-Puigserver et al. 2015).

For many fish species and sharks, there is a positive relationship between body size and trophic position (Romanuk et al. 2011, Heithaus et al. 2013). In the present study, this positive relationship was significant in Torpediniformes and Squaliformes, whereas in Rajiformes and Hexanchiformes, this relationship was not significant. These results highlight the fact that size may not always be a good proxy for trophic position in elasmobranchs.

Stingrays (Myliobatiformes) display a wide trophic range. However, due to the small sample size it was not possible to determine their trophic width based on the isotopic area. Despite this, we observed that these species play different ecological roles due to their diverse feeding strategies: *M. mobular* is an epipelagic manta ray that feeds on zooplankton (Couturier et al. 2012), and its TL is expected to be lower than other elasmobranchs; *M. aquila* has a TL similar to skates, probably because it feeds on organisms of low TL such as filter feeding molluscs as was previously documented in other eagle rays like *Myliobatis freminvillei*, *M. australis* and *M. californica* (Jacobsen & Bennett 2013). In contrast to the other Myliobatiformes of our study, *G. altavela* showed a TL similar to other sharks, such as *G. galeus*, which mainly feeds on bony fishes.

Although the trophic niche width differed between orders, we found a clear overlap in the trophic niche between them with the exception of Rajiformes. The species of this order have a smaller trophic niche, and it was therefore segregated from the other elasmobranch orders in the present study. This occurs because the species of this group have similar feeding behaviour and consequently have a lower trophic width, similar to other specialist species, such as tunnids in the Mediterranean Sea (Medina et al. 2015).

Overfishing and habitat degradation may have profoundly altered populations of sharks, skates and rays (Stevens et al. 2000, Ferretti et al. 2010, Dulvy et al. 2014). These alterations have led to a substantial increase in the number of threatened species, and the study of species at risk has become more challenging due to the difficulty in

obtaining a sufficient number of samples (Smart et al. 2013, Barría et al. 2015b). The effect of the disappearance of top predators in the Mediterranean Sea is only partially known and may involve changes in species composition in the prey community or other top predators as has been documented in other marine ecosystems (Stevens et al. 2000). In the western Mediterranean Sea, several elasmobranchs, including demersal species, have been fished as non-target species in demersal trawlers without knowing the real consequences of the removal of these organisms from the food web (Navarro et al. 2016).

Based on our results, the potential effects of the decline of elasmobranchs could be different between species. Although we observed differences in the trophic position between species, sharks (Carcharhiniformes, Hexanchiformes, Lamniformes and Squaliformes) and rays (Myliobatiformes and Torpediniformes) can be considered as top predators, and their declines may generate trophic cascades and changes in the community structure such as releases of mesopredator prey populations (Myers et al. 2007, Baum & Worm 2009). In contrast, skates (Rajiformes) can be considered mesopredators, as they link the different food web compartments and TLs in marine ecosystems (Matich et al. 2011). These cascade effects may be more complex than simply top-down or bottom-up alterations in the food web considering the overall behaviour of predators, such as migration timing and duration of residency by sex or age (Navia et al. 2010, Mejía-Falla & Navia 2011, Bornatowski et al. 2014). These may have strong effects on behaviour, health and survival, and ultimately may have ecological impacts within populations of other species with which they interact (Ritchie et al. 2012, Andrews & Harvey 2013).

Studies of feeding ecology can contribute to our understanding of the community structure and ecological interactions of elasmobranchs in marine ecosystems (Winemiller 1989, Krebs 1999). Here we have shown that the use of stomach content and isotopic analyses, in combination with extant reviews, may establish general resource use patterns and describe interspecific differences among poorly studied and



difficult to sample rare and threatened elasmobranch fishes. Prior to this study, information on the trophic ecology of Mediterranean elasmobranchs was only available for a few species, a limitation that had precluded the inclusion of particular species in previous food-web models in the Mediterranean Basin. Our results include dietary information that will allow an exploration of the ecological role of these elasmobranchs in the Mediterranean Sea. Moreover, by using ecological models, the potential effect of fishing activity can be evaluated (such as in Coll et al. 2013). These results can provide useful data for managers to conduct an appropriate assessment and thus conservation actions of these species.

# 2.2

## Subcapítulo 4

*Morphological parameters of abundant and threatened chondrichthyans of the northwestern Mediterranean Sea*

**Parámetros morfológicos de condriictios abundantes y amenazados del oeste del Mar Mediterráneo**



# **Morphological parameters of abundant and threatened chondrichthyans of the northwestern Mediterranean Sea**

Claudio Barría<sup>1</sup>, Joan Navarro<sup>1</sup>, Marta Coll<sup>1,2</sup>, Ulla Fernandez-Arcaya<sup>1</sup> and Raquel Sáez-Liante<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC), Barcelona, Spain; <sup>2</sup>Institut de Recherche pour le Développement, UMR EME 212, Centre de Recherche Halieutique Méditerranéenne et Tropicale, Sète Cedex, France

Publicado en *Journal of Applied Ichthyology* 31: 114 – 119 (2015)

Doi: 10.1111/jai.12499

Publicación original en el Anexo 2

## Abstract

---

The diversity of chondrichthyans in the Mediterranean Sea is relatively high; however available data indicate that this group is declining in abundance and several species are becoming rare. As a result, the collection of biological data is a priority for demographic models, stock assessments and food web analysis. In the present study, we report morphological parameters and length–weight relationships of several chondrichthyan species, both abundant and threatened, from the western Mediterranean Sea. Samples were obtained with commercial and scientific bottom trawl vessels between 2001 and 2013. A total of 893 individuals belonging to 11 families and 20 species were weighed and total length was measured. In addition, 7 species of large demersal sharks were measured and length-length relationships were obtained to study the relationships between different body length measurements. All species showed positive allometric or isometric growth, except *Centroscymnus coelolepis*. The results of the length–weight relationships reveal differences between the western Mediterranean and nearby areas, depending on the species studied.

## Resumen

---

La diversidad de los condricios en el Mar Mediterráneo es relativamente alta. Sin embargo, los últimos estudios indican que las especies de este grupo están disminuyendo en abundancia y varias especies se hacen cada vez más difíciles de observar. Por este motivo la recolección de datos biológicos es una prioridad para los modelos demográficos, las evaluaciones de las poblaciones y el análisis de las redes tróficas. En el presente estudio, se presentan los parámetros morfológicos y las relaciones longitud-peso de 20 especies de condricios abundantes y amenazados del oeste del Mar Mediterráneo. En esta zona se obtuvieron muestras de manera oportunista en pesquerías comerciales y pescas experimentales de arrastre de fondo entre los años 2001 y 2013. Se recolectaron un total de 893 individuos pertenecientes a 11 familias y 20 especies, lo cuales fueron medidos y pesados. Además, se midieron 7 especies de grandes tiburones demersales y se obtuvieron relaciones longitud-longitud para estudiar las relaciones entre las diferentes longitudes. Todas las especies mostraron crecimiento alométrico o isométrico positivo, excepto *Centroscymnus coelolepis*. Los resultados de las relaciones longitud-peso revelan diferencias entre el Mediterráneo occidental y las áreas cercanas.

## **Introduction**

Chondrichthyans are widely distributed around the world. The Mediterranean Sea hosts around 80 species, approximately 7% of all currently existing chondrichthyans (Cavanagh & Gibson 2007) and is considered a global hotspot for threatened elasmobranches (Abdul Malak 2011, Dulvy et al. 2014). According to the International Union for the Conservation of Nature (IUCN), approximately 40% of chondrichthyan species in the Mediterranean Sea are classified as critically endangered (CR), endangered (EN), vulnerable (VU) or data deficient (DD) (Abdul Malak 2011).

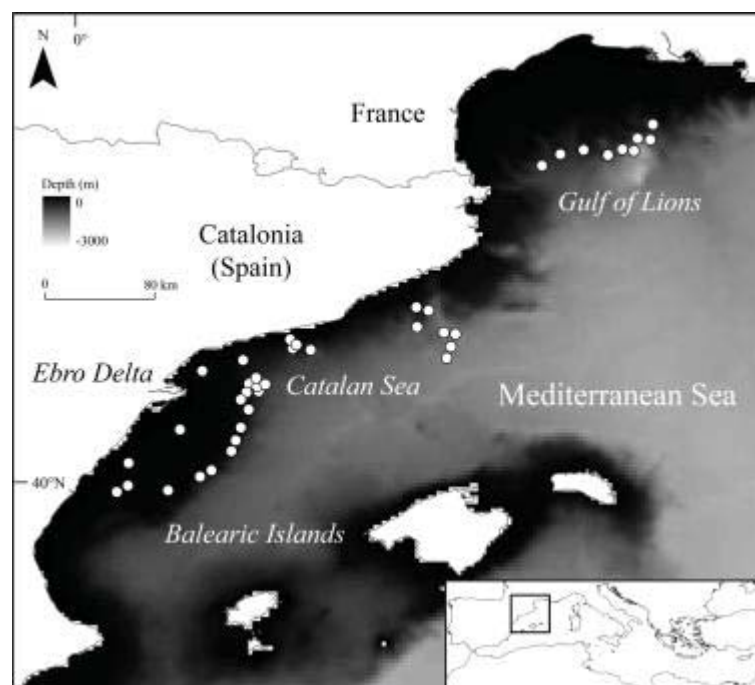
Most chondrichthyan populations present low productivity in comparison to teleost fishes and they are a common by-catch in many fisheries, particularly those using demersal bottom trawls (Cortés 1999). Coll et al. (2010) showed a higher concentration of elasmobranch species in coastal and continental waters, especially in the western Mediterranean. The available scientific data from bottom trawl fisheries for most demersal species suggest negative population trends for many species of demersal chondrichthyans; otherwise, trends are typically unknown. In addition, basic information on species identification and ecological parameters is scarce for chondrichthyan species since they are of low economic value in most countries and frequently occur in low densities making it difficult to obtain sufficient samples (Cortés 1999, Navarro et al. 2014b).

Data on basic morphological characteristics in this group are essential to improving the knowledge of their biology and other aspects of their population dynamics. Particular morphometric measurements, such as length–weight relationship (LWR), are very useful in fishery management and stock assessment models (King 1995, Mendes et al. 2004, Torres et al. 2012). Similarly, relationships between different body length measurements (length–length relationships) are also useful to develop comparative growth studies or for the identification of species (Binohlan & Pauly 1998, Coelho 2007). In the Mediterranean Sea, information about LWR is scarce for chondrichthyan species and most studies have been conducted in the eastern Mediterranean (Ismen et al. 2007, Güven et al. 2012), while in the western Mediterranean data only exist for a small number of chondrichthyans (Sion et al. 2004, Coll et al. 2013b).

This study aims to provide the first detailed description of LWRs and length-length relationships of 20 chondrichthyan species from the northwestern Mediterranean Sea. Specifically, we provide LWR data on 10 demersal sharks, 3 electric rays, 6 demersal skates and 1 chimaera (11 species considered by the IUCN as threatened, near threatened or data deficient and 9 considered as least concern). In addition, we provide length-length relationships for 7 demersal shark species on which very few information in the literature is available. We also compared our results with information published in other areas of the Mediterranean Sea and Eastern Atlantic.

## Material and Methods

All individuals of chondrichthyans analysed in this study were collected between September 2011 and June 2013 throughout the northwestern Mediterranean Sea (Figure 1; from the Gulf of Lions to the Catalan Sea). The samples were collected from commercial bottom trawling vessels and from two experimental oceanographic surveys (Dos-Mares and Ecotrans projects; Spanish Government).



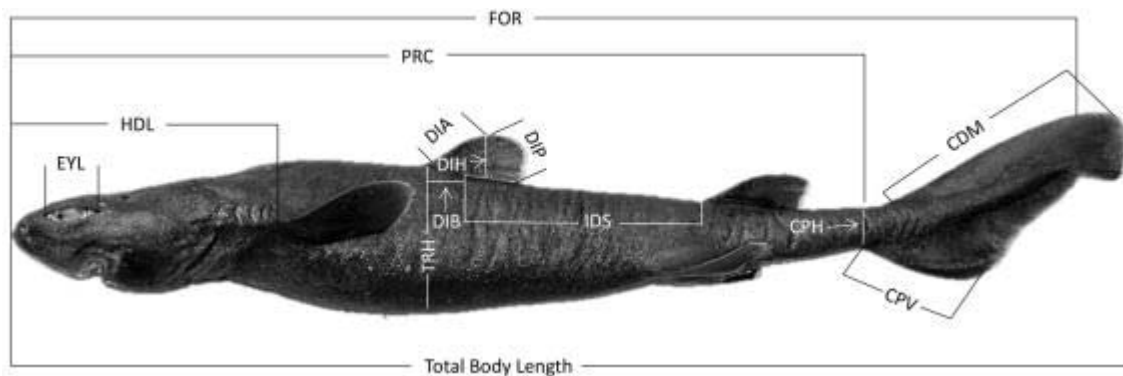
**Figure 1.** Study area (northwestern Mediterranean) indicating the sampling locations (white points).



The individuals were collected at depths ranging between 400 to 2200 m. All individuals were measured with digital calipers ( $\pm 0.01$  mm) and fish measuring boards ( $\pm 0.1$  cm) for total body length ( $TL$ ), or precaudal length in the case of the rabbit fish *Chimaera monstrosa*. The weight ( $W$ ) was determined with a digital balance to the nearest 0.01 g.

The length-weight relationship was analysed using the log form of the equation:  $W = aTL^b$ , where  $W$  is the weight (g),  $TL$  is the length (cm),  $a$  is the intercept of the regression and  $b$  is the regression coefficient. For species with small length ranges, or those represented by  $< 6$  individuals,  $a$  was calculated using the above expression, assuming  $b=3$  (Froese 2006).

Length-length measurements ( $\pm 0.01$  mm) were taken in 7 shark species on which very few information about this measurements is available in the Mediterranean Sea. The specific terms of these measurements were defined according to Compagno (2001) (Figure 2), and were expressed as percentages of the  $TL$ .



**Figure 2.** Morphological measures used in the present study illustrated on an image of *Dalatias licha* (following Compagno 1984): FOR=fork length, PRC=precaudal length, HDL=head length, EYL=eye length, DIA=first dorsal anterior margin, DIH=first dorsal height, DIP=first dorsal posterior margin, DIB=first dorsal base, IDS=interdorsal space, TRH=trunk height, CPH=caudal peduncle height, CDM=dorsal caudal margin, CDV=preventral caudal margin.

## Results

A total of 893 individuals belonging to 20 species from 7 families and 6 genera were examined. According to the IUCN categories for the Mediterranean Sea (Abdul Malak 2011), the 20 species studied were classified as: Least Concern (9 species), Data Deficient (2 species), Near Threatened (5 species), Vulnerable (2 species), Critically Endangered (1 species) and Endangered (1 species) (see Table 1). The coefficient of determination of length-weight relationships ranged from 0.84 to 0.99. The parameter  $b$  of LWR ranged between 2.286 for the Portuguese dogfish *Centroscymnus coelolepis* and 3.557 for marbled electric ray *Torpedo marmorata* and the intercept value was between 0.0010 for the kitefin shark *Dalatias licha* and thornback ray *Raja clavata* and 0.1025 for the Portuguese dogfish. The best represented families in terms of numbers of individuals were Scyliorhinidae and Etmopteridae.

The family Rajidae represented the largest number of species in this study. The body length ranged from 8.5 cm in the case of the thornback ray to 131 cm in the bluntnose six-gilled shark *Hexanchus griseus*.

**Table 1.** Morphological (mean and standard deviation) and growth parameters for 20 chondrichthyan species from the northwestern Mediterranean. IUCN conservation status (Abdul Malak 2011) is also indicated for each species (DD: Data deficient; LC: Least concern; E: NT: Near threatened; VU: vulnerable; EN: Endangered; CE: Critically endangered).

Family/Species	IUCN-Mediterranean Status	N	Total Length (cm)		Total Weight (g)		Regression Parameters			Growth type
			Min-Max	Mean (sd)	Min-Max	Mean (sd)	a	b	R <sup>2</sup>	
Chimaeridae										
<i>Chimaera monstrosa</i>	NT	84	10.3-92.2	36.8 (15.3)	5.5-1772	132.6 (297.1)	0.0064	3.118	0.99	Allometric +
Etmopteridae										
<i>Etmopterus spinax</i>	LC	143	10.9-45.1	22.3 (7.8)	6.0-362	68.8 (74.9)	0.0043	3.007	0.98	Isometric
Scyliorhinidae										
<i>Galeus melastomus</i>	LC	171	14.3-61.1	38.2 (16.1)	8.0-822	247.1 (217.6)	0.0017	3.132	0.96	Allometric +
<i>Scyliorhinus canicula</i>	LC	179	9.4-48.8	35.8 (8.6)	2.0-443	172.6 (111.1)	0.0017	3.171	0.96	Allometric +
Centrophoridae										
<i>Centrophorus granulosus</i>	VU	3	45.5-46.5	46 (0.5)	400-502	441 (53.9)	0.0027	3.000	–	
Dalatiidae										
<i>Dalatias licha</i>	DD	37	30.8-109	47.2 (21.6)	105-7493	975.8 (1838)	0.0010	3.376	0.96	Allometric +
Hexanchidae										
<i>Hexanchus griseus</i>	VU	6	63.5-131	97.9 (31.3)	840-12250	5251.6 (4553.9)	0.0009	3.342	0.91	Allometric +
Oxynotidae										
<i>Oxynotus centrina</i>	CR	3	38.8-48	43.1 (4.6)	650-940	830 (157.2)	0.0105	3.000	–	
Rajidae										
<i>Dipturus oxyrinchus</i>	NT	2	27.4-33.6	30.5 (4.4)	58-84	71 (18.4)	0.0025	3.000	–	
<i>Leucoraja naevus</i>	NT	3	33.1-58.5	49.7 (14.4)	181-1211	919 (643.7)	0.0061	3.000	–	
<i>Raja asterias</i>	LC	77	11.0-75	33.6 (14.5)	7.0-2549	353.1 (567.2)	0.0044	3.064	0.98	Isometric
<i>Raja clavata</i>	NT	8	8.5-77	42.6 (25.9)	3.0-3144	946.1 (1097.6)	0.0010	3.437	1.00	Allometric +

Morphological parameters of abundant and threatened chondrichthyans

<i>Raja montagui</i>	LC	2	28.7-54	41.4 (17.9)	91.4-817	454.2 (513.1)	0.0045	3.000	–	
<i>Raja polystigma</i>	NT	3	21.4-36	30.7 (8.1)	29.3-305	190.4 (143.6)	0.0051	3.000	–	
Somniosidae										
<i>Centroscyrnus coelolepis</i>	LC	122	21.0-83	45.7 (13.1)	41-1966	696.3 (430.3)	0.1025	2.286	0.84	Allometric -
<i>Somniosus rostratus</i>	LC	5	71.5-98	89.7 (10.8)	1970-7200	4256.4 (2109.6)	0.0056	3.000	–	
Squalidae										
<i>Squalus acanthias</i>	EN	2	36.5-75.5	56 (27.6)	162-1454	808 (913.6)	0.0034	3.000	–	
Torpenidae										
<i>Torpedo marmorata</i>	LC	16	19.3-39.1	26.3 (5.4)	64.2-1527	469.6 (410.7)	0.0035	3.557	0.98	Allometric +
<i>Torpedo nobiliana</i>	DD	1	90.5		13450		0.0181	3.000	–	
<i>Torpedo torpedo</i>	LC	28	9.3-38.5	21 (8.8)	9.6-866	222.6 (249.9)	0.0133	3.046	0.98	Isometric

## Discussion

In general, most species showed positive allometric or isometric growth, similar to that shown in other studies (Güven et al. 2012). However, the Portuguese dogfish displayed negative allometric growth, as previously reported for males of this species in Suruga Bay, Japan (Jano & Tanaka 1984), but not in other seas, probably due to difficulties in obtaining sufficient specimens of all size classes. In fact, this lack of data occurs in many species of chondrichthyans that are threatened and that can be difficult to sample (Smart et al. 2013). For this reason, although the number of individuals for some species is limited, this study is the first reporting length-weight correlation values for kitefin shark, angular roughshark *Oxynotus centrina* and little sleeper shark *Somniosus rostratus*. Furthermore, we provide the first length-weight correlation values for rabbit fish, sharks including gulper shark *Centrophorus granulosus*, Portuguese dogfish *Centroscymnus coelolepis*, spiny dogfish *Squalus acanthias*, cow shark, and among the skates, long-nosed skate *Dipturus oxyrinchus*, cuckoo ray *Leucoraja naevus* and spotted ray *Raja montagui* for the western Mediterranean Sea.

The parameters  $a$  and  $b$  of *C. monstrosa*, blackmouth catshark *Galeus melastomus* and common torpedo *Torpedo torpedo* have similar values to those found in the Atlantic coastal waters (Ferreira et al. 2008, Veiga et al. 2009, Torres et al. 2012). Lesser spotted dogfish *Scyliorhinus canicula* values are also similar to those obtained in Atlantic waters and the eastern Mediterranean (Güven et al. 2012, Moutopoulos et al. 2013), but are different to those described by Morey et al. (2003) in the Balearic Islands, probably due to the low sample size. Starry ray *Raja asterias* parameters are similar to those in the northwest Mediterranean (Morey et al. 2003), however, they differ from those in the eastern Mediterranean. This is probably due to the low body weight found in the study by Bok et al. (2011). For the thornback ray we found similar values to the specimens from the eastern Atlantic area (Borges et al. 2003, Torres et al. 2012), eastern Mediterranean (Yeldan & Avsar 2007, Başusta et al. 2012) and Black Sea (Demirhan et al. 2005, Demirhan & Can 2007), but different to those from the Azores archipelago (Rosa et al. 2006). Finally, our values for allometric growth of the marbled electric ray

were higher than those found in the literature (p. ej. Filiz & Mater 2002, Ismen et al. 2007, Torres et al. 2012).

These results, in general, reveal differences between nearby areas, depending on the species studied. These differences could be related to different environmental factors, fisheries impacts, biological factors and also to the sampling itself (season, habitat, sex, number of individuals sampled, etc.) (Safran 1992, Froese 2006).

Table 2 shows length-length relationships as a proportion of the total length. These data are essential to identifying populations or species (Coelho & Erzini 2008), understanding growth rates and age body structure, and understanding other aspects of population dynamics (Pawson & Ellis 2005). Despite the few individuals analysed in the present study, our results suggest that the demersal sharks of the northwestern Mediterranean are smaller than those reported in the literature from other areas (Compagno 1984). This pattern has also been reported for other demersal predators in the Mediterranean Sea such as European hake *Merluccius merluccius* (Lloris et al. 2005), White angler fish *Lophius budegasa* and several pelagic sharks (Megalofonou 2005). Previous studies with the gulper shark *C. granulatus* reported smaller individuals in the Mediterranean Sea than in the Atlantic (Golani & Pisanty 2000, Megalofonou & Chatzisprou 2006). Bañón et al. (2008) suggested the existence of different populations of gulper shark between the eastern Atlantic and the Mediterranean Sea.

**Table 2.** Length–length relationships expressed as percentage of total length (Compagno 1984) for 7 species of sharks from the northwestern Mediterranean (description of measures in Figure 2).

	<i>C. granulosus</i>	<i>C. coelolepis</i>		<i>D. licha</i>		<i>H. griseus</i>		<i>O. centrina</i>	<i>S. rostratus</i>	<i>S. acanthias</i>	
<b>N</b>	3	5	4	12	17	2	3	3	3	2	2
<b>Sexo</b>	M	F	M	F	M	F	M	F	F	M	M
<b>LT (cm)</b>	45.9 ± 0.5	46.9 ± 17.4	49.2 ± 1.51	44.4 ± 19.0	45.7 ± 20.6	98.8 ± 44.2	86.3 ± 26.9	43.1 ± 4.6	95.6 ± 3.8	81 ± 13.4	56 ± 27.6
<b>% SVL</b>	56.3 ± 1.2	63.6 ± 3.5	62.4 ± 2.1	59.2 ± 2.1	58.4 ± 2.2	47.9 ± 2	46.3 ± 1.5	62.9 ± 1.1	64.6 ± 2.2	66.4 ± 0.4	53.6 ± 0.3
<b>% EYL</b>	6.6 ± 0.2	5.4 ± 0.4	5.1 ± 0.9	4 ± 0.3	4.4 ± 0.6	2.8 ± 0.7	3.2 ± 0.5	3.9 ± 0.4	1.8 ± 0.1	2.4 ± 0.4	3.1 ± 1.2
<b>% HDL</b>	23 ± 0.2	22.1 ± 2.1	22.3 ± 0.3	21.2 ± 0.6	21.2 ± 0.8	19.6 ± 0.5	17 ± 0.5	20.7 ± 0.9	20.4 ± 0.5	21.3 ± 0.7	20.6 ± 1.5
<b>% PRC</b>	77.1 ± 1.6	78.4 ± 1.9	76.3 ± 1.3	74.1 ± 4.5	73.6 ± 2.6	68.5 ± 0.4	66.3 ± 0.7	76.2 ± 1.4	80.5 ± 3.1	87.6 ± 9.4	79.6 ± 0.2
<b>% FOR</b>	92.8 ± 1.9	93.1 ± 4.3	90.6 ± 2.1	94.6 ± 1.5	94.4 ± 1.4	84.4 ± 12.7	94.9 ± 3.2	93.2 ± 1.5	94.1 ± 1	93 ± 1	87 ± 0.6
<b>% IDS</b>	22.6 ± 0.9	25.5 ± 2.5	24.8 ± 0.7	21.5 ± 1.3	21.5 ± 2			17.4 ± 0.5	25.6 ± 0.8	27.9 ± 1.3	24.5 ± 0.1
<b>% TRH</b>	13 ± 2.7	17.8 ± 1.5	14.8 ± 0.7	10.9 ± 1.8	11.8 ± 1.6	12.5 ± 4.1	8.5 ± 3.1	15.1 ± 1.9	17.3 ± 2.7	13 ± 0.3	7.4 ± 0.4
<b>% DIA</b>	12.3 ± 1.2	8.1 ± 0.7	8 ± 1.2	9 ± 1.2	9.4 ± 0.9	7 ± 0.3	6.3 ± 0.2	23.4 ± 4.3	9.8 ± 0.8	9.8 ± 1.3	9.4 ± 0.3
<b>% DIP</b>	8.1 ± 0.9	2.3 ± 0.3	2.5 ± 0.2	4.2 ± 0.7	4.2 ± 0.5	4.7 ± 1.2	4.3 ± 0.7	14.5 ± 1	6.2 ± 0.2	5.6 ± 0.4	5.8 ± 1.3
<b>% DIH</b>	7 ± 0.6	2.6 ± 0.5	3.1 ± 0.3	4.6 ± 1.1	4.3 ± 0.6	4.1 ± 0.1	3.7 ± 0.4	15.7 ± 0.3	3.9 ± 0.4	4.5 ± 0.4	4.8 ± 0.3
<b>% DIB</b>	11.3 ± 0.4	5.1 ± 0.8	4.9 ± 0.4	4 ± 0.6	4.2 ± 0.4	6 ± 0.9	5.6 ± 0.6	18 ± 2	7.5 ± 0.7	7.5 ± 0.2	6 ± 0.3
<b>% CDM</b>	21.2 ± 0.7	22.4 ± 1.1	20.7 ± 0.6	23.9 ± 2	24.1 ± 2.1	33.0 ± 1.5	33.4 ± 0.7	22.6 ± 1.2	17.5 ± 1.9	15.9 ± 1.9	19.7 ± 0.7
<b>% CPH</b>	3.6 ± 0.3	3.5 ± 0.2	3.3 ± 0.1	3.2 ± 0.3	3.2 ± 0.4	4.1 ± 0.2	3.90 ± 1	4 ± 0.4	3.5 ± 0.1	3.1 ± 0.4	2.1 ± 0.2
<b>% CPV</b>	1.4 ± 0.3	11.7 ± 1.9	11.7 ± 0.1	10.5 ± 1.1	10.7 ± 1.2	7.7 ± 1	7.6 ± 0.3	12.7 ± 0.6	13.4 ± 1.1	13.2 ± 0.3	9.6 ± 0.1

A similar situation occurs with the Portuguese dogfish: the maximum body length in areas off the British Isles and the Portuguese coast is approximately 120 cm (Clarke et al. 2001, Veríssimo et al. 2003, Figueiredo et al. 2008) while the Mediterranean specimens were measured at less than 100 cm. These differences between Mediterranean and non-Mediterranean specimens could also be related to greater fishing pressure in the Mediterranean compared to other areas (Coll et al. 2008). The high level of historical fishing pressure in the Mediterranean Sea could also have had negative impacts on fish communities as has been reported previously for the Gulf of Lions (Aldebert 1997, Papaconstantinou & Farrugio 2000) and the Catalan Sea (Bas et al. 2003).

Average body size may be a more sensitive indicator of chondrichthyan stock status than catch rates when there is sufficiently long time-series data available (Megalofonou 2005). Therefore, our study could provide important information for the management and conservation of these species, especially those considered by the IUCN as data deficient and threatened (Abdul Malak 2011). Our results are useful to compare the morphological patterns of fish from the northwestern Mediterranean, which is a region with high levels of fishing intensity and habitat modification (Bianchi & Morri 2000, Coll et al. 2010, Coll et al. 2012), with other areas that are less impacted or subjected to different human activities.





# 2.2

## Subcapítulo 5

*Short- and long-term importance of small sharks in the diet of the rare deep-sea shark *Dalatias licha**

**Importancia de los pequeños tiburones a corto y a largo plazo en la dieta del tiburón *Dalatias licha***



**Short- and long-term importance of small sharks in the diet of  
the rare deep-sea shark *Dalatias licha***

Joan Navarro<sup>1</sup>, Lourdes López<sup>1</sup>, Marta Coll<sup>1,2</sup>, Claudio Barria<sup>1</sup>, Raquel Sáez-Liante<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC), Passeig Marítim de la Barceloneta, 37-49,  
08003 Barcelona, Spain;

<sup>2</sup> Laboratoire Écosystèmes Marins Exploités UMR 212, IRD-IFREMER-UM2, Avenue  
Jean Monnet BP171, 34203 Sète Cedex, France (permanent address);

Publicado en *Marine Biology* 161:1697–1707 (2014)

Doi: 10.1007/s00227-014-2454-2

La publicación original está en el Anexo 2

## Abstract

---

Knowing the trophic ecology of marine predators is essential to develop an understanding of their ecological role in ecosystems. Research conducted on deep-sea and threatened shark species is limited. Here, by combining analyses of individual stomach contents and stable isotope values we examined the trophic ecology (dietary composition and trophic position) of the kitefin shark *Dalatias licha*, a deep-sea shark considered as Near Threatened globally and as Data Deficient in the Mediterranean Sea. Results revealed the importance of small sharks in the diet of the kitefin shark at short- and long-term scales, although fin-fish, crustaceans and cephalopods were also found. Predation on sharks reveals the high trophic position of the kitefin shark within the food web of the western Mediterranean Sea. Stable isotopes values from liver and muscle tissues confirmed our results from stomach content analysis and the high trophic position.

## Resumen

---

Conocer la ecología trófica de los depredadores marinos es esencial para comprender su rol ecológico en los ecosistemas. Las investigaciones realizadas en aguas profundas y en especies de tiburones amenazadas son limitadas. En el presente trabajo, mediante la combinación de análisis de contenido estomacal y de isótopos estables se examinó la ecología trófica (composición y posición trófica) del tiburón carocho o *Dalatias licha*, un tiburón de aguas profundas considerado casi amenazado globalmente y con deficiencia de datos biológicos en el Mar Mediterráneo. Los resultados mostraron la importancia de los pequeños tiburones en su dieta tanto a corto como a largo plazo, aunque también se encontraron peces telósteos, crustáceos y cefalópodos. La depredación del tiburón carocho sobre otros tiburones se traduce en una alta posición trófica dentro de la red trófica del Mediterráneo occidental. Los valores de los isótopos estables a partir de hígado y músculo confirman los resultados encontrados a partir del análisis del contenido estomacal.

## Introduction

Determining the feeding ecology of a particular organism is essential to understanding its ecological role in the ecosystem. Sharks are often classified as top predators within marine ecosystems, although there are important differences in their diets between species (Cortés 1999). In fact, the diversity of feeding strategies complicates the understanding of the ecology of this marine group (Cortés 1999). As predators exerting top-down influences on communities coupled with declines in populations, sharks have become the focus of recent marine ecology research (Myers et al. 2007, Field et al. 2009, Ferretti et al. 2010). However, the trophic role that individual species play within marine communities in many ecosystems is still often unclear, which precludes the prediction of the consequences of their removal. To unravel this problem, more studies of species-specific trophic characteristics are essential, as these can inform conservation strategies for vulnerable or threatened species (Ferretti et al. 2013).

The Mediterranean Sea supports a relatively rich fauna of elasmobranches, and is considered a global hotspot of threatened elasmobranches (Abdul Malak 2011, Dulvy et al. 2014). However, this sea has been described as the most dangerous sea for these marine predators (Abdul Malak 2011), due to diverse, interacting and intense threats from human activities (Coll et al. 2012, Coll et al. 2014). Although direct fisheries targeting sharks have caused stock collapses in some species, the major threats to Mediterranean chondrichthyans are the indirect impact of mixed fisheries and by-catch (Abdul Malak 2011). As a consequence, around 40% of the Mediterranean chondrichthyan species are considered threatened by the International Union for the Conservation of Nature (IUCN) (and they are classified as either Critically Endangered, Endangered, Vulnerable or Data Deficient; Malak et al. 2011).

In comparison to the more abundant shark species that inhabit continental shelf and slope areas, research focusing on sharks inhabiting the deep Mediterranean Sea is very limited (Abdul Malak 2011), even though they potentially play an important ecological role in the dynamics of the ecosystem (Tecchio et al. 2013). This is the case of the kitefin shark *Dalatias licha*, a deep-sea shark globally considered as Near Threatened

by the IUCN and as Data Deficient (DD) in the Mediterranean Sea (Blasdale et al. 2009). The kitefin shark is a marine predator distributed worldwide across warm, tropical and temperate oceans (Blasdale et al. 2009, Froese & Pauly 2013). In the Mediterranean, it is present mainly in the western basin, but also occurs in the eastern Levantine Basin and the south-western Mediterranean (Blasdale et al. 2009, Bradai et al. 2012, Froese & Pauly 2013).

The deep-sea preferences of kitefin shark probably explain the limited number of studies on this species in the Mediterranean Sea (e. g. Macpherson 1980, Matallanas 1982, Kabasakal & Kabasakal 2002, Capapé et al. 2008a). For example, in the western Mediterranean, since the work of Macpherson (1980) and Matallanas (1982) more than 30 years ago, there has been no new information on the trophic ecology of the kitefin shark. These two past studies indicated that the diet of the kitefin shark was composed mainly by demersal fin-fishes, cephalopods, small demersal sharks and crustaceans (Macpherson 1980, Matallanas 1982). The kitefin shark has also been reported to feed on epipelagic fast-swimming fishes such as the Atlantic bonito (*Sarda sarda*) and, often, chunks of large fish are found in its stomachs, which may indicate scavenging or ambushing activity (Matallanas 1982). During recent decades, the Mediterranean ecosystem has been dramatically transformed as a consequence of an increase in fishing pressure and other human impacts such as pollution and global warming (Coll et al. 2012, Micheli et al. 2013). Therefore, the composition of species in the area has been modified, and this has probably had an impact on the prey availability and thus feeding ecology of the kitefin shark.

The study of feeding ecology of marine predators has traditionally relied on stomach content sampling, which captures short-term diet (usually <1 day for an individual; Hyslop 1980). Although such data permits high levels of taxonomic resolution, sharks often have empty stomachs and the preys that are recovered are often skewed toward those that are difficult to digest (Hyslop 1980). Moreover, stomach content analyses generally require large sample sizes to accurately quantify long-term feeding patterns (Hyslop 1980, Cortés 1999), which are difficult to obtain for most species of sharks, particularly those threatened or endangered (Stergiou & Karpouzi 2002, MacNeil et al.



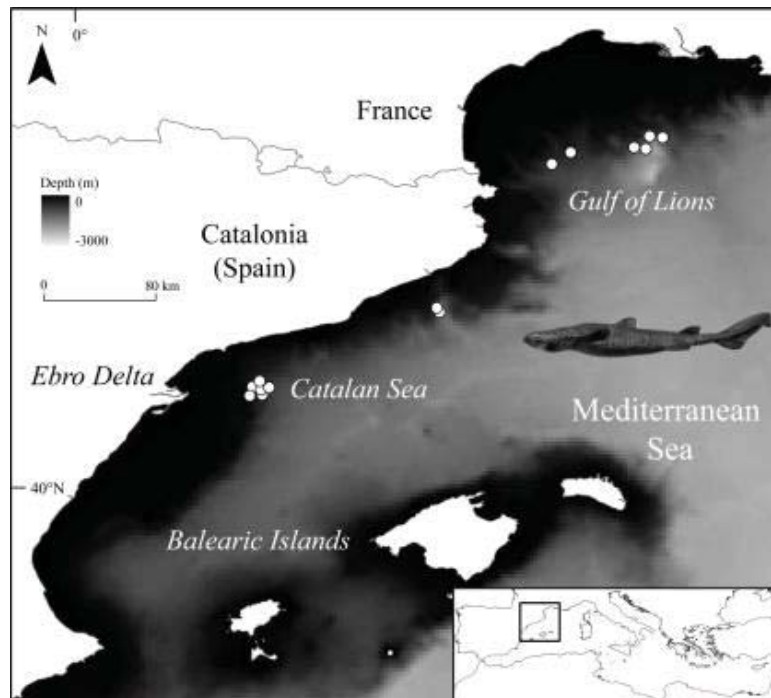
2005). The use of stable isotopes of nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) and carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) have been used as complementary tools to study feeding ecology of predators during the last decades (Kelly 2000, Ramos & González-Solís 2012, Shiffman et al. 2012). This approach is based on the fact that  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values are transformed from dietary sources to consumers in a predictable manner (Kelly 2000). Moreover, by combining stable isotope values for consumers with those from their potential prey, isotopic mixing models can be applied to obtain estimates of the relative contribution of each prey item to the diet of the consumer (e.g., by using the Stable Isotope Analysis in R [SIAR] isotopic mixing model; Parnell et al. 2010). By analysing the stable isotopic values in different tissues with different turnover rates, one can also determine the main diet of a particular organism on different time-scales (Hussey et al. 2010a, Shiffman et al. 2012). Although outcomes of stomach content analysis and isotopic mixing models should be interpreted with caution, their combination is valuable to a better understanding of the feeding ecology of organisms (Shiffman et al. 2012, Caut et al. 2013).

In the present study, we aimed to update and complement the available trophic information (dietary habits and trophic position) of the kitefin shark in the western Mediterranean Sea (Fig. 1). Specifically, by combining the use of stomach content and stable isotopic approaches we aimed to examine the feeding ecology of this deep-sea shark at different temporal scales: in a short-term time frame (~1-7 days) by using stomach content analysis and long-term dietary information (~ 1 month for liver and ~1 year for muscle; MacNeil et al. 2005, Logan & Lutcavage 2010, Caut et al. 2013) by using the stable isotope approach. We evaluated the effect of sex (males and females) and area (Gulf of Lions and Catalan Sea; Fig. 1) on the feeding strategies of the kitefin shark. Our study provides new insights into the ways in which the kitefin shark exploits trophic resources and contributes to an understanding of its ecological role within the community.

## Materials and Methods

### *Study area and sampling procedure*

This study was conducted in the western Mediterranean Sea (Catalan Sea and Gulf of Lions; Fig. 1). The Catalan Sea is a highly productive marine area due to the combination of the Ebro River run-off, and the effect of the Liguro-Provençal-Catalan current along the continental slope (Estrada 1996, Salat 1996). Similar to the Catalan Sea, the Gulf of Lions is one of the richest and most productive areas in the western Mediterranean, as the Rhône River discharges nutrients and organic matter into the area. These are transported to the Catalan Sea by the cyclonic Northern Current and the Liguro-Provençal-Catalan front (Estrada 1996, Salat 1996).



**Figure 1.** Map of the study area (north-western Mediterranean), indicating the sampling locations (white circles). A picture of kitefin shark *Dalatias licha* is also displayed (L. López).

We collected 36 kitefin shark individuals between 2011 and 2013 (13 in 2011, 18 in 2012 and 5 in 2013) though all the year (winter, spring, summer and autumn); 32 specimens were accidentally collected as by-catch by the bottom trawling fleet working in the Gulf of Lions and in the Catalan Sea, and 4 specimens were captured during an

experimental oceanographic bottom trawling cruise in the area (Fig. 1). The depths of the captures ranged between 350-550 m in the Gulf of Lions and 400-1200 m depth in the Catalan Sea. Each specimen was immediately frozen on board after capture and stored at -20 °C until their morphology, stomach content and tissue isotopic analyses were conducted.

The sex, stretch total length (in cm) and body mass (in g) of each specimen were recorded. We also recorded the maturity state as immature or mature of each individual, following the protocol by Stehmann (2002). In the case of males, the maturity state was determined according to the degree of calcification of the clasper and the degree of development of the testes and reproductive ducts. In the case of females, the maturity state was determined by the condition of uteri, oviducal glands and ovarian follicles (Stehmann 2002).

### ***Stomach content analysis***

Stomach contents were extracted after dissection. Each stomach was weighed on a digital balance and its contents extracted. Each prey found in the stomach was weighed and identified to the lowest taxonomic level possible. Whenever fragments of prey were found, the number of counted individuals was the lowest as possible to avoid overestimation of the occurrence of a particular prey. To avoid potential biases associated with opportunistic trawl-net feeding, we only considered prey with evidence of digestion and removed all prey found in the teeth of the studied specimens when performing stomach content analysis. This potential problem is solved by using stable isotopic approaches within a comparative approach because N and C isotopic values only inform on the ingested food previously to the capture of the specimens (around 1 month or several months for liver and muscle, respectively).

To assess the importance of different prey in the diet, the combined Index of Relative Importance (Pinkas et al. 1971) was used as follows:

$$IRI_i = (N_i + W_i) \cdot FO_i \quad \text{Eq. 1}$$

where  $FO_i$  = frequency of occurrence of a type of prey group (i) in relation to the total number of stomachs;  $N_i$  = contribution by number of a type of prey group (i) in relation

to the whole content of the stomach;  $W_i$  = wet mass of a type of prey group (i) in relation to the whole content of the stomach. Unidentified prey was also included in the estimation of these trophic metrics.

### ***Stable isotope analysis***

A small portion of dorsal muscle (without skin or cartilage) and liver was extracted from each specimen. All muscle and liver samples were lyophilized after a lipid extraction technique was applied in the liver samples following Folch et al. (1957) to avoid for potential confusion in the interpretation associated with the high lipid concentration in the liver (Logan et al. 2008). All samples were subsequently freeze-dried, powdered and 0.28-0.33 mg of each sample was packed into tin capsules. Isotopic analyses were performed at the Laboratory of Stable Isotopes of the Estación Biológica de Doñana ([www.ebd.csic.es/lie/index.html](http://www.ebd.csic.es/lie/index.html)). Samples were combusted at 1020°C using a continuous flow isotope-ratio mass spectrometry system (Thermo Electron) by means of a Flash HT Plus elemental analyser interfaced with a Delta V Advantage mass spectrometer which applies international standards, run each 9 samples; LIE-CV and LIE-PA, previously normalized with the international standards IAEA-CH-3, IAEA-CH-6, IAEA-N-1 and IAEA-N-2. Stable isotope ratios were expressed in the standard  $\delta$ -notation (‰) relative to Vienna Pee Dee Belemnite ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and atmospheric  $\text{N}_2$  ( $\delta^{15}\text{N}$ ). Based on laboratory standards, the measurement error (standard deviation) was  $\pm 0.1$  and  $\pm 0.2$  for  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ , respectively. Urea was not removed from the tissues. The C:N ratio of all tissues was always lower than 3.5‰, and hence no correction of the  $\delta^{13}\text{C}$  values was required to account for the presence of lipids in muscle samples (Logan et al. 2008).

### ***Isotopic mixing models and isotopic niche***

We applied the SIAR Bayesian isotopic mixing model (Stable Isotope Analysis in R, SIAR 4.1.3; Parnell et al. 2010) to estimate the diet composition of kitefin sharks based on their muscle and liver isotopic values and those of their potential prey (small sharks, fin-fish, crustaceans and cephalopods). This model runs under the free software R (R

Development Core Team 2009) and allows the inclusion of sources of uncertainty in the data, in particular the variability in the stable isotope ratios of the predator and the potential prey (Parnell et al. 2010). SIAR uses Markov-chain Monte Carlo modelling and fits a Bayesian model of the diet habits based on a Gaussian likelihood function (Parnell et al. 2010). The model also assumes that each target value (i.e., the stable isotope ratios for each individual) comes from a Gaussian distribution with an unknown mean and standard deviation. The mean was weighted by the isotopic values of each food sources. The standard deviation depends on the uncertainty in the fractionation corrections and the natural variability among target individuals within a defined group (Shiffman et al. 2012). As we did not find significant differences in the stable isotopic values between sexes and sampling areas (see Results section), we considered all individuals together.

To build the SIAR mixing model, we used published reference values for potential prey groups of the kitefin shark from the western Mediterranean (sharks:  $\delta^{15}\text{N}=8.7 \pm 0.8$ ,  $\delta^{13}\text{C}=-18.4 \pm 0.6$ ; fin-fish:  $\delta^{15}\text{N}= 8.6 \pm 0.9$ ,  $\delta^{13}\text{C}=-18.4 \pm 0.6$ , crustacean:  $\delta^{15}\text{N}=7.1 \pm 1.5$ ,  $\delta^{13}\text{C}=-19.2 \pm 0.9$ , cephalopod:  $\delta^{15}\text{N}= 7.5 \pm 0.8$ ,  $\delta^{13}\text{C}=-19.0 \pm 0.6$ ; Albo-Puigserver et al. submitted for publication). Crustaceans, fin-fish and cephalopods were collected in the stomachs of the kitefin shark without evidence of digestion. In the case of small shark prey (the blackmouth catshark *Galeus melastomus* and the velvet belly lanternshark *Etmopterus spinax*) we used stable isotopic values of specimens collected in the same area of kitefin shark by bottom-trawling (Albo-Puigserver et al. submitted for publication). We used different isotopic discrimination factors for muscle ( $\Delta\delta^{15}\text{N}=1.95 \pm 0.26\text{‰}$ ,  $\Delta\delta^{13}\text{C}=0.49 \pm 0.32\text{‰}$ ; Hussey et al. 2010) and liver ( $\Delta\delta^{15}\text{N}=1.50 \pm 0.54\text{‰}$ ,  $\Delta\delta^{13}\text{C}=0.22 \pm 1.18\text{‰}$ ; Hussey et al. 2010). As a measure of trophic width we calculated the Bayesian isotopic ellipse area (SEA) for each tissue (Jackson et al. 2011). This metric represents a measure of the total amount of isotopic niche exploited by a particular depredator, and is thus a proxy for the extent of trophic diversity (or trophic width) exploited by the species considered (high values of isotopic standard ellipse areas indicate high trophic width). This metric uses multivariate ellipse-based Bayesian metrics. Bayesian inference techniques allow for robust statistical

comparisons between data sets with different sample sizes. Isotopic standard ellipse areas were calculated using the routine SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses; Jackson et al. 2011) also incorporated in the SIAR library.

### ***Trophic position***

We estimated the trophic position (TP) of each species by using stomach content information ( $TP_{\text{stomach}}$ ) and stable isotopic analysis ( $TP_{\text{liver}}$  and  $TP_{\text{muscle}}$ ).

With the stomach content, we calculated the  $TP_{\text{stomach}}$  of each species using the following equation:

$$TP_j = 1 + \sum_{i=1}^n DC_{ji} \cdot TP_i \quad \text{Eq. 3}$$

where  $j$  is the predator of prey  $i$ ,  $DC_{ji}$  is the fraction of prey  $i$  in the diet of predator  $j$  and  $TP_i$  is the trophic position of prey  $i$ . The  $TP_i$  used were obtained from previous food web modelling studies conducted in the western Mediterranean area ( $TP_{\text{fish}} = 3.05$ ,  $TP_{\text{shrimps}} = 2.57$ ;  $TP_{\text{crabs}} = 2.53$ ;  $TP_{\text{cephalopods}} = 3.63$ ; Coll et al. 2006; Bănaru et al. 2013).

We estimated the  $TP_{\text{liver}}$  and  $TP_{\text{muscle}}$  of kitefin sharks based on isotopic values for each species according to the algorithm proposed by Vander Zanden & Rasmussen (2001):

$$TP_{\text{consumers}} = TP_{\text{basal}} + (\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{basal}}) / \Delta^{15}\text{N} \quad \text{Eq. 4}$$

where  $\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}}$  and  $\delta^{15}\text{N}_{\text{basal}}$  were, respectively, the  $\delta^{15}\text{N}$  values of kitefin shark and the  $\delta^{15}\text{N}$  values of krill (*Meganyctiphanes sp.*) in the western Mediterranean (Cardona et al. 2012). For the  $\Delta\delta^{15}\text{N}$  value we used the discrimination factors provided by Hussey et al. (2010) for muscle and liver (see previous subsection).

### ***Statistical analysis***

Differences in stretch total length, body mass, %W,  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  between sexes and sampling areas (Catalan Sea and Gulf of Lions) were tested by using two-way semi-parametric permutation multivariate analyses of variance tests (PERMANOVA test) on the Euclidean distance matrix (Anderson et al. 2008). Although the number of mature specimens in both areas was very low, we also tested the difference in diet between

mature and immature individuals. Since we did not find any dietary significant results (PERMANOVA tests, for all cases  $p > 0.05$ ), we have excluded this comparison from the study. This exclusion could be a bias which could have been evaluated if the sample size had larger. In the case of a significant result, pairwise tests were performed. PERMANOVA allows for the analysis of complex designs (multiple factors and their interaction) without the constraints of multivariate normality, homoscedasticity, and having a greater number of variables than sampling units of traditional ANOVA tests. The method calculates a pseudo-F statistic directly analogous to the traditional F-statistic for multifactorial univariate ANOVA models, using permutation procedures to obtain  $p$ -values for each term in the model (Anderson et al. 2008). PERMANOVA tests were carried out with PRIMER-E 6 software (Anderson et al. 2008). The significance level for all tests was adopted at  $p < 0.05$ .

## Results

The total sample was composed of 36 kitefin shark individuals (18 females and 18 males), in which 30 were immature and 6 were mature. From the 36 individuals, 17 came from the Catalan Sea and 19 from the Gulf of Lions (Fig. 1). The body mass and stretch total length of kitefin sharks were similar between sexes but differed significantly between areas (Table 1 and 2).

**Table 1.** Mean and standard deviation of stretch total length, body mass and stable isotopic values in liver and muscle of the kitefin shark *Dalatias licha* N = 36 individuals.

	Gulf of Lions		Catalan Sea	
	Males (n=9)	Females (n=9)	Males (n=8)	Females (n=9)
Stretch total length (m)	0.37±0.05	0.36±0.03	0.58±0.27	0.54±0.27
Body mass (kg)	0.22±0.12	0.19±0.51	1.76±1.89	1.65±2.83
Liver- $\delta^{15}\text{N}$ (‰)	10.22±0.51	9.86±0.59	10.11±0.89	10.28±0.74
Liver- $\delta^{13}\text{C}$ (‰)	-18.42±1.76	-18.31±1.36	-18.26±1.97	-17.64±1.81
Muscle- $\delta^{15}\text{N}$ (‰)	10.11±0.51	10.02±0.52	10.71±0.69	10.17±0.44
Muscle- $\delta^{13}\text{C}$ (‰)	-18.45±0.51	-18.38±0.79	-18.56±1.72	-18.13±0.44

In particular, kitefin sharks collected in the Gulf of Lions were smaller in mass and length to the individuals collected in the Catalan Sea (Tables 1 and 2).

**Table 2.** Summary of PERMANOVA (n permutations=999) test results examining differences between sexes and zones (Gulf of Lions and Catalan Coast) in body mass, stretch total length, stomach content (%W) and isotopic values of liver and muscle of *Dalatias licha*. N = 36 individuals.

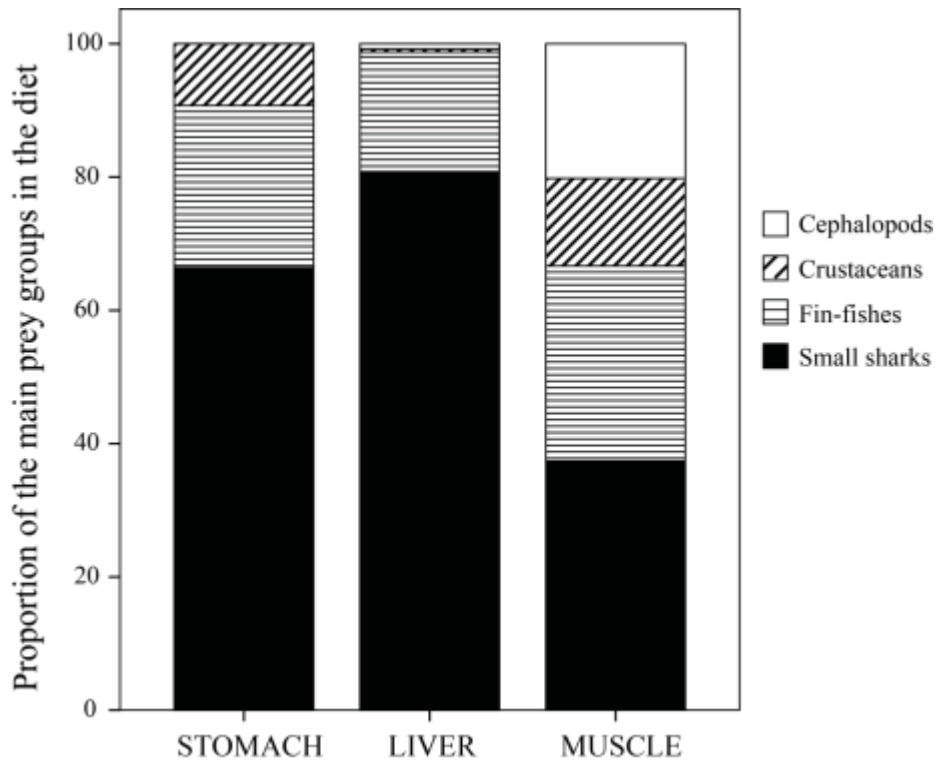
Parameter	Factor	Pseudo-F	P(perm)
Body mass	Zone	8.72	0.003
	Sex	0.14	0.71
	Sex*zone	0.006	0.78
Stretch total length	Zone	0.01	0.002
	Sex	0.15	0.71
	Sex*zone	0.005	0.31
Stomach content	Zone	1.87	0.11
	Sex	1.24	0.23
	Sex*zone	2.37	0.07
Liver- $\delta^{15}\text{N}$	Zone	0.43	0.49
	Sex	0.16	0.66
	Sex*zone	1.29	0.25
Liver- $\delta^{13}\text{C}$	Zone	0.49	0.47
	Sex	0.39	0.54
	Sex*zone	0.19	0.66
Muscle- $\delta^{15}\text{N}$	Zone	3.27	0.06
	Sex	2.89	0.10
	Sex*zone	1.54	0.21
Muscle- $\delta^{13}\text{C}$	Zone	0.004	0.86
	Sex	0.54	0.48
	Sex*zone	0.29	0.61

\*Statistical significance <0.05



**Stomach content analysis**

Based on the %W, the diet composition of kitefin shark did not differ between sexes or sampling areas (Table 1 and 2; Fig. 2).



**Figure 2.** Mean proportional contribution of different potential prey types to the diets of *Dalatias licha* in the western Mediterranean sea based on stomach content (in %W), liver and muscle isotopes (SIAR model).

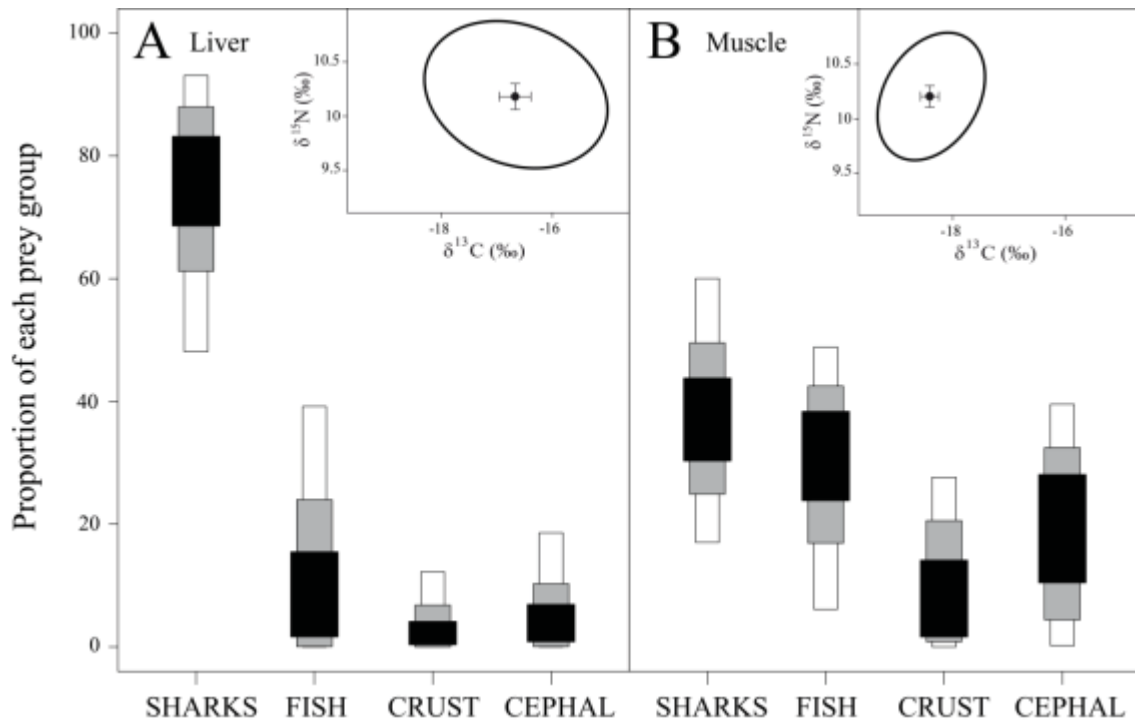
Taking into consideration all specimens, stomach content results indicated that the diet of kitefin sharks included mainly small demersal sharks such as velvet belly lanternshark and blackmouth catshark (Tables 3 and 4; Fig. 2), followed by fin-fishes (such as the carapidae *Echiodon dentatus* and Mediterranean codling *Lepidion lepidion*; Tables 3 and 4; Fig. 2) and crustaceans (such as the shrimps *Pasiphaea* sp. and Norway lobster *Nephrops norvegicus*; Tables 3 and 4; Fig. 2). Other prey groups such as passerine bird, polychaetes, foraminifers and tunicates were also found in the stomach but with a very low frequency and importance (based on %W or %IRI).

**Table 3.** Stomach diet composition of *Dalatias licha* in the western Mediterranean sea expressed as percentage frequency of occurrence (%FO), number (%N), mass (%W) and the index of relative importance (%IRI). N = 30 individuals.

Prey Item	%FO	%N	%W	%IRI
Foraminifers	10.00	12.31	0.01	7.49
Polychaetes	3.33	7.69	0.60	0.31
Crustaceans				
Decapoda <i>Pasiphaea sp.</i>	3.33	1.54	2.23	0.76
Decapoda <i>Nephrops norvegicus</i>	3.33	1.54	6.31	1.59
Natantia	16.67	12.31	0.17	12.64
Tunicate <i>Pyrosoma atlanticum</i>	3.33	7.69	0.60	1.68
Teleosts (fin-fishes)				
<i>Lepidion lepidion</i>	3.33	3.08	20.38	4.75
<i>Echiodon dentatus</i>	3.33	1.54	0.08	0.33
Unidentified teleosts	23.33	12.31	2.43	20.90
Elasmobranchs				
<i>Galeus melastomus</i>	6.67	3.08	28.15	12.65
<i>Etmopterus spinax</i>	13.33	9.23	26.85	29.24
Unidentified elasmobranch	10.00	4.62	7.35	7.27
Passerine bird unidentified	3.33	1.53	0.33	0.38

### ***Isotopic results and SIAR model***

$\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values of muscle and liver did not differ between sexes and sampling areas (Tables 1 and 2). The feasible contribution of each potential prey, estimated by the SIAR model, indicated that in the case of liver and muscle analysis, the importance of small demersal sharks in the diet of kitefin sharks was the highest, followed by fin-fishes, and by crustaceans and cephalopods in a low proportion (Fig. 2 and 3). Between tissues, the SIAR results from liver (Fig. 2 and 3A) suggested that the proportion of small demersal sharks in the diet (mean=56%) was higher than that as indicated by the SIAR results from muscle (mean=38%; Fig. 2 and 3B).



**Figure 3.** Results of the SIAR model (95%, 75% and 50% credibility intervals) showing estimated prey contributions (SHARKS=small sharks, FISH=fin-fishes, CRUST=crustaceans, CEPHAL=cephalopods) of the diet of *Dalatias licha* in the western Mediterranean sea based on liver (A) and muscle (B) isotopic values. Mean and standard error of  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  and the standard ellipse areas of liver (upper-right corner of panel A) and muscle (upper-right corner of panel B) are also showed.

The importance of fin-fishes in the diet was similar between liver and muscle (Fig. 2 and 3). On the contrary, liver results showed lower proportions of crustaceans (mean=5%) and cephalopods (mean=9%) than results from muscle tissue, which indicated on average a 12% and 20% contribution for crustaceans and cephalopods, respectively (Fig. 2 and 3).

**Table 4.** Frequency of occurrence (%FO) and weight (%W) of the diet composition of *Dalatias licha* in the western Mediterranean of the present study and the values reported by Matallanas (1982) and Macpherson (1980) 30 years ago in the same area.

	%FO			%W		
	Present study	Matallanas 1982	Macpherson 1980	Present study	Matallanas 1982	Macpherson 1980
Foraminifers	10.00	-	-	0.01	-	-

Polychaetes	3.33	2.50	-	0.00	0.01	-
Cephalopods	-	21.25	15.7	-	5.52	5
Crustaceans	20.00	32.50	41.8	9.19	7.04	14.6
Tunicates	3.33	-	-	0.60	-	-
Fin-fishes	26.67	72.50	73.4	24.12	71.26	60.3
Small sharks	30	23.75	20.9	65.71	14.68	14.3
Passerines	3.33	-	-	0.33	-	-

### ***Trophic position***

The trophic position estimated from stomach contents ( $TP_{\text{stomach}}$ ) varied between 4.3 in the Catalan Sea to 4.7 in the Gulf of Lions. Although the trophic position estimated with stable isotopic N values of muscle (4.8 in the Catalan Coast and 4.6 in the Gulf of lions) was in the same range as the  $TP_{\text{stomach}}$  values, estimates of trophic position estimated from liver tissues (5.5 in the Catalan Coast and 5.4 in the Gulf of Lions) were higher than the  $TP_{\text{stomach}}$  and  $TP_{\text{muscle}}$  in both areas.

### **Discussion**

In this study, we present new information on the feeding ecology of a threatened Mediterranean chondrichthyan species, the kitefin shark (Blasdale et al. 2009). By combining the use of two complementary methodologies, stomach content and isotopic analyses, we have described the feeding ecology of this deep-sea shark at different temporal scales. In particular, stomach contents allowed the determination of the preys consumed in a short-time frame (~1-2 days) whereas the stable isotopic approach provided long-term dietary information (~ 1 month for liver and ~1 year for muscle; MacNeil et al. 2005, Logan & Lutcavage 2010).

Our results revealed the consistent importance of small sharks in the diet of the kitefin shark, although demersal fin-fishes, crustaceans and cephalopods were also found to be part of its diet. In particular, both approaches revealed the high importance of blackmouth catshark and velvet belly lanternshark. Although previous studies recorded these small sharks in the diet of the kitefin shark based on stomach contents

(Macpherson 1980, Matallanas 1982, Kabasakal & Kabasakal 2002, Capapé et al. 2008a, Dunn et al. 2010, Dunn et al. 2013), we provide strong evidence that this feeding behaviour is consistent on short-term (stomach contents), medium-term (liver) and long-term (muscle) time scales, clearly indicating that this species can be considered a true shark-predator (Munroe et al. 2014).

This feeding behaviour could be explained by two plausible complementary mechanisms: by nutritional demands related to prey-type or by interspecific trophic competition. Although it is well known that most demersal sharks have high lipid content in the liver, the kitefin shark is a species that, comparatively by size, presents extremely high lipid content in the liver probably to optimize its buoyancy in the deep-sea (Corner et al. 1969, Lewis 1969). For this reason, the kitefin shark could be consuming other sharks to obtain lipid resources from their livers. Complementarily, as both the blackmouth catshark and the velvet belly lanternshark coexist in the same habitat as the kitefin shark and exploit similar trophic resources (fin-fish and crustaceans; Albo-Puigserver et al. submitted for publication; Macpherson, 1980; Fanelli *et al.*, 2009), the kitefin shark could be preying on them as a mechanism to reduce the number of potential competitors for food and space (Lourenço et al. 2014). From a general perspective, shark species that included other elasmobranches in their diet have been described worldwide (see review by Cortes 1999) but for Squaliformes species (the order of kitefin shark) this behaviour was only reported for 5 of the 32 species reviewed in Cortes (1999). Moreover, most of the shark species that consumed other sharks have a larger body size than the kitefin shark (Cortes 1999), which makes our results especially interesting. Despite our low sample size, we did not find a significant difference in the importance of shark preys in the diet of kitefin shark between mature and immature individuals. This could indicate that the importance of this prey resource is maintained through different life stages of the species.

The second prey group in importance in the diet of the kitefin shark was demersal fin-fishes. This prey group was cited as the main prey for kitefin shark in the western Mediterranean 30 years ago (Macpherson 1980; Matallanas 1982) (Table 4). Although not conclusive due to the reduced number of specimens analysed in the present study,

this difference in the importance of fin-fish in the diet of the species could be due to a decrease in fish abundance in the western Mediterranean due to overfishing during the last decades (Coll et al. 2006; Coll et al. 2008; Cartes et al. 2013). Similar to previous studies conducted in the Mediterranean, both stomach and stable isotopic results indicated the low importance of the crustaceans in the kitefin shark's diet (Macpherson 1980; Matallanas 1982; Kabasakal and Kabasakal 2002; Capapé et al. 2008) (Table 4). In the Western Mediterranean, crustaceans probably are more important as food resource for elasmobranchs present in shallower waters, where the availability of this resource is high, such as the case of the skates *Raja asterias* or *R. clavata*, or smaller demersal sharks such spotted dogfish *Scyliorhinus canicula* or velvet belly lantern shark (e.g., Valls et al. 2011; Navarro et al. 2013).

We found little evidence that cephalopods represented a major component of the diet of kitefin shark. This is notable as previous studies have mentioned cephalopods as an important prey for the kitefin shark (Macpherson 1980; Matallanas 1982) (Table 4) and other deep-sea sharks such bluntnose sixgill shark *Hexanchus griseus* or the Portuguese dogfish *Centroscymnus coelolepis* (Carrassón et al. 1992; Celona et al. 2005). Furthermore, the abundance of cephalopods has recently increased in the Mediterranean Sea (Coll et al. 2008, Coll et al. 2013a). The kitefin shark does not usually swallow prey whole, possibly explaining why no beaks, the typical indicator for cephalopod consumption, were found in the stomachs, underestimating their importance in the diet. However, stable isotopic results from liver and muscle also indicated that the importance of cephalopods for kitefin sharks was very low.

Surprisingly, we found a terrestrial bird (passerine) in the stomach of one kitefin shark. Although seabird specimens are mentioned as occasional prey for sharks (i.e. (Simpfendorfer et al. 2001, Papastamatiou et al. 2006, Hallett & Daley 2010), this is the first evidence of a terrestrial bird as a prey for a deep-sea small shark in the Mediterranean. One explanation is that bird carcasses fall into the sea and become available for the kitefin shark. Knowing that large numbers of birds die in the Mediterranean during the migration between Europe and Africa (Newton 2008), we suggest that this finding could not be totally unexpected, and perhaps could represent a

seasonal resource pulse for the marine scavenger community (Bozzano & Sardà 2002, Fallows et al. 2013).

With the caveat of limited sample sizes, the diet composition of the kitefin shark was apparently independent of sex, sampling area and maturity state. The similar diet exhibited by male and female kitefin sharks can be explained by the fact that both sexes showed similar body mass and stretch total length (Wearmouth & Sims 2008, Wearmouth & Sims 2010). Sexual differences in diet are described for shark species with marked sexual dimorphism in size and/or feeding apparatus as a mechanism to reduce the intraspecific competition for food between males and females (Wearmouth & Sims 2008, Wearmouth & Sims 2010). Similarly, the diet composition was similar between Gulf of Lions and Catalan Sea, although we observed size differences, suggesting a spatial consistency in the feeding strategies of kitefin sharks, possibly because the abundance of their main prey is similar in both areas. The body size differences between both sampling areas could be directly related to the differences in depth between Gulf of Lions and the Catalan Sea. In particular, in the Catalan Sea, where the specimens were collected at deeper waters, the specimens of kitefin sharks were larger than the specimens collected in the Gulf of Lions. Size segregation by depth is a pattern recorded in deep-sea shark species (Kiraly et al. 2003, Veríssimo et al. 2003).

Knowing the trophic position of sharks is important to understanding their ecological position in relation to other organisms in the ecosystem (Cortés 1999, Stergiou & Karpouzi 2002). In this study, we calculated the trophic position of kitefin shark using both stomach content information and isotopic nitrogen values (Navarro et al. 2011, Mancinelli et al. 2013, Hussey et al. 2014). The trophic position calculated with the stomach results and with the  $\delta^{15}\text{N}$  values of muscle was similar, indicating that the trophic position of kitefin shark in both the short- and long-term was around 4.6. In contrast, the trophic position estimated from the nitrogen values of liver was higher. These differences are related to the fact that in the mid-term (liver information) the importance of small sharks in the diet of kitefin shark was highest, increasing the estimated trophic position in comparison to the stomach and muscle isotopic

information. If we compare the trophic position calculated in our study with results from other studies we observe that our results are slightly higher than other published data for this species (TP=4.2 in Cortes 1999; TP=4.35±0.75 in Stergiou and Karpouzi 2002; TP=4.6 in Dunn et al. 2013) or for other deep-sea sharks in the western Mediterranean (TP=4.05 in Tecchio et al. 2013) likely due to the fact that these studies estimated the trophic position from diet studies where the importance of small sharks were lower (Macpherson 1980; Matallanas 1982).

The relative high trophic position of the kitefin shark indicates that this rare deep-sea predator is a potentially important predator of the Mediterranean food web (Coll et al. 2006; Bănaru et al. 2013; Tecchio et al. 2013), but not necessarily in terms of the function in the ecosystem, which depends on the abundance, consumption and turnover of the species. Due to the likely very low current abundance of kitefin shark in the ecosystem, its ecological role may be potentially low or even negligible (Lotze et al. 2006).

In conclusion, we present new data regarding the feeding ecology and trophic position of the rare kitefin shark in the Mediterranean. Dietary analyses from two different methodological perspectives highlight the high importance of small demersal sharks in the diet of the kitefin shark. This points to the predatory role that this species plays in the ecosystem and the high trophic position that it occupies within the food web in the western Mediterranean Sea. The study emphasizes the utility of this combined approach for trophic studies due to its capacity for monitoring food web changes over different time spans. Data provided here for the kitefin shark allows further studies on the role that predatory species play in Mediterranean food webs (Piroddi et al. 2011, Ajemian et al. 2012, Coll et al. 2013b).





**2.3**

**Resumen de los resultados**

**Summary of results**



## Chapter 2.1

### Subchapter 1. Quantifying the trophic habits of an abundant shark in the northwestern Mediterranean Sea using an isotopic non-lethal approach

#### *Isotopic differences*

$\delta^{15}\text{N}$  values differed significantly between sexes and ages, whereas  $\delta^{13}\text{C}$  values only differed significantly between ages (Tables 1 and 4; Fig. 2A of Chapter 2.4). Adults showed higher  $\delta^{15}\text{N}$  isotopic values than juveniles (Tables 1 and 4; Fig. 2 of Chapter 2.1, Subchapter 1). Males showed higher  $\delta^{15}\text{N}$  values than females (Tables 1 and 4; Fig. 2A of Chapter 2.1, Subchapter 1). Moreover, we found that both  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values showed a positive relationship to body length ( $P < 0.01$ ; Fig. 3 of Chapter 2.1, Subchapter 1).

Regarding the standard ellipse areas (SEA; a proxy of the trophic width) and similar to the isotopic values, we found differences between sexes and ages (Fig. 2B of Chapter 2.1, Subchapter 1). Juvenile ( $\text{SEA}=2.46 \text{ ‰}^2$ ) and adult males ( $1.41 \text{ ‰}^2$ ) showed the widest isotopic niche; whereas the isotopic niche was smaller in juvenile ( $0.72 \text{ ‰}^2$ ) and adult females ( $0.70 \text{ ‰}^2$ ) (Fig. 2 of Chapter 2.1, Subchapter 1).

#### *Isotopic mixing model results*

The feasible contribution of each potential prey estimated by SIAR models clearly revealed that crustaceans are the most important assimilated prey for the small-spotted catshark, independent of sex and age, followed by cephalopods and fish (Table 5, Fig. 4A of Chapter 2.1, Subchapter 1). Within crustaceans, SIAR outputs indicated that the Euphausiacea group is the most important prey for males and females, and juveniles and adults (Table 5, Fig.4 of Chapter 2.4), followed by the Natantia and Reptantia groups (Table 5, Fig.4B of Chapter 2.1, Subchapter 1).

#### *Isotopic comparison in other sympatric elasmobranch species*

$\delta^{15}\text{N}$  values and trophic level ranged between  $8.20 \pm 0.74\text{‰}$  in the Batoid *R. montagui* and  $14.31 \pm 1.73\text{‰}$  in the Selachiforme *G. galeus* (Fig. 5A and Fig. 5B of

Chapter 2.1, Subchapter 1).  $\delta^{13}\text{C}$  values ranged between  $-20.46 \pm 0.75\text{‰}$  in the Selachiforme *S. rostratus* and  $15.59\text{‰}$  in the Batoid *G. altavela* (Fig. 5A and Fig. 5B of Chapter 2.1, Subchapter 1). Regarding small-spotted catshark all of the different subgroups analysed in this study (males and females, juveniles and adults) were placed in an isotopic niche lower than Selachiformes and similar to the Batoids (Fig. 5 A and Fig. 5B of Chapter 2.1, Subchapter 1).

## **Subchapter 2. Consistency in the feeding strategies of four sympatric sharks in two areas of the western Mediterranean Sea**

### ***Stomach content results***

Stomach content differed between the four sharks (PERMANOVA tests, pseudo- $F_{3,125} = 4.34$ ,  $p < 0.001$ ) and between areas (pseudo- $F_{1,125} = 3.64$ ,  $p = 0.01$ ; Table 3, Fig. 2 of Chapter 2.1, Subchapter 2), being statistically significant the interaction species-area (pseudo- $F_{1,125} = 8.02$ ,  $p < 0.001$ ) (Table 3, Fig. 2 of Chapter 2.1, Subchapter 2). Specifically, the diet of *D. licha* was composed principally by small sharks in both areas, but in the Catalan Sea the second-most common prey was teleosts whereas in Gulf of Lions was shrimps (pseudo- $t = 2.38$   $p < 0.001$ , Table 3, Fig. 2 of Chapter 2.1,

Subchapter 2). The diet of *E. spinax* and *G. melastomus* was composed mainly by teleosts and shrimps in both areas, however in the Catalan Sea cephalopods were also important of their diet (*E. spinax*, pseudo- $t = 2.38$ ,  $p < 0.001$ . *G. melastomus* pseudo- $t = 3.35$ ,  $p < 0.001$ , Table 3, Fig. 2 of Chapter 2.1, Subchapter 2). *S. canicula* feed principally shrimps and teleosts and no differences between Catalan Sea and Gulf of Lions were found (pseudo- $t = 0.98$ ,  $P = 0.39$ , Table 3, Fig. 2 of Chapter 2.1, Subchapter 2).

### ***Stable isotopic results***

$\delta^{13}\text{C}$  values differed between species (pseudo- $F_{3,190} = 15.33$ ,  $p < 0.001$ ; Fig. 3, Table 4 of Chapter 2.1, Subchapter 2) and  $\delta^{15}\text{N}$  values differed between species and between areas (between species, pseudo- $F_{3,190} = 65.12$ ,  $p < 0.001$ ; between areas, pseudo- $F_{3,190} =$

6.26,  $p < 0.014$ ; Fig. 3, Table 4 of Chapter 2.1, Subchapter 2). Between species, we found that *D. licha* showed higher  $\delta^{13}\text{C}$  values than *E. spinax* (pseudo-t = 2.19,  $p = 0.03$ ) and lower than *G. melastomus* in both areas (pseudo-t = 2.36,  $p = 0.02$ ), whereas *E. spinax* showed lower values than *D licha*, *G. melastomus* and *S. canicula* (pseudo-t = 2.19,  $p = 0.03$ ;  $t = 7.32$ ,  $p < 0.001$ ;  $t = 6.59$ ,  $p < 0.001$ ) in both areas. Regarding to the  $\delta^{15}\text{N}$  values, *D. licha* showed higher values than *E. spinax*, *G. melastomus* and *S. canicula* in both areas (pairwise tests, always  $p < 0.001$ ). Also, in the Gulf of Lions *E. spinax* showed the lowest  $\delta^{15}\text{N}$  values (pairwise tests, always  $p < 0.001$ , Fig. 3, Table 4 of Chapter 2.1, Subchapter 2).

The isotopic areas estimated with Bayesian procedures (SEAs and convex hull) differed among *D. licha* and *E. spinax* between regions (Fig. 4, Table 5 of Chapter 2.1, Subchapter 2), whereas *G. melastomus* and *S. canicula* overlapped in their isotopic areas in both regions (Fig. 4, Table 5 of Chapter 2.1, Subchapter 2).

### ***Isotopic mixing model outputs***

SIAR outputs revealed that small sharks were the main prey for *D. licha*, followed by cephalopods, teleosts and shrimps in both areas (Fig. 2, Table 6 of Chapter 2.1, Subchapter 2). The diet of *E. spinax* was composed mainly by teleosts and cephalopods, followed by shrimps and Reptantia (Fig. 2, Table 6 of Chapter 2.1, Subchapter 2). SIAR outputs indicated that the diet of *G. melastomus* was composed mainly by shrimps, cephalopods and crabs followed by teleosts (Fig. 2, Table 6 of Chapter 2.1, Subchapter 2). Outputs of SIAR indicated that the diet of *S. canicula* diet was composed mainly by shrimps followed by crabs, cephalopods, polychaetes and teleosts (Fig. 2, Table 6 of Chapter 2.1, Subchapter 2).

### ***Community isotopic metrics***

The range of  $\delta^{15}\text{N}$  (Nr) and  $\delta^{13}\text{C}$  (Cr) was larger in the Gulf of Lions than in the Catalan Sea, Fig. 4 of Chapter 2.1, Subchapter 2). In contrast, the other community isotopic metrics (Cdb, NNR and SDNNR) did not differ between both sampling areas,

indicating that the community structure was similar between the Catalan Sea and Gulf of Lions (Fig. 4 of Chapter 2.1, Subchapter 2).

### ***Isotopic comparison with other chondrichthyan species***

$\delta^{15}\text{N}$  values (proxy of trophic level) of other sharks of the area ranged between  $9.95 \pm 0.68\text{‰}$  (mean  $\pm$  standard deviation) in little sleeper shark *Somniosus rostratus* and  $14.31 \pm 1.73\text{‰}$  in tope shark *Galeorhinus galeus* (Fig.5 of Chapter 2.1, Subchapter 2).  $\delta^{13}\text{C}$  values ranged between  $-20.46 \pm 0.75\text{‰}$  in *S. rostratus* and  $-16.68 \pm 0.95\text{‰}$  in blue shark *Prionace glauca* (Fig. 5 of Chapter 2.1, Subchapter 2). Regarding the species of this study, *D. licha* was placed in a similar position to other demersal sharks such as portuguese dogfish *Centroscymnus coelolepis*, bluntnose sixgill shark *Hexanchus griseus*, *S. rostratus* and the chimaera *Chimaera monstrosa*. The other three species, *S. canicula*, *G. melastomus* and *E. spinax*, were placed in an isotopic niche lower than other sharks of the western Mediterranean Sea, and similar to skates (Fig. 5 of Chapter 2.1, Subchapter 2).

## **Chapter 2.2**

### **Subchapter 3. Unravelling the ecological role and trophic relationships of uncommon and threatened elasmobranchs in the western Mediterranean Sea**

#### **Stomach contents analysis**

In total, 224 stomachs were collected (see Table 1 of Chapter 2.2, Subchapter 1). The vacuity index differed between species and ranged from 100% for *Prionace glauca* and 78.6% for *Torpedo torpedo* to 0% for *Galeorhinus galeus* and the skates *Dipturus oxyrinchus*, *Leucoraja naevus*, *Raja clavata*, *R. montagui* and *Gymnura altavela* (Tables S2–S4 of Anexos).

We found significant differences in the stomach content composition based on %IRI between taxonomic orders (pseudo- $F_{5,12} = 2.36$ ,  $p = 0.003$ ). In particular, the stomach contents were significantly different between Squaliformes and Rajiformes (pseudo- $t =$

1.57,  $p = 0.004$ ), between Squaliformes and Torpediniformes (pseudo- $t = 2.61$ ,  $p = 0.007$ ) and between Rajiformes and Torpediniformes (pseudo- $t = 2.21$ ,  $p = 0.01$ ).

At the species level, cephalopods were the most important prey group for *Centrophorus granulosus* (%IRI = 55.0%, N = 14), *Centroscymnus coelolepis* (%IRI = 57.3%, N = 53), *Squalus acanthias* (%IRI = 54.6%, N = 4), *Somniosus rostratus* (%IRI = 93.0%, N = 5) (Squaliformes) and *Hexanchus griseus* (%IRI = 52.1%, N = 6) (Order Hexanchiformes) Table S2 of Anexos, Fig. 2 of Chapter 2.1, Subchapter 2). Teleostei (fin-fish) was the most important prey group in the stomach of *G. galeus* (%IRI = 64.6%, N = 1, Table S2 of Anexos) (Carcharhiniformes), *Torpedo marmorata*, *T. nobiliana* and *T. torpedo* (%IRI = 100 for the 3 species; N = 16, N = 3, N = 28, respectively, Table S4 of Anexos) (Torpediniformes), *Leucoraja naevus* (%IRI = 54.7%, N = 3, Table S3 of Anexos) and *Raja clavata* (%IRI = 40.6%, N = 6, Table S3 of Anexos) (Rajiformes). Prey of the groups Selachii (representing a group of small demersal sharks) and Polychaeta were the most important prey of *Dalatias licha* (%IRI = 45.3%, N = 30, Table S2 of Anexos) and *Oxynotus centrina* (%IRI = 100%, N = 3, Table S2 of Anexos), respectively (Fig. 2) (Squaliformes). Decapod crustaceans were the most important prey of *R. asterias* (%IRI = 56.3%, N = 39, Table S3 of Anexos) and *R. montagui* (%IRI = 75.6%, N = 8, Table S3 of Anexos) (Rajiformes). Crustaceans of the group Anomura were a unique prey group found in *Dipturus oxyrinchus* (Rajiformes) and *Gymnura altavela* (Myliobatiformes) (for both species, %IRI = 100%, N = 1, Table S3 & S4 of Anexos), and crustaceans of the group Amphipoda were a unique prey found in the stomach of *R. polystigma* (%IRI = 100%, N = 2; Table S3 of Anexos, Fig. 2 of Chapter 2.2, Subchapter 1) (Rajiformes).

### **Dietary insights from the literature**

Based on the available published diet data, the diet of Carcharhiniformes and Hexanchiformes were composed mainly of fishes and cephalopods (Fig. 2 Chapter 2.2, Subchapter 1).

Myliobatiformes included crustaceans, molluscs and small fishes in their diet. The diet of Rajiformes was basically composed of crustaceans; Squaliformes included



cephalopods, fishes and crustaceans. The diet of Torpediniformes was composed mainly of fishes (Table S6 of Anexos Fig. 2 of Chapter 2.2, Subchapter 1).

### **Stable isotopes analysis**

$\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values differed among orders ( $\delta^{13}\text{C}$ : pseudo- $F_{6,244} = 27.04$ ,  $p < 0.001$ ;  $\delta^{15}\text{N}$ : pseudo- $F_{6,244} = 57.60$ ,  $p < 0.001$ ; Fig. 3, Table 3). In particular, Torpediniformes and Squaliformes showed the highest and lowest  $\delta^{13}\text{C}$ , respectively (Fig. 3 of Chapter 2.1, Subchapter 2), whereas Carcharhiniformes showed the highest  $\delta^{15}\text{N}$  values and Rajiformes the lowest values (Fig. 3 of Chapter 2.2, Subchapter 12). At an intragroup level, we found significant differences in  $\delta^{15}\text{N}$  values between Rajiformes species ( $\delta^{15}\text{N}$ : pseudo- $F_{5,91} = 2.83$ ,  $p = 0.02$ , Fig. 3 of Chapter 2.2, Subchapter 1; Table 3 of Chapter 2.2, Subchapter 1).

Significant differences in  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values were found in Squaliformes ( $\delta^{13}\text{C}$ : pseudo- $F_{5,82} = 9.87$ ,  $p < 0.001$ ;  $\delta^{15}\text{N}$ : pseudo- $F_{5,82} = 9.66$ ,  $p < 0.001$ ; Fig. 3, Table 3 of Chapter 2.2, Subchapter 1). In the case of Torpediniformes, we only found statistical differences in  $\delta^{15}\text{N}$  values (pseudo- $F_{2,46} = 7.58$ ,  $p < 0.001$ ; Fig. 3 of Chapter 2.2, Subchapter 1) between species (Table 3 of Chapter 2.2, Subchapter 1).

$\delta^{15}\text{N}$  values showed a positive relationship to body length in Squaliformes and Torpediniformes ( $p = 0.002$ ,  $p < 0.001$ , respectively), but not in Hexanchiformes and Rajiformes (Fig. 4 of Chapter 2.2, Subchapter 1).

### **Isotopic mixing models**

Bayesian isotopic mixing model outputs suggested that the proportion of the Teleostei prey group (fin-fish) was high in *C. granulosus* and *H. griseus* (Fig. 2 of Chapter 2.2, Subchapter 1). In *G. altavela*, *C. granulosus* and *T. marmorata*, fishes of the Perciformes represented the most important prey group. Clupeiformes showed a high proportion in the diet of *H. griseus*, *P. glauca* and *Mobula mobular* (Table 4 of Chapter 2.2, Subchapter 1). Cephalopods showed the highest proportion in the diet of *G. galeus* and were the second-most common prey group estimated for *H. griseus*, *S.*

*acanthias* and *A. vulpinus* (Fig. 2 of Chapter 2.2, Subchapter 1). Polychaeta was estimated as an important prey of *O. centrina*, *R. polystigma* and *T. torpedo* (Fig. 2 of Chapter 2.2, Subchapter 1), while decapod crustaceans were an important prey group for *D. oxyrinchus*, *L. naevus*, *R. montagui*, *R. asterias* and *R. clavata* (Table 4 of Chapter 2.2, Subchapter 1).

### Trophic position and trophic width

TL<sub>sca</sub> and TL<sub>sia</sub> ranged between TL<sub>sca</sub> = 3.1 and TL<sub>sia</sub> = 3.2 for *O. centrina* and *R. montagui*, respectively, to TL<sub>sca</sub> = 4.9 and TL<sub>sia</sub> = 6.3 for *G. galeus* (Table S2 & S3 of Anexos, Fig. 5 of Chapter 2.2, Subchapter 1). Between orders, we found that both TL<sub>sca</sub> and TL<sub>sia</sub> showed a positive correlation ( $R^2 = 0.47$ ,  $p < 0.05$ ; Fig. 6 of Chapter 2.2, Subchapter 1), with higher TL values in Carcharhiniformes (TL<sub>sca</sub> = 4.94; TL<sub>sia</sub> = 5.6 ± 1.22 [mean ± SD]), followed by Lamniformes (TL<sub>sia</sub> = 5.12), Hexanchiformes (TL<sub>sca</sub> = 4.68; TL<sub>sia</sub> = 4.2 ± 0.3), Squaliformes (TL<sub>sca</sub> = 4.31 ± 0.61; TL<sub>sia</sub> = 5.6 ± 1.22), Torpediniformes (TL<sub>sca</sub> = 4.48 ± 0.02; TL<sub>sia</sub> = 4.93 ± 0.38), Myliobatiformes (TL<sub>sca</sub> = 4.14; TL<sub>sia</sub> = 4.41) and Rajiformes (TL<sub>sca</sub> = 3.68 ± 0.38; TL<sub>sia</sub> = 3.6 ± 0.4).

SEAs differed among Carcharhiniformes (SEA = 4.36‰<sup>2</sup>), Hexanchiformes (0.98‰<sup>2</sup>) and Rajiformes (1.14‰<sup>2</sup>; Fig. 3 of Chapter 2.1, Subchapter 2), whereas Squaliformes (2.33‰<sup>2</sup>) and Torpediniformes (1.36‰<sup>2</sup>) overlapped in their SEAs (Fig. 7 of Chapter 2.2, Subchapter 1).

### Trophic ecology and conservation status

We found a positive but non-significant relationship between TL<sub>sia</sub> and the degree of threat as categorised by the IUCN classification ( $R = 0.42$ ,  $p = 0.06$ ; Fig. 7 of Chapter 2.2, Subchapter 1). *Dalatias licha* (TL<sub>sia</sub> = 4.21), *G. galeus* (TL<sub>sia</sub> = 6.31) and *T. nobiliana* (TL<sub>sia</sub> = 5.35) were not included because available information was insufficient to accurately assess their extinction risk (Data Deficient).

**Subchapter 4. Morphological parameters of abundant and threatened chondrichthyans of the northwestern Mediterranean Sea**

A total of 893 individuals belonging to 20 species were examined. According to the IUCN categories for the Mediterranean Sea (Malak, 2011), the 20 species studied were classified as: Least Concern (9 species), Data Deficient (2 species), Near Threatened (5 species), Vulnerable (2 species), Critically Endangered (1 species) and Endangered (1 species) (see Table 1 of Chapter 2.2, Subchapter 2). The coefficient of determination of length-weight relationships ranged from 0.84 to 0.99. The parameter  $b$  of LWR ranged between 2.286 for the Portuguese dogfish *Centroscymnus coelolepis* and 3.557 for marbled electric ray *Torpedo marmorata* and the intercept value was between 0.0010 for the kitefin shark *Dalatias licha* and thornback ray *Raja clavata* and 0.1025 for the Portuguese dogfish. The best represented families in terms of numbers of individuals were Scyliorhinidae and Etmopteridae. The family Rajidae represented the largest number of species in this study. The body length ranged from 8.5 cm in the case of the thornback ray to 131 cm in the bluntnose six-gilled shark *Hexanchus griseus*.

**Subchapter 5. Short- and long-term importance of small sharks in the diet of the rare deep-sea shark *Dalatias licha***

In total, 36 kitefin shark individuals were collected (18 females and 18 males), in which 30 were immature and 6 were mature. From the 36 individuals, 17 came from the Catalan Sea and 19 from the Gulf of Lions (Fig. 1 of Chapter 2.2, Subchapter 3). The body mass and stretch total length of kitefin sharks were similar between sexes but differed significantly between areas (Table 1 and 2 of Chapter 2.2, Subchapter 3).

***Stomach content analysis***

Based on the %W, the diet composition of kitefin shark did not differ between sexes or sampling areas (Table 1 and 2 of Chapter 2.2, Subchapter 3; Fig. 2 of Chapter 2.2, Subchapter 3).

Taking into consideration all specimens, stomach content results indicated that the diet of kitefin sharks included mainly small demersal sharks such as velvet belly

lanternshark and blackmouth catshark (Tables 3 and 4 of Chapter 2.2, Subchapter 3; Fig. 2 of Chapter 2.2, Subchapter 3), followed by fin-fishes (such as the carapidae *Echiodon dentatus* and Mediterranean codling *Lepidion lepidion*; Tables 3 and 4 of Chapter 2.2, Subchapter 3; Fig. 2 of Chapter 2.2, Subchapter 3) and crustaceans (such as the shrimps *Pasiphaea* sp. and Norway lobster *Nephrops norvegicus*; Tables 3 and 4 of Chapter 2.2, Subchapter 3; Fig. 2 of Chapter 2.2, Subchapter 3). Other prey groups such as a passerine bird, polychaetes, foraminifers and tunicates were also found in the stomach but with a very low frequency and importance (based on %W or %IRI).

### ***Isotopic results and SIAR model***

$\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values of muscle and liver did not differ between sexes and sampling areas (Tables 1 and 2 of Chapter 2.2, Subchapter 3). The feasible contribution of each potential prey, estimated by the SIAR model, indicated that in the case of liver and muscle analysis, the importance of small demersal sharks in the diet of kitefin sharks was the highest, followed by fin-fishes, and by crustaceans and cephalopods in a low proportion (Fig. 2 and 3 of Chapter 2.2, Subchapter 3). Between tissues, the SIAR results from liver (Fig. 2 and 3A of Chapter 2.2, Subchapter 3) suggested that the proportion of small demersal sharks in the diet (mean=56%) was higher than that as indicated by the SIAR results from muscle (mean=38%; Fig. 2 and 3B of Chapter 2.2, Subchapter 3).

The importance of fin-fishes in the diet was similar between liver and muscle (Fig. 2 and 3 of Chapter 2.2, Subchapter 3). On the contrary, liver results showed lower proportions of crustaceans (mean=5%) and cephalopods (mean=9%) than results from muscle tissue, which indicated on average a 12% and 20% contribution for crustaceans and cephalopods, respectively (Fig. 2 and 3 of Chapter 2.2, Subchapter 3).

### ***Trophic position***

The trophic position estimated from stomach contents ( $\text{TP}_{\text{stomach}}$ ) varied between 4.3 in the Catalan Sea to 4.7 in the Gulf of Lions. Although the trophic position estimated with stable isotopic N values of muscle (4.8 in the Catalan Coast and 4.6 in the Gulf of

lions) was in the same range as the  $TP_{\text{stomach}}$  values, estimates of trophic position estimated from liver tissues (5.5 in the Catalan Coast and 5.4 in the Gulf of Lions) were higher than the  $TP_{\text{stomach}}$  and  $TP_{\text{muscle}}$  in both areas.

# **CAPÍTULO 3**

## **DISCUSIÓN**



## AVANZANDO EN EL CONOCIMIENTO DE LA COMUNIDAD DE CONDRICTIOS DEL MEDITERRÁNEO

Determinar el rol ecológico de los condrictios permite conocer la presencia de perturbaciones en ecosistemas explotados ya que a través de sus interacciones *top-down* pueden alterar el funcionamiento del ecosistema (Heithaus et al. 2008; Estes et al. 2011). En este contexto resulta fundamental conocer la ecología trófica de las diferentes especies de condrictios de una comunidad y saber de qué se alimentan, cómo se alimentan y qué factores pueden afectar la ecología trófica a lo largo de la vida de las diferentes especies, además de considerar variaciones espaciales y temporales (Garvey & Whiles 2016).

En esta tesis se ha avanzado en el conocimiento de la ecología trófica de un total de 26 especies de condrictios presentes en el oeste del Mar Mediterráneo mediante el uso combinado del análisis de isótopos estables y de contenido estomacal. En concreto, se han estudiado tres especies catalogadas como en peligro crítico de extinción, tres en peligro de extinción, tres especies clasificadas como vulnerables, cinco especies cercanas a la amenaza, dos especies con deficiencia de datos y diez especies catalogados como preocupación menor por la UICN (Dulvy et al 2016) (Ver Tabla 1 en el apartado de Introducción).

Por el número de especies incluidas, esta tesis constituye el estudio más completo sobre ecología trófica de tiburones, rayas y quimeras en el Mar Mediterráneo. En el primer capítulo (Capítulo 2.1, Subcapítulo 1) se ha estudiado la ecología trófica de uno de los tiburones demersales más abundantes del hemisferio norte, *Scyliorhinus canicula* (pintarroja) a través del análisis de isótopos estables de sangre tomada en individuos vivos con la finalidad de investigar si existen diferencias sexuales y ontogénicas en esta especie. El uso de la sangre extraída en individuos vivos que luego fueron liberados es una metodología no letal que abre nuevas posibilidades para el estudio de diferentes aspectos tróficos en elasmobranquios sin necesidad de sacrificarlos. Es la primera vez que se ha utilizado esta metodología para tiburones en el Mar Mediterráneo.



En esta tesis también se han descrito los hábitos tróficos e interacciones tróficas de cuatro especies de tiburones relativamente abundantes en la zona de estudio, *Dalatias licha* (carocho), *Etmopterus spinax* (negrito), *Galeus melastomus* (olayo) y *S. canicula* (pintarroja) en dos zonas con diferente grado de impacto pesquero (Capítulo 2.1, Subcapítulo 2). Este estudio presenta un trabajo de comparación de la comunidad de elasmobranquios en dos zonas explotadas de forma distinta por primera vez en la zona de estudio.

En el segundo capítulo de la tesis (Capítulo 2.2) se ha investigado la ecología trófica y el rol ecológico de las especies poco comunes y amenazadas del oeste del Mediterráneo a través del análisis de isótopos estables, del análisis de contenido estomacal y la revisión de la literatura (Capítulo 2.2, Subcapítulo 3). Además se han descrito las principales características morfológicas de las especies de condrictios estudiadas (Capítulo 2.2, Subcapítulo 4). Finalmente, se ha seleccionado al tiburón demersal carocho *D. licha*, una especie considerada vulnerable en el Mar Mediterráneo, para investigar sus hábitos tróficos a diferentes escalas temporales utilizando diferentes tejidos (Capítulo 2.2, Subcapítulo 5).

Como resultados de la tesis se han publicado tres trabajos en revistas científicas de impacto, y dos se encuentran actualmente en revisión. Además se han presentado 5 contribuciones en congresos nacionales e internacionales.

### **PRINCIPALES LIMITACIONES Y RETOS DE ESTE ESTUDIO**

Estudiar la ecología de las diferentes especies de condrictios no es una tarea fácil, ya que muchas de estas especies son poco abundantes y tienen bajo o nulo interés comercial. Por este motivo el número de muestras obtenidas de cada una de las especies estudiadas en esta tesis es variable. Para algunas de estas especies como las rayas *Mobula mobular* (manta) y *Gymnura altavela* (raya mariposa), el torpedo *Tetronarce nobiliana* (tremielga negra) o el tiburón *Alopias vulpinus* (tiburón zorro) se obtuvieron un número muy bajo de individuos. Aun así los resultados aquí recogidos representan

una de las primeras aproximaciones para entender el rol ecológico de estas especies en el Mar Mediterráneo.

En el caso de especies poco abundantes o en peligro de extinción, tener un número de estómagos suficientes para inferir resultados extrapolables es difícil, siendo imposible responder a preguntas ecológicas a través de esta metodología (Smart et al. 2013). Por este motivo la utilización de herramientas complementarias e integradoras como el uso de los isótopos estables abre la posibilidad de poder trabajar con un número bajo de individuos (Shiffman et al. 2012).

Sin embargo, el uso del análisis de isótopos estables en condriictios tiene ciertas limitaciones por lo que algunos de los resultados de este trabajo deberían ser interpretados con precaución. Por ejemplo, los condriictios son un grupo muy diverso, con diferentes tasas metabólicas y por ende tasas de digestión de presas e incorporación isotópicas diversas (Shiffman et al. 2012). Así, se ha descrito que algunos elasmobranquios poco nadadores como la raya *Raja erinacea* tienen un metabolismo bajo (Hove & Moss 1997) con una tasa de renovación tisular más lenta que otras especies nadadoras activas como el tiburón *Isurus oxyrinchus* (tiburón marrajo) que presentan un metabolismo mucho más elevado (Graham et al. 1990). Esto se traduce en una diferente variación en la tasa de renovación de los isótopos estables en los diferentes tejidos, en especial en los de alta renovación como el hígado o la sangre (MacNeil et al. 2006). Sin embargo, en este estudio hemos asumido que la tasa de renovación de los isótopos estables en los tejidos es similar entre especies.

Por otro lado, el trabajar con especies presentes en hábitats muy diversos, como por ejemplo el tiburón *C. coelolepis* (pailona) que se distribuye desde los 270 hasta más de 3.500 metros de profundidad o especies más costeras como el torpedo *Torpedo torpedo* (tremolina) que se encuentra de 1 a 300 metros de profundidad, dificulta poder recolectar las principales presas que consume cada especie, tanto por la logística como por los costos involucrados en tal tarea. Esto puede limitar la caracterización isotópica de algunas presas ya que al no tener exactamente todos los ítems alimenticios incluidos en la dieta se puede generar un sesgo en los resultados de los modelos de mezcla. Pese a esta dificultad, en la presente tesis se obtuvieron un total de 129 presas en la zona de

estudio con el objetivo de minimizar al máximo esta limitación del muestreo (Anexo 2), gracias a la participación del doctorando en las diferentes campañas de pescas experimentales del proyecto ECOTRANS “*Dynamics and ecological role of small pelagic fish in the northwest mediterranean: Energy transfer from planktonic organism to higher predators*” (Plan Nacional CTM2011-26333 del Ministerio de Economía y Competitividad del Gobierno de Español).

La técnica de análisis de isótopos estables asume que durante el proceso de ingestión y excreción de las presas hay un enriquecimiento del isótopo más pesado (en este caso  $^{13}\text{C}$  o  $^{15}\text{N}$ ), un proceso conocido como fraccionamiento (Olive et al. 2003, Domi et al. 2005). El uso de un fraccionamiento adecuado es importante para poder estimar la dieta de manera creíble mediante el uso de modelos de mezcla isotópicos (Bond & Diamond 2011, Giménez et al. 2017). Por ese motivo es necesario utilizar o bien valores de fraccionamiento isotópico estimado para cada una de las especies o bien intentar utilizar valores de fraccionamiento estimado para especies cercanas taxonómicamente y ecológicamente (Caut et al. 2009, Bond & Diamond 2011). Los trabajos enfocados a estimar los valores de fraccionamiento isotópicos de condriictios son muy escasos y no existen valores estimados para las especies incluidas en esta tesis. Por lo tanto, se revisó toda la información publicada para otras especies de elasmobranquios con la finalidad de poder utilizar los valores de fraccionamiento más adecuados.

Los pocos valores de fraccionamiento que se han encontrado en la literatura se han calculado para algunas especies de elasmobranquios como las rayas *Potamotrygon motoro* (chucho de río) (MacNeil et al. 2006) y *Sympterygia bonapartii* (raya marmorada) (Galván et al. 2016), los tiburones *Triakis semifasciata* (tollo leopardo) (Kim et al. 2012, Zeichner et al. 2017), *Negaprion brevirostris* (tiburón limón), *C. taurus* (Hussey et al. 2010a) y *Syliorhinus stellaris* (alitán) (Caut et al. 2013). En esta tesis se utilizaron fraccionamientos isotópicos de especies similares ecológicamente con el objetivo de ser lo más riguroso posible (p.ej. Hussey et al. 2010b, Caut et al. 2013).

Estas limitaciones mencionadas anteriormente han de tenerse en cuenta a la hora de interpretar los resultados relativos a las estimas de dieta a partir de los modelos de mezcla isotópica presentados en los diferentes capítulos de esta tesis. Sin embargo, este

estudio muestra una gran similitud entre las estimaciones tróficas obtenidas utilizando datos de isótopos estables y contenidos de estómagos. Esto sugiere que el análisis de isótopos estables puede utilizarse con éxito para investigar la ecología trófica de los elasmobranchios.

El análisis de isótopos estables proporciona varias ventajas sobre el análisis de contenido estomacal, como el muestreo no letal, la disminución de sesgos temporales y espaciales al ser un método que integra el periodo de renovación del tejido analizado y la posibilidad de utilizar un bajo número de individuos (Post 2002, Martínez del Rio et al. 2009, Polo-Silva et al. 2013). Estas características son muy útiles a la hora de determinar el rol ecológico de los condricios poco comunes o en peligro de extinción (Layman et al. 2012, Shiffman et al. 2012, Tilley et al. 2013). Durante las últimas décadas, el análisis de isótopos estables ha sido ampliamente utilizado para determinar la ecología de diferentes especies de depredadores marinos (Kiszka et al. 2015, Match et al. 2017, Shipley et al. 2017). Sin embargo, los resultados de esta tesis muestran que es necesario el uso complementario de isótopos estables y análisis de contenido estomacal para obtener una información más rigurosa desde el punto taxonómico, de gran utilidad a la hora de establecer las principales especies presa (Hyslop 1980, Pethybridge et al. 2011).

## **NUEVOS DATOS SOBRE EL ROL TRÓFICO DE LOS CONDRICTIOS EN EL MAR MEDITERRÁNEO**

El potencial que tienen los tiburones, rayas y quimeras para influir en la dinámica de los ecosistemas depende en gran medida de la interacción con sus presas (Bascompte et al. 2005). Esto a su vez depende de una serie de factores poblacionales y ecológicos como la abundancia, el tamaño corporal, el nivel y la especialización trófica (Wootton & Emmerson 2005, Roff et al. 2016). Por estos motivos determinar la posición trófica que ocupan los organismos en los ecosistemas es clave (Heupel et al. 2014).

A partir de los resultados de esta tesis se confirma que los condricios del oeste del Mediterráneo se sitúan en diferentes posiciones tróficas. En algunas especies se ha

observado singularidad de nichos tróficos (p.ej. *G. galeus* o *M. aquila*; Capítulo 2.2, Subcapítulo 3) y en otros casos existe una sobreposición (como en el caso de Rajiformes, Capítulo 2.2, Subcapítulo 3). La singularidad de especies es primordial y significa que cada especie cumple un rol único dentro del ecosistema. La redundancia implica un concepto de conservación en la estructura del ecosistema (estabilidad) que significa que si una especie disminuye otra especie podrá ocupar su lugar y mantener la misma función ecológica (Walker 1995, Naeem & Li 1997, Naeem 1998). Estas características tróficas son esenciales para gestionar y conservar las especies marinas y los ecosistemas bajo explotación.

### ***Ecología trófica de *Scyliorhinus canicula*, la especie más abundante***

Mediante el uso de análisis de isótopos estables en sangre se ha encontrado que *S. canicula*, el condricio más abundante en el Mar Mediterráneo en la actualidad, presenta un rol trófico típico de mesodepredador y muestra diferencias ontogénicas y sexuales en sus hábitos tróficos.

En relación a las diferencias ontogénicas, este estudio muestra que los individuos de mayor tamaño (adultos) pueden depredar presas de mayor tamaño y de mayor movilidad (Capítulo 1, Subcapítulo 1), algunas de ellas con mayor nivel trófico (Carrier et al. 2012). La existencia de diferencias ontogénicas se han descrito en otras especies de tiburones como en *Galeocerdo cuvier* (tiburón tigre) o el *Carcharhinus plumbeus* (tiburón trozo) (Lowe et al. 1996, McElroy et al. 2006, Newman et al. 2012), en rayas como *Zearaja chilensis* (raya hocicuda) o la raya *Trygonoptera testacea* (Alonso et al. 2001, Marshall et al. 2008) y en la quimera *C. monstrosa* (Moura et al. 2005). Esto ocurre porque a lo largo de su desarrollo, muchas especies de tiburones tienden a seleccionar diferentes hábitats como una respuesta para evitar el riesgo de depredación de los individuos más jóvenes por parte de los adultos, para proporcionar mayor alimento a las crías en desarrollo o para encontrar la temperatura óptima para las crías recién nacidas (Muñoz-Chapuli 1984, Rodríguez-Cabello et al. 2007).

La segregación sexual dentro de las especies es un fenómeno generalizado entre los vertebrados (Ruckstuhl y Neuhaus 2005). Entre las hipótesis más aceptadas está la

segregación de las hembras que se relaciona con diferencias sexuales en los requerimientos nutricionales asociadas a la presencia de dimorfismo sexual o diferentes demandas relacionadas con la época de gestación, la temperatura óptima para la fecundidad o afinidad social (Wearmouth et al. 2012).

Si se consideran estas características intrínsecas de las especies, resulta fundamental que al describir posiciones tróficas y rol ecológico en los diferentes ecosistemas se tenga en cuenta no sólo la especie, sino los cambios tróficos y de hábitat que se puedan producir en el crecimiento de los individuos y las segregaciones que se pudieran dar entre sexos. Por ejemplo el tiburón *S. canicula* tiende a segregarse por tamaños o sexos (Sims et al. 2001, Rodríguez-Cabello et al. 2007). Compagno (1984) encuentra que los individuos juveniles de esta especie habitan aguas más someras que los adultos, sin embargo este patrón es altamente variable entre diferentes zonas geográficas (Muñoz-Chapuli 1984, Rodríguez-Cabello et al. 2007). Lo que ocurre con este tiburón ocurre con otras especies como los tiburones *C. coelolepis*, *C. granulatus* o las rayas *Bathyraja brachyurops* (raya de los canales) y *B. griseocauda* (raya austral lija) (Clarke et al. 2001, Arkhipkin et al. 2008). A lo largo de su vida los tiburones y rayas se desarrollan en diferentes hábitats, por lo que su rol puede cambiar de acuerdo a la zona donde habiten, al sexo, el tamaño y la disponibilidad de presas.

Pese a las diferencias encontradas en la ecología trófica a nivel ontogénico y sexual, tanto juveniles, como adultos y machos y hembras de *S. canicula*, presentan un rol ecológico de mesodepredador en comparación con las diferentes especies de tiburones y rayas presentes en el mismo ecosistema (Capítulo 2.1, Subcapítulo 1). Dada la alta biomasa que presenta esta especie en la plataforma del Mar Mediterráneo (Bradai et al. 2012, Navarro et al. 2016, Marongiu et al. 2017), esta especie podría ser muy importante como estructurador del ecosistema Mediterráneo. Para avanzar en el análisis de la importancia ecológica de esta especie en el ecosistema sería interesante distinguir esta especie en los modelos ecosistémicos que describen la zona de estudio, como se realizó en su momento para la raya *Raja asterias* (Coll et al. 2013b). Los modelos que existen actualmente agrupan todos los condriictios demersales en un grupo funcional único (p.ej. Coll et al. 2006, Coll et al. 2013b, Piroddi et al. 2017).

***Rol ecológico de otros condriictios abundantes y mesodepredadores***

Otros mesodepredadores abundantes de la zona de estudio son los tiburones *G. melatomus* y *E. spinax* (Fanelli et al. 2009, Bradai et al. 2012). Estos tiburones, junto con *S. canicula*, muestran una dieta similar en zonas con diferente impacto antrópico en el Mar Mediterráneo y se comportan como mesodepredadores generalistas que se alimentan de crustáceos, cefalópodos y pequeños peces.

En esta tesis se evaluó cómo podría afectar el impacto antrópico a la ecología trófica de estas especies. Sin embargo no se encontraron evidencias de la existencia de diferencias en el nicho trófico de las especies analizadas, ni en la estructura de la comunidad entre dos zonas con diferente impacto humano (Capítulo 2.1, Subcapítulo 2). Los tres tiburones de pequeño tamaño estudiados (*E. spinax*, *G. melastomus* y *S. canicula*) son especies generalistas que potencialmente pueden adaptarse a condiciones de sobreexplotación (Capítulo 2.1, Subcapítulo 1). Además *S. canicula* posee una serie de características como su capacidad de explotar algunas especies presentes en los descartes pesqueros y su alta sobrevivencia tras la captura hace que pueda verse favorecida en situaciones de impacto humano medio (Olaso et al. 1998, Olaso et al. 2002, Revill et al. 2005, Rodríguez-Cabello et al. 2005). También es probable que las medidas restrictivas impuestas en el Golfo de León no sean lo suficientemente eficaces para poder recuperar el ecosistema, y ambas zonas pueden estar altamente impactadas.

Estos pequeños tiburones demersales, junto a las rayas del orden Rajiformes, tienen un rol de mesodepredadores. Al observar los resultados obtenidos en los Capítulos 2.1 y 2.2 se puede inferir que en este grupo existe una probable redundancia trófica. Esto es especialmente evidente en los Rajiformes ya que todos incorporan pequeños crustáceos en su dieta, cómo también se ha observado en otros ecosistemas con rayas de las familias Urolophidae y Dasyatidae (Marshall et al. 2008, O'Shea et al. 2013). Los ecosistemas con mayor redundancia podrían ser más resistentes que los ecosistemas con baja redundancia, ya que varias especies podrían desempeñar roles similares (Reich et al. 2012). Sin embargo, especies similares que ocupan un mismo ecosistema deberían presentar algún mecanismo para reducir la competencia por el alimento y poder permitir su coexistencia (Schoener 1974). En este grupo de especies hay algunas que presentan

el mismo rol trófico como por ejemplo *S. canicula* y *G. melastomus*, sin embargo éstas especies se segregan en profundidad (Gouraguine et al 2011) y si existe algún tipo de competencia puede darse entre los individuos juveniles de ambas especies, pero no en adultos. Por ejemplo, los adultos de *S. canicula* habitan en ambientes más costeros, mientras *G. melastomus* habita donde comienza el talud continental (Navarro et al. 2016), *E. spinax* comparte hábitat con *G. melastomus* (Sion et al. 2004), pero sin embargo depreda sobre animales de menor nivel trófico.

En los batoideos del orden Rajiformes se pueden producir diferencias ecológicas por segregaciones batimétricas, tipo de hábitat, por tamaño o por el período de actividad (Ellis et al. 1996). Por ejemplo *R. montagui* (raja pintada) es una raya de pequeño tamaño que habita en sustratos arenosos con una amplia distribución batimétrica y puede vivir hasta los 600 metros (Ellis et al. 2005). En cambio *R. clavata* puede adaptarse a varios sustratos como arena, fango, grava o áreas rocosas y tiene una distribución batimétrica mucho más limitada (Stehmann & Bürkel 1984, Rousset 1990), sin embargo puede alcanzar tamaños mucho mayores lo que le permitiría capturar presas de mayor tamaño.

En el oeste del Mediterráneo la información de abundancias y distribución de los Rajiformes es aun deficitaria (Matallanas 1974, Navarro et al. 2015, Navarro et al. 2016) y se necesitan estudios adicionales para comprobar por qué existe ésta redundancia, además existen problemas con la identificación de especies simpátricas que han de resolverse y que pueden conllevar dificultades en el manejo, monitoreo y gestión de los Rajiformes (Tinti et al. 2003, Dudgeon et al. 2012). Una comprensión de éstos parámetros es fundamental para desarrollar estrategias de conservación y para predecir los impactos asociados con la desaparición o cambios en la abundancia de estas especies (Aldebert 1997, Yick et al. 2011, O'Shea et al. 2013).

Los Myliobatiformes *Myliobatis aquila* (águila marina) y *M. mobular* ocupan un rol único dentro de los condriictios estudiados. *M. aquila* es la única especie de elasmobranquio de este estudio que depreda sobre bivalvos y cumple un rol de mesodepredador en el oeste del Mediterráneo (Capítulo 2.2, Subcapítulo 3). Por su parte



*M. mobular* es uno de las dos especies de condriictios filtradoras del Mar Mediterráneo (Capítulo 2.2, Subcapítulo 3).

### ***Ecologica trófica del tiburón carochó y otros condriictios apicales***

El otro tiburón estudiado para evaluar las posibles diferencias entre dos zonas con diferente explotación pesquera, el tiburón carochó o *D. licha*, es un tiburón especialista y sus principales presas son los tiburones de pequeño tamaño (Capítulo 2.1, Subcapítulo 2 y Capítulo 2.2, Subcapítulo 3 y 5). Estos mesodepredadores son abundantes en ambas zonas estudiadas y es muy probable que debido a este factor la dieta de *D. licha* no muestre mayores cambios y que su rol ecológico se mantenga inalterado en ambas zonas de estudio. Estas características tróficas fueron observadas a corto (análisis de contenido estomacal) y a largo plazo (análisis de isótopos estables en músculo e hígado) en el Capítulo 2.2 (Subcapítulo 5), confirmando que los tiburones demersales son parte importante de la dieta de *D. licha* a través de todo el año.

Aunque los resultados de esta tesis muestran que la ecología trófica de *D. licha* en general no se ve mayormente alterada por impactos antrópicos (Capítulo 2.1, Subcapítulo 2), esta especie está situada en la parte alta de la red trófica con características típicas de la mayoría de los condriictios como lento crecimiento, madurez sexual tardía, baja fecundidad y largos períodos de gestación. Esto la hace muy susceptibles a los impactos antrópicos, como la degradación de hábitat, la pesca y la contaminación (Compagno 1984, Rodríguez-Cabello et al. 2016).

Además, en la parte alta de la red trófica se encuentra el tiburón demersal *Galeorhinus galeus* (cazón), la raya demersal *G. altavela* y el tiburón pelágico *A. vulpinus*, además del tiburón *C. granulatus* (quevalcho), los torpedos *T. torpedo*, *Torpedo marmorata* (tembladera), *T. nobiliana* y la quimera *Chimaera monstrosa* (Capítulo 2.1, Subcapítulo 2 y Capítulo 2.2, Subcapítulo 1). El tiburón *G. galeus* es un depredador apical en el Mar Mediterráneo al igual que en otros ecosistemas como el Mar Celta (Pinnegar et al. 2002, Domi et al. 2005), Atlántico noreste (Morato et al. 2003, Torres et al. 2017), Atlántico suroeste (Botto et al. 2011) o Sudáfrica (Sauer & Smale 1991). *G. galeus* se alimenta principalmente de peces y cefalópodos y está

considerado como vulnerable por la UICN (Dulvy 2016). En la zona del Mar Catalán este tiburón es muy escaso y sus capturas son marginales (<1%; *Direcció General de Pesca i Afers Marítims, Generalitat de Catalunya 2017*). Dada su importancia como depredador apical se deberían evaluar sus poblaciones y determinar la presencia real en los desembarcos para establecer medidas de conservación que protejan las poblaciones de esta especie en el oeste del Mediterráneo.

Otra de las especies que puede ser considerada como depredador apical pero en el ambiente pelágico es *A. vulpinus*. Esta es una especie que puede alcanzar un gran tamaño y puede depredar sobre una gran cantidad de peces y cefalópodos pelágicos (Compagno 1984). Está catalogada como en peligro de extinción y se encuentra protegida, pese a esto ocasionalmente es parte del descarte de la pesca del pez espada en el Mar Mediterráneo (Valeiras et al. 2003), es uno de los tiburones pelágicos más abundantes de la zona y debido a su rol de depredador apical la conservación de esta especie debiera ser prioritaria.

El otro depredador apical es *G. altavela* que se alimenta principalmente sobre peces y crustáceos, la única raya de este estudio que se encuentra en la parte alta de la red trófica, como también se ha observado en el trabajo de Jacobsen y Bennett (2013). Sin embargo ésta situación no concuerda con lo descrito por Myers et al. (2007) en el noreste del Atlántico, donde la caracterizan como un mesodepredador, probablemente porque consideran que puede ser depredada por los grandes tiburones de la zona. Pese a esto las especies de la Familia Gymnuridae tienen a ser depredadores apicales en todos los ecosistemas donde habitan (Jacobsen & Bennett 2013). *G. altavela* no tiene interés pesquero en aguas catalanas (*Direcció General de Pesca i Afers Marítims, Generalitat de Catalunya 2017*) y está bajo régimen de protección en el Mar Mediterráneo (Walls et al. 2016).

Si bien estas especies se sitúan en lo más alto de la cadena trófica en nuestro estudio, existen otros depredadores apicales situados en una posición trófica igual o más alta en el Mar Mediterráneo y que no están considerados en esta tesis (Cortés 1999), como *Carcharodon carcharias* (tiburón blanco), *I. oxyrinchus*, *Carcharias taurus* (tiburón toro), *Echinorhinus brucus* (tiburón de clavos) y *Carcharhinus altimus* (tiburón

baboso). Estas especies no se han incluido en esta tesis porque no ha sido posible obtener datos sobre ellas debido a su rara (*C. carcharias*, *I. oxyrinchus*, *E. brucus*) o nula presencia (*C. taurus* y *C. altimus*) en la zona de estudio (Lloris et al. 1984, Barrull et al. 1999). Lamentablemente todos estos tiburones se encuentran críticamente amenazados o en peligro de extinción, exceptuando a *C. altimus* del que no se tienen datos suficientes para realizar una evaluación de sus poblaciones (Dulvy et al. 2016). Dado que los depredadores apicales cumplen una función vital en el equilibrio y regulación de los ecosistemas a través de efectos *top-down* (Hunter & Price 1992) la investigación y posterior gestión y conservación de estas especies en la zona de estudio debiera ser considerada como una prioridad para las administraciones.

Otros depredadores apicales importantes en el oeste del Mediterráneo son los torpedos que se alimentan principalmente de peces óseos, aunque su nivel trófico depende del tamaño (individuos más grandes se sitúan en un posición más alta, Capítulo 2.2, Subcapítulo 3). Estos resultados corroboran los encontrados por Jacobsen and Bennett (2013), quienes sitúan a los Torpediniformes como los batoideos de más alto nivel trófico. La situación de estas especies en el Mar Mediterráneo es de preocupación menor, sin embargo en el Mar Catalán son parte del descarte y representan el 1% de los desembarcos de batoideos en la zona (*Direcció General de Pesca i Afers Marítims, Generalitat de Catalunya*, 2017). En la zona de estudio gran parte de los torpedos aparece en las estadísticas de pesca como *Torpedo* spp. (*Direcció General de Pesca i Afers Marítims, Generalitat de Catalunya*, 2017) lo que hace impracticable determinar posibles fluctuaciones temporales en la composición de las capturas de estos depredadores.

Otro depredador superior es el tiburón demersal *C. granulatus*, que se alimenta principalmente de cefalópodos y pequeños peces, sin embargo se encuentra en una posición trófica más baja que *G. galeus* y *G. altavela*, probablemente porque no se muestrearon individuos adultos. Esta especie también ha sido considerada como un depredador apical importante a nivel ecosistémico (Cortés 1999) y está críticamente amenazada de extinción en el Mar Mediterráneo (Dulvy 2016). Además es una especie

con gran incertidumbre taxonómica y actualmente se está revisando su presencia en el Mediterráneo (Veríssimo et al. 2016).

En la zona de estudio también pueden ser considerados como depredadores apicales el tiburón pelágico *Prionace glauca* (tintorera) y los tiburones demersales *Hexanchus griseus* (cañabota), *C. coelolepis*, *D. licha*, *Oxynotus centrina* (tiburón cerdo), *Somniosus rostratus* (dormilón) *Squalus acanthias* (mielga) y la quimera *C. monstrosa*, sin embargo los valores isotópicos de nitrógeno los sitúan por debajo de *G. galeus*, *A. vulpinus* y *G. altavela*. Estos resultados han de considerarse a la hora de situar a los depredadores apicales dentro del ecosistema; es probable que las especies muestreadas sean de menor tamaño como sería el caso de *H. griseus* *P. glauca*, *S. acanthias* (Capítulo 2.2, Subcapítulo 2) o que se alimentan de presas de menor nivel trófico o también puede ser que los tiburones demersales tengan una señal diferente por las características del hábitat y la longitud de la red trófica (Romanuk et al. 2011). Aun así este grupo de especies se sitúa entre los principales depredadores del Mar Mediterráneo, junto con mamíferos marinos como *Physeter macrocephalus* (cachalote), *Delphinus delphis* (delfín común) (Pauly et al. 1998b, Capelli et al. 2008) y aves como *Larus audouini* (gaviota de audouin) o *Larus michahellis* (gaviota patiamarilla) (Stergiou & Karpouzi 2002, Ramos et al. 2009, Navarro et al. 2011).

## **LA COMUNIDAD DE CONDRICTIOS DEL MAR MEDITERRÁNEO, UNA COMUNIDAD AMENAZADA**

Los ecosistemas marinos se están degradando a nivel mundial debido a varios impactos antrópicos como la pesca, la contaminación y el calentamiento global (Pauly et al. 1998a, Worm et al. 2006, Halpern et al. 2008). Amenazas que influyen directamente sobre las poblaciones de tiburones, rayas, quimeras y sus hábitats (Baum & Myers 2004, Ferretti et al. 2010). En muchos lugares esta degradación es profunda, como en el Mar Mediterráneo, donde se han producido impactos difíciles de revertir (Coll et al. 2012, Costello et al. 2010). Muchas poblaciones de depredadores están hoy en declive, lo que requiere una comprensión de los factores que determinan su rol

ecológico para predecir y mejorar los cambios ambientales que pueden producirse por estos declives en los ecosistemas (Heithaus et al. 2008, Lotze & Worm 2009, Ripple et al. 2014) y establecer medidas adecuadas de gestión para detener estos declives. Comprender el rol de los depredadores, el comportamiento y las variaciones entre individuos de la misma especie y a su vez como estas variaciones pueden afectar a sus presas y a los ecosistemas es un tarea multidisciplinaria necesaria pero laboriosa (Svanbäck & Persson 2004), más cuando los ecosistemas están en un cambio continuo.

En esta tesis se ha actualizado o recopilado por primera vez información trófica de 26 especies de condriictios y se ha dilucidado el rol trófico que cumplen estas diferentes especies en el oeste del Mediterráneo. Los estudios disponibles que han hecho aproximaciones que destacan la pérdida de varias especies de depredadores en las últimas décadas (Maynou et al. 2011, Coll et al. 2014), y también de tiburones pelágicos (Ferretti et al. 2008), muestran que lo más probable es que esta pérdida de depredadores ya haya producido un cambio drástico en el ecosistema marino, como se ha descrito en ecosistemas mediterráneos costeros (Sala 2004, Lotze et al. 2011). Sin embargo aún quedan muchos interrogantes por resolver sobre la ecología de este grupo como por ejemplo determinar las variaciones tróficas intraespecíficas o los patrones de movimiento de las diferentes especies, características que son sustanciales para determinar de una manera adecuada cual puede ser el impacto de la disminución o desaparición de las diferentes especies de elasmobranquios en el ecosistema marino mediterráneo.

En general, la situación del ecosistema del oeste del Mediterráneo es preocupante ya que mientras más alta es la posición trófica de las especies, mayor es su nivel de amenaza de extinción (Capítulo 2.2, Subcapítulo 3), por consiguiente es mayor el riesgo que se produzcan cascadas tróficas (Myers & Worm 2003, Myers et al. 2007). Aunque muchas de estas especies sean actualmente poco comunes y se pueda pensar que su rol ecológico no es importante, muchas de ellas presentan rasgos funcionales distintos de los de las especies comunes y si desaparecen también se perdería esta funcionalidad en los ecosistemas (Mouillot et al. 2013). Además, las altas abundancias de algunos

condictios mesodepredadores en el Mediterráneo podría ser el resultado de la desaparición de especies apicales, como ha sucedido en otros lugares (Myers et al. 2007).

La información proporcionada en esta tesis se puede emplear en un futuro para ser integrada en modelos multiespecíficos o modelos de ecosistema (p.ej. Coll et al 2006, Coll et al. 2007, Piroddi et al. 2011, Corrales et al. 2015). Esto permitiría entonces simular cómo se comportan los ecosistemas ante la bajada en abundancia de las principales especies de condictios.

Debido a que los tiburones y rayas son importantes depredadores apicales y mesodepredadores y actúan como estructuradores de los ecosistemas del Mar Mediterráneo, sería aconsejable establecer medidas urgentes para permitir su recuperación. Actualmente existen convenios internacionales firmados por España para la protección de condictios como el Convenio Oskar (1992) o el Convenio de Barcelona (1995). Sin embargo estos tratados no son vinculantes y no obligan a los países a tomar medidas inmediatas mediante una ley que proteja las especies de los convenios. En la legislación nacional, la Ley 42/2007 del Patrimonio Natural y la Biodiversidad establecen prioridades de protección para especies amenazadas, sin embargo en el catálogo de esta ley no figura ninguna especie de condictio, pese a que es uno de los grupos más amenazados del ecosistema marino y cumplen una función muy importante en la estructura de los ecosistemas.

Si bien la Unión Europea a través del reglamento (UE) 2017/127 del consejo prohíbe pescar en el Mediterráneo tiburones como *C. carcharias*, *Cethorhinus maximus* (el peregrino), *Lamna nasus* (el marrajo sardinero), *P. pectinata*, *P. pristis* (los peces sierra), *Squalus acanthias* (el galludo), *Squatina squatina* (tiburón angel) y rayas como *M. mobular* y *M. japonica* quedan muchas especies amenazadas sin proteger. Por ejemplo *P. glauca* es una especie que se encuentra críticamente amenazada de extinción en el Mediterráneo y no existe ninguna ley que impida pescar esta especie, una situación similar a lo que ocurre con *G. altavela*. De acuerdo a las tendencias poblacionales negativas descritas por la UICN, en las condiciones actuales estas especies probablemente están destinadas a extinguirse localmente (Dulvy et al. 2016).

Considerando que los condrictios del oeste del Mediterráneo son importantes estructuradores del ecosistema es de suma importancia establecer medidas a corto y largo plazo para recuperar sus poblaciones en el Mar Mediterráneo. Para esto se ha recomendado establecer áreas protegidas para favorecer zonas de reclutamiento de condrictios en esta zona (Bradai et al. 2012). Además se deberían realizar esfuerzos de gestión de parte de las administraciones para mejorar las estadísticas de captura de elasmobranquios y así poder determinar las tendencias en sus desembarcos (Dulvy et al. 2014). Esto es especialmente importante para los batoideos, ya que el 67% de las especies se encuentran amenazadas o están cercanas a la amenaza de extinción (Dulvy et al. 2016). Además, muchos tiburones forman parte del descarte y en muchas ocasiones se mantienen vivos una vez pescados (Bradai et al 2012, Dulvy et al 2014). Por consiguiente, una adecuada liberación de las especies de forma rápida desde las embarcaciones de pesca podría garantizar la supervivencia de los individuos capturados de forma accidental (Bradai et al 2012). Además, sería fundamental proteger las especies que se encuentran en peligro y en peligro crítico de extinción en el Mediterráneo. Para esto las administraciones debieran prohibir totalmente la pesca, descarga y comercialización de estas especies, e incluir las especies catalogadas en peligro y en peligro crítico de extinción en el catálogo de la Ley 42/2007 del Patrimonio Natural y la Biodiversidad y fiscalizar de manera adecuada el cumplimiento de la normativa.

# **CAPÍTULO 4**

## **CONCLUSIONES**





Este estudio es el primer trabajo que compara la ecología trófica de la comunidad de tiburones, rayas y quimeras en el Mediterráneo occidental a través del uso combinado de isótopos estables y contenido estomacal. También presenta las principales medidas morfométricas de los tiburones rayas y quimeras de la zona de estudio. Las principales conclusiones de este estudio son:

1. El tiburón *Scyliorhinus canicula* se alimenta principalmente de crustáceos eufáusidos, aunque su proporción en la dieta difiere entre sexos y entre tamaños, probablemente porque se segregan en zonas diferentes de la plataforma continental.
2. El tiburón *Scyliorhinus canicula* tiene un rol ecológico de mesodepredador y su nivel trófico es similar al de las rayas del orden Rajiformes estudiadas en el oeste del Mar Mediterráneo.
3. *Scyliorhinus canicula* presenta una alta plasticidad trófica, lo que le permitiría mantener sus poblaciones relativamente estables en ecosistemas altamente explotados.
4. Los tiburones más abundantes, *Etmopterus spinax*, *Galeus melastomus* y *S. canicula*, en el Mar Mediterráneo se consideran mesodepredadores. Los tiburones con posiciones de depredador apical son poco comunes en la zona de estudio.
5. El tiburón *Dalatias licha* es un depredador que se alimenta principalmente de pequeños tiburones demersales a lo largo de todo el período del año, sus principales presas son *Galeus melastomus* y *Etmopterus spinax*.
6. No se han observado cambios importantes en la dieta y el rol ecológico de *Dalatias licha*, *Etmopterus spinax*, *Galeus melastomus* y *Scyliorhinus canicula* entre áreas con diferente impacto antrópico. Probablemente porque los pequeños tiburones son oportunistas y generalistas, y *Dalatias licha* se alimenta principalmente de estos pequeños tiburones. Estos resultados podrían estar también condicionados por la protección real de la zona de estudio menos impactada.

7. Existen diferencias en los hábitos tróficos de las diferentes especies de condriictios: las rayas del orden Rajiformes consumen principalmente crustáceos; los tiburones de los órdenes Carcharhiniformes, Hexanchiformes, Squaliformes y Lamniformes prefieren dietas mixtas compuestas de cefalópodos, crustáceos y peces; los torpedos (Orden Torpediniformes) se alimentan principalmente de peces; las rayas del orden Myliobatiformes tienen hábitos tróficos muy diferentes, las quimeras (Orden Chimaeriformes) se alimentan principalmente de crinoideos y crustáceos.
8. Las rayas del Orden Rajiformes parecieran tener redundancia trófica, aunque se debe analizar las diferencias tróficas a nivel intraespecífico.
9. Los tiburones *Alopias vulpinus*, *Galeorhinus galeus* y la raya *Gymnura altavela* son los condriictios de mayor nivel trófico debido a su alimentación compuesta principalmente por peces y cefalópodos. La manta *Mobula mobular* y la raya *Raja polystigma* son los elasmobranquios con menor nivel trófico debido a su dieta compuesta por pequeños crustáceos y a las características filtradoras de *M. mobular*.
10. En general, los condriictios del oeste del Mar Mediterráneo por su rol principal como depredadores apicales y mesodepredadores cumplen una función muy importante en la estructura de los ecosistemas marinos.
11. Los condriictios del Mediterráneo tienen diferentes relaciones talla-peso que las observadas en el resto de áreas donde se distribuyen estos organismos. Aunque estas diferencias dependen de la especie, en general los condriictios del Mediterráneo tienen tallas mucho más pequeñas que en el Océano Atlántico.
12. El análisis de isótopos estables y el análisis del contenido estomacal son herramientas complementarias muy útiles para estudiar la ecología trófica de los tiburones del oeste del Mediterráneo, ya que permiten establecer consistencias tróficas en diferentes escalas temporales.
13. El análisis de isótopos estables en sangre es una técnica que permite el estudio de la ecología trófica en tiburones sin sacrificar a los individuos estudiados.

# **CAPÍTULO 5**

## **BIBLIOGRAFÍA**



- Abdul Malak D (2011) Overview of the conservation status of the marine fishes of the Mediterranean Sea. IUCN
- Ajemian MJ, Powers SP, Murdoch TJT (2012) Estimating the Potential Impacts of Large Mesopredators on Benthic Resources: Integrative Assessment of Spotted Eagle Ray Foraging Ecology in Bermuda. *Plos One* 7
- Albo-Puigserver M, Navarro J, Coll M, Aguzzi J, Cardona L, Sáez-Liante R (2015) Feeding ecology and trophic position of three sympatric demersal chondrichthyans in the northwestern Mediterranean. *Mar Ecol Prog Ser* 524:255-268
- Aldebert Y (1997) Demersal resources of the Gulf of Lions (NW Mediterranean). Impact of exploitation on fish diversity. *Vie milieu* 47:275-284
- Alonso MK, Crespo E, García N, Pedraza S, Mariotti P, Vera BB, Mora N (2001) Food habits of *Dipturus chilensis* (Pisces: Rajidae) off Patagonia, Argentina. *ICES J Mar Sci* 58:288-297
- Anderson M, Gorley R, Clarke K (2008) PERMANOVA+ for PRIMER: guide to software and statistical methods. PRIMER-E. Plymouth, UK
- Andrews KS, Harvey CJ (2013) Ecosystem-level consequences of movement: seasonal variation in the trophic impact of a top predator. *Mar Ecol Prog Ser* 473:247-260
- Arkhipkin AI, Baumgartner N, Brickle P, Laptikhovskiy VV, Pompert JH, Shcherbich ZN (2008) Biology of the skates *Bathyraja brachyurops* and *B. griseocauda* in waters around the Falkland Islands, Southwest Atlantic. *ICES J Mar Sci* 65:560-570
- Baino R, Serena F, Ragonese S, Rey J, Rinelli P (2001) Catch composition and abundance of elasmobranchs based on the MEDITS program. *Rapp Comm Int Mer Médit* 36:234
- Bănaru D, Mellon-Duval C, Roos D, Bigot J-L, Souplet A, Jadaud A, Beaubrun P, Fromentin J-M (2013) Trophic structure in the Gulf of Lions marine ecosystem (north-western Mediterranean Sea) and fishing impacts. *J Marine Syst* 111:45-68
- Bañón R, Piñeiro C, Casas M (2008) Biological observations on the gulper shark *Centrophorus granulosus* (Chondrichthyes: Centrophoridae) off the coast of Galicia (north-western Spain, eastern Atlantic). *J Mar Biol Assoc UK* 88:411
- Barale V, Gade M (2008) Remote sensing of the European seas. Springer Science & Business Media

- Barnett A, Braccini JM, Awruch CA, Ebert DA (2012) An overview on the role of Hexanchiformes in marine ecosystems: biology, ecology and conservation status of a primitive order of modern sharks. *J Fish Biol* 80:966-990
- Barría C, Coll M, Navarro J (2015a) Unravelling the ecological role and trophic relationships of uncommon and threatened elasmobranchs in the western Mediterranean Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 539:225-240
- Barría C, Navarro J, Coll M, Fernández-Arcaya U, Saéz-Liante R (2015b) Morphological parameters of abundant and threatened chondrichthyans of the northwestern Mediterranean Sea. *J Appl Ichthyol* 31:114-119
- Barrull J, Mate I (2001) First confirmed record of angular rough shark *Oxynotus centrina* (Linnaeus, 1758) predation on shark egg case of small-spotted catshark *Scyliorhinus canicula* (Linnaeus, 1758) in mediterranean waters. *Annales Ser Hist Nat* 11:23-28
- Barrull J, Mate I, Bueno M (1999) Observaciones de tiburones (Chondrichthyes Euselachii) en aguas de Cataluña (Mediterráneo NO) con algunos aspectos generales de su ecología. *Scientia gerundensis* 24:127-151
- Bas C, Maynou F, Sardá F, Leonart J (2003) Variacions demogràfiques a les poblacions d'espècies demersals explotades Els darrers quaranta anys a Blanes i Barcelona. Vol. 135. Institut d'Estudis Catalans.
- Bascompte J, Melián CJ, Sala E (2005) Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102:5443-5447
- Başusta A, Başusta N, Sulikowski J, Driggers W, Demirhan S, Cicek E (2012) Length-weight relationships for nine species of batoids from the Iskenderun Bay, Turkey. *J Appl Ichthyol* 28:850-851
- Basusta N, Keskin Ç, Serena F, Seret B (2005) The Proceedings of the International Workshop on Mediterranean Cartilaginous fish with emphasis on Southern and Eastern Mediterranean.
- Baum JK, Myers RA (2004) Shifting baselines and the decline of pelagic sharks in the Gulf of Mexico. *Ecol Lett* 7:135-145
- 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

- Baum JK, Worm B (2009) Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. *J Anim Ecol* 78:699-714
- Beck MW, Heck Jr KL, Able KW, Childers DL, Eggleston DB, Gillanders BM, Halpern B, Hays CG, Hoshino K, Minello TJ (2001) The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates: a better understanding of the habitats that serve as nurseries for marine species and the factors that create site-specific variability in nursery quality will improve conservation and management of these areas. *Bioscience* 51:633-641
- Bello G (1997) Cephalopods from the stomach contents of demersal chondrichthyans caught in the Adriatic Sea. *Vie milieu* 47:221-227
- Bethoux J (1980) Mean water fluxes across sections in the mediterranean-sea, evaluated on the basis of water and salt budgets and of observed salinities. *Oceanologica Acta* 3:79-88
- Bianchi CN, Morri C (2000) Marine Biodiversity of the Mediterranean Sea: Situation, Problems and Prospects for Future Research. *Mar Pollut Bull* 40:367-376
- Binohlan C, Pauly D (1998) The length-weight table. *Fishbase*:121-123
- Blaber S, Wassenberg T (1989) Feeding ecology of the piscivorous birds *Phalacrocorax varius*, *P. melanoleucos* and *Sterna bergii* in Moreton Bay, Australia: diets and dependence on trawler discards. *Mar Biol* 101:1-10
- Blasdale T, Serena F, Mancusi C, Guallart J, Ungaro N (2009) *Dalatias licha*. IUCN 2013. IUCN Red List Threat. Species. Version 2013.2. [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org). Downloaded 20 January 2014.
- Bok TD, Gokturk D, Kahraman AE, Alicli TZ, Acun T, Ates C (2011) Length-weight relationships of 34 fish species from the Sea of Marmara, Turkey. *J Anim Vet Adv* 10:3037-3042
- Bond AL, Diamond AW (2011) Recent Bayesian stable-isotope mixing models are highly sensitive to variation in discrimination factors. *Ecological Applications* 21:1017-1023
- Borges T, Olim S, Erzini K (2003) Weight-length relationships for fish species discarded in commercial fisheries of the Algarve (southern Portugal). *J Appl Ichthyol* 19:394-396



- Bornatowski H, Navia AF, Braga RR, Abilhoa V, Corrêa MFM (2014) Ecological importance of sharks and rays in a structural foodweb analysis in southern Brazil. *ICES J Mar Sci*:fsu025
- Botto F, Gaitán E, Mianzan H, Acha M, Giberto D, Schiariti A, Iribarne O (2011) Origin of resources and trophic pathways in a large SW Atlantic estuary: an evaluation using stable isotopes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 92:70-77
- Bozzano A, Sardà F (2002) Fishery discard consumption rate and scavenging activity in the northwestern Mediterranean Sea. *ICES J Mar Sci* 59:15-28
- Bradai MN, Saidi B, Enajjar S (2012) Elasmobranchs of the Mediterranean and Black Sea: Status, Ecology and Biology: A Bibliographic Analysis. Food and Agriculture Organisation of the United Nations
- Britten GL, Dowd M, Minto C, Ferretti F, Boero F, Lotze HK (2014) Predator decline leads to decreased stability in a coastal fish community. *Ecol Lett* 17(12), 1518-1525.
- Bustamante C, Barría C, Vargas-Caro C, Ovenden JR, Bennett MB (2016) The phylogenetic position of the giant devil ray *Mobula mobular* (Bonnaterre, 1788)(Myliobatiformes, Myliobatidae) inferred from the mitochondrial genome. *Mitochondrial DNA Part A* 27:3540-3541
- Camhi M (1998) Sharks and their relatives: ecology and conservation. IUCN
- Camhi MD, Valenti, S.V., Fordham, S.V., Fowler, S.L. and Gibson, C. (2009) The Conservation Status of Pelagic Sharks and Rays: Report of the IUCN Shark Specialist Group Pelagic Shark Red List Workshop. IUCN Species Survival Commission Shark Specialist Group Newbury, UK x + 78p
- Canals M, Puig P, de Madron XD, Heussner S, Palanques A, Fabres J (2006) Flushing submarine canyons. *Nature* 444:354-357
- Capapé C, Hemida F, Quignard J-P, Ben Amor M, Reynaud C (2008a) Biological observations on a rare deep-sea shark, *Dalatias licha* (Chondrichthyes: Dalatiidae), off the Maghreb coast (south-western Mediterranean). *Panam J Aquat Sci* 3:355-360
- Capapé C, Reynaud C, Vergne Y, Quignard J (2008b) Biological observations on the smallspotted catshark *Scyliorhinus canicula* (Chondrichthyes: Scyliorhinidae) off the Languedocian coast (southern France, northern Mediterranean). *Panam J Aquat Sci* 3:282-289

- Capapé C, Zaouali J, Tomasini J, Bouchereau J (1992) Reproductive biology of the spiny butterfly ray, *Gymnura altavela* (Linnaeus, 1758)(Pisces: Gymnuridae) from off the Tunisian coasts. *Sci Mar* 56:347-355
- Capelli R, Das K, De Pellegrini R, Drava G, Lepoint G, Miglio C, Minganti V, Poggi R (2008). Distribution of trace elements in organs of six species of cetaceans from the Ligurian Sea (Mediterranean), and the relationship with stable carbon and nitrogen ratios. *Sci Total Environ* 390: 2, 569-578.
- Carbonell A, Alemany F, Merella P, Quetglas A, Román E (2003) The by-catch of sharks in the western Mediterranean (Balearic Islands) trawl fishery. *Fish Res* 61:7-18
- Carpenter SR (2002) Ecological futures: building an ecology of the long now. *Ecology* 83:2069-2083
- Carrassón M, Cartes JE (2002) Trophic relationships in a Mediterranean deep-sea fish community: partition of food resources, dietary overlap and connections within the benthic boundary layer. *Mar Ecol Prog Ser* 241:41-55
- Carrassón MS, C | Cartes, JE (1992) Diets and bathymetric distributions of two bathyal sharks of the Catalan deep sea (western Mediterranean). *Mar Ecol Prog Ser* 82:21-30
- Carreras MS, Coll M, Quetglas A, Goñi R, Pastor X, Cornax MJ, Iglesias M, Massutí E, Oliver P, Aguilar R, Au A, Zylich K, Pauly D (2015) Estimates of total fisheries removal for the Balearic Islands (1950-2010). *Fisheries Centre Working Paper* 19:46 pp
- Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR (2012) *Biology of sharks and their relatives*. CRC press
- Cartes JE, Fanelli E, Lloris D, Matallanas J (2013) Effect of environmental variations on sharks and other top predators in the deep Mediterranean Sea over the last 60 years. *Clim Res* 55:239-251
- Caut S, Angulo E, Courchamp F (2009) Variation in discrimination factors ( $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ ): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of applied ecology* 46:443-453
- Caut S, Jowers MJ, Michel L, Lepoint G, Fisk AT (2013) Diet-and tissue-specific incorporation of isotopes in the shark *Scyliorhinus stellaris*, a North Sea mesopredator. *Mar Ecol Prog Ser* 492:185-198

- Cavanagh RD, Gibson C (2007) Overview of the conservation status of cartilaginous fishes (Chondrichthyans) in the Mediterranean Sea. Gland, Switzerland and Malaga, Spain: IUCN Species Survival Commission Shark Specialist Group. p. 42., Vol 3. IUCN
- Clarke M, Connolly P, Bracken J (2001) Aspects of reproduction of the deep water sharks *Centroscymnus coelolepis* and *Centrophorus squamosus* from west of Ireland and Scotland. J Mar Biol Assoc UK 81:1019-1029
- Claudet J, Fraschetti S (2010) Human-driven impacts on marine habitats: a regional meta-analysis in the Mediterranean Sea. Biol Conserv 143:2195-2206
- Coelho R (2007) Biology, population dynamics, management and conservation of deep water lantern sharks, *Etmopterus spinax* and *Etmopterus pusillus* (Chondrichthyes: Etmopteridae), in southern Portugal (northeast Atlantic). PhD Thesis Faculty of Marine Sciences and Environment, University of the Algarve
- Coelho R, Erzini K (2008) Identification of deep water lantern sharks (Chondrichthyes: Etmopteridae) using morphometric data and multivariate analysis. J Mar Biol Assoc UK 88:199-204
- Coll M, Carreras M, Círcoles C, Cornax M-J, Gorelli G, Morote E, Sáez R (2014) Assessing Fishing and Marine Biodiversity Changes Using Fishers' Perceptions: The Spanish Mediterranean and Gulf of Cadiz Case Study. Plos One 9:e85670
- Coll M, Carreras M, Cornax MJ, Massutí E, Morote E, Pastor X, Quetglas T, Sáez R, Silva L, Sobrino I, Torres MA, Tudela S, Harper S, Zeller D, Pauly D (2014) Closer to reality: reconstructing total removals in mixed fisheries from Southern Europe Fisheries Research 154:179-194
- Coll M, Lotze HK, Romanuk TN (2008) Structural degradation in Mediterranean Sea food webs: testing ecological hypotheses using stochastic and mass-balance modelling. Ecosystems 11:939-960
- Coll M, Navarro J, Olson RJ, Christensen V (2013a) Assessing the trophic position and ecological role of squids in marine ecosystems by means of food-web models. Deep-Sea Res Pt II 95:21-36
- Coll M, Navarro J, Palomera I (2013b) Ecological role, fishing impact, and management options for the recovery of a Mediterranean endemic skate by means of food web models. Biol Conserv 157:108-120

- Coll M, Palomera I, Tudela S, Sardà F (2006) Trophic flows, ecosystem structure and fishing impacts in the South Catalan Sea, Northwestern Mediterranean. *J Marine Syst* 59:63-96
- Coll M, Piroddi C, Albouy C, Ben Rais Lasram F, Cheung WW, Christensen V, Karpouzi VS, Guilhaumon F, Mouillot D, Paleczny M, Palomares M.L., Steenbeek J, Trujillo P, Watson R, Pauly D (2012) The Mediterranean Sea under siege: spatial overlap between marine biodiversity, cumulative threats and marine reserves. *Global Ecol Biogeogr* 21:465-480
- Coll M, Piroddi C, Steenbeek J, Kaschner K, Lasram FBR, Aguzzi J, Ballesteros E, Bianchi CN, Corbera J, Dailianis T (2010) The biodiversity of the Mediterranean Sea: estimates, patterns, and threats. *Plos One* 5:e11842
- Coll M, Santojanni A, Palomera I, Tudela S, Arneri E (2007) An ecological model of the Northern and Central Adriatic Sea: analysis of ecosystem structure and fishing impacts. *J Marine Syst* 67:119-154
- Compagno LJ (1984) *FAO species catalogue, Vol. 4, Part 1; Sharks of the world*. FAO Fish Synop 125:416-417
- Compagno LJV (2001) *Sharks of the world: an annotated and illustrated catalogue of shark species known to date, Vol 2. Food and Agriculture Organisation of United Nations, Rome*.
- Convenio de Barcelona (1995) *Convenio para la Protección del Medio Marino y la Región Costera Mediterránea*. Convenio de Barcelona.
- Convenio OSPAR (1992). *Convenio OSPAR sobre la protección del medio ambiente marino del Atlántico del nordeste*.
- Corner E, Denton E, Forster G (1969) On the buoyancy of some deep-sea sharks. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 171:415-429
- Corrales X, Coll M, Tecchio S, Bellido JM, Fernández ÁM, Palomera I (2015) Ecosystem structure and fishing impacts in the northwestern Mediterranean Sea using a food web model within a comparative approach. *J Marine Syst* 148:183-199
- Cortés E (1997) A critical review of methods of studying fish feeding based 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
- Cortes E, Manire CA, Hueter RE (1996) Diet, feeding habits, and diel feeding chronology of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, in southwest Florida. *Bull Mar Sci* 58:353-367
- Costello MJ, Coll M, Danovaro R, Halpin P, Ojaveer H, Miloslavich P (2010) A census of marine biodiversity knowledge, resources, and future challenges. *Plos One* 5:e12110
- Couturier L, Marshall A, Jaine F, Kashiwagi T, Pierce S, Townsend K, Weeks S, Bennett M, Richardson A (2012) Biology, ecology and conservation of the Mobulidae. *J Fish Biol* 80:1075-1119
- Creed Jr RP, Thigpen III RC (2007) Non-lethal Methodology for Stable Isotope Analysis of Spiny Lobsters (*Panulirus argus*). Proceedings of the Fifty Nine Annual Gulf and Caribbean Fisheries Institute, Belize
- D'Onghia G, Matarrese A, Tursi A, Sion L (1995) Observations on the depth distribution pattern of the small-spotted catshark in the North Aegean Sea. *J Fish Biol* 47:421-426
- Damalas D, Megalofonou P (2016) Habitat mapping of blue shark in the Eastern Mediterranean sea: Application of generalized additive models on commercial fishery by-catch.
- Damalas D, Vassilopoulou V (2011) Chondrichthyan by-catch and discards in the demersal trawl fishery of the central Aegean Sea (Eastern Mediterranean). *Fish Res* 108:142-152
- Danovaro R, Dinet A, Duineveld G, Tselepides A (1999) Benthic response to particulate fluxes in different trophic environments: a comparison between the Gulf of Lions–Catalan Sea (western-Mediterranean) and the Cretan Sea (eastern-Mediterranean). *Prog Oceanogr* 44:287-312
- De Bello F, Lavorel S, Díaz S, Harrington R, Cornelissen JH, Bardgett RD, Berg MP, Cipriotti P, Feld CK, Hering D (2010) Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation* 19:2873-2893
- Dean MN, Bizzarro JJ, Summers AP (2007) The evolution of cranial design, diet, and feeding mechanisms in batoid fishes. *Integr Comp Biol* 47:70-81

- Demirhan S, Can M (2007) Length–weight relationships for seven fish species from the southeastern Black Sea. *J Appl Ichthyol* 23:282-283
- Demirhan SA, Engin S, Seyhan K, Akamca E (2005) Some biological aspects of thornback ray (*Raja clavata* L., 1758) in the southeastern Black Sea. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 5:75-83
- Dent F, Clarke S (2015) State of the global market for shark products. *FAO Fisheries and Aquaculture Technical Paper* 590
- Domi N, Bouquegneau J-M, Das K (2005) Feeding ecology of five commercial shark species of the Celtic Sea through stable isotope and trace metal analysis. *Marine Environmental Research* 60:551-569
- Doubleday ZA, Prowse TA, Arkhipkin A, Pierce GJ, Semmens J, Steer M, Loporati SC, Lourenço S, Quetglas A, Sauer W (2016) Global proliferation of cephalopods. *Current Biology* 26:R406-R407
- Dudgeon C, Blower D, Broderick D, Giles J, Holmes B, Kashiwagi T, Krück N, Morgan J, Tillett B, Ovenden J (2012) A review of the application of molecular genetics for fisheries management and conservation of sharks and rays. *J Fish Biol* 80:1789-1843
- Dulvy NK, Allen, D.J., Ralph, G.M., Walls, R.H.L. (2016) The Conservation Status of Sharks, Rays and Chimaeras in the Mediterranean Sea [Brochure]. IUCN, Malaga, Spain.
- Dulvy NK, Baum JK, Clarke S, Compagno LJ, Cortés E, Domingo A, Fordham S, Fowler S, Francis MP, Gibson C (2008) You can swim but you can't hide: the global status and conservation of oceanic pelagic sharks and rays. *Aquat Conserv* 18:459-482
- Dulvy NK, Fowler SL, Musick JA, Cavanagh RD, Kyne PM, Harrison LR, Carlson JK, Davidson LN, Fordham SV, Francis MP (2014) Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. *eLife* 3:1-34
- Dulvy NK, Reynolds JD (2009) Biodiversity: skates on thin ice. *Nature* 462:417-417
- Dunn MR, Stevens DW, Forman JS, Connell A (2013) Trophic Interactions and Distribution of Some Squaliforme Sharks, Including New Diet Descriptions for *Deania calcea* and *Squalus acanthias*. *Plos One* 8:e59938
- Dunn MR, Szabo A, McVeagh MS, Smith PJ (2010) The diet of deepwater sharks and the benefits of using DNA identification of prey. *Deep-Sea Res Pt I* 57:923-930

- Ebert DA, Bizzarro JJ (2009) Standardized diet compositions and trophic levels of skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei). *Biology of Skates*. Springer
- Ebert DA, Sulikowski J (2008) *Biology of skates*, Vol 27. Springer Science & Business Media
- Economakis AE, Lobel PS (1998) Aggregation behavior of the grey reef shark, *Carcharhinus amblyrhynchos*, at Johnston Atoll, Central Pacific Ocean. *Environ Biol Fishes* 51:129-139
- Ellis J, Cruz-Martinez A, Rackham B, Rogers S (2005) The distribution of chondrichthyan fishes around the British Isles and implications for conservation. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 35:113
- Ellis J, Pawson M, Shackley S (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
- Ellis J, Serena F, Mancusi C, Haka F, Morey G, Guallart J, Schembri T (2009) *Scyliorhinus stellaris*. The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T161484A5434281.<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.20092.RLTS.T161484A5434281.en>. Downloaded on 21 October 2016.
- Ellis JK, Musick JA (2007) Ontogenetic changes in the diet of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, in lower Chesapeake Bay and Virginia (USA) coastal waters. *Environ Biol Fish* 80:51-67
- Estes JA, Terborgh J, Brashares JS, Power ME, Berger J, Bond WJ, Carpenter SR, Essington TE, Holt RD, Jackson JB (2011) Trophic downgrading of planet Earth. *Science* 333:301-306
- Estrada JA, Rice AN, Natanson LJ, Skomal GB (2006) Use of isotopic analysis of vertebrae in reconstructing ontogenetic feeding ecology in white sharks. *Ecology* 87:829-834
- Estrada M (1996) Primary production in the northwestern Mediterranean. *Sci Mar* 60:55-64
- Fallows C, Gallagher AJ, Hammerschlag N (2013) White sharks (*Carcharodon carcharias*) scavenging on whales and its potential role in further shaping the ecology of an apex predator. *Plos One* 8:e60797
- Fanelli E, Rey J, Torres P, Gil de Sola L (2009) Feeding habits of blackmouth catshark *Galeus melastomus* Rafinesque, 1810 and velvet belly lantern shark *Etmopterus spinax* (Linnaeus, 1758) in the western Mediterranean. *J Appl Ichthyol* 25:83-93

- FAO (2006–2017) Fisheries and aquaculture software. FishStatJ – software for fishery statistical time series. In: FAO Fisheries and Aquaculture Department [online]. Rome. Updated 22 July 2014. [Cited 18 May 2017]. [www.fao.org/fishery/statistics/software/fishstatj/en](http://www.fao.org/fishery/statistics/software/fishstatj/en).
- Ferreira S, Sousa R, Delgado J, Carvalho D, Chada T (2008) Weight–length relationships for demersal fish species caught off the Madeira archipelago (eastern-central Atlantic). *J Appl Ichthyol* 24:93-95
- Ferretti F, Myers RA, Sartor P, Serena F (2005) Long term dynamics of the chondrichthyan fish community in the upper Tyrrhenian Sea. *ICES CM* 25:1-34
- Ferretti F, Myers RA, Serena F, Lotze HK (2008) Loss of large predatory sharks from the Mediterranean Sea. *Conserv Biol* 22:952-964
- Ferretti F, Osio GC, Jenkins CJ, Rosenberg AA, Lotze HK (2013) Long-term change in a meso-predator community in response to prolonged and heterogeneous human impact. *Sci Rep* 3:1057
- Ferretti F, Worm B, Britten GL, Heithaus MR, Lotze HK (2010) Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. *Ecol Lett* 13:1055-1071
- Field IC, Meekan MG, Buckworth RC, Bradshaw CJ (2009) Susceptibility of sharks, rays and chimaeras to global extinction. *Adv Mar Biol* 56:275-363
- Figueiredo I, Moura T, Neves A, Gordo L (2008) Reproductive strategy of leafscale gulper shark *Centrophorus squamosus* and the Portuguese dogfish *Centroscymnus coelolepis* on the Portuguese continental slope. *J Fish Biol* 73:206-225
- Filiz H, Mater S (2002) A preliminary study on length-weight relationships for seven elasmobranch species from North Aegean Sea, Turkey. *EU J Fish & Aquat Scie* 19:401-409
- Finotto L, Gristina M, Garofalo G, Riginella E, Mazzoldi C (2015) Contrasting life history and reproductive traits in two populations of *Scyliorhinus canicula*. *Mar Biol* 162:1175-1186
- Folch J, Lees M, Sloane-Stanley G (1957) A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *J Biol Chem* 226:497-509
- Font J, Juliá A, Rovira J, Salat J, Sánchez-Pardo J (1987) Circulación marina en la plataforma continental del Ebro determinada a partir de la distribución de masas de agua y los microcontaminantes orgánicos en el sedimento. *Act geo hisp* 21:483-489



- France R, Peters R (1997) Ecosystem differences in the trophic enrichment of  $^{13}\text{C}$  in aquatic food webs. *Can J Fish Aquat Sci* 54:1255-1258
- Frodella N, Cannas R, Velonà A, Carbonara P, Farrell ED, Fiorentino F, Follesa MC, Garofalo G, Hemida F, Mancusi C (2016) Population connectivity and phylogeography of the Mediterranean endemic skate *Raja polystigma* and evidence of its hybridization with the parapatric sibling *R. montagui*. *Mar Ecol Prog Ser* 554:99-113
- Froese R (2006) Cube law, condition factor and weight–length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *J Appl Ichthyol* 22:241-253
- Froese R, Pauly D (2013) FishBase. World Wide Web electronic publication. [www.fishbase](http://www.fishbase), version (12/2013).
- Froese R, Pauly D (2014) Fishbase. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org) (accessed 10 January 2015)
- Galván D, Jañez J, Irigoyen A (2016) Estimating tissue-specific discrimination factors and turnover rates of stable isotopes of nitrogen and carbon in the smallnose fanskate *Sympterygia bonapartii* (Rajidae). *J Fish Biol* 89:1258-1270
- Gallagher AJ, Hammerschlag N, Cooke SJ, Costa DP, Irschick DJ (2015) Evolutionary theory as a tool for predicting extinction risk. *Trends Ecol Evol* 30:61-65
- García VB, Lucifora LO, Myers RA (2008) The importance of habitat and life history to extinction risk in sharks, skates, rays and chimaeras. *Proceedings of the Royal Society of London B: Bio Sci* 275:83-89
- Garrett C, Outerbridge R, Thompson K (1993) Interannual variability in mediterranean heat and buoyancy fluxes. *J Climate* 6:900-910
- Garvey JE, Whiles M (2016) *Trophic Ecology*. CRC Press, Taylor & Francis Group
- GFCM (2015) Report of the Working Group on stock assessment of demersal species. FAO-GFCM, Rome. Final Report. Rome, Italy
- Giménez J, Ramírez F, Forero MG, Almunia J, de Stephanis R, Navarro J (2017) Lipid effects on isotopic values in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) and their prey with implications for diet assessment. *Mar Biol* 164:122
- Golani D (1986) On deep-water sharks caught off the Mediterranean coast of Israel. *Israel J Zol* 34:23-31
- Golani D, Pisanty S (2000) Biological aspects of the gulper shark, *Centrophorus granulosus* (Bloch & Schneider, 1801), from the Mediterranean coast of Israel. *Acta Adriat* 41:71-77

- Gouraguine A, Hidalgo M, Moranta J, Bailey DM, Ordines F, Guijarro B, Valls M, Barberá C, De Mesa A (2011) Elasmobranch spatial segregation in the western Mediterranean. *Sci Mar* 75:653-664
- Graham JB, DeWar H, Lai N, Lowell WR, Arce SM (1990) Aspects of shark swimming performance determined using a large water tunnel. *J Exp Biol* 151:175-192
- Grogan ED, Lund R, Greenfest-Allen E (2012) The origin and relationships of early chondrichthyans. *Biology of Sharks and their Relatives*:3-31
- Grubbs RD, Carlson JK, Romine JG, Curtis TH, McElroy WD, McCandless CT, Cotton CF, Musick JA (2016) Critical assessment and ramifications of a purported marine trophic cascade. *Sci Rep* 6
- Gualart J, García-Salinas P, Ahuir-Baraja A, Guimerans M, Ellis J, Roche M (2015) Angular roughshark *Oxynotus centrina* (Squaliformes: Oxynotidae) in captivity feeding exclusively on elasmobranch eggs: an overlooked feeding niche or a matter of individual taste? *J Fish Biol* 87:1072-1079
- Güven O, Kebapçioğlu T, Deval M (2012) Length–weight relationships of sharks in Antalya Bay, eastern Mediterranean. *J Appl Ichthyol* 28:278-279
- Halpern BS, Frazier M, Potapenko J, Casey KS, Koenig K, Longo C, Lowndes JS, Rockwood RC, Selig ER, Selkoe KA (2015) Spatial and temporal changes in cumulative human impacts on the world's ocean. *Nat commun* 6
- Halpern BS, Walbridge S, Selkoe KA, Kappel CV, Micheli F, D'Agrosa C, Bruno JF, Casey KS, Ebert C, Fox HE (2008) A global map of human impact on marine ecosystems. *Science* 319:948-952
- Hallett CS, Daley RK (2010) Feeding ecology of the southern lanternshark (*Etmopterus baxteri*) and the brown lanternshark (*E. unicolor*) off southeastern Australia. *ICES J Mar Sci*:fsq143
- Hanchet S (1991) Diet of spiny dogfish, *Squalus acanthias* Linnaeus, on the east coast, South Island, New Zealand. *J Fish Biol* 39:313-323
- Hecht A, Pinardi N, Robinson AR (1988) Currents, water masses, eddies and jets in the Mediterranean Levantine Basin. *J Phys Oceanogr* 18:1320-1353
- Heithaus MR (2001) Predator–prey and competitive interactions between sharks (order Selachii) and dolphins (suborder Odontoceti): a review. *J Zool* 253:53-68
- Heithaus MR, Frid A, Vaudo JJ, Worm B, Wirsing AJ (2010) Unraveling the ecological importance of elasmobranchs. *Sharks and their relatives II: biodiversity, adaptive physiology, and conservation*. CRC Press

- Heithaus MR, Frid A, Wirsing AJ, Worm B (2008) Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends Ecol Evol* 23:202-210
- Heithaus MR, Vaudo JJ, Kreicker S, Layman CA, Krützen M, Burkholder DA, Gastrich K, Bessey C, Sarabia R, Cameron K (2013) Apparent resource partitioning and trophic structure of large-bodied marine predators in a relatively pristine seagrass ecosystem. *Mar Ecol Prog Ser* 481:225-237
- Hernández-Aguilar SB, Escobar-Sánchez O, Galván-Magaña F, Abitia-Cárdenas LA (2016) Trophic ecology of the blue shark (*Prionace glauca*) based on stable isotopes ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ) and stomach content. *J Mar Biol Assoc UK* 96:1403-1410
- Heupel M, Hueter R (2002) Importance of prey density in relation to the movement patterns of juvenile blacktip sharks (*Carcharhinus limbatus*) within a coastal nursery area. *Mar Freshwater Res* 53:543-550
- Heupel MR, Carlson JK, Simpfendorfer CA (2007) Shark nursery areas: concepts, definition, characterization and assumptions. *Mar Ecol Prog Ser* 337:287-297
- Heupel MR, Knip DM, Simpfendorfer CA, Dulvy NK (2014) Sizing up the ecological role of sharks as predators. *Mar Ecol Prog Ser* 495:291-298
- Hill B, Wassenberg T (1990) Fate of discards from prawn trawlers in Torres Strait. *Mar Freshwater Res* 41:53-64
- Hoffman JC (2016) Tracing the Origins, Migrations, and Other Movements of Fishes Using Stable Isotopes. *An Introduction to Fish Migration*. CRC Press
- Hove J, Moss S (1997) Effect of MS-222 on response to light and rate of metabolism of the little skate *Raja erinacea*. *Mar Biol* 128:579-583
- Hunter MD, Price PW (1992) Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73:724-732
- Hussey NE, Brush J, McCarthy ID, Fisk AT (2010a) Delta  $^{15}\text{N}$  and delta  $^{13}\text{C}$  diet-tissue discrimination factors for large sharks under semi-controlled conditions. *Comp Biochem Phys A* 155:445-453
- Hussey NE, MacNeil MA, Fisk AT (2010b) The requirement for accurate diet-tissue discrimination factors for interpreting stable isotopes in sharks. *Hydrobiologia* 654:1-5
- Hussey NE, MacNeil MA, Fisk AT, Cocks DT, Aaron MacNeil, M (2010c) Wintner, S. P., Dudley, S. F., Cliff, G., Cocks, D. T., & Aaron MacNeil, M. Maternal

- investment and size-specific reproductive output in carcharhinid sharks. *J Anim Ecol*, 79(1): 184-193.
- Hussey NE, MacNeil MA, McMeans BC, Olin JA, Dudley SF, Cliff G, Wintner SP, Fennessy ST, Fisk AT (2014) Rescaling the trophic structure of marine food webs. *Ecol Lett* 17:239-250
- Hyslop E (1980) Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *J Fish Biol* 17:411-429
- Ismen A, Ozen O, Altinagac U, Ozekinci U, Ayaz A (2007) Weight–length relationships of 63 fish species in Saros Bay, Turkey. *J Appl Ichthyol* 23:707-708
- Jackson AL, Inger R, Bearhop S, Parnell A (2009) Erroneous behaviour of MixSIR, a recently published Bayesian isotope mixing model: a discussion of Moore & Semmens (2008). *Ecol Lett* 12
- Jackson AL, Inger R, Parnell AC, Bearhop S (2011) Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER—Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J Anim Ecol* 80:595-602
- Jackson JB (2008) Ecological extinction and evolution in the brave new ocean. *Proc Nat Acad Sci* 105:11458-11465
- Jacobsen IP, Bennett MB (2013) A Comparative Analysis of Feeding and Trophic Level Ecology in Stingrays (Rajiformes; Myliobatoidei) and Electric Rays (Rajiformes: Torpedinoidei). *Plos One* 8:e71348
- Jano K, Tanaka S (1984) Some biological aspects of the deep sea squaloid shark *Centroscymnus* from Suruga bay, Japan. *Bull Japan Soc Sci Fish* 50:249-256
- Jardas I (1972) Supplement to the knowledge of ecology of some Adriatic cartilaginous fishes (Chondrichthyes) with special reference to their nutrition. *Acta Adriat* 14:3-60
- Jardas I, Santic M, Pallaoro A (2004) Diet composition of the eagle ray, *Myliobatis aquila* (Chondrichthyes: Myliobatidae), in the Eastern Adriatic Sea. *Cybiu* 28:372-374
- Kabasakal H, Kabasakal E Morphometrics of young kitefin sharks, *Dalatias licha* (Bonnaterre, 1788), from Northeastern Aegean Sea, with notes on its biology. *Proc Annales (Annals for istran and mediterranean studies), Series historia naturalis*

- Kelly JF (2000) Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Can J Zool* 78:1-27
- Kim SL, Casper DR, Galván-Magaña F, Ochoa-Díaz R, Hernández-Aguilar SB, Koch PL (2012) Carbon and nitrogen discrimination factors for elasmobranch soft tissues based on a long-term controlled feeding study. *Environ Biol Fish* 95:37-52
- King M (1995) *Fisheries Biology, Assessment and Management*. Fishing News Books, Oxford, United Kingdom
- Kiraly SJ, Moore JA, Jasinski PH (2003) Deepwater and other sharks of the US Atlantic ocean exclusive economic zone. *Marine Fisheries Review* 65:1-20
- Kiszka JJ, Aubail A, Hussey NE, Heithaus MR, Caurant F, Bustamante P (2015) Plasticity of trophic interactions among sharks from the oceanic south-western Indian Ocean revealed by stable isotope and mercury analyses. *Deep-Sea Res Pt I* 96:49-58
- Kline J, Thomas C (1999) Temporal and spatial variability of  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  in pelagic biota of Prince William Sound, Alaska. *Can J Fish Aquat Sci* 56:94-117
- Kotz S, Balakrishnan N, Johnson NL (2004) *Continuous multivariate distributions, models and applications*. John Wiley & Sons
- Kousteni V, Karachle PK, Megalofonou P (2017) Diet of the small-spotted catshark *Scyliorhinus canicula* in the Aegean Sea (eastern Mediterranean). *Mar Biol Res* 13:161-173
- Krebs CJ (1999) *Ecological methodology*, Vol 620. Benjamin/Cummings Menlo Park, California
- Layman CA, Araujo MS, Boucek R, Hammerschlag-Peyer CM, Harrison E, Jud ZR, Matich P, Rosenblatt AE, Vaudo JJ, Yeager LA (2012) Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biol Rev* 87:545-562
- Layman CA, Arrington DA, Montaña CG, Post DM (2007) Can stable isotope ratios provide for community wide measures of trophic structures? *Ecology* 88:42-48
- Leloup J, Olivereau M (1951) Données biométriques comparatives sur la Roussette (*Scyllium canicula* L.) de la Manche et de la Méditerranée. *Vie milieu* 2:182-206
- Levin SA (1998) *Ecosystems and the biosphere as complex adaptive systems*. *Ecosystems* 1:431-436

- Lewis R (1969) Studies on the stomach oils of marine animals—I. Oils of the black shark *Dalatias licha* (Bonnaterre). *Comp Biochem Phys* 31:715-724
- Libralato S, Christensen V, Pauly D (2006) A method for identifying keystone species in food web models. *Ecol Model* 195:153-171
- Lloret J, Palomera I, Salat J, Sole I (2004) Impact of freshwater input and wind on landings of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) in shelf waters surrounding the Ebre (Ebro) River delta (north-western Mediterranean). *Fish Oceanog* 13:102-110
- Logan JM, Jardine TD, Miller TJ, Bunn SE, Cunjak RA, Lutcavage ME (2008) Lipid corrections in carbon and nitrogen stable isotope analyses: comparison of chemical extraction and modelling methods. *J Anim Ecol* 77:838-846
- Logan JM, Lutcavage ME (2010) Reply to Hussey et al.: the requirement for accurate diet-tissue discrimination factors for interpreting stable isotopes in sharks. *Hydrobiologia* 654:7-12
- López N, Navarro J, Barría C, Albo-Puigserver M, Coll M, Palomera I (2016) Feeding ecology of two demersal opportunistic predators coexisting in the northwestern Mediterranean Sea. *Estuar Coast Shelf Sci* 175:15-23
- Lotze HK, Coll M, Dunne JA (2011) Historical changes in marine resources, food-web structure and ecosystem functioning in the Adriatic Sea, Mediterranean. *Ecosystems* 14:198-222
- Lotze HK, Lenihan HS, Bourque BJ, Bradbury RH, Cooke RG, Kay MC, Kidwell SM, Kirby MX, Peterson CH, Jackson JB (2006) Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science* 312:1806-1809
- Lotze HK, Worm B (2009) Historical baselines for large marine animals. *Trends Ecol Evol* 24:254-262
- Lourenço R, Penteriani V, Rabaça JE, Korpimäki E (2014) Lethal interactions among vertebrate top predators: a review of concepts, assumptions and terminology. *Biol Rev* 89:270-283
- Lowe C, Bray R, Nelson D (1994) Feeding and associated electrical behavior of the Pacific electric ray *Torpedo californica* in the field. *Mar Biol* 120:161-169
- Lowe CG, Wetherbee BM, Crow GL, Tester AL (1996) Ontogenetic dietary shifts and feeding behavior of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, in Hawaiian waters. *Environ Biol Fish* 47:203-211

- Lucifora LO, García VB, Menni RC, Escalante AH, Hozbor NM (2009) 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, García VB, Worm B (2011) Global diversity hotspots and conservation priorities for sharks. *Plos One* 6:e19356
- Lyle J (1983) Food and feeding habits of the lesser spotted dogfish, *Scyliorhinus canicula* (L.), in Isle of Man waters. *J Fish Biol* 23:725-737
- Lleonart J (1990) La pesquería de Cataluña y Valencia: descripción global y planteamiento de bases para su seguimiento. Informe Final del Proyecto 1989/3. CE-Dirección General de Pesca (XIV), vol I-II, Barcelona.
- Lleonart J, Salat J, Olivar P, Puig P, Moranta J, Le Corre J, R F, Tudela S (2008) Standard format for the submission of proposals for GFCM Fisheries Restricted Areas (FRA) in the Mediterranean: Continental slope of the Eastern Gulf of Lions.
- Lloris D, Rucabado J, del Cerro L, Portas F, Demestre M, Roig A (1984) Tots els Peixos del Mar Català. Cirit, Generalitat de Catalunya. 224 pp
- Lloris D (2016) Ictiofauna Marina. Manual de Identificación de los Peces Marinos de la Península Ibérica y Baleares. Omega, 674 pp
- Lloris D, Matallanas J, Reus PAO (2005) Hakes of the World (Family Merlucciidae): an annotated and illustrated catalogue of hake species known to date. FAO
- MacAvoy SE, Macko SA, Garman GC (2001) Isotopic turnover in aquatic predators: quantifying the exploitation of migratory prey. *Can J Fish Aquat Sci* 58:923-932
- MacNeil M, Skomal GB, Fisk AT (2005) Stable isotopes from multiple tissues reveal diet switching in sharks. *Mar Ecol Prog Ser* 302:199-206
- MacNeil MA, Drouillard KG, Fisk AT (2006) Variable uptake and elimination of stable nitrogen isotopes between tissues in fish. *Can J Fish Aquat Sci* 63:345-353
- Macpherson E (1977) Estudio sobre relaciones tróficas en peces bentónicos de la Costa Catalana. Tesis Doctoral, Universidad de Barcelona. 220 p.
- Macpherson E (1980) Régime alimentaire de *Galeus melastomus* (Rafinesque, 1810), *Etmopterus spinax* (L., 1758) et *Scymnorhinus licha* (Bonaterre, 1788), en Méditerranée Occidentale. *Vie milieu* 30:139-148
- Macpherson E (1981) Resource Partitioning in a Mediterranean Demersal Fish Community. *Mar Ecol Prog Ser* 4:183-193

- Malpica-Cruz L, Herzka SZ, Sosa-Nishizaki O, Escobedo-Olvera MA (2013) Tissue-specific stable isotope ratios of shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) and white (*Carcharodon carcharias*) sharks as indicators of size-based differences in foraging habitat and trophic level. *Fish Oceanogr* 22:429-445
- Mancinelli G, Vizzini S, Mazzola A, Maci S, Basset A (2013) Cross-validation of  $\delta^{15}\text{N}$  and FishBase estimates of fish trophic position in a Mediterranean lagoon: the importance of the isotopic baseline. *Estuar Coast Shelf Sci* 135:77-85
- Marongiu MF, Porcu C, Bellodi A, Cannas R, Cau A, Cuccu D, Mulas A, Follesa MC (2017) Temporal dynamics of demersal chondrichthyan species in the central western Mediterranean Sea: The case study in Sardinia Island. *Fish Res* 193:81-94
- Marshall A, Kyne P, Bennett M (2008) Comparing the diet of two sympatric urolophid elasmobranchs (*Trygonoptera testacea* Müller & Henle and *Urolophus kapalensis* Yearsley & Last): evidence of ontogenetic shifts and possible resource partitioning. *J Fish Biol* 72:883-898
- Martínez del Rio C, Wolf N, Carleton SA, Gannes LZ (2009) Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biol Rev* 84:91-111
- Martinho F, Sá C, Falcão J, Cabral HN, Pardal MÂ (2012) Comparative feeding ecology of two elasmobranch species, *Squalus blainville* and *Scyliorhinus canicula*, off the coast of Portugal. *Fish B-NOAA* 110:71-84
- Massutí E, Moranta J (2003) Demersal assemblages and depth distribution of elasmobranchs from the continental shelf and slope off the Balearic Islands (western Mediterranean). *ICES J Mar Sci* 60:753-766
- Massutí E, Ordinas F, González N, Pérez A, Guijarro B, Arcaya UFd, Rubio V, Poma G (2008) Informe del seguimiento científico de la acción piloto RAI/AP-26/2007: Pesca experimental con arte de arrastre de fondo en el Golfo de León (mediterráneo Norooccidental). Instituto Español de Oceanografía
- Matallanas J (1974) Sobre la presencia de *Raja brachyura* Lafont (Rajiformes, Rajidae), en la Mar Catalana. *Bolletí de la Societat d'Història Natural de les Balears* 19:51-56
- Matallanas J (1982) Feeding habits of *Scymnorhinus licha* in Catalan waters. *J Fish Biol* 20:155-163



- Matich P, Heithaus MR (2014) Multi-tissue stable isotope analysis and acoustic telemetry reveal seasonal variability in the trophic interactions of juvenile bull sharks in a coastal estuary. *J Anim Ecol* 83:199-213
- Matich P, Heithaus MR, Layman CA (2011) Contrasting patterns of individual specialization and trophic coupling in two marine apex predators. *J Anim Ecol* 80:294-305
- Matich P, Kiszka JJ, Mourier J, Planes S, Heithaus MR (2017) Species co-occurrence affects the trophic interactions of two juvenile reef shark species in tropical lagoon nurseries in Moorea (French Polynesia). *Mar Environ Res*
- Maynou F, Sbrana M, Sartor P, Maravelias C, Kavadas S, Damalas D, Cartes JE, Osio G (2011) Estimating trends of population decline in long-lived marine species in the Mediterranean Sea based on fishers' perceptions. *Plos One* 6:e21818
- McConnaughey T, McRoy C (1979) Food-web structure and the fractionation of carbon isotopes in the Bering Sea. *Mar Biol* 53:257-262
- McElroy WD, Wetherbee BM, Mostello CS, Lowe CG, Crow GL, Wass RC (2006) Food habits and ontogenetic changes in the diet of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, in Hawaii. *Environ Biol Fish* 76:81-92
- Medina A, Goñi N, Arrizabalaga H, Varela JL (2015) Feeding patterns of age-0 bluefin tuna in the western Mediterranean inferred from stomach-content and isotope analyses. *Mar Ecol Prog Ser* 527:193-204
- Megalofonou P (2005) Incidental catch and estimated discards of pelagic sharks from the swordfish and tuna fisheries in the Mediterranean Sea. *Fish B-NOAA* 103:620-634
- Megalofonou P, Chatzisprou A (2006) Sexual maturity and feeding of the gulper shark, *Centrophorus granulosus*, from the eastern Mediterranean Sea. *Cybiu* 30:67-74
- Mejía-Falla P, Navia A (2011) Relationship between body size and geographic range size of elasmobranchs from the Tropical Eastern Pacific: An initial approximation for their conservation. *Ciencias Marinas* 37:305-321
- Mendes B, Fonseca P, Campos A (2004) Weight-length relationships for 46 fish species of the Portuguese west coast. *J Appl Ichthyol* 20:355-361
- Micheli F, Halpern BS, Walbridge S, Ciriaco S, Ferretti F, Fraschetti S, Lewison R, Nykjaer L, Rosenberg AA (2013) Cumulative human impacts on Mediterranean

- and Black Sea marine ecosystems: assessing current pressures and opportunities. Plos One 8:e79889
- Millot C (1999) Circulation in the western Mediterranean Sea. J Marine Syst 20:423-442
- Mnasri N, El Kamel O, Boumaiza M, Reynaud C, Capape C (2012) Food and feeding habits of the small-spotted catshark, *Scyliorhinus canicula* (Chondrichthyes: Scyliorhinidae) from the northern coast of Tunisia (central Mediterranean). Cah Biol Mar 53:139-150
- Morato T, Sola E, Gros MP, Menezes G (2003) Diets of thornback ray (*Raja clavata*) and tope shark (*Galeorhinus galeus*) in the bottom longline fishery of the Azores, northeastern Atlantic. Fish B-NOAA 101:590-602
- Morey G, Moranta J, Massutí E, Grau A, Linde M, Riera F, Morales-Nin B (2003) Weight-length relationships of littoral to lower slope fishes from the western Mediterranean. Fish Res 62:89-96
- Motta PJ, Wilga CD (2001) Advances in the study of feeding behaviors, mechanisms, and mechanics of sharks. The behavior and sensory biology of elasmobranch fishes: an anthology in memory of Donald Richard Nelson. Springer
- Mouillot D, Bellwood DR, Baraloto C, Chave J, Galzin R, Harmelin-Vivien M, Kulbicki M, Lavergne S, Lavorel S, Mouquet N (2013) Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. PLoS Biol 11:e1001569
- Moura T, Figueiredo I, Bordalo-Machado P, Gordo LS (2005) Feeding habits of *Chimaera monstrosa* L. (Chimaeridae) in relation to its ontogenetic development on the southern Portuguese continental slope. Mar Biol Res 1:118-126
- Moutopoulos DK, Ramfos A, Mouka A, Katselis G (2013) Length-Weight Relations of 34 Fish Species Caught by Small-Scale Fishery in Korinthiakos Gulf (Central Greece). Acta Ichthyol Piscat 43:57-64
- Munroe S, Simpfendorfer C, Heupel M (2014) Defining shark ecological specialisation: concepts, context, and examples. Rev Fish Biol Fish 24:317-331
- Muñoz-Chapuli R (1984) Ethologie de la reproduction chez quelques requins de l'Atlantique Nord-Est. Cybium 8:1-14
- Myers RA, Baum JK, Shepherd TD, Powers SP, Peterson CH (2007) Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. Science 315:1846-1850

- Myers RA, Worm B (2003) Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* 423:280-283
- Naeem S (1998) Species redundancy and ecosystem reliability. *Conserv Biol* 12:39-45
- Naeem S, Li S (1997) Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature* 390:507-509
- Navarro J, Albo-Puigserver M, Coll M, Saez R, Forero MG, Kutcha R (2014a) Isotopic discrimination of stable isotopes of nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) and carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) in a host-specific holocephalan tapeworm. *J Helminthol* 88:371-375
- Navarro J, Cardador L, Fernández ÁM, Bellido JM, Coll M (2016) Differences in the relative roles of environment, prey availability and human activity in the spatial distribution of two marine mesopredators living in highly exploited ecosystems. *J Biogeogr* 43:440-450
- Navarro J, Coll M, Cardador L, Fernández ÁM, Bellido JM (2015) The relative roles of the environment, human activities and spatial factors in the spatial distribution of marine biodiversity in the Western Mediterranean Sea. *Prog Oceanogr* 131:126–137
- Navarro J, Coll M, Louzao M, Palomera I, Delgado A, Forero MG (2011) Comparison of ecosystem modelling and isotopic approach as ecological tools to investigate food webs in the NW Mediterranean Sea. *J Exp Mar Biol Ecol* 401:97-104
- Navarro J, Coll M, Preminger M, Palomera I (2013a) Feeding ecology and trophic position of a Mediterranean endemic ray: consistency between sexes, maturity stages and seasons. *Environ Biol Fish* 96:1315-1328
- Navarro J, Coll M, Somes CJ, Olson RJ (2013b) Trophic niche of squids: Insights from isotopic data in marine systems worldwide. *Deep-Sea Res Pt II* 95:93-102
- Navarro J, López L, Coll M, Barria C, Sáez-Liante R (2014b) Short- and long-term importance of small sharks in the diet of the rare deep-sea shark *Dalatias licha*. *Mar Biol* 161(7), 1697-1707
- Navia AF, Cortés E, Mejía-Falla PA (2010) Topological analysis of the ecological importance of elasmobranch fishes: A food web study on the Gulf of Tortugas, Colombia. *Ecol Model* 221:2918-2926
- Navia AF, Torres A, Mejia-Falla PA, Giraldo A (2011) Sexual, ontogenetic, temporal and spatial effects on the diet of *Urotrygon rogersi* (Elasmobranchii:Myliobatiformes). *J Fish Biol* 78:1213-1224

- Neiva J, atilde, Coelho R, Erzini K (2006) Feeding habits of the velvet belly lanternshark *Etmopterus spinax* (Chondrichthyes: Etmopteridae) off the Algarve, southern Portugal. *J Mar Biol Assoc UK* 86:835-841
- Newman SP, Handy RD, Gruber SH (2012) Ontogenetic diet shifts and prey selection in nursery bound lemon sharks, *Negaprion brevirostris*, indicate a flexible foraging tactic. *Environ Biol Fish* 95:115-126
- Newsome SD, Koch PL, Etnier MA, Aurioles-Gamboa D (2006) Using carbon and nitrogen isotope values to investigate maternal strategies in northeast Pacific otariids. *Marine Mammal Science* 22:556-572
- Nos-Francisco D, Cabrera R (2016). Elasmobranch fishing in Spain: preliminary analysis based on European long-term data. *FISHMED Fishes in Mediterranean Enviroments*. 04 p
- Nos D, Navarro J, Barría C, Solé M (2017) Carboxylesterase activities in chondrichthyans of the western Mediterranean Sea. *Mar Pollut Bull*
- O'Shea O, Thums M, Van Keulen M, Kempster R, Meekan M (2013) Dietary partitioning by five sympatric species of stingray (Dasyatidae) on coral reefs. *J Fish Biol* 82:1805-1820
- Olaso I, Sánchez F, Rodríguez-Cabello C, Velasco F (2002) The feeding behaviour of some demersal fish species in response to artificial discarding. *Sci Mar* 66:301-311
- Olaso I, Velasco F, Perez N (1998) Importance of discarded blue whiting (*Micromesistius poutassou*) in the diet of lesser spotted dogfish (*Scyliorhinus canicula*) in the Cantabrian Sea. *ICES J Mar Sci* 55:331-341
- Olive PJ, Pinnegar JK, Polunin NV, Richards G, Welch R (2003) Isotope trophic-step fractionation: a dynamic equilibrium model. *J Anim Ecol* 72:608-617
- Paine RT (1980) Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *J Anim Ecol* 49:667-685
- Paine RT (1988) Road maps of interactions or grist for theoretical development? *Ecology* 69:1648-1654
- Palomera I (1992) Spawning of anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Northwestern Mediterranean relative to. *Mar Ecol Prog Ser* 79:215-223
- Palomera I, Olivar MP, Salat J, Sabatés A, Coll M, García A, Morales-Nin B (2007) Small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea: an ecological review. *Prog Oceanogr* 74:377-396

- Papaconstantinou C, Farrugio H (2000) Fisheries in the Mediterranean. *Mediterr Mar Sci* 1:5-18
- Papastamatiou YP, Wetherbee BM, Lowe CG, Crow GL (2006) Distribution and diet of four species of carcharhinid shark in the Hawaiian Islands: evidence for resource partitioning and competitive exclusion. *Mar Ecol Prog Ser* 320:239-251
- Parnell AC, Inger R, Bearhop S, Jackson AL (2010) Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *Plos One* 5:e9672
- Pauly D, Christensen V, Dalsgaard J, Froese R, Torres F (1998a) Fishing down marine food webs. *Science* 279:860-863
- Pauly D, Trites A, Capuli E, Christensen V (1998b) Diet composition and trophic levels of marine mammals. *ICES J Mar Sci* 55:467-481
- Pawson M, Ellis J (2005) Stock identity of elasmobranchs in the Northeast Atlantic in relation to assessment and management. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 35:173-193
- Peterson BJ, Fry B (1987) Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual review of ecology and systematics* 18:293-320
- Pethybridge H, Daley RK, Nichols PD (2011) Diet of demersal sharks and chimaeras inferred by fatty acid profiles and stomach content analysis. *J Exp Mar Biol Ecol* 409:290-299
- Phillips DL, Inger R, Bearhop S, Jackson AL, Moore JW, Parnell AC, Semmens BX, Ward EJ (2014) Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Can J Zool* 92:823-835
- Pimm SL (1984) The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307:321-326
- Pinardi N, Zavatarelli M, Adan M, Coppini G, Fratianni C, Oddo P, Simoncelli S, Tonani M, Lyubartsev V, Dobricic S (2000) Mediterranean Sea large-scale low frequency ocean variability and water mass formation rates from 1987 to 2007: A retrospective analysis. *Prog in Oceanog* 132: 318-332.
- Pinkas L (1971) Food habits study. *Fish B-NOAA* 152:5-10
- Pinnegar J, Polunin N, Francour P, Badalamenti F and others (2000) Trophic cascades in benthic marine ecosystems: lessons for fisheries and protected-area management. *Environ Conserv* 27:179-200
- Pinnegar JK, Jennings S, O'Brien C, Polunin N (2002) Long-term changes in the trophic level of the Celtic Sea fish community and fish market price distribution. *J Appl Ecol* 39:377-390

- Piroddi C, Bearzi G, Gonzalvo J, Christensen V (2011) From common to rare: the case of the Mediterranean common dolphin. *Biol Conserv* 144:2490-2498
- Piroddi C, Coll M, Liqueste C, Macias D, Greer K, Buszowski J, Steenbeek J, Danovaro R, Christensen V (2017) Historical changes of the Mediterranean Sea ecosystem: modelling the role and impact of primary productivity and fisheries changes over time. *Sci Rep* 7
- Polo-Silva C, Newsome SD, Galván-Magaña F, Grijalba-Bendeck M, Sanjuan-Muñoz A (2013) Trophic shift in the diet of the pelagic thresher shark based on stomach contents and stable isotope analyses. *Mar Biol Res* 9:958-971
- Polunin N, Morales-Nin B, Pawsey W, Cartes J, Pinnegar J, Moranta J (2001) Feeding relationships in Mediterranean bathyal assemblages elucidated by stable nitrogen and carbon isotope data. *Mar Ecol Prog Ser* 220:13-23
- Post DM (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83:703-718
- Poulain PM, Barbanti R, Font J, Cruzado A, Millot C, Gertman I, Griffa A, Molcard A, Rupolo V, Le Bras S, de la Villeon L (2007) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83:703-718
- Rabehagaso N, Lorrain A, Bach P, Potier M, Jaquemet S, Richard P, Ménard F (2012) Isotopic niches of the blue shark *Prionace glauca* and the silky shark *Carcharhinus falciformis* in the southwestern Indian Ocean. *Endanger Species Res* 17:83-92
- Ramos R, González-Solís J (2012) Trace me if you can: the use of intrinsic biogeochemical markers in marine top predators. *Frontiers in Ecology and the Environment* 10:258-266
- Ramos R, Ramírez F, Sanpera C, Jover L, Ruiz X (2009) Feeding ecology of yellow-legged gulls *Larus michahellis* in the western Mediterranean: a comparative assessment using conventional and isotopic methods. *Mar Ecol Prog Ser* 377:289-297
- Reich PB, Tilman D, Isbell F, Mueller K, Hobbie SE, Flynn DF, Eisenhauer N (2012) Impacts of biodiversity loss escalate through time as redundancy fades. *Science* 336:589-592
- Reum JC, Essington TE (2013) Spatial and seasonal variation in  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  values in a mesopredator shark, *Squalus suckleyi*, revealed through multitissue analyses. *Mar Biol* 160:399-411

- Revoll AS, Dulvy NK, Holst R (2005) The survival of discarded lesser-spotted dogfish (*Scyliorhinus canicula*) in the Western English Channel beam trawl fishery. *Fish Res* 71:121-124
- Ripple WJ, Estes JA, Beschta RL, Wilmers CC, Ritchie EG, Hebblewhite M, Berger J, Elmhagen B, Letnic M, Nelson MP (2014) Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science* 343:1241484
- Ritchie EG, Elmhagen B, Glen AS, Letnic M, Ludwig G, McDonald RA (2012) Ecosystem restoration with teeth: what role for predators? *Trends Ecol Evol* 27:265-271
- Ritchie EG, Johnson CN (2009) Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecol Lett* 12:982-998
- Rodríguez-Cabello C, Fernandez A, Olaso I, Sánchez F (2005) Survival of small-spotted catshark (*Scyliorhinus canicula*) discarded by trawlers in the Cantabrian Sea. *J Mar Biol Assoc UK* 85:1145-1150
- Rodríguez-Cabello C, González-Pola C, Sánchez F (2016) Migration and diving behavior of *Centrophorus squamosus* in the NE Atlantic. Combining electronic tagging and Argo hydrography to infer deep ocean trajectories. *Deep-Sea Res Pt I* 115:48-62
- Rodríguez-Cabello C, Sánchez F, Olaso I (2007) Distribution patterns and sexual segregations of *Scyliorhinus canicula* (L.) in the Cantabrian Sea. *J Fish Biol* 70:1568-1586
- Roff G, Doropoulos C, Rogers A, Bozec Y-M, Krueck NC, Aurellado E, Priest M, Birrell C, Mumby PJ (2016) The ecological role of sharks on coral reefs. *Trends Ecol Evol* 31:395-407
- Romanuk TN, Hayward A, Hutchings JA (2011) Trophic level scales positively with body size in fishes. *Global Ecol Biogeogr* 20:231-240
- Rosa A, Menezes G, Melo O, Pinho M (2006) Weight-length relationships of 33 demersal fish species from Azores archipelago. *Fish Res* 80:329-332
- Rosa R, Baptista M, Lopes VM., Pegado , Paula JC, Trübenbach K, Costa-Leal M, Calado R, Repolho T (2014) Early-life exposure to climate change impairs tropical shark survival. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 281(1793), 20141738.
- Ross SM (2014) Introduction to probability models. Academic press

- Rousset J (1990) Catches and geographical distribution of selachians on the western coast of Brittany. *J Mar Biol Assoc UK* 70:255-260
- Safran P (1992) Theoretical analysis of the weight-length relationship in fish juveniles. *Mar Biol* 112:545-551
- Saidi B, Enajjar S, Bradai M (2016) Elasmobranch captures in shrimps trammel net fishery off the Gulf of Gabès (Southern Tunisia, Mediterranean Sea). *J Appl Ichthyol* 32:421-426
- Sala E (2004) The past and present topology and structure of Mediterranean subtidal rocky-shore food webs. *Ecosystems* 7:333-340
- Sala E, Ballesteros E, Dendrinos P, Di Franco A, Ferretti F, Foley D, Frascetti S, Friedlander A, Garrabou J, Güçlüsoy H (2012) The structure of Mediterranean rocky reef ecosystems across environmental and human gradients, and conservation implications. *Plos One* 7:e32742
- Salat J (1996) Review of hydrographic environmental factors that may influence anchovy habitats in northwestern Mediterranean. *Sci Mar* 60:21-32
- Salvadó JA, Grimalt JO, López JF, de Madron XD, Heussner S, Canals M (2012) Transformation of PBDE mixtures during sediment transport and resuspension in marine environments (Gulf of Lion, NW Mediterranean Sea). *Environmental pollution* 168:87-95
- Sauer W, Smale M (1991) Predation patterns on the inshore spawning grounds of the squid *Loligo vulgaris reynaudii* (Cephalopoda: Loliginidae) off the south-eastern Cape, South Africa. *South African Journal of Marine Science* 11:513-523
- Schmitz OJ (2006) Predators have large effects on ecosystem properties by changing plant diversity, not plant biomass. *Ecology* 87:1432-1437
- Schoener TW (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27-39
- Serena F, Abella A, Baino R, Carbonara P, Facchini M, Ferrari A, M F, Gancitano V, Garibaldi F, Manfredi C, Mancusi C, Sartor P, Sbrana M, Sion L, Tinti F (2014) Preliminary considerations of the status of elasmobranchs in the Italian waters. *Shark International*. Durban
- Shiffman D, Gallagher A, Boyle M, Hammerschlag-Peyer C, Hammerschlag N (2012) Stable isotope analysis as a tool for elasmobranch conservation research: a primer for non-specialists. *Mar Freshwater Res* 63:635-643



- Shiffman DS, Frazier BS, Kucklick JR, Abel D, Brandes J, Sancho G (2014) Feeding ecology of the sandbar shark in south carolina estuaries revealed through  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  stable isotope analysis. *Mar Coast Fish* 6:156-169
- Shipleigh ON, Brooks EJ, Madigan DJ, Sweeting CJ, Grubbs RD (2017) Stable isotope analysis in deep-sea chondrichthyans: recent challenges, ecological insights, and future directions. *Rev Fish Biol Fish*:1-17
- Simpfendorfer C, Heupel M, White W, Dulvy N (2011) The importance of research and public opinion to conservation management of sharks and rays: a synthesis. *Mar Freshwater Res* 62:518-527
- Simpfendorfer CA, Goodreid AB, McAuley RB (2001) Size, sex and geographic variation in the diet of the tiger shark, *Galeocerdo cuvier*, from Western Australian waters. *Environ Biol Fish* 61:37-46
- Sims D, Fowler SL, Ferretti F, Stevens J (2016) *Prionace glauca*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T39381A16553182. Downloaded on 23 May 2017.
- Sims D, Nash J, Morritt D (2001) Movements and activity of male and female dogfish in a tidal sea lough: alternative behavioural strategies and apparent sexual segregation. *Mar Biol* 139:1165-1175
- Sims DW, Southall EJ, Humphries NE, Hays GC, Bradshaw CJ, Pitchford JW, James A, Ahmed MZ, Brierley AS, Hindell MA (2008) Scaling laws of marine predator search behaviour. *Nature* 451:1098-1102
- Sion L, Bozzano A, D'Onghia G, Capezzuto F, Panza M (2004) Chondrichthyes species in deep waters of the Mediterranean Sea. *Sci Mar* 68:153-162
- Smart JJ, Harry AV, Tobin AJ, Simpfendorfer CA (2013) Overcoming the constraints of low sample sizes to produce age and growth data for rare or threatened sharks. *Aquat Conserv* 23:124-134
- Squire JL (1967) Observations of basking sharks and great white sharks in Monterey Bay, 1948-50. *Copeia* 1967:247-250
- Stehmann M, Bürkel D (1984) Rajidae. Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean 1:163-196
- Stehmann MFW (2002) Proposal of a maturity stages scale for oviparous and viviparous cartilaginous fishes (Pisces, Chondrichthyes). *Arch Fish Mar Res* 50:23-48

- Stergiou KI, Karpouzi VS (2002) Feeding habits and trophic levels of Mediterranean fish. *Rev Fish Biol Fish* 11:217-254
- Stevens J, Bonfil R, Dulvy N, Walker P (2000) The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES J Mar Sci* 57:476-494
- Stief P, Hölker F (2006) Trait-mediated indirect effects of predatory fish on microbial mineralization in aquatic sediments. *Ecology* 87:3152-3159
- Strasburg DW (1958) Distribution, abundance, and habits of pelagic sharks in the central Pacific Ocean. *Fisheries* 1:2S
- Svanbäck R, Persson L (2004) Individual diet specialization, niche width and population dynamics: implications for trophic polymorphisms. *J Anim Ecol* 73:973-982
- Tecchio S, Coll M, Christensen V, Company JB, Ramirez-Llodra E, Sarda F (2013) Food web structure and vulnerability of a deep-sea ecosystem in the NW Mediterranean Sea. *Deep-Sea Res Pt I* 75:1-15
- Tieszen LL, Boutton TW, Tesdahl KG, Slade NA (1983) Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for  $\delta^{13}\text{C}$  analysis of diet. *Oecologia* 57:32-37
- Tilley A, López-Angarita J, Turner JR (2013) Diet reconstruction and resource partitioning of a Caribbean marine mesopredator using stable isotope Bayesian modelling. *Plos One* 8:e79560
- Tinti F, Ungaro N, Pasolini P, De Panfilis M, Garoia F, Guarniero I, Sabelli B, Marano G, Piccinetti C (2003) Development of molecular and morphological markers to improve species-specific monitoring and systematics of Northeast Atlantic and Mediterranean skates (Rajiformes). *J Exp Mar Biol Ecol* 288:149-165
- Torres M, Ramos F, Sobrino I (2012) Length–weight relationships of 76 fish species from the Gulf of Cadiz (SW Spain). *Fish Res* 127:171-175
- Torres P, da Cunha RT, dos Santos Rodrigues A (2017) Mid-Atlantic elasmobranchs: Suitable metal scouts? *Mar Pollut Bull* 117:203-213
- Trussell GC, Ewanchuk PJ, Matassa CM (2006) Habitat effects on the relative importance of trait-and density-mediated indirect interactions. *Ecol Lett* 9:1245-1252
- UNEP-MAP-RAC/SPA (2013) Fisheries in the Gulf of Lions. By Farrugio, H. Ed. RAC/SPA, Tunis. 79 pp.

- Valeiras J, de la Serna JM, Alot E (2003) Nuevos datos científicos sobre desembarco de especies asociadas realizados por la flota española de palangre de superficie en el Mediterraneo en 1999 y 2000. Collective Volume of Scientific Papers ICCAT
- Valls E, Navarro J, Barría C, Coll M, Fernández-Borràs J, Rotllant G (2016) Seasonal, ontogenetic and sexual changes in lipid metabolism of the small-spotted catshark (*Scyliorhinus canicula*) in deep-sea free-living conditions. *J Exp Mar Biol Ecol* 483:59–63
- Valls M, Quetglas A, Ordines F, Moranta J (2011) Feeding ecology of demersal elasmobranchs from the shelf and slope off the Balearic Sea (western Mediterranean). *Sci Mar* 75:633-639
- Vaudo JJ, Heithaus MR (2011) Dietary niche overlap in a nearshore elasmobranch mesopredator community. *Marine Ecology-Progress Series* 425:247-260
- Veiga P, Machado D, Almeida C, Bentes L, Monteiro P, Oliveira F, Ruano M, Erzini K, Gonçalves J (2009) Weight–length relationships for 54 species of the Arade estuary, southern Portugal. *J Appl Ichthyol* 25:493-496
- Veríssimo A, Gordo L, Figueiredo I (2003) Reproductive biology and embryonic development of *Centroscymnus coelolepis* in Portuguese mainland waters. *ICES J Mar Sci* 60:1335-1341
- Veríssimo A, Zaera-Perez D, Leslie R, Iglésias SP, Séret B, Grigoriou P, Steriotti A, Gubili C, Barría C, Duffy C (2016) Molecular diversity and distribution of eastern Atlantic and Mediterranean dogfishes *Squalus* highlight taxonomic issues in the genus. *Zoologica Scripta*
- Walker B (1995) Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conserv Biol* 9:747-752
- Walls RHL, Vacchi M, Notarbartolo di Sciara G, Serena F, Dulvy NK (2016) *Gymnura altavela*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T63153A16527909. Downloaded on 25 May 2017.
- Ward P, Myers RA (2005) Shifts in open-ocean fish communities coinciding with the commencement of commercial fishing. *Ecology* 86:835-847
- Wearmouth V, Sims D (2010) Sexual segregation in elasmobranchs. *Biol Mar Medit* 17:236-239
- Wearmouth VJ, Sims DW (2008) Sexual segregation in marine fish, reptiles, birds and mammals: behaviour patterns, mechanisms and conservation implications. *Adv Mar Biol* 54:107-170

- Wearmouth VJ, Southall EJ, Morritt D, Thompson RC, Cuthill IC, Partridge JC, Sims DW (2012) Year-round sexual harassment as a behavioral mediator of vertebrate population dynamics. *Ecol Monogr* 82:351-366
- Webber J, Cech JJ (1998) Nondestructive diet analysis of the leopard shark from two sites in Tomales Bay, California. *Cal Fish Game* 84:18-24
- Weherbee BM, Gruber S, Cortés E (1990) Diet, feeding habits, digestion and consumption in sharks, with special reference to the lemon shark *Negrapion brevirostris*. NOAA Technical Report, NM FS 90:29-47
- Weigmann S (2016) Annotated checklist of the living sharks, batoids and chimaeras (Chondrichthyes) of the world, with a focus on biogeographical diversity. *J Fish Biol* 88:837-1037
- Werner EE, Peacor SD (2003) A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology* 84:1083-1100
- Wetherbee BM, Cortés E (2004) Food consumption and feeding habits. *Biology of Sharks and their Relatives*:225-246
- White W, Last P (2012) A review of the taxonomy of chondrichthyan fishes: a modern perspective. *J Fish Biol* 80:901-917
- Whitney NM, Pratt HL, Carrier JC (2004) Group courtship, mating behaviour and siphon sac function in the whitetip reef shark, *Triaenodon obesus*. *Anim Behav* 68:1435-1442
- Williams TM, Estes JA, Doak DF, Springer AM (2004) Killer appetites: assessing the role of predators in ecological communities. *Ecology* 85:3373-3384
- Winemiller KO (1989) Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan ilanos. *Environ Biol Fish* 26:177-199
- Wootton JT, Emmerson M (2005) Measurement of interaction strength in nature. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 36:419-444
- Worm B, Barbier EB, Beaumont N, Duffy JE, Folke C, Halpern BS, Jackson JB, Lotze HK, Micheli F, Palumbi SR (2006) Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* 314:787-790
- Worm B, Myers RA (2003) Meta-analysis of cod-shrimp interactions reveals top-down control in oceanic food webs. *Ecology* 84:162-173
- Yeldan H, Avsar D (2007) Length-weight relationship for five elasmobranch species from the Cilician Basin shelf waters (northeastern Mediterranean). *J Appl Ichthyol* 23:713-714

- Yick J, Tracey S, White R (2011) Niche overlap and trophic resource partitioning of two sympatric batoids co-inhabiting an estuarine system in southeast Australia. *J Appl Ichthyol* 27:1272-1277
- Yokota L, Goitein R, Gianeti M, Lessa R (2013) Diet and feeding strategy of smooth butterfly ray *Gymnura micrura* in northeastern Brazil. *J Appl Ichthyol* 29:1325-1329
- Zaera D (2005) Occurrence of the velvet belly, *Etmopterus spinax* (Elasmobranchii: Etmopteridae) in Angolan waters, south-east Atlantic. *J Mar Biol Assoc UK* 85:1119-1120
- Zanden M, Rasmussen JB (2001) Variation in  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. *Limnol Oceanogr* 46: 2061–2066
- Zeichner SS, Colman AS, Koch PL, Polo-Silva C, Galván-Magaña F, Kim SL (2017) Discrimination Factors and Incorporation Rates for Organic Matrix in Shark Teeth Based on a Captive Feeding Study. *Physiol Biochem Zool* 90:257-272

# ANEXOS



# **ANEXO 1**



Créditos de las imágenes:

*Fotografía Alopias vulpinus: Agricultura, Gencat*

*Fotografía Galeorhinus galeus: NIWA, Taihoro Nukurangi*

*Fotografía Myliobatis aquila: A.M. Arias (Ictiobaterm)*

*Fotografía Raja montagui: Domingo Lloris*

## *Chimaera monstrosa* Linnaeus, 1758

---

Orden: Chimaeriformes. Familia: Chimaeridae

Nombre común: Quimera, quimera, rabbit fish.

Estatus UICN Mediterráneo: Cercano a la amenaza (NT); Global: Cercano a la amenaza (NT)

---

La quimera es una especie demersal que se distribuye en la zona noreste del Océano Atlántico y es la única especie que habita en el Mediterráneo. Se distribuye entre los 300 y 800 m de profundidad, aunque se le puede encontrar hasta los 1663 m. Puede llegar a medir hasta 100 cm de longitud total.

Es una especie ovípara que deposita sus cápsulas (huevos) generalmente entre primavera y verano. La talla de primera madurez fluctúa entre los 41 y 47 cm, y al parecer no hay mayores diferencias entre las tallas de primera madurez del Mediterráneo y el Atlántico. Los embriones tardan en desarrollarse de 9 a 12 meses y las crías eclosionan a una talla de 10 cm aproximadamente.

Es muy habitual en las pescas de arrastre, donde generalmente son parte del descarte. Los individuos de mayor tamaño se encuentran a mayor profundidad pero no suelen venderse por su bajo valor comercial.



## *Hexanchus griseus* (Bonnaterre, 1788)

---

Orden: Hexanchiformes. Familia: Hexanchidae

Nombre común: Cañabota, boca dolça, bluntnose sixgill shark

Estatus UICN Mediterráneo: Preocupación menor (LC); Global: Cercano a la amenaza (NT)

---

La cañabota es una especie migratoria que se distribuye en las costas tropicales y templadas del Océano Pacífico, Índico y Atlántico, además del Mar Mediterráneo. Es un tiburón demersal, la especie más grande de los Hexanchiformes. Tiene un amplio rango batimétrico y habita desde la zona litoral hasta los 2500 m de profundidad. Los individuos jóvenes tienden a acercarse más hacia la costa. Su longitud máxima es de 500 cm.

Es una especie ovovivípara y en el Mediterráneo se reproduce frente a las costas de Túnez y Algeria. La talla de primera madurez fluctúa entre los 315 y 420 cm, tiene una camada de 47 a 108 crías y posiblemente su ciclo reproductivo es bianual. Al nacer tienen una talla de 65 a 74 cm. aproximadamente. En ocasiones es capturado por la pesca de arrastre como *bycatch* y algunos ejemplares son vendidos en las lonjas catalanas con el nombre genérico de cazón.



---

## *Centrophorus granulosus* (Bloch & Schneider, 1801) (En revisión)

---

Orden: Squaliformes. Familia: Centrophoridae

Nombre común: Quevalcho, gutxo brut, gulper shark

Estatus UICN Mediterráneo: Críticamente amenazado (CR); Global: Vulnerable (VU)

---

Si bien el individuo estudiado presenta características similares a la descrita por Bloch & Schneider en 1801, la presencia de *C. granulosus* no ha sido confirmada para la zona. En este momento el grupo de los Centrofóridos de la zona Mediterránea y Atlántica está en proceso de revisión y al parecer existiría un morfotipo exclusivo del Mar Mediterráneo.

El quevalcho es un tiburón demersal que habita la plataforma continental y el talud superior, pero se le puede encontrar desde los 50 hasta los 1490 m de profundidad. Los especímenes más grandes en el Mediterráneo no superan los 128 cm y su talla de primera madurez está entre 90 y 94 cm de longitud total. Es un tiburón ovovivíparo que tiene 1 o 2 crías con un largo período de gestación, lo que lo hace muy susceptible a las pesquerías. Aunque no es muy habitual en el *bycatch* de las pesquerías de arrastre en Cataluña, cuando es capturado se vende bajo la denominación de cazón.



## *Centroscymnus coelolepis* Barbosa du Bocage & de Brito Capello, 1864

---

Orden: Squaliformes. Familia: Somniosidae

Nombre común: Pailona, pailó, portuguese dogfish

Estatus UICN Mediterráneo: Preocupación menor (LC); Global: Cercano a la amenaza (NT)

---

La pailona es un tiburón demersal con una amplia distribución en el Atlántico y el Pacífico oeste, además del Mar Mediterráneo. Es de los tiburones que habitan a mayor profundidad, se les puede encontrar desde los 270 m y puede llegar hasta los 3700 m de profundidad.

En el Mar Mediterráneo su longitud común es de 45 a 50 cm, con una longitud máxima observada de 83 cm, mucho más pequeños que en otros mares donde superan los 100 cm de longitud total. En el Mediterráneo, se han encontrado individuos maduros desde 50 cm, mientras la talla de primera madurez para los individuos del Atlántico es de unos 100 cm. Es una especie ovovivípara y tienen camadas de 1 a 29 crías. Los neonatos del Mediterráneo tienen una talla de 20 cm aproximadamente, mientras en otras zonas pueden llegar a los 30 cm de longitud total. Es el tiburón más abundante de las aguas profundas del Mediterráneo.



---

## *Dalatias licha* (Bonnaterre, 1788)

---

Orden: Squaliformes. Familia: Dalatiidae

Nombre común: Carochó, negret xato, kitefin shark

Estatus UICN Mediterráneo: Vulnerable (VU); Global: Cercano a la amenaza (NT)

---

El carochó es un tiburón demersal de tamaño medio que se distribuye en el Océano Atlántico y en el oeste del Índico y Pacífico. Se le puede encontrar desde los 37 hasta los 1800 m de profundidad.

Su longitud máxima es de 180 cm, aunque probablemente el conjunto del Mediterráneo represente una subpoblación ya que son más pequeños y no suelen superar los 120 cm de longitud total. La talla de primera madurez fluctúa de 77 a 121 cm en machos y de 117 a 159 cm en hembras, sin embargo en el Mediterráneo se han encontrado individuos que maduran mucho antes. Es una especie ovovivípara y tiene una camada de hasta 16 huevos por hembra en cada período reproductivo. Las crías al nacer tienen una talla de entre 30 y 42 cm aproximadamente.

Es parte del *bycatch* de la pesca de arrastre, principalmente de cigala y gamba; y si bien en el Atlántico se les utiliza para hacer aceite, en la zona de Cataluña en ocasiones es vendido como cazón.



## *Etmopterus spinax* (Linnaeus, 1758)

---

Orden: Squaliformes. Familia: Etmopteridae

Nombre común: Negrito, negret, velvet belly lantern shark

Estatus UICN: Mediterráneo: Preocupación menor (LC); Global: Preocupación menor (LC)

---

El negrito es un tiburón demersal que habita en el Mediterráneo y en el este del Océano Atlántico entre Islandia y la zona de África subsahariana. Es el tiburón más pequeño del Mediterráneo y aunque la longitud máxima registrada es de 60 cm no suelen superar los 45 cm. Se les puede encontrar desde 200 hasta 2490 m de profundidad.

En las pescas comerciales de arrastre del Mediterráneo suelen capturarse individuos pequeños y generalmente son devueltos al mar; los individuos más grandes suelen vivir a mayor profundidad. Es una especie ovovivípara. En el Mediterráneo, la talla de primera madurez fluctúa entre los 31 y 37 cm y puede tener una camada de hasta 20 crías por año, aunque generalmente el número de crías es menor (5 a 9). Cuando nacen tienen una talla de 12 cm aproximadamente.

Si bien esta especie aparece como una de las especies comerciales capturadas en aguas del Mar Catalán, son pocos los individuos que finalmente llegan a las lonjas por lo que probablemente exista un error en el etiquetaje.



---

## *Oxynotus centrina* (Linnaeus, 1758)

---

Orden: Squaliformes. Familia: Oxinotidae

Nombre común: Cerdo marino, porc marí, angular roughshark

Estatus UICN Mediterráneo: Críticamente amenazado (CR); Global: Vulnerable (VU)

---

El cerdo marino se distribuye en el este del Océano Atlántico y el Mar Mediterráneo. Es un tiburón demersal poco abundante y se puede encontrar desde los 60 hasta los 777 m de profundidad.

Aunque gran parte de los individuos miden alrededor de 55 cm, pueden alcanzar una longitud máxima de 150 cm. Es una especie ovovivípara. La talla de primera madurez en hembras es de 65 cm en la parte norte de su distribución y de 52 a 58 cm en la parte sur; los machos maduran alrededor de los 60 cm. Tiene una camada de 10 a 12 cías por año que al nacer miden alrededor de 21 cm de longitud total.

Si bien no tiene interés pesquero, es pescado de manera incidental en redes de arrastre. En la Costa Brava (Cataluña) el aceite de este tiburón ha sido utilizado históricamente como remedio natural.





## *Squalus acanthias* Linnaeus, 1758

---

Orden: Squaliformes. Familia: Squalidae

Nombre común: Mielga, agullat, picked dogfish

Estatus UICN Mediterráneo: En Peligro (EN); Global: Vulnerable (VU)

---

La mielga es un tiburón bentopelágico migratorio de pequeño tamaño, se distribuye globalmente en las zonas templadas y boreales de las plataformas y taludes continentales. Habita desde la zona litoral hasta los 1460 m, aunque es más común sobre la plataforma continental entre 50 a 300 m. Probablemente es el tiburón más abundante del mundo.

En el Mar Mediterráneo su longitud es de 60 a 80 cm mientras que en otras zonas es común encontrar individuos de 100 cm. Es una especie ovovivípara. La talla de primera madurez fluctúa entre los 63 y 88 cm. Tiene una camada de 1 a 21 crías, con un amplio ciclo reproductivo (18 a 24 meses de gestación). Cuando nacen tienen una talla aproximada de 18 a 27 cm aproximadamente, dependiendo de la zona donde habiten.

En el Mediterráneo es altamente consumido y tiene un valor comercial relativamente alto comparado con otros elasmobranquios, en ocasiones se comercializa en algunas lonjas de Cataluña.



---

## *Somniosus rostratus* (Risso, 1827)

---

Orden: Squaliformes. Familia: Somniosidae

Nombre común: Dormilón, tauró dorment, little sleeper shark

Estatus UICN Mediterráneo: Datos Insuficientes (DD); Global: Datos Insuficientes (DD)

---

El tiburón dormilón es un tiburón demersal poco abundante de tamaño mediano. Se distribuye en el Atlántico norte y en el Mar Mediterráneo. Se le puede encontrar desde los 180 a los 2220 m de profundidad.

Se conoce muy poco acerca de su biología y ecología. Su longitud total máxima es de 143 cm, aunque en el Mediterráneo no suelen superar los 100 cm. Es una especie ovovivípara. La talla de primera madurez en machos es de 70 cm y en hembras fluctúa entre 80 y 130 cm aproximadamente. Tiene una camada de 5 a 17 crías que al nacer tienen una longitud total de 21 a 28 cm aproximadamente.

Ocasionalmente es capturado como *bycatch* en pescas comerciales de arrastre y palangres de profundidad, suele venderse esporádicamente en algunas lonjas catalanas bajo la denominación de “cazón”.



## *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758)

---

Orden: Carcharhiniiformes. Familia: Triakidae

Nombre común: Cazón, caçó, tope shark

Estatus UICN Mediterráneo: Vulnerable (VU); Global: Vulnerable (VU)

---

El cazón se encuentra en el Mar Mediterráneo y además está distribuido en las costas de aguas templadas de todo el mundo. Es un tiburón demersal de tamaño medio que habita comúnmente desde la zona litoral hasta los 400 m.

En el Mar Mediterráneo es un tiburón poco común, su longitud máxima es de 200 cm. Es una especie ovovivípara. La talla de primera madurez varía entre zonas geográficas, siendo en el Mediterráneo de 155 cm para hembras y 121 cm para machos. Tiene una camada de 6 a 52 crías con un promedio de 35, que eclosionan luego de permanecer 12 meses en el útero de la madre. Cuando nacen tienen una talla aproximada de entre 26 y 40 cm aproximadamente, dependiendo de la zona donde habiten.

En el Mediterráneo y en España el “cazón” es altamente consumido, sin embargo en los puertos de Cataluña esta especie es muy rara, y generalmente la denominación de “cazón” está dada para un grupo de tiburones y no una especie en particular.



---

## *Galeus melastomus* (Rafinesque, 1810)

---

Orden: Carcharhiniformes. Familia: Scyliorhinidae

Nombre común: Olayo, moixina, blackmouth Catshark

Estatus UICN Mediterráneo: Preocupación Menor (LC); Global: Preocupación Menor (LC)

---

El olayo es un tiburón demersal, se distribuye en el Mar Mediterráneo y el noreste del Océano Atlántico. Es uno de los tiburones demersales más abundantes del noroeste del Mediterráneo. Se puede encontrar desde los 55 hasta los 1200 m de profundidad, aunque en el Mediterráneo es común encontrarlos entre los 300 y los 800 m. Los individuos más grandes tienden a vivir a mayor profundidad; en el Atlántico se ha observado una segregación por sexo y tamaño.

La longitud máxima registrada para esta especie es de 70 cm. Tienen una longitud de 50 cm, aunque los ejemplares del Mediterráneo suelen ser más pequeños. Es una especie ovípara. La talla de primera madurez fluctúa entre los 38 y 51 cm. Las hembras tienen una camada de entre 13 a 14 crías por año. Cuando las crías nacen tienen una talla de 5 cm aproximadamente. Es muy habitual en las pescas de arrastre y los individuos más grandes son vendidos con el nombre genérico de “cazón” o “gat” en las lonjas catalanas.



## *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758)

---

Orden: Carcharhiniformes. Familia: Carcharhinidae

Nombre común: Tintorera, tintorera, blue shark

Estatus UICN Mediterráneo: Críticamente amenazado (CR); Global: Cercano a la amenaza (NT)

---

La tintorera tiene su distribución en aguas templadas y tropicales de todo el mundo. Es el tiburón pelágico más abundante del Mediterráneo y su rango de profundidad es de 1 a 1000 m, aunque se le suele encontrar más habitualmente entre 80 a 300 m.

Suele tener una longitud de 3 m pero en la subpoblación del Mediterráneo los individuos tienden a ser más pequeños. Es un tiburón vivíparo, y a pesar de que es relativamente fecundo las poblaciones del Mediterráneo están críticamente amenazadas de extinción. La talla de primera madurez fluctúa entre los 200 y 215 cm (aunque hay individuos que maduran mucho antes) y tiene una camada promedio de 35 crías. Cuando las crías nacen tienen una talla de 30 cm aproximadamente. Es muy habitual en las pescas de túnidos y los individuos más grandes son vendidos en las lonjas catalanas como tiburón azul, aunque en algunas lonjas se suele etiquetar genéricamente como “condriactos” o “elasmobranquios” generando incertidumbre en los desembarques reales en la zona.



---

## *Scyliorhinus canicula* (Linnaeus, 1758)

---

Orden: Carcharhiniformes. Familia: Scyliorhinidae

Nombre común: Pintarroja, gat, small-spotted catshark

Estatus UICN Mediterráneo: Preocupación Menor (LC); Global: Preocupación Menor (LC)

---

La pintarroja se distribuye en el Mar Mediterráneo y el noreste del Océano Atlántico, es el tiburón demersal más abundante de la plataforma continental del Mediterráneo. Se le puede encontrar desde los primeros metros de la zona litoral hasta los 400 m de profundidad.

En el Mar Mediterráneo su longitud es de 40 cm y es difícil encontrar animales sobre los 55 cm de longitud total. En aguas atlánticas su longitud es de unos 60 cm. Estos pequeños tiburones tienden a segregarse por sexo y entre adultos y juveniles. Es una especie ovípara. La talla de primera madurez fluctúa entre los 39 y 44 cm y tiene una camada de 20 a 115 crías por año. Las hembras ponen cápsulas durante todo el año y las crías al nacer tienen una talla de 7 cm aproximadamente.

Es muy habitual en las pescas de arrastre y los individuos más grandes son vendidos con el nombre genérico de “cazón” o “gat” en las lonjas catalanas, también es vendido en algunas lonjas como parte de la “morralla”.



## *Alopias vulpinus* (Bonnaterre, 1788)

---

Orden: Lamniformes. Familia: Alopiidae

Nombre común: Tiburón zorro, guilla, thresher shark

Estatus UICN Mediterráneo: En Peligro (EN); Global: Vulnerable (VU)

---

El tiburón zorro se distribuye en aguas templadas y tropicales de todo el mundo y es uno de los tres tiburones de la familia Alopiidae. Es una especie relativamente costera, que habita sobre la plataforma continental, es epipelágica y puede encontrarse desde la zona litoral hasta los 650 m de profundidad.

En el Mar Mediterráneo su población está disminuyendo y se encuentra en peligro de extinción, debido principalmente a la sobrepesca y a su baja resiliencia. En el Mediterráneo existen dos zonas donde podrían estar pariendo, el Mar Adriático y el Mar de Alborán. Pueden alcanzar los 600 cm de longitud total y su talla de primera madurez se encuentra entre los 300 y los 350 cm de longitud total. Tienen una camada de 2 crías promedio, que al nacer miden entre 100 y 160 cm de longitud total.

Esta especie es capturada como *bycatch* en palangreros y también en trasmalleros, como vive cerca de la costa es muy susceptible a las pesquerías.



---

## *Dipturus oxyrinchus* (Linnaeus, 1758)

---

Orden: Rajiformes. Familia: Rajidae

Nombre común: Raya picuda, caputxó, longnosed skate

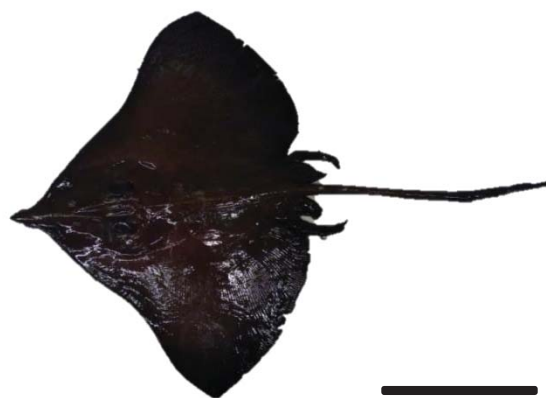
Estatus UICN Mediterráneo: Cercano a la amenaza (NT); Global: Cercano a la amenaza (NT)

---

La raya picuda es una especie que habita sobre los fondos fangosos y arenosos del Atlántico noreste, el Mar Mediterráneo y el Mar Negro. Se le puede encontrar entre 90 y 900 m de profundidad.

Pueden llegar a medir 150 cm de longitud total máxima, aunque su longitud más común es de 110 a 130 cm. Es una especie ovípara. La talla de primera madurez es de 83 cm en machos y 104 cm en hembras. Tienen una muy baja tasa de reproducción. Las hembras depositan sus cápsulas en primavera y cuando las crías eclosionan tienen una longitud total de 17 cm aproximadamente.

En el Mediterráneo es ocasionalmente pescada como *bycatch* en las pescas comerciales de arrastre de cigala y gamba. Es poco habitual en las costas catalanas y no tiene importancia comercial.





## *Leucoraja naevus* (Müller & Henle, 1841)

---

Orden: Rajiformes. Familia: Rajidae

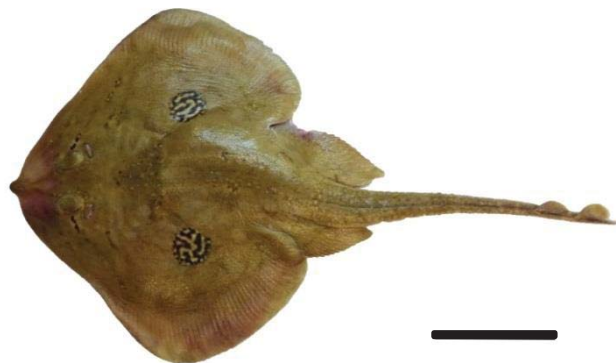
Nombre común: Raja santiaguesa, bastina, cuckoo ray

Estatus UICN Mediterráneo: Cercano a la amenaza (NT); Global: Preocupación menor (LC)

---

La raja santiaguesa es una raya de pequeño tamaño que se distribuye en el Atlántico este y el Mar Mediterráneo. Se le puede encontrar desde los 12 m hasta los 500 m de profundidad.

Su longitud suele ser de 40 cm, pero pueden medir hasta 75 cm. Es una especie ovípara. La talla de primera madurez es de 45 a 48 cm aunque puede variar geográficamente. Tiene una camada de 60 a 63 crías por año y los embriones tardan alrededor de ocho meses en desarrollarse. Cuando nacen tienen una talla de 12 cm aproximadamente. Aunque no es una raya muy abundante, es capturada como *bycatch* en la pesca de trasmallo y en la pesca de arrastre de cigala y gamba. En Cataluña es vendida en las lonjas catalanas bajo el nombre de otras especies de raya o *Raja* sp.



---

## *Raja asterias* Delaroche, 1809

---

Orden: Rajiformes. Familia: Rajidae

Nombre común: Raya estrellada, rajada estrellada, mediterranean starry ray

Estatus UICN Mediterráneo: Cercano a la amenaza (NT); Global: Cercano a la amenaza (NT)

---

La raya estrellada es una especie que se distribuye en el Mar Mediterráneo y en Atlántico noreste. Se le puede encontrar desde los primeros metros de la costa hasta los 300 m de profundidad, aunque están más concentradas entre los 100 y 300 m de profundidad. Los juveniles nacen cerca de la costa y a medida que crecen descienden a profundidades mayores.

Los machos pueden llegar a medir 72 cm mientras las hembras alcanzan los 76 cm de longitud total máxima. Es una especie ovípara. La talla de primera madurez en el Mediterráneo fluctúa entre los 45 y 60 cm según el área geográfica. Pueden llegar a producir entre 34 a 112 huevos por año. Es relativamente común en las pescas de arrastre de cigala. En Cataluña aparece como la raya más vendida en las lonjas, sin embargo esto se debe a que habitualmente se confunde con otras del mismo género.



## *Raja clavata* Linnaeus, 1758

---

Orden: Rajiformes. Familia: Rajidae

Nombre común: Raya de clavos, clavellada, thornback ray

Estatus UICN Mediterráneo: Cercano a la amenaza (NT); Cercano a la amenaza (NT)

---

La raya de clavos es una especie con distribución en el Atlántico este, el Mar Mediterráneo y el Mar Negro. Se la puede encontrar entre los 10 y 300 m de profundidad.

Los machos pueden llegar a medir 118 cm mientras las hembras alcanzan los 98 cm de longitud total máxima. Es una especie ovípara. La talla de primera madurez en el Mediterráneo fluctúa entre los 42 y 45 cm y pueden llegar a producir 48 a 167 huevos por año. Las crías miden entre 11 y 13 cm de longitud total que eclosionan del huevo después de unos 5 meses de incubación. Cuando nacen tienen una talla de 7 cm aproximadamente. Es habitual en las pescas de arrastre de cigala y gamba. En Cataluña es vendida en las lonjas catalanas bajo el nombre de otras especies de raya como *Raja asterias* o *Raja* sp.



---

## *Raja montagui* Fowler, 1910

---

Orden: Rajiformes. Familia: Rajidae

Nombre común: Raya pintada, rajada dolça, spotted ray

Estatus UICN Mediterráneo: Preocupación menor (LC); Global: Preocupación menor (LC)

---

La raya pintada es una raya de pequeño tamaño que se puede encontrar en el noreste del Atlántico y en el Mar Mediterráneo. Habita desde los primeros metros de la zona litoral hasta los 500 m de profundidad. Cuando nacen tienen una talla de 7 cm aproximadamente.

Su longitud es de unos 60 cm y pueden llegar a medir 80 cm de longitud total. Es una especie ovípara. La talla de primera madurez es de 55 cm de longitud total. Tiene una camada de 60 a 70 crías por año y los embriones tardan aproximadamente 5 a 6 meses en desarrollarse. No es una raya muy abundante en la zona de Cataluña y suele ser confundida con otras especies como *R. polystigma* y *R. brachyura*.



## *Raja polystigma* Regan, 1923

---

Orden: Rajiformes. Familia: Rajidae

Nombre común: Raya manchada, bastina, speckled ray

Estatus UICN Mediterráneo: Preocupación menor (LC)

---

La raya manchada es una especie endémica del Mar Mediterráneo. Se la puede encontrar desde los 20 hasta los 633 m de profundidad, aunque en las costas catalanas están más concentradas entre los 100 y 200 m.

Su longitud máxima es de 60 cm aunque es común encontrarlas entre 30 a 40 cm. Es una especie ovípara. La talla de primera madurez es de 40 a 53 cm. Pueden llegar a producir 20 a 62 huevos por año. Es una de las rayas más comunes del Mar Catalán, y en ocasiones suele aparecer en las pesca de arrastre de merluza. En Cataluña es vendida en las lonjas catalanas bajo el nombre de otras especies de raya o *Raja* sp.



---

## *Torpedo marmorata* Risso, 1810

---

Orden: Rajiformes. Familia: Torpenidae

Nombre común: Tembladera, vaca tremolosa, marbled electric ray

Estatus UICN Mediterráneo: Preocupación menor (LC); Global: Datos Insuficientes (DD)

---

La tembladera es una raya pequeña con una amplia distribución en el Atlántico este y el Mar Mediterráneo. Se la puede encontrar entre los 10 y 100 m de profundidad.

Su longitud máxima es de 61,2 cm. Es una especie ovovivípara. La talla de primera madurez fluctúa entre los 21 y 29 cm en machos y entre los 31 y 39 cm en hembras. Tienen una camada de 5 a 32 crías, probablemente cada dos años, con un período de gestación de 10 a 12 meses. Cuando nacen tienen una talla de 10 a 14 cm aproximadamente. Pueden producir descargas eléctricas de hasta 200 volts. Es habitual en las pescas de arrastre y trasmallo. En ocasiones los individuos pescados son comercializados en las lonjas catalanas.



## *Torpedo torpedo* (Linnaeus, 1758)

---

Orden: Rajiformes. Familia: Torpedinae

Nombre común: Tembladera de lunares, vaca comú, common torpedo

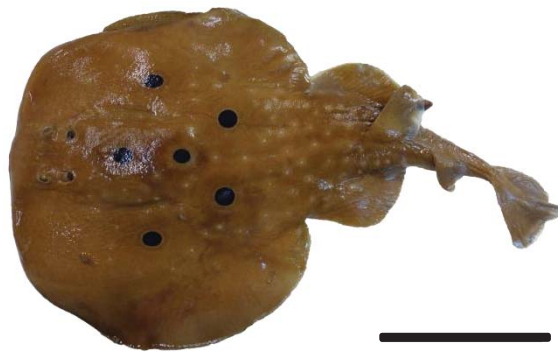
Estatus UICN Mediterráneo: Preocupación menor (LC); Global: Datos Insuficientes (DD)

---

La tembladera de lunares es una raya pequeña que vive en el Océano Atlántico oriental y en el mar Mediterráneo. Se le puede encontrar desde la zona litoral hasta los 300 m de profundidad, aunque es más común cerca de la costa.

Su longitud máxima es de 60 cm y es una especie ovovivípara. El tamaño de primera madurez fluctúa entre 18 a 22 cm y tiene una camada de 3 a 21 crías cada año. Cuando nacen tienen una talla de 8 a 10 cm.

Pueden producir descargas eléctricas de hasta 200 voltios. En ocasiones los individuos pescados son comercializados en las lonjas catalanas.



---

## *Tetronarce nobiliana* (Bonaparte, 1835)

---

Orden: Torpediniformes. Familia: Torpedinae

Nombre común: Tremolina negra, vaca negra, electric ray

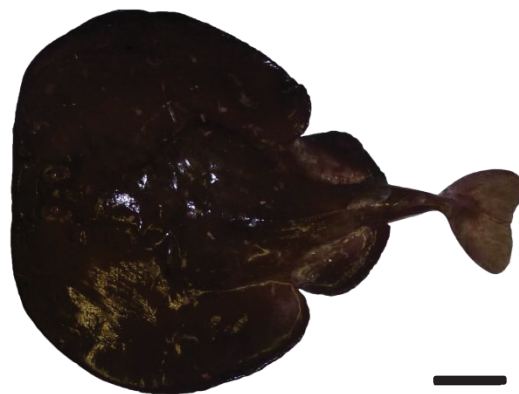
Estatus UICN Mediterráneo: Preocupación menor (LC); Global: Datos Insuficientes (DD)

---

La tremolina negra tiene una amplia distribución; habita en todo el Mar Mediterráneo y en el Océano Atlántico, desde Nueva Escocia hasta Brasil en el oeste, y desde Escocia hasta el sur de África occidental en el este. Se la puede encontrar desde los primeros metros del litoral hasta los 800 m de profundidad.

Su longitud máxima es de 180 cm de longitud total y la talla de primera madurez es de 55 cm en machos y de 90 cm en hembras. Es una especie ovovivípara. Pueden tener hasta 60 crías cada dos años y un período de gestación de 12 meses. Cuando nacen tienen una talla de 17 a 25 cm aproximadamente.

Puede producir descargas eléctricas de hasta 200 voltios. Es ocasionalmente capturada con artes de arrastre y trasmallo. Los ejemplares capturados como *bycatch* son comercializados en las lonjas catalanas.





## *Gymnura altavela* (Linnaeus, 1758)

---

Orden: Myliobatiformes. Familia: Gymnuridae

Nombre común: Raya mariposa, mantellina, spiny butterfly ray

Estatus UICN Mediterráneo: Críticamente amenazada (CR); Vulnerable (VU)

---

La raya mariposa es una especie que se distribuye en aguas tropicales y templadas del Atlántico, el Mar Mediterráneo y el Mar Negro. Habita desde la zona litoral hasta los 150 m de profundidad.

El tamaño máximo registrado es de 220 cm de amplitud total (amplitud de las aletas pectorales), en el Atlántico noroeste, aunque los ejemplares del Mediterráneo no suelen medir más de 150 cm de amplitud total. Es una especie ovovivípara. La talla de primera madurez fluctúa entre 150 cm en machos y 102 cm en hembras de amplitud total. Tiene una camada de 1 a 8 crías, que cuando nacen tienen una talla de 38 a 44 cm de amplitud total. En ocasiones es pescada como *bycatch* en artes de trasmallo, arrastre y en la pesca deportiva en el noroeste del Mediterráneo.



---

## *Mobula mobular* (Bonnaterre, 1788)

---

Orden: Myliobatiformes. Familia: Myliobatidae

Nombre común: Manta, manta, devil ray

Estatus UICN Mediterráneo: En Peligro (EN); En Peligro (EN)

---

La manta es una raya epipelágica de gran tamaño que se distribuye en el noroeste del Atlántico y en todo el Mar Mediterráneo. Cuando nacen tienen una talla de 160 cm y pueden alcanzar los 520 cm de amplitud total. Habita desde los primeros metros de la columna de agua hasta los 700 m de profundidad.

Es una especie ovovivípara y tiene una muy baja capacidad reproductiva. Se cree que pueden dar a luz solo a una cría, que al nacer alcanza un gran tamaño. Se han observado varios avistamientos en el noroeste del Mediterráneo, principalmente en los meses de verano. Esta especie forma parte del *bycatch* de varias pesquerías y es ocasionalmente comercializada en la zona sur del mar Adriático y Turquía. Actualmente su población está disminuyendo por lo que es una especie con estricta protección en el Mar Mediterráneo.



## *Myliobatis aquila* (Linnaeus, 1758)

---

Orden: Myliobatiformes. Familia: Myliobatidae

Nombre común: Águila de Mar, milana, common eagle ray

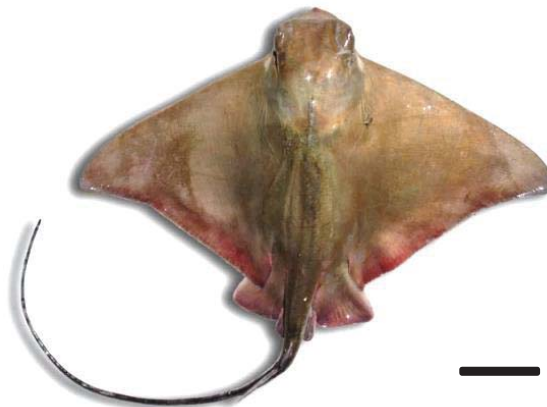
Estatus UICN Mediterráneo: Vulnerable (VU); Datos Insuficientes (DD)

---

La raya águila o águila de mar es una raya semipelágica de tamaño medio que se distribuye en el Atlántico noroeste y el Mar Mediterráneo. Se le puede encontrar desde los primeros metros de la zona litoral hasta los 537 m de profundidad.

Su longitud máxima es de 79 cm de amplitud total, los machos maduran a los 38 cm y las hembras a los 42,5 cm. Tienen una camada de 3 a 7 crías y períodos de gestación de 6 a 8 meses. Es una especie ovovivípara y las crías cuando nacen tienen una talla de 7 cm aproximadamente.

Es parte del *bycatch* de diferentes artes de pesca del litoral catalán, y aunque no es muy abundante, en ocasiones se comercializa en las lonjas catalanas bajo la denominación de “otros elasmobranquios”.



### **AVÍS IMPORTANT**

El text exclòs de la present selecció ha estat retirat seguint instruccions de l'autor/l'autora de la tesi, en compliment de la legislació sobre drets de propietat intel.lectual

### ***AVISO IMPORTANTE***

*El texto excluído de la presente selección ha sido retirado siguiendo instrucciones del autor/ de la autora, en cumplimiento de la legislación sobre derechos de propiedad intelectual.*

### **IMPORTANT NOTICE**

The text excluded from the present election has been withdrawn on the instructions of the author, in compliance with the Intellectual Property Rights law.