Estudio del comportamiento de caza y ecología trófica del angelote *Squatina squatina* (Linneaus 1758) en áreas de cría

Foto: Jaime Ezequiel Rodríguez Riesco

Miguel Muñoz Molina

Máster en Biología Marina: Biodiversidad y Conservación

Septiembre 2019

Universidad de La Laguna

Asociación Tonina

Universidad de La Laguna

Facultad de Biología

Estudio del comportamiento de caza y ecología trófica del angelote *Squatina squatina* (Linneaus 1758) en áreas de cría

---

Study of the hunting behavior and trophic ecology of the angel shark *Squatina squatina* (Linneaus 1758) in nursery areas

Miguel Muñoz Molina

Máster en Biología Marina: Biodiversidad y Conservación

Septiembre 2019

SABRINA CLEMENTE MARTÍN, Profesora Ayudante Doctor del Departamento de Biología Animal, Edafología y Geología de la Universidad de La Laguna y JACOBO MARRERO PÉREZ, Presidente y Director Científico de la ONG científica "Asociación Tonina" y Profesor Asistente de la Universidad de La Laguna, como Tutora Académica y Co-tutor respectivamente:

CERTIFICAN:

que la memoria presentada por el Graduado en Biología, Miguel Muñoz Molina, titulada "Estudio del comportamiento de caza y ecología trófica del angelote *Squatina squatina* (Linneaus 1758) en áreas de cría", ha sido realizada bajo nuestra dirección y consideramos que reúne todas las condiciones de calidad y rigor científico requeridas para optar a su presentación como Trabajo de Fin de Máster, en el Máster de Biología Marina: Biodiversidad y Conservación de la Universidad de La Laguna, curso 2017-2019.

Y para que así conste y surta los efectos oportunos, firmamos el presente certificado,

En San Cristóbal de La Laguna, a 9 de septiembre de 2019

CLEMENTE MARTIN MARIA SABRINA - 78700248K

Firmado digitalmente por CLEMENTE MARTIN MARIA SABRINA - 78700248K
Fecha: 2019.09.09 16:01:04 +01'00'

Fdo: Dr. Sabrina Clemente Martín

MARRERO PEREZ JACOBO - 43819647R

Firmado digitalmente por MARRERO PEREZ JACOBO - 43819647R
Fecha: 2019.09.09 21:26:32 +01'00'

Fdo: Dr. Jacobo Marrero Pérez

Índice

Introducción 1
Material y Métodos 4
Áreas de estudio 4
Metodología de estudio 5
Experimento de caza 7
Análisis de datos 8
Análisis de densidad y comparativa entre áreas de estudio 8
Análisis de ácidos grasos 8
Análisis de las grabaciones de vídeo obtenidas 10
Resultados 10
General 10
Densidad de angelotes y comunidad de peces e invertebrados 11
Análisis de ácidos grasos de crías de *S. squatina* 17
Análisis del comportamiento de caza 18
Discusión 23
Conclusiones 28
Bibliografía 29
Agradecimientos 33

Resumen

Este trabajo estudia los factores bióticos que condicionan la presencia de crías de angelote (*Squatina squatina*) en diferentes áreas costeras de la isla de Tenerife. Para ello, se analizaron por un lado datos de densidad de crías y de la comunidad de peces e invertebrados en cinco playas distintas. Observándose que la comunidad de peces e invertebrados variaba dependiendo tanto de la playa como de la estación, existiendo una tendencia a que las playas con mayores abundancias de presas presentasen las mayores abundancias de crías de angelotes. Por otro lado, los análisis de ácidos grasos llevados a cabo mostraron diferencias significativas en la dieta de los angelotes de Abades frente a los biopsiados en otras playas. Esto parece confirmar que las crías de angelote son depredadores oportunistas, dependientes de la comunidad de presas donde se desarrollan durante los primeros meses de vida. Para finalizar, se analizaron 20 grabaciones para estudiar su comportamiento de caza, en la playa de las Teresitas, que permitieron corroborar a *Atherina presbyter* (Cuvier 1829) como la principal presa de las crías de *S. squatina*. Además, permitieron comprobar que existía una mayor tasa de ataque en otoño, observándose la ausencia de eventos de caza en invierno. La efectividad no se vio condicionada por la estación del año, aunque sí mostró ser dependiente de la distancia que existía entre las crías de angelote y las presas.

Palabras clave: *Squatina squatina*, Comportamiento de caza, Comunidades de peces e invertebrados, Estacionalidad, Playas de Tenerife.

Abstract

This study analyzes the biotic factors that determine the presence of angel shark pups (*Squatina squatina*) among different coastal areas of Tenerife island. Therefore, data about pups and the fish and invertebrate community densities of five different beaches have been studied. Fish and invertebrate community densities demonstrate to change between the different beaches and seasons, it was found a linkage between the locations with the highest prey densities and the highest pups densities. Furthermore, the fatty acids analysis revealed the existence of significant differences between the diet of the Abades angel sharks and the ones biopsied on another beaches. It seems to confirm that angel shark pups are opportunistic predators that depends on the prey community which they are growing with during the first months of their life. Finally, 20 hunting behavior recordings in Las Teresitas beach have been analyzed, it allowed to confirm *Atherina presbyter* (Cuvier 1829) as the main prey of *S. squatina* pups. As well as, they showed a higher attack rate in autumn, while no attacks where registered in winter. Effectiveness was not conditioned by seasons, but it showed to depends on the distance between the angel shark pup and the prey.

Keywords: *Squatina squatina*, Hunting behavior, Fish and invertebrate communities, Seasonality, Tenerife beaches.

Introducción

Muchas especies de tiburones son considerados depredadores de alto nivel trófico, que juegan un papel clave como agentes estabilizadores de los ecosistemas marinos a través de efectos de control ejercidos desde niveles altos de la cadena trófica (efecto "top-down") (Cortés, 1999; Bethea et al., 2007; Vogler et al., 2008; Stier et al., 2016; Barley et al., 2017). Así, cualquier cambio en sus abundancias supone un impacto importante en otros componentes del ecosistema (Libralato et al., 2006, Myers et al., 2007). Además, otros factores pueden modificar los hábitos alimenticios de estas especies clave y alterar, por procesos de cascada trófica, la estructura de los ecosistemas. Por ejemplo, se observan variaciones en la dieta de los tiburones en ecosistemas sobreexplotados por pesquerías (P. ej. Martinho et al., 2012) o debido a alteraciones en la disponibilidad de presas por efecto del cambio climático (P. ej. Skubel et al., 2018). Sin embargo, el rol de muchas especies de tiburones en el ecosistema marino sigue siendo poco conocido (Heithaus, 2004). Por ejemplo, investigaciones recientes han descubierto que el lanetón o cornuda tiburo (*Sphyrna tiburo*, Linnaeus 1758) no sólo puede consumir cantidades importantes de fanerógamas marinas (hasta el 62% de su contenido intestinal), sino que es capaz de digerirla activamente (Leigh et al., 2018), siendo la primera especie de tiburón omnívoro descubierta hasta la fecha.

Los niveles tróficos ("TL", del inglés "Trophic Level") son uno de los índices estandarizados más utilizados para clasificar los organismos de un ecosistema según el nivel que ocupan en la red trófica, variando entre: nivel 1 para los productores primarios y nivel 5 para depredadores de alto nivel trófico, como pueden ser los mamíferos marinos (Trites, 2001). Estudios llevados a cabo sobre la dieta y nivel trófico de varias especies de tiburones, muestran que éstos se equiparan a otros depredadores de alto nivel como son los mamíferos marinos (Cortés, 1999; Estrada et al., 2003; Domi et al., 2005; Torres et al., 2014). Así, especies como el tiburón blanco (*Cacharodon carcharias* Linnaeus 1758) o el marrajo *(Isurus oxyrhinchus*, Rainesque 1810*)*, con niveles tróficos (TL) de 4,5 y 4,3 respectivamente (Cortés, 1999), presentan niveles comparables a los que presentan el cachalote (*Physeter macrocephalus*, Linnaeus 1758) con TL=4,4 o los zifios (*Fam. Ziphiidae*) con TL=4,3 (Trites, 2001).

El angelote o tiburón ángel (*Squatina squatina*) es una de las 100 especies más amenazadas a nivel mundial (Morey et al., 2019), y cuya Familia *Squatinidae*, se considera la segunda familia de tiburones más amenazada (Dulvy et al., 2014). Posee un

nivel trófico de 4.1, lo que confirma a esta especie como un consumidor terciario (especies con TL igual o mayor que 4) (Cortés, 1999), comparables a los delfines de río (Superfamilia *Platanistoidea*) o la beluga (*Delphinapterus leucas*, Pallas 1776) y el narval (*Monodon monoceros*, Linnaeus 1758), todos con TL=4,1 (Trites, 2001). En estudios realizados en el Atlántico Noreste, *S. squatina* se alimenta de peces óseos como el tapaculo (*Bothus podas*, Delaroche 1809), la merluza (*Merlucius merlucius*, Linnaeus 1758), la breca (*Pagellus erythrinus*, Linnaeus 1758*), Citharus linguatula* (Linnaeus 1758) o el lenguado (*Solea solea*, Linnaeus 1758); de cefalópodos como el calamar (*Loligo vulgaris*, Lamarck 1798) o la sepia (*Sepia officinalis*, Linnaeus 1758); de crustáceos como *Geryon tridens* (Krøyer 1837) o *Dromia vulgaris* (Milne Edwards 1837); y de rayas (Compagno, 1984; Ellis et al., 1996; Compagno et al., 2005).

Se ha descrito al angelote como un depredador de emboscada. Esta estrategia de alimentación, que parece ser compartida por otros miembros de la familia como *Squatina californica* (Ayres 1859), se caracteriza porque los individuos permanecen a la espera enterrados o semienterrados, realizando ataques súbitos en los que protruyen sus mandíbulas al ponerse una presa a su alcance, favoreciendo la succión de éstas (Fouts y Nelson, 1999; Escobar-Sánchez, 2006). Fouts y Nelson (1999) demostraron en *S. californica* que los estímulos visuales jugaban un papel fundamental a la hora de desencadenar el ataque, y lograron provocar y filmar ataques sobre un modelo de presa artificial. Tanto Fouts y Nelson (1999) como Escobar-Sánchez (2006) sostienen además que *S. californica* realiza una selección de zonas de emboscada, prefiriendo enterrarse en aquellas áreas que aumentan las probabilidades de encuentro con presas, como pueden ser las interfases entre zonas arenosas y rocosas, o zonas con pendiente.

Recientemente las tres especies de angelote *Squatina squatina, Squatina oculata* (Bonaparte 1840) y *Squatina aculeata* (Cuvier 1829) presentes en aguas de Canarias han sido incluidas en la categoría de especie "En peligro de extinción" por la legislación española (BOE, 134 I 58611, 2019). No obstante, las islas Canarias parecen conservar poblaciones saludables de *S. squatina*, siendo quizás el último reducto donde aún se conservan de su distribución original (Brito, 2002; Narváez, 2012; Meyers et al., 2016).

En Gran Canaria, Narváez en 2012 realizó un estudio sobre el contenido estomacal de 323 angelotes adultos capturados de forma accidental por barcos de pesca artesanal, descubriendo que se trata de una especie mayoritariamente ictiófaga, donde su principal presa era la boga (*Boops boops*, Linneo 1758), seguida del roncador (*Pomadasys incisus*,

Bowdich 1825) y la chopa (*Spondyliosoma cantharus*, Linneo 1758). Además, se constató que, dentro del grupo de los cefalópodos, la sepia constituía una parte importante de su dieta, mientras que sólo apareció un crustáceo (*Processa canaliculata*, Leach 1815) en uno de los estómagos de los tiburones estudiados. Esta autora señala que la alimentación del angelote se lleva a cabo fundamentalmente por la noche, aunque también se le ha observado alimentándose esporádicamente durante el día (Narváez, 2012). Además, la alta proporción de estómagos vacíos y con distintos grados de digestión del alimento, sugieren que el angelote es un depredador intermitente (Narváez, 2012), como sucede con otras muchas especies de tiburones (P. ej. Wetherbee et al., 2012).

Aunque diferentes zonas de Canarias han sido propuestas como potenciales áreas de cría de angelotes (Narváez, 2012; Meyers et al., 2016), los únicos estudios donde se han registrado datos de densidad poblacional de angelotes (indiv./ha) y se han estimado sus abundancias son los realizados por Escánez et al. (2016) y Marrero et al. (2018) en la playa de las Teresitas (Tenerife), En estos estudios la finalidad de las estimas de abundancias de la especie era comprobar los tres criterios propuestos por Heupel et al. (2007) para poder considerar a un área de cría de tiburones como tal. La revisión llevada a cabo por dichos autores ofrece una definición unificada del concepto de criadero para elasmobranquios, que debe cumplir tres condiciones: (1) los juveniles deben encontrarse más fácilmente en estas áreas que en otras, (2) los juveniles tienden a permanecer en estas áreas o retornar a ellas, (3) el uso del área se mantiene a través de los años. Esta definición no ignora la importancia factores previamente descritos por otros autores, como son la abundancia de presas disponibles o el refugio frente a depredadores y permite distinguir entre: i) **parideros**, áreas donde las hembras paren o depositan los huevos, pero donde las crías no permanecen; ii) **corredores migratorios**, donde los juveniles se congregan para moverse de unas áreas a otras; y iii) **criaderos o áreas de cría**, donde los juveniles permanecen tras su nacimiento (pudiendo o no haber nacido en el área) durante largos periodos de tiempo durante su desarrollo, presumiblemente para aumentar su tasa de supervivencia (Heupel et al. 2007). Algunas especies de tiburones que utilizan áreas de cría donde se cumplen estos criterios son: el tiburón de puntas negras (*Carcharhinus limbatus*, Müller y Henle 1839) (Heupel y Hueter, 2002; Keeney et al., 2003; Heupel y Simpfendorfer, 2005a; Heupel y Simpfendorfer, 2005b), el tiburón limón (*Negaprion brevirostris*, Poey 1868) (Gruber et al., 2001) y la cornuda o tiburón martillo (*Sphyrna lewini*, Griffith y Smith 1834) (Lowe, 2002).

Escánez et al. (2016) y Marrero et al. (2018) demostraron que las crías de angelotes *S. squatina* permanecen durante meses en la playa de Las Teresitas, siendo más abundantes durante el verano y estimaron una densidad media anual de 34,67 ± 15,43 indiv./ha. Además, se confirmó que el uso del área por parte de los juveniles se mantiene a través de los años. Además de la playa de las Teresitas, Marrero et al. (2018) comprobaron los dos primeros criterios propuestos por Heupel et al. (2007) para considerar la localidad de Abades como una segunda área de cría en Tenerife, con una densidad media anual de 31,11 ± 25,24 indiv./ha (similar a la de las Teresitas) y comprobándose que los juveniles aumentan de talla en la zona. Tras estos descubrimientos, se abre la posibilidad de investigar las relaciones tróficas y necesidades ecológicas de *S. squatina* en las primeras etapas de su ciclo de vida, en el entorno de estas áreas de cría. Toda esta información es clave para proponer planes de gestión basados en áreas esenciales para la conservación de esta especie, que ayuden a prevenir el actual declive generalizado que sufren las poblaciones de angelote a nivel mundial.

Material y Métodos

Áreas de estudio

Este estudio se llevó a cabo en cinco zonas escogidas de la isla de Tenerife, donde se sospechaba o se tenía constancia que había crías de angelotes (*Squatina squatina*): (1) la playa de Las Teresitas (28°30′23″N 16°11′71″O), (2) El Puertito de Güímar (28°17′39″N 16°22′24″O), (3) El Porís de Abona (28°09′09″N 16°25′54″O), (4) Abades (28°08′31″N 16°26′12″O) y (5) la playa de Las Vistas (28°03′00″N 16°43′21″O) (Fig. 1). Todas ellas son zonas que se caracterizan por tener fondos arenosos o arenosos-rocosos, donde el baño es una actividad que se realiza habitualmente. Las Teresitas es la única área de cría demostrada hasta la fecha, dónde se ha observado a las crías de angelote alimentándose regularmente; los experimentos de caza (ver punto más abajo) se realizaron sólo en esa playa. Durante todo el periodo de estudio, se recogieron datos sobre variaciones de la temperatura del mar utilizando sensores de temperatura y luminosidad de registro continuo tipo HOBO, aunque no se pudieron recuperar todos.

Figura 1. Localización de las playas estudiadas a lo largo de la isla de Tenerife (Google Earth).

Metodología de estudio

Entre febrero de 2017 y mayo del 2019, se llevaron a cabo muestreos submarinos utilizando la metodología de transectos lineares de ancho fijo para censos de peces e invertebrados (Brock 1954; Branden et al. 1986; Caldwell et al. 2016). Para evitar cometer errores en la estima del número de angelotes, todos estos trabajos se realizaron durante la noche, cuando es más sencillo localizar los animales (Escánez et al 2016). Durante cada sesión de muestreo, se realizaron 4 réplicas de transectos (siempre que fue posible) de 50 m de longitud, donde una pareja de buceadores buscaba visualmente a los angelotes, cubriendo anchos de banda de 5 m a cada lado de la línea del transecto (500 m^2 en total). Además, se tomaron datos de otras especies avistadas durante la realización de los transectos, que pudieran constituir parte de la dieta del angelote, ser posibles depredadores o competidores.

Previo a la realización de los muestreos, uno de los investigadores se encargaba de fijar en la arena los límites de una cinta métrica con ayuda de piquetas, escogiendo un área al azar dentro de las distintas áreas de estudio. Para registrar el recorrido de cada uno de los transectos realizados, antes de comenzar el muestreo, se encendía un GPS que iba posicionado sobre una boya que arrastraba uno de los investigadores. Al avistar un angelote, uno de los investigadores se encargaba de registrar su posición en el GPS, recogiéndose datos de la medida estimada del angelote (longitud total, cm) y el

comportamiento del animal al principio del avistamiento (nadando, enterrado, semienterrado o alimentándose). Una vez tomados esos datos básicos y siempre que fue posible, se capturaron los animales por buceadores previamente entrenados, utilizando una red de mano circular que se situaba sobre los animales (Fig. 2.A) y que se utilizó para transportar a los diferentes individuos hasta una cubeta reglada con agua. Ésta se utiliza para transportar a los individuos a una estación de tierra situada en la propia arena de la playa o en las cercanías (Fig. 2.B). Una vez en la estación de tierra, un segundo equipo de investigadores procedía a medir, pesar y determinar el sexo de cada uno de los angelotes capturados. Además, se tomaron pequeñas muestras de tejido de la punta de la aleta caudal para análisis de ácidos grasos (Fig. 2.D). Para la correcta identificación de cada uno de los individuos capturados, se colocaron chips subcutáneos en la aleta pectoral izquierda de los juveniles, para evitar así realizar punciones cerca de la columna vertebral de los animales (Fig. 2.C).

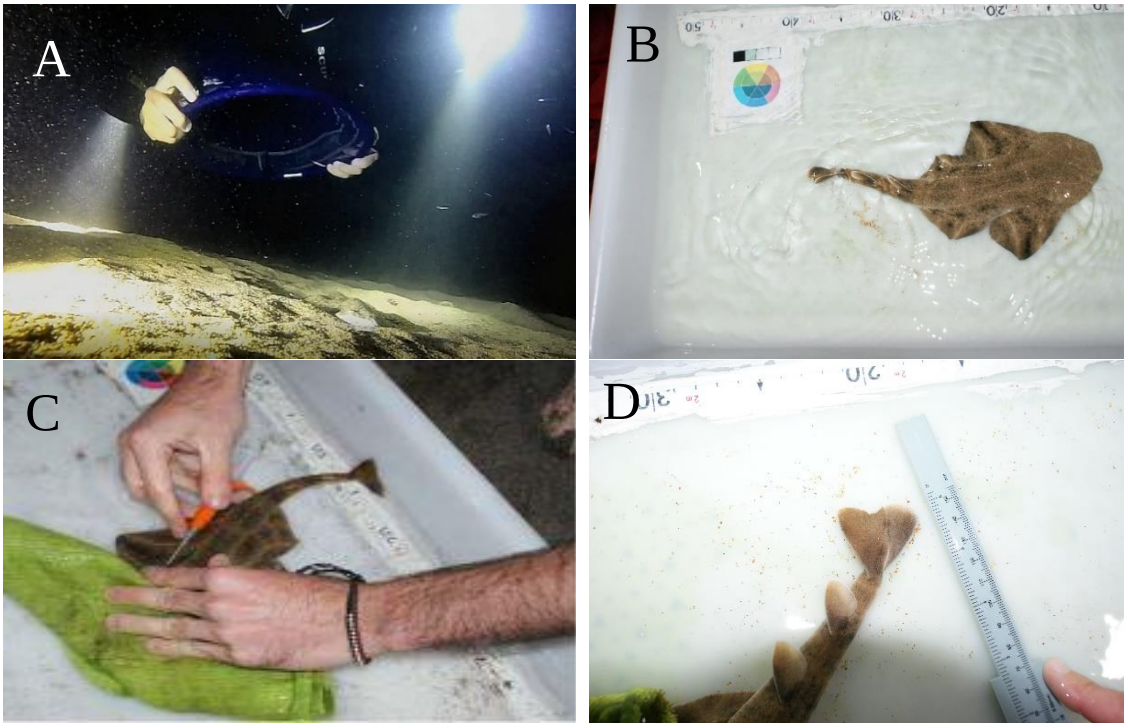

Figura 2. Metodología de estudio. (A) Red de mano circular que se utiliza para la captura de las crías de angelote en el medio. (B) Juvenil de angelote *Squatina squatina* en la bandeja reglada con agua, el patrón de colores que puede verse en la parte superior se utiliza para análisis de fotoidentificación de los individuos (no realizados en este estudio). (C) Momento de la colocación del chip subcutáneo a uno de los animales capturados. El paño verde que puede verse en la fotografía se utiliza para taparle los ojos a los animales y que estén más tranquilos durante el proceso. (D) Fotografía de la zona de la aleta caudal biopsiada tras la toma de tejido.

Todos estos trabajos se realizaron por personal cualificado y siguiendo todos los protocolos éticos de experimentación animal que se recogen en el RD 53/2013, con permiso otorgado a Asociación Tonina por el Ministerio para la Transición Ecológica Ref: SGPM/bdm/autspp/04/2019.

Experimento de caza

Para obtener datos concretos sobre las presas usuales sobre las que depreda el angelote en sus zonas de cría, calcular la tasa de ataques por minuto y la tasa de éxito, e investigar si existían diferencias estacionales en su comportamiento de caza, se realizaron grabaciones nocturnas de 10 a 15 minutos de juveniles de angelotes en la playa de Las Teresitas. Para ello, a cada lado de cada cría de *S. squatina* avistada, en cruz con el largo del cuerpo del animal, se situaba un sistema constituido por: 1) un tubo de PVC con una cámara GoPro Hero 3 situada a 10 cm sobre la arena, enfocando hacia el angelote y con un foco "dolphin ARTEK" de 460 lúmenes con un filtro de luz roja; 2) un tubo calibrado con marcas reconocibles situadas a 10 cm entre ellas. Los dos tubos se colocaban siempre separados una distancia de 1 m entre sí, dejando al angelote a unos 50 centímetros de cada uno de los tubos (Fig. 3). Tras la colocación y puesta en marcha de la cámara, la zona era abandonada por los buceadores para minimizar las interferencias sobre el comportamiento natural de caza de los animales.

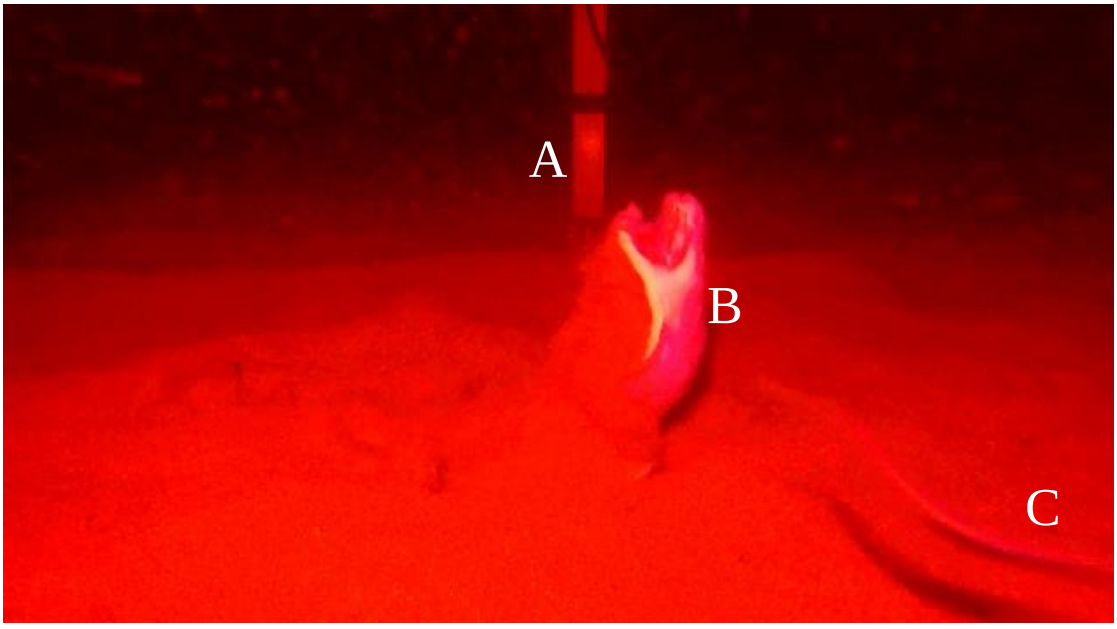

Figura 3. Fotograma de la filmación de un ataque de un individuo juvenil de *Squatina squatina*. (A) Marca de referencia, (B) juvenil de angelote, con código: 24102017(1), (C) Guelde (*Atherina presbyter*) escapando del ataque fallido.

Análisis de datos

Análisis de densidad y comparativa entre áreas de estudio

La densidad (nº de individuos/hectárea) fue calculada tanto para las crías de angelote, como para las especies más características de la comunidad y que se sospechaba podían formar parte de su dieta y/o ser posibles competidores o depredadores.

Análisis estadístico

Para investigar si existían diferencias en la densidad de juveniles de angelotes en cada una de las playas investigadas (Las Teresitas, El Puertito, El Porís, Abades o Las Vistas) y dentro de cada una de éstas en función de la estación (invierno, primavera, verano u otoño), se realizaron pruebas no paramétricas de Kruskal Wallis independientes utilizando el software Matlab Vers. 2014a (*TheMathworks, inc*), estableciéndose el nivel de significación en 0,01. Cuando fue necesario se realizaron análisis *a posteriori* utilizando un test de Dunn-Sidak.

Para investigar si existían diferencias en la densidad de la comunidad de peces e invertebrados para las distintas áreas de estudio, se llevo a cabo un análisis de PERMANOVA, con distancias de Bray-Curtis y 10000 permutaciones, utilizando el programa PRIMER 6 & PERMANOVA+ (Anderson, 2001). Para ello se utilizó un diseño ortogonal de dos vías con los factores fijos: "playa" (4 niveles) y "estaciones" (3 niveles: invierno, otoño y verano). En los casos en los que se obtuvo un efecto significativo del factor, se utilizaron análisis *a posteriori* dos a dos ejecutados por permutaciones (Anderson, 2001). Por último, se utilizó un análisis de porcentaje de similaridad (SIMPER) (Clarke, 1993) para identificar las especies que contribuyeron a la similitud dentro de los datos agrupados por playas y estaciones. Se estableció el nivel de significación en este caso en 0,05.

Análisis de ácidos grasos

A todas las muestras de las biopsias obtenidas se le determinó la humedad mediante el desecado a 110ºC hasta alcanzar peso constante, siguiendo los métodos oficiales de la Asociación de Química Analítica (AOAC, 2006).

La extracción de lípidos se realizó siguiendo el método modificado de Christie (1982) y el contenido lipídico fue determinado gravimétricamente tras una extracción con Cloroformo/metanol (2:1), utilizando como antioxidante Butilhidroxitolueno (BHT). Después de efectuar los lavados en cloroformo-metanol, las muestras se hacen reaccionar con sales (KCL) con objeto de asegurar que la muestra no contiene agua, y tras

centrifugar, se retira el sobrenadante que contiene los posibles restos que pudieran quedar. Seguidamente, se evapora en nitrógeno y se deseca al vacío para eliminar los restos del solvente. Este tratamiento permite cuantificar el extracto seco del lípido total (mg de lípido/mg de muestra). Una vez extraídos y pesados, los lípidos se resuspenden en concentraciones conocidas de cloroformo-metanol y BHT, son sellados en atmósfera de nitrógeno para minimizar los riesgos de la oxidación y conservados en botes de vidrio a -20 ºC y en oscuridad para evitar la fotooxidación.

Los ácidos grasos fueron obtenidos por transmetilazión por catálisis ácida de los lípidos totales (Christie, 1982). Este tratamiento permite separar las cadenas de ácidos grasos de las diferentes moléculas a los que están unidas, a la vez que se metilan haciéndose volátiles, pudiendo de esta forma ser inyectadas en el cromatógrafo de gases. Para ello, se colocó el lípido, previamente evaporado en nitrógeno, en una disolución de tolueno/metanol-sulfúrico, donde el metanol actúa como agente metilante y el tolueno actúa rompiendo los enlaces de las cadenas de ácidos grasos de las distintas moléculas. Para purificar la muestra se usó una cromatografía en capa fina (TLC), con lo que se obtuvo, después de la eliminación del agente de tinción, una muestra de ésteres metílicos de ácidos grasos (FAMES) que se disolvieron en hexano. Tras la purificación, los esteres metílicos de los ácidos grasos fueron identificados y cuantificados mediante Cromatografía de gases (GC-ULTRA TRACE; ThermoScientific) usando como estándar interno el ácido nonadecanoico (19:0). La identidad de los picos fue verificada mediante un equipo gases-masas (DSQII; ThermoScientific).

Los perfiles de ácidos grasos (FAs) fueron expresados en forma de proporciones relativas de cada clase lipídica. Los datos fueron normalizados utilizando la transformación del arco seno, recomendada para datos de proporción (McDonald, 2009). Para investigar si existían diferencias entre los diferentes angelotes analizados, se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) de los datos transformados. Este tipo de análisis no permite la comparativa estadística, aunque permite la representación visual de la dispersión de los datos, de forma que se pueden buscar patrones de asociación. Para la comparativa estadística, se usó un análisis multivariante de la varianza no paramétrico basado en permutaciones (PERMANOVA), con distancias euclídeas de los datos transformados. Para analizar posibles diferencias entre zonas de estudio, se usaron diseños ortogonales con 10000 permutaciones, en las que se consideró como factor fijo la “Playa” (3 niveles). Se estableció el nivel de significación a 0,05. Cuando fue necesario,

se realizaron comparaciones por pares *a posteriori* usando permutaciones (Anderson, 2001, 2005; Anderson y Ter Braak, 2003). Todos estos análisis se llevaron a cabo utilizando el programa PRIMER 6 & PERMANOVA+ (Anderson, 2001).

Análisis de las grabaciones de vídeo obtenidas

Para minimizar el posible efecto que pudieran tener los buceadores en el comportamiento natural de caza del angelote, de los vídeos originales fueron eliminados los minutos iniciales y finales, correspondientes al montaje y recogida del sistema de grabación, obteniéndose segmentos analizables de entre 10 y 15 minutos. Se realizó un análisis visual de estos vídeos, realizándose un muestro de barrido a intervalos regulares de 15 segundos, en los que se registraba: (a) nº de peces en un volumen de 1 m^3 alrededor del angelote, (b) la distancia del pez más cercano a la cabeza del angelote.

Si se observaba un ataque de angelote, siguiendo la metodología de muestreo focal e indistintamente del tiempo en el que este se producía, se registraban también datos acerca del nº de peces alrededor y distancia al pez que atacaba. Para poder determinar si el ataque acababa en éxito o no, se visualizaron los vídeos a cámara lenta. Para el cálculo de distancias se empleó el software ImageJ (Schindelin et al. 2012), utilizando la referencia proporcionada por el complejo de referencia situado al final de la imagen (Figura. 3.A).

La tasa de ataques se determinó como el número de ataques que realizaban las crías de angelote en función del tiempo (Nº de ataques/minuto) y la tasa de éxito como el número de ataques que acababan en éxito en función del número de ataques totales realizados (Nº de éxitos/Nº de ataques realizados).

Análisis estadístico

Para estudiar la evolución de los ataques de angelote a lo largo del tiempo, en relación al número de presas a su alrededor (Nº peces/1 m^3) y a la distancia a la que se encontrara la presa más cercana a la boca del angelote, se llevó a cabo un ajuste de los datos mediante regresión local ponderada (Locally weighted Smoothing Quadratic Regression), utilizando la distancia de la presa más cercana como factor de peso, por ser el que mejor se ajustaba a la variación temporal que se observaba en los datos.

Resultados

General

Se analizaron un total de 29 días de trabajo, realizados entre el 3 de febrero de 2017 y el 23 de mayo de 2019, en las cinco playas objeto del estudio, durante los que se

realizaron un total de 82 transectos de ancho fijo. Fueron avistados un total de 65 juveniles de angelotes (*Squatina squatina*) dentro de transecto y otros 16 fuera (Tabla 1). En las playas de Las Vistas y Abades, fueron avistadas también dos hembras adultas, que parecían estar preñadas (150 y 120 cm de longitud total respectivamente), y en Abades fueron avistados dos machos adultos de 150 y 110 cm.

De los 81 juveniles avistados, 57 pudieron ser capturados y fueron transportados a la mesa de trabajo, marcándose un total de 54 individuos con chips subcutáneos, en caso de que no poseyeran un chip previo. Las tallas medias calculadas, para aquellas áreas donde se pudieron capturar más de 1 juvenil de angelote (Tabla 1), fueron de: 29,07 ± 3,72 cm, 28,29 ± 3.2 cm y 28,43 ± 1.99 cm; para las Teresitas, Abades y El Puertito de Güimar, respectivamente.

Además, se obtuvieron un total de 20 grabaciones de comportamiento de caza de juveniles de *S. Squatina* en la playa de Las Teresitas (Tabla 1).

Tabla 1. Resumen del esfuerzo realizado y datos recogidos en las diferentes localidades de estudio.

Localidad	Días de muestreo	Número de transectos realizados	Número de crías dentro de transecto	Número de crías totales	Número de crías capturadas	Número de crías marcadas	Graba. Comp. de caza
Las Teresitas	12	34	44	63	42	39	20
Abades	4	8	9	7	7	7	0
El Puertito de Güimar	4	14	7	7	7	7	0
El Porís	4	13	1	1	0	0	0
Las Vistas	4	13	4	3	1	1	0
Total	28	82	65	81	57	54	0

Densidad de angelotes y comunidad de peces e invertebrados

La densidad de angelotes en la playa de las Teresitas presentó los valores máximos, con un valor medio de 25,56 ± 17,60 indiv./ha, seguida de la playa de Abades (23,33 ± 25.82 indiv./ha) y el Puertito de Güimar (11,25 ± 13.15 indiv./ha). Las playas de Las Vistas, con 5,83 ± 6.78 indiv./ha y El Poris, con 1,25 ± 2.50 indiv./ha, presentaron los valores más bajos (Fig. 4). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en la densidad de angelotes para las diferentes playas (test de Kruskal-Wallis, p=0,056), ni dentro de éstas para las diferentes estaciones (test de Kruskal-Wallis, p=0,821 para Las

Teresitas; p=0,505 para El Puertito; p=0,206 para El Poris; p=0,886 para Abades y p=0,840 para Las Vistas) (Fig. 4 y Fig. 5).

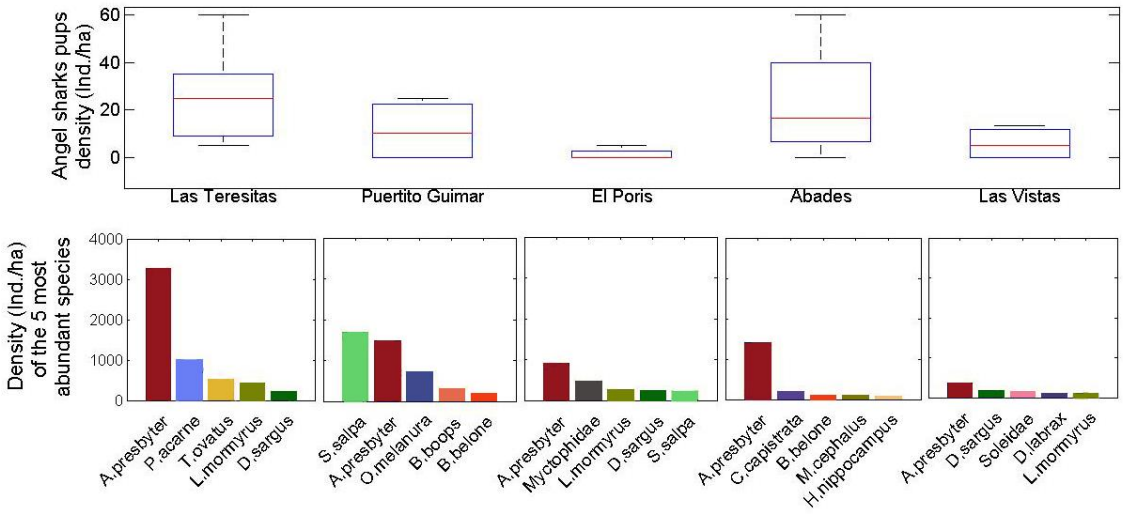

Figura 4: Densidad de crías de angelotes (*S. squatina*) y de sus potenciales presas en cada una de las playas investigadas. Panel superior: Diagrama de cajas que muestran la densidad estimada de *S. squatina* para todos los muestreos realizados en cada una de las playas, mostrando el percentil 25, 50 (media) y 75 (líneas arriba, centro y debajo de la caja). Los bigotes señalan los datos más bajos y más altos entre el rango intercuartil de 1,5 ("Inter-quartile range, IQR"). **Panel inferior:** Densidad de las 5 especies más abundantes de presas potenciales del angelote, promediando los datos obtenidos en todos los muestreos, para cada una de las playas investigadas.

La densidad media de la comunidad de peces e invertebrados, también presentó los mayores valores en las Teresitas, con un valor medio de 1062 ± 2294 indiv./ha, siendo también la playa que presentó una mayor riqueza de especies avistadas (21 especies diferentes). Siguieron a ésta: el Puertito de Güimar, con densidades medias de 669 ± 1347 indiv./ha y riqueza=17 especies; Abades, con 399 ± 745 indiv./ha y riqueza=12; El Porís, con 305 ± 894 indiv./ha y riqueza=17; y Las Vistas, con densidades medias de 160 ± 261 indiv./ha y riqueza=9 (Fig. 4 y Fig.5).

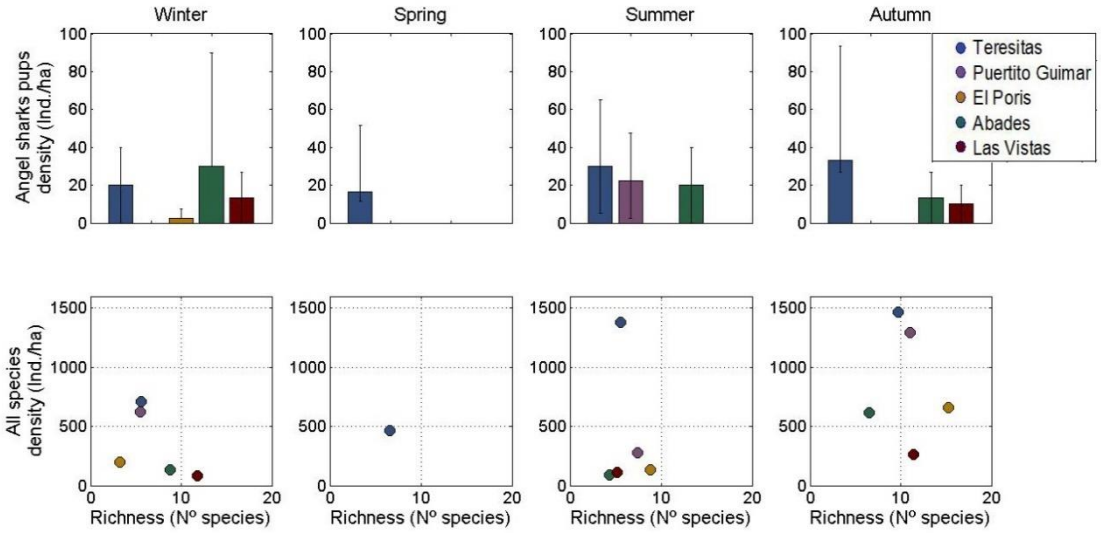

Figura 5: Variación en la densidad de angelotes, y en la densidad total y riqueza de especies por estación, para cada una de las playas investigadas. Panel superior: Densidad de juveniles de angelotes encontradas en cada una de las playas investigadas por estación. **Panel inferior:** Densidad total de especies (excluyendo los angelotes) y riqueza (número de especies) encontradas por estación en cada una de las playas investigadas. Nótese que, en primavera, debido a condiciones climáticas adversas, sólo se pudo muestrear en la playa de Las Teresitas. Para el resto de las estaciones se pudo muestrear en todas las playas, aunque no siempre se encontraron crías de angelotes en ellas.

Al analizar los resultados de la comunidad de peces e invertebrados de todos los muestreos para las distintas estaciones analizadas, se observó una interacción significativa de los factores "playa x estación", de forma que las comunidades de estos organismos variaron con la estación del año de forma diferente en las distintas playas analizadas. (Fig. 6 y Tabla 2).

Tabla 2. Resultados del análisis de PERMANOVA de la densidad de peces e invertebrados que conformaban la comunidad, en las distintas playas analizadas y según la estación del año. Los resultados significativos están señalados con un asterisco.

Factor	gl	SC	MC	Pseudo-F	p(perm)
Playa	4	21978	5494,5	4,3312	0,0001*
Estación	3	11489	3829,5	3,0187	0,0001*
playa x estación	8	19747	2468,4	1,9458	0,0013*
Res	62	78652	1268,6		
Total	77	1,37E+05			

Los análisis *a posteriori* de la interacción significativa "playa x estación" revelaron diferencias significativas entre las comunidades de Las Teresitas respecto Abades y Las Vistas y entre Abades y El Porís durante el invierno (Tabla 3). Durante el

verano se encontraron diferencias significativas entre la comunidad de Las Teresitas respecto a todas las otras playas y entre El Porís y el Puertito de Güimar (Tabla 3), durante el otoño ninguna localidad presentó diferencias significativas frente al resto de playas analizadas (Tabla 3).

Tabla 3. Resultados de las comparaciones dos a dos para la interacción "Playa x Estación" obtenido en el PERMANOVA de la densidad de peces e invertebrados que conformaban la comunidad de las distintas localidades analizadas. Los resultados significativos están señalados con un asterisco.

Dentro del nivel "Invierno" del factor "Estación"		
Grupos	**t**	**P(Monte Carlo)**
Poris, Teresitas	1,003	0,3881
Poris, Las Vistas	1,2914	0,194
Poris, Puertito	1,2502	0,2074
Poris, Abades	1.9189	0,0387*
Teresitas, Las Vistas	2,0037	0,0284*
Teresitas, Puertito	1.4089	0,1559
Teresitas, Abades	2,6701	0,0204*
Las Vistas, Puertito	1,1842	0,272
Las Vistas, Abades	1,9476	0,0712
Puertito, Abades	1,6635	0,0899
Dentro del nivel "Verano" del factor "Estación"		
Grupos	t	**P(Monte Carlo)**
Poris, Teresitas	2.2778	0.0037*
Poris, Las Vistas	1.4306	0.101
Poris, Puertito	1.6372	0.0397*
Poris, Abades	0.9559	0.4652
Teresitas, Las Vistas	2.6418	0.0009*
Teresitas, Puertito	2.5039	0.0028*
Teresitas, Abades	2.2248	0.0151*
Las Vistas, Puertito	1.3159	0.1737
Las Vistas, Abades	0.77949	0.62
Puertito, Abades	1.063	0.358
Dentro del nivel "Otoño" del factor "Estación"		
Grupos	**t**	**P(Monte Carlo)**
Poris, Teresitas	1.4977	0.0911
Poris, Las Vistas	1.396	0.1523
Poris, Puertito	1.3037	0.204
Poris, Abades	1.6451	0.1026
Teresitas, Las Vistas	1.5683	0.0642

Teresitas, Puertito	0.80423	0.5975
Teresitas, Abades	1.0892	0.3065
Las Vistas, Puertito	1.5022	0.1101
Las Vistas, Abades	1.3187	0.2116
Puertito, Abades	1.2254	0.2321

La variabilidad de la densidad de peces e invertebrados según las distintas playas y en función de la estación del año, se puede observar en el gráfico de ordenación multidimensional MDS (Fig. 6). A pesar de existir un importante grado de solapamiento entre los muestreos realizados en las diferentes playas estudiadas, se observa cierta separación entre las distintas localidades, especialmente en los muestreos de Las Vistas y El Porís. Las comunidades registradas en las playas de Las Vistas y Abades tienden a ser las más heterogéneas, mientras que las comunidades encontradas en las otras playas tienden a agruparse.

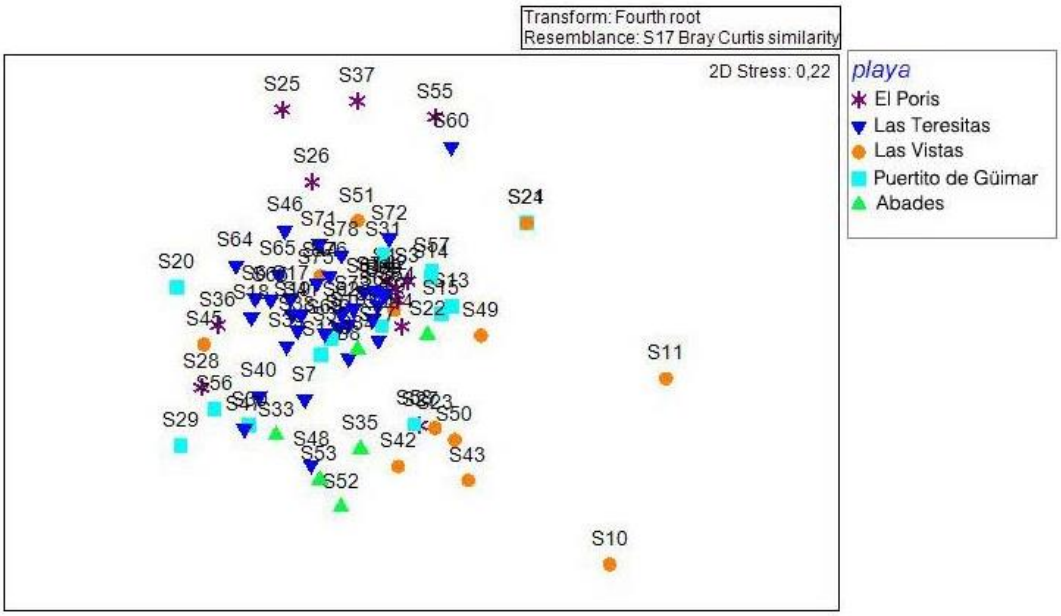

Figura 6: Gráfico de ordenación del análisis MDS de las comunidades de peces e invertebrados encontrados en las diversas playas estudiadas, en base a su densidad. Nótese como la comunidad de Las Vistas y Abades tienden a ser las más heterogéneas, mientras que las comunidades encontradas en las otras playas tienden a agruparse.

El análisis de porcentaje de similaridad (SIMPER) permitió reconocer los taxones más representativos de cada playa, observándose que las especies que más contribuyen a la variabilidad dentro de cada área son: el guelde (*Atherina presbyter*) y la herrera

(*Lithognathus mormyrus*, Linnaeus 1758). La única zona en el que estas dos especies no dominaron la comunidad fue la playa de Las Vistas, donde se mantuvo *A. presbyter* como la especie más abundante a lo largo del año, pero tras ella aparecieron el congrio de arena (*Ariosoma balearicum*, Delaroche 1809), la mantelina (*Gymnura altavela*, Linnaeus 1758) y la lubina (*Dicentrarchus labrax*, Linnaeus 1758), en ese orden de importancia. Un resumen de los valores de importancia de cada especie para las distintas playas analizadas puede verse en la Tabla 4.

Tabla 4. Resultados del análisis SIMPER que muestran la importancia relativa y acumulada de las especies más abundantes dentro de cada comunidad para cada una de las playas investigadas. Sim: similaridad media de los muestreos

Factor Playa

Especie	Contribución de cada especie (%)	Contribución acumulada (%)
EL PORIS (Sim: 35.66%)		
L. mormyrus	51.25	51.25
A. presbyter	35.77	87.02
***Diplodus sargus* (Linnaeus 1758)**	7.78	94.80
LAS TERESITAS (Sim: 58.22%)		
A. presbyter	71.43	71.43
L. mormyrus	24.26	95.69
LAS VISTAS (Sim: 26.67%)		
A. presbyter	41.14	41.14
A. balearicum	26.45	67.59
G. altavela	12.50	80.09
D. labrax	7.96	88.05
L. mormyrus	7.05	95.09
PUERTITO DE GÜIMAR (Sim: 44.69%)		
A. presbyter	55.97	55.97
L. mormyrus	34.33	90.29
ABADES (Sim: 58.47%)		
A. presbyter	76.01	76.021

L. mormyrus	6.80	82.81
Mugil cephalus **(Linnaeus 1758)**	5.08	87.89
Belone Belone **(Linnaeus 1761)**	5.08	92.97

Análisis de ácidos grasos de crías de *S. squatina*

Sólo se pudieron analizar 8 muestras de todas las biopsias realizadas a los juveniles de angelote en las diversas playas: 3 de Abades, 3 de Las Teresitas y 2 de El Puertito de Güimar. El análisis de PCA realizado mostró que parecen existir diferencias en cuanto a ácidos grasos entre las muestras obtenidas en Abades, frente a Las Teresitas y El Puertito de Güimar (Fig. 7), siendo los ácidos grasos que más contribuyen a esta variabilidad: 16:0, 18:0, 16:1, 20:2n-6, 20:5n-6 y 20:4n-6 (Fig. 7). El análisis de PERMANOVA realizado confirma que existen diferencias significativas en los porcentajes de ácidos grasos registrados en los individuos estudiados de las diferentes playas (Tabla 5).

Tabla 5. Resultados del análisis de PERMANOVA del porcentaje de ácidos grasos encontrados en las biopsias de los juveniles de angelote según las distintas playas analizadas. Los resultados significativos están señalados con un asterisco.

Factor	gl	SC	MC	Pseudo-F	p(perm)
Playa	2	481,21	240,61	5,7883	0,0156*
Residual	5	207,84	41,568		
Total	7	689,05			

Los análisis *a posteriori* revelaron que estas diferencias se daban tanto entre los juveniles de angelotes de Las Teresitas y de Abades, como entre los de Abades y los de El Puertito, no existiendo diferencias entre los individuos estudiados en Las Teresitas y en El Puertito (Tabla 6).

Tabla 6. Resultados de las comparaciones dos a dos de los niveles del factor significativo "playa" en el PERMANOVA del porcentaje de ácidos grasos presentes en los angelotes capturados en cada una de las distintas playas. Los resultados significativos están señalados con un asterisco

Grupos	t	p(perm)	P(Monte Carlo)
Abades, Teresitas	2,4337		0,027*
Abades, Puertito	3,0797		0,0197*
Teresitas, Puertito	1,0662		0,3659

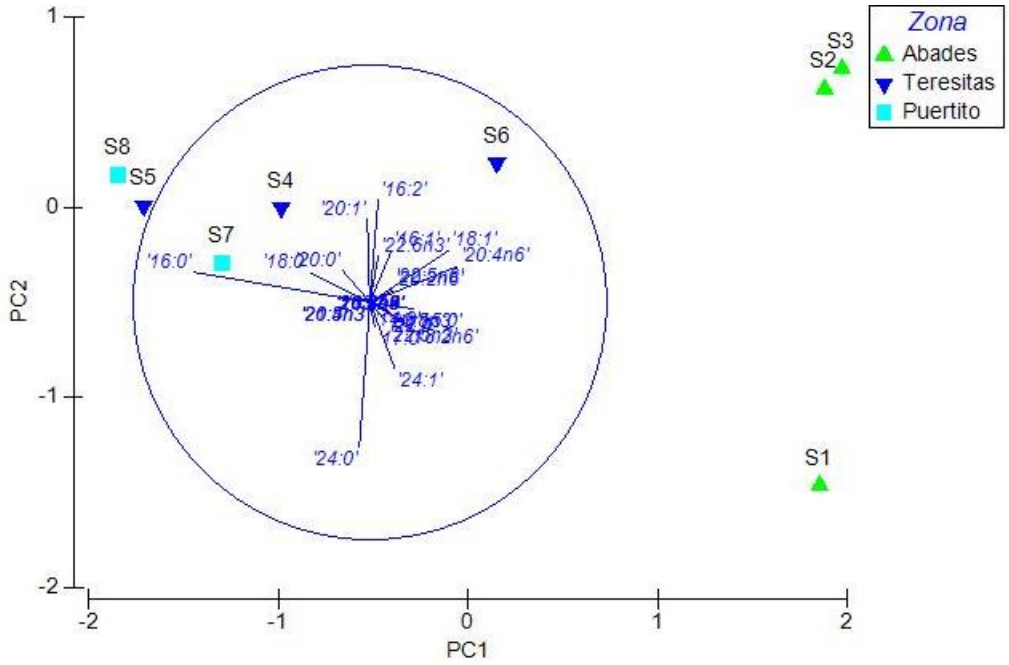

Figura 7. Análisis de componentes principales del porcentaje de ácidos grasos de las crías de angelote en distintas zonas de Tenerife. Nótese la separación entre los individuos capturados en Abades frente a los capturados en Las Teresitas o el El Puertito de Güimar.

Análisis del comportamiento de caza

Se analizaron un total de 20 grabaciones de comportamiento de caza de *S. squatina* (Tabla 4), correspondientes a individuos diferentes, de las cuales 4 fueron tomadas en otoño, 7 en invierno y 9 en primavera. No pudieron obtenerse grabaciones en verano. De estos individuos, sólo 8 atacaron, realizando 4 de ellos algún ataque con éxito. En todos los ataques grabados la presa fue *A. presbyter*, con la única excepción de un ataque (realizado por la cría con código: 23052019_3) donde el objetivo del ataque no entró en el plano de grabación. La efectividad de caza de los individuos varió entre el 40-60% para aquellos en los que realizaron varios ataques, acabando un 42% del total de los ataques filmados en éxito. La distancia a las presas en el momento del inicio del ataque varió entre los 2.61 y los 13.76 cm, hallándose las presas a una distancia media de 7.14 ± 3.75 cm en el momento del ataque. Invierno fue la estación durante la cual la disponibilidad de presas potenciales fue menor dándose un promedio de 0.57 ± 0.41 indiv./m^3 alrededor de los angelotes y a una distancia media de 26.5±6.5 cm, aun así, ninguno de los animales grabados en esta estación realizó ataque alguno, aun cuando presentaban presas en sus alrededores y a distancias dentro del rango de ataque (Fig. 8).

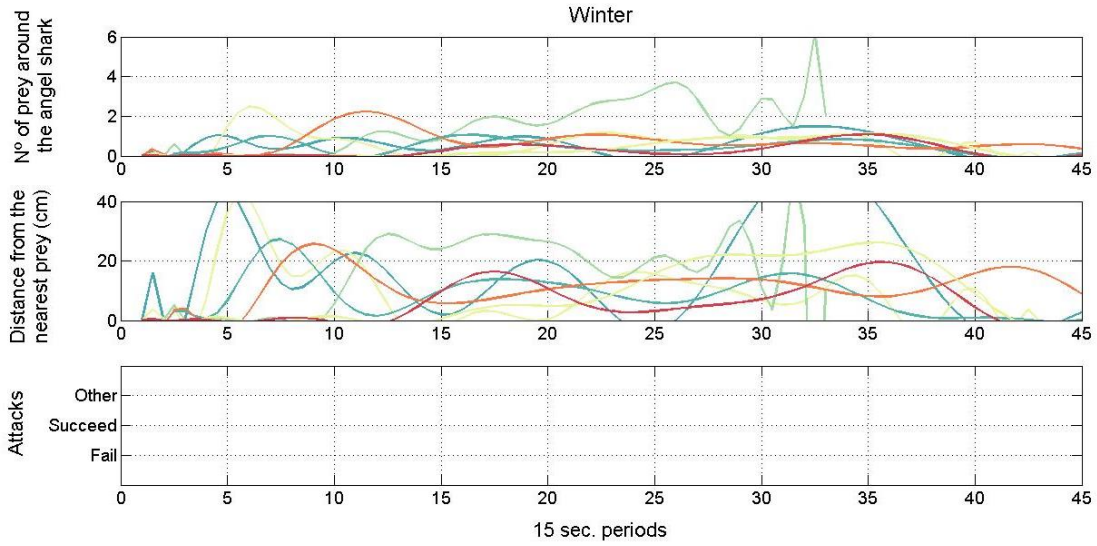

Figura 8: Relación entre la cantidad de presas, la distancia de la presa más cercana al angelote y el momento de cada uno de los ataques durante las grabaciones llevadas a cabo en invierno. Cada color representa a un individuo. **Panel superior**: Interpolación polinómica de los resultados obtenidos durante los conteos de gueldes (1m x 1m) alrededor de las crías de angelotes, en periodos de 15 seg. **Panel medio:** Interpolación polinómica de las distancias de la presa más cercana, medidos en relación a la cabeza del angelote, también en periodos de 15 seg. **Panel inferior.** Momentos de ataque de los angelotes en relación a si tuvieron éxito o no. Nótese que aunque los angelotes tuvieron presas en sus cercanías en varios momentos a lo largo de las grabaciones, ninguno de ellos atacó.

Durante la primavera, fueron grabados varios ataques realizados sobre poliquetos de la familia *Nereididae* en fase epítoca, en donde las crías de angelote siempre escupían al poliqueto tras capturarlo. El número medio de presas potenciales próximas al angelote fue 0.87 ± 0.98 indiv./m^3 dándose a una distancia media de 30.3 ± 6.9 cm (Fig. 9).

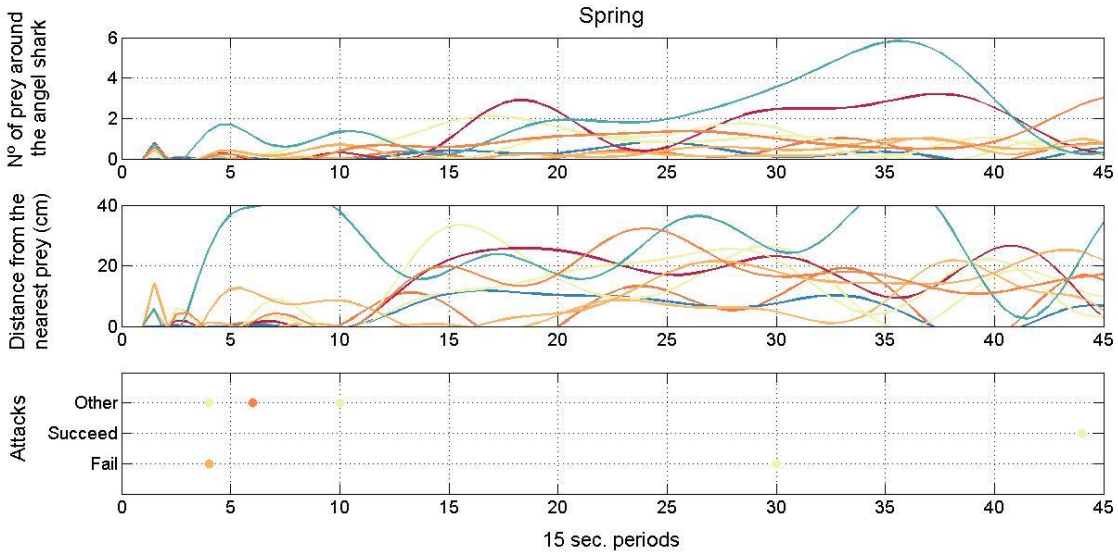

Figura 9: Relación entre la cantidad de presas, la distancia de la presa más cercana al angelote y el momento de cada uno de los ataques durante las grabaciones llevadas a cabo en primavera. Cada color representa a un individuo. **Panel superior**: Interpolación polinómica de los resultados obtenidos durante los conteos de gueldes (1m x 1m) alrededor de las crías de angelotes, en periodos de 15 seg. **Panel medio:** Interpolación polinómica de las distancias de

la presa más cercana, medidos en relación a la cabeza del angelote, en periodos de 15 seg. **Panel inferior.** Momentos de ataque de los angelotes en relación a si tuvieron éxito o no. Nótese que tres de los ataques realizados, corresponden con los momentos en los que los angelotes atacaban a poliquetos de la familia *Nereididae* en fase epítoca, y que posteriormente escupían.

Los diferentes juveniles estudiados mostraron las mayores tasas de ataque y éxito durante el otoño, aun cuando la cantidad de presas disponibles en sus cercanías, 0.9 ± 0.58 indiv./m^3, apenas aumenta respecto a la encontrada en primavera, mientras que la distancia de estas respecto al angelote sí se mostró mucho menor a la encontrada durante otras épocas del año, 17.5 ± 4.6 cm (Fig. 10 y Fig.11).

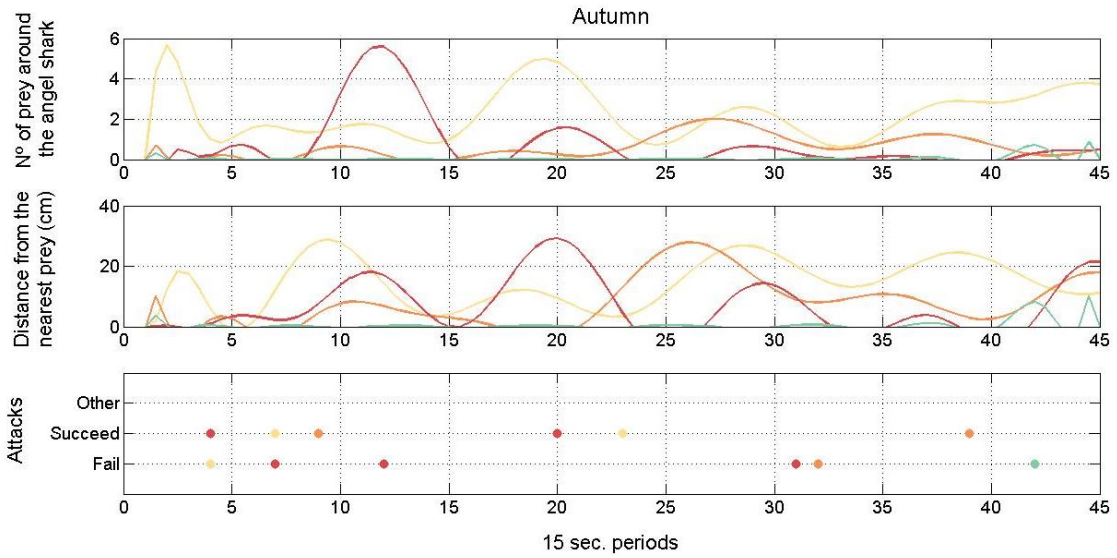

Figura 10: Relación entre la cantidad de presas, la distancia de la presa más cercana al angelote y el momento de cada uno de los ataques durante las grabaciones llevadas a cabo en otoño. Cada color representa a un individuo. **Panel superior**: Interpolación polinómica de los resultados obtenidos durante los conteos de presas (1m x 1m) alrededor de las crías de angelotes, en periodos de 15 seg. **Panel medio:** Interpolación polinómica de las distancias de la presa más cercana, medidos en relación a la cabeza del angelote, en periodos de 15 seg. **Panel inferior.** Momentos de ataque de los angelotes en relación a si tuvieron éxito o no.

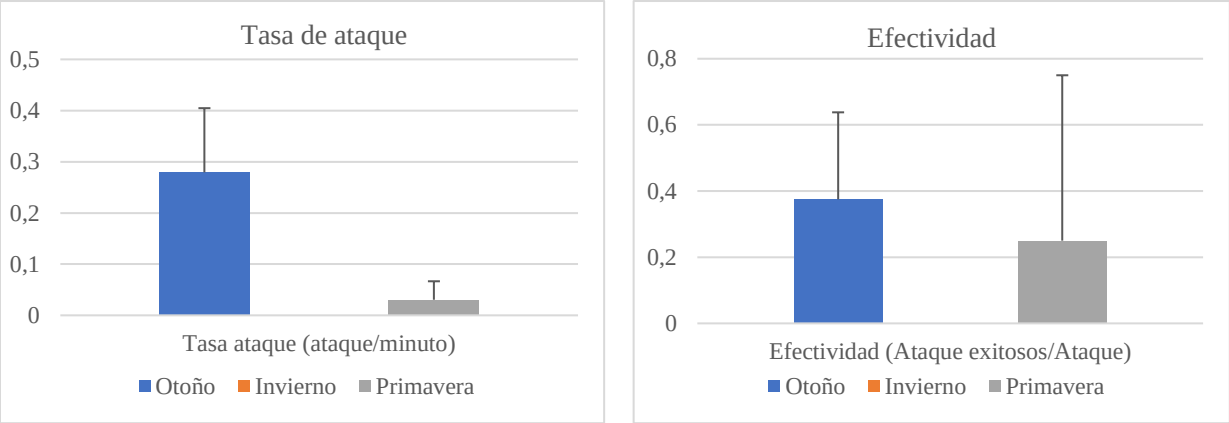

Figura 11. Representación de la tasa de ataque y efectividad para las distintas estaciones estudiadas. Nótese como la tasa de ataque en otoño es muy superior a la observada en primavera, aunque le tasa de éxitos por ataque fue más similar. Ningún ataque fue grabado en invierno.

Los resultados del ajuste de los datos acerca del número y distancia de las presas y el número de ataques mediante regresión local ponderada (Locally weighted Smoothing Quadratic Regression), utilizando la distancia de la presa más cercana como factor de peso, mostraron notables diferencias, variando de valores ajustados de R^2 de -0,279 a 1,000, dependiendo sobre todo del número de ataques que hubieran realizado los animales durante la grabación. Un ejemplo de uno de los modelos resultantes puede verse en la figura 12.

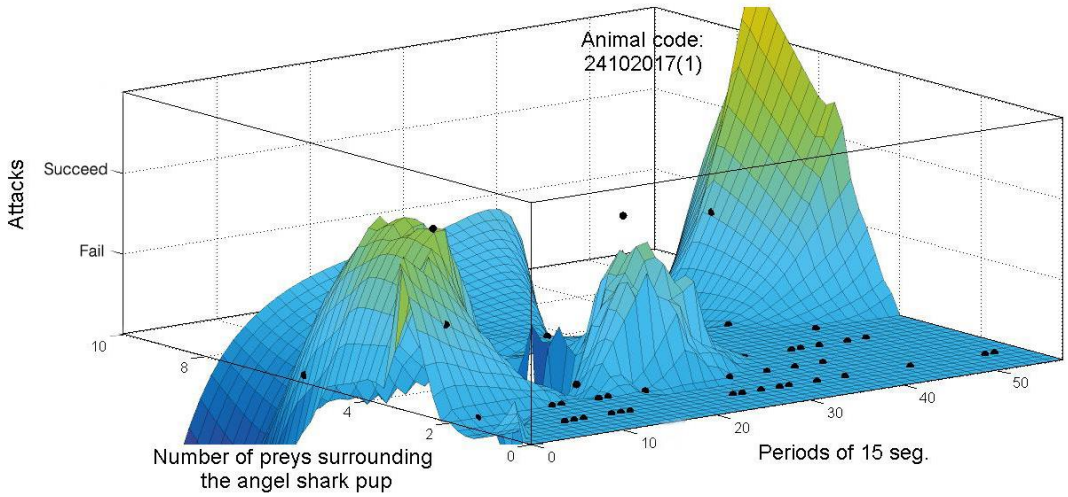

Figura 12: Resultado del ajuste de los datos de… mediante regresión local ponderada (Locally weighted Smoothing Quadratic Regression), utilizando la distancia de la presa más cercana como factor de peso, para el angelote con código: 24102017(1). Con una bondad de ajuste de: A) Suma de los cuadrados debidos al error (SSE): 1,138. B) R^2: 0,876. R^2 ajustado: 0,847. C) Error estándar de la regresión (RMSE): 0,177.

Los resultados de las bondades de ajuste de los modelos de regresión local ponderada para cada uno de los angelotes que realizaron al menos un ataque, pueden verse

en la siguiente tabla (Tabla 7), junto con la información detallada de otros resultados obtenidos. No se corrieron los modelos en aquellos animales que presentaron ataques sin presas o que realizaron ataques a poliquetos.

Tabla 7. Resultados de algunas de algunas de las variables analizadas a partir de las filmaciones de crías de angelote en el medio natural.

Individuo	Estación	Duración del vídeo (min)	Número de ataques	Tasa de ataque (Ataque/min)	Efectividad	Distancia media de las presas previa al ataque	Resultados de bondad del ajuste de la regresión local ponderada:
24102017(1)	Otoño	13:30	4	0,301	0,5	5,985	SSE: 1,138 Adjusted R^2: 0,847 RMSE: 0,177
24102017(3)	Otoño	15:00	5	0,333	0,4	6,692	SSE: 2,776 Adjusted R^2: 0,631 RMSE: 0,449
25102017(1)	Otoño	13:00	5	0,385	0,6	8,293	SSE: 3,73 Adjusted R^2: 0,333 RMSE: 0.177
22032018(1)	Invierno	15:00	0	0	-	-	SSE: 0 Adjusted R^2: - RMSE: -
22032018(2)	Invierno	10:45	0	0	-	-	SSE: 0 Adjusted R^2: - RMSE: -
22032018(3)	Invierno	8:00	0	0	-	-	SSE: 0 Adjusted R^2: - RMSE: -
23032018(1)	Invierno	15:00	0	0	-	-	SSE: 0 Adjusted R^2: - RMSE: -
07112018(1)	Otoño	10:15	1	0,099	0	11,721	SSE: datos insuficientes Adjusted R^2: - RMSE: -
13022019(1)	Invierno	14:45	0	0	-	-	SSE: 0 Adjusted R^2: - RMSE: -
13022019(2)	Invierno	14:15	0	0	-	-	SSE: 0 Adjusted R^2: - RMSE: -
13022019(3)	Invierno	15:00	0	0	-	-	SSE: 0 Adjusted R^2: - RMSE: -
27042019(1)	Primavera	15:00	0	0	-	-	SSE: 0 Adjusted R^2: - RMSE: -
09052019(1)	Primavera	15:00	0	0	-	-	SSE: 0 Adjusted R^2: - RMSE: -

09052019(2)	Primavera	14:00	1	0,0714	1	6,870	SSE: 3,496 Adjusted R^2: -0,279 RMSE: 0,412
09052019(3)	Primavera	15:00	1	0,067	0	3,864	SSE: 0 Adjusted R^2: - RMSE: -
23052019(1)	Primavera	12:15	0	0	-	-	SSE: 0 Adjusted R^2: - RMSE: -
23052019(2) *ataque nereido	Primavera	14:45	1	0,069	0	7,181	SSE: 1,076 Adjusted R^2: 0,939 RMSE: 0,221
23052019(3) *ataque nereido	Primavera	15	1	0,067	0	-	SSE: 4,958e-30 Adjusted R^2: 1 RMSE: 6,566e-16
23052019(4) *ataque nereido	Primavera	15	0	0	-	-	SSE: 0 Adjusted R^2: - RMSE: -
23052019(5) *ataque sin presa y ataque nereido	Primavera	14:45	0	0	-	-	SSE: 0 Adjusted R^2: - RMSE: -

Discusión

El uso de zonas costeras como áreas de cría en tiburones, parece servirles para aumentar la tasa de supervivencia de la especie durante una fase de su desarrollo en la que son especialmente vulnerables. Son varios los autores que destacan que estas áreas han de poseer recursos tróficos suficientes para permitir el correcto desarrollo de las crías (Branstetter, 1990; Castro, 1993; Simpfendorfer y Milward, 1993), pudiendo servirles además como refugio frente a depredadores (Branstetter, 1990; Heupel et al., 2007). En el caso del angelote (*Squatina squatina*) en Tenerife, parece existir una relación entre la densidad de peces e invertebrados y la de crías de angelotes presentes en las áreas de cría, de forma que, a mayor densidad peces e invertebrados, mayor parece ser la densidad de crías presentes (Fig. 4). Sin embargo, esta tendencia no parece ser lineal, ni se cumple caso a caso: véase por ejemplo El Puertito de Güimar frente a Abades (Fig. 4) o El Poris frente a Las Vistas, dos situaciones en las que la localidad con una menor densidad de peces e invertebrados mostró una densidad de crías de angelote más elevada (Fig. 4). Sin embargo, no hay que olvidar que este estudio se ha realizado en áreas marinas costeras,

sujetas a la variación de una multitud de factores distintos, tanto bióticos como abióticos, por lo que resulta muy difícil establecer relaciones directas de tipo causa-efecto (Underwood, 1997). Un caso particular a considerar en este estudio es el de la playa de Las Vistas, donde se registraron los menores valores de densidad de peces e invertebrados (Fig. 4 y tabla 3), observándose alteraciones significativas en la comunidad respecto a otras playas estudiadas (Fig. 6 y tabla 3). Esto puede deberse a la presencia de lubinas (*Dicentrarchus labrax*) escapadas de las jaulas de acuicultura cercanas (El Palmar) y registradas con frecuencia durante los muestreos de este estudio. La lubina es un depredador de alto nivel trófico cuyos escapes provocan serias alteraciones en el medio marino (Toledo, 2014) y que puede estar actuando como un competidor por recursos alimenticios con las crías de angelotes. Así, las bajas densidades de peces e invertebrados encontradas en esta playa (Fig. 4 y tabla 4), podrían estar provocando que las crías de angelotes mueran de inanición o que se vean obligadas a abandonar el área, por no encontrar alimento suficiente. En estudios similares realizados sobre crías de tiburón martillo (*Sphyrna lewini*) en la bahía de Kaneohe (Hawaii), se observó que la densidad estacional de crías de esta especie disminuía en relación al alimento disponible, lo que podía provocar fenómenos como la migración o la muerte por inanición (Lowe, 2002).

La relación entre las densidades de la comunidad de presas potenciales y las crías de angelotes también puede observarse en las diferencias estacionales encontradas. Así, en la playa de las Teresitas, donde se pudieron realizar muestreos durante las cuatro estaciones del año (Fig. 5), puede observarse que a mayor fue la densidad de presas potenciales mayor fue también la densidad de angelotes, siendo los meses de verano y otoño cuando mayores densidades se encontraron. Las diferencias significativas que muestra la comunidad para estos meses en esta playa (Tabla 3) parecen estar influenciadas por las variaciones que se observan principalmente en la densidad de dos especies de peces, el guelde (*Atherina presbyter*) y la herrera (*Lithognathus mormyrus*) (Tabla 4). *A. presbyter* constituyó la especie sobre la que se observaron la mayoría de los ataques realizados por las crías de angelotes. La época reproductora de *A. presbyter* en Canarias comprende un periodo único durante el año, entre los meses de febrero y junio, con un máximo en abril-mayo (González y Lorenzo, 2001), que coincide con los meses en que aumentan tanto la producción como la biomasa planctónica (De León y Braun, 1973; Hernández-León, 1988). Así, todo parece indicar que las hembras de *S. squatina* escogen las estaciones de verano y otoño, tras el periodo de reproducción de *A. presbyter*, para

acercarse a la playa y parir, favoreciendo así que las crías puedan encontrar alimento suficiente para poder desarrollarse. Esta hipótesis viene apoyada por los datos sobre la evolución de las clases de talla de las crías de angelotes, realizados en la propia playa de las Teresitas, donde se observa que la mayoría de las crías recién nacidas (de 20 a 30 cm) se observan de mayo a junio, mientras que los ejemplares juveniles (de 30 a 37 cm) se observan mayoritariamente entre los meses de septiembre a febrero (crías de ese año que ya han crecido alrededor de 5-10 cm) (Escánez et al., 2016; Marrero et al., 2018). Cabe resaltar que esta hipótesis no descarta que puedan existir otras relaciones distintas a la disponibilidad de presas, como puedan ser: i) que se favorezca el parto con una mayor temperatura del agua; ii) que la mayor temperatura del agua favorezca el desarrollo de las crías en los primeros estadios de su vida.

Varios estudios sugieren que los predadores se distribuyen según la abundancia de presas que encuentran en las distintas áreas que conforman su hábitat (P. ej. Gotceitas y Colgan, 1990; Boyd, 1996; Howell et al., 1999). Sin embargo, los estudios realizados sobre áreas de cría de otras especies de tiburones, como el tiburón de puntas negras (*Carcharhinus limbatus*), indican que las crías predominan en zonas no relacionadas con mayores abundancias de presas, lo que sugiere que otros factores, como pueden ser la temperatura o la protección frente a depredadores, son más importantes para las crías de esta especie (Heupel y Hueter, 2002). Otros trabajos, realizados también en áreas de cría de tiburones de las familias *Carcharhinidae* y *Lamnidae,* defienden asimismo que la abundancia de presas no es un factor limitante (Branstteter, 1990; Morrissey y Gruber, 1993). Esta aparente contradicción a los resultados obtenidos en este estudio, no lo es en absoluto, ya que tampoco se han encontrado relaciones lineales entre abundancia de presas y de crías de angelotes en áreas de cría en Tenerife (Marrero et al., 2018). Todo ello indica que, además de la disponibilidad de presas, otros factores deben estar contribuyendo a que los angelotes elijan unas u otras zonas para criar y a determinar sus abundancias locales.

La predilección de las crías de *S. squatina* por el guelde *A. presbyter* observada en este estudio, es similar al que muestran las crías de otras especies del orden *Squatiniformes*, como *Squatina guggenheim* (Marini, 1936), cuyos juveniles se alimentan fundamentalmente de pequeños peces pelágicos como la anchoíta (*Engraulis anchoita*, Hubbs y Marini, 1935). (Vögler et al., 2003; Vögler et al., 2009). Sin embargo, los resultados obtenidos del análisis de ácidos grasos (Tabla 5, 6 y Fig. 7) muestran que

existen diferencias significativas en cuanto a la dieta de las crías de angelotes de las Teresitas y el Puertito de Güimar, al compararlas a las de Abades. Áreas que, por otro lado, presentaron algunas diferencias significativas en cuanto a sus comunidades de peces e invertebrados (Tabla 3). Estos resultados sugieren que las crías de angelotes poseen un patrón de alimentación oportunista, siendo la dominancia de *A. presbyter* en las distintas áreas la que condiciona que las crías lo seleccionen frente a otras presas potenciales. La dieta de adultos de *S. squatina* en Canarias ha sido definida como intermitente en estudios previos, siendo su presa principal la boga (*Boops boops*), encontrándose además en sus contenidos estomacales una amplia variedad de otras especies de peces, cefalópodos y crustáceos (Narváez, 2012). Esta predilección de *S. squatina* (tanto adultos como crías) por especies de peces bentopelágicos con comportamientos gregarios, parece obedecer al propio comportamiento de caza por emboscada de la especie, que permanece enterrada en el fondo a la espera que pase una presa cerca. De esta forma, especies móviles como *A. presbyter*, que se mueven en cardúmenes y se aproximan al fondo durante la noche, son más susceptibles de ser depredadas por las crías de angelotes.

No puede descartarse, sin embargo, debido a las pocas muestras de biopsias que pudieron ser analizadas en este estudio, que las diferencias observadas en las crías de angelotes sean consecuencia de la presencia de una pradera de *Cymodocea nodosa* (Ascherson 1870) en la zona de estudio de Abades. No se pueden excluir, por tanto, que puedan existir diferencias en la alimentación de *A. presbyter* a consecuencia del hábitat, que, por transferencia trófica (Dalsgaard et al., 2003; Kainz et al., 2004; Hessen y Leu, 2006), sean traspasadas a las crías, no existiendo diferencias reales en lo que éstas están depredando.

Los resultados de las 20 grabaciones de comportamiento de caza de *S. squatina* realizadas, confirmaron que *A. presbyter* es la presa potencial más susceptible de ser depredada por las crías de angelote en las Teresitas, apareciendo sólo en 4 de las grabaciones realizadas especies de peces que no eran gueldes, registrándose, por tanto, sólo en momentos puntuales. La filmación de ataques sobre poliquetos de la familia *Nereididae*, que fueron considerados como nulos al observarse como el angelote escupía al poliqueto tras la realización de un ataque exitoso, parece confirmar la hipótesis de que las crías de *S. squatina* son depredadores oportunistas. Así, la alta movilidad de estos anélidos en su fase epítoca (Cañete et al., 2013; de Jesús et al., 2015) desencadenaron el ataque de las crías, probablemente motivados por estímulos visuales, como ya se ha

descrito en otras especies de *Squatiniformes* como *Squatina californica* (Fouts y Nelson, 1999), donde se forzaba el ataque de los angelotes utilizando un modelo de presa artificial.

Hasta la fecha, éste es el primer estudio donde se ha estudiado el comportamiento natural de caza de una especie de tiburón *Squatiniforme*, por lo que no se pueden realizar comparativas con ningún estudio similar. Se ha observado que son dos los factores que condicionan que las crías de angelote lleven a cabo un ataque: la cantidad de presas disponibles y la distancia de éstas a la boca del depredador. Así, puede observarse cómo, aunque apenas existen diferencias entre la cantidad de presas potenciales entre primavera y otoño (0.9±0.58 indiv./m^3 y 0.87±0.98 indiv./m^3, respectivamente), es en otoño, con distancias medias de 17.5±4.6 cm frente a las 30.3±6.9 cm de primavera, cuando más ataques se registraron (Fig. 9 y Fig. 10). La reducción de la distancia entre depredador y presa ha sido ampliamente señalada en la bibliografía como un factor crucial en la estrategia de caza en la depredación por emboscada (de Vries et al., 2012; Martin y Hammerschlag 2012). Además, esta distancia parece tener un efecto importante sobre la efectividad en el ataque de las crías de *S. squatina*, encontrándose que los ataques realizados cuando las distancias suceden entre los 2-6 cm es del 62.5%, reduciéndose al 33.3% en separaciones entre 6-10 cm y al 25% cuando se alejan a 10-14 cm. Una tendencia similar se observa en los juveniles del pez sapo (*Opsanus tau*, Linnaeus 1766), que demostraron ser depredadores efectivos a corta distancia, con una eficacia del 76%, que decaía conforme aumentaba la separación entre ellos y la presa (Price y Mensinger, 1999).

El invierno fue la estación en la que la cantidad de presas potenciales para el angelote resultó más baja (0.57±0.41 indiv./m^3), lo que unido a una distancia media mayor (26.5±6.5 cm) (Fig. 8), podría explicar por qué los animales no llevaron a cabo ningún ataque. Sin embargo, cabe señalar que, incluso en aquellos momentos durante el invierno en los que las crías se encontraron con las condiciones adecuadas para realizar un ataque, ninguna de ellas lo realizó. Esto podría ser debido a la menor temperatura del agua durante esa estación, lo que podría traducirse en que durante esta época las crías de *S. squatina* entran en un periodo mayor inactividad y de ayuno. En estudios realizados sobre crías de tiburones martillo,se observó una menor actividad, bajada de la tasa metabólica y de la cantidad diaria de alimento que consumían con las aguas más frías (Lowe, 2002). Además, Narváez (2012) encontró en adultos de *S. squatina* que más de la mitad de los

estómagos estaban vacíos, no siendo por tanto descabellado que esta especie pase por periodos de ayuno durante la estación fría.

En definitiva, este estudio constituye una primera aproximación a los patrones de depredación y comportamiento de caza de juveniles del angelote *S. squatina*, una especie catalogada como "En peligro de extinción" (BOE, 134 I 58611, 2019), que permitirá un mayor conocimiento de la ecología de la especie a fin de contribuir en su conservación, así como facilitar futuros estudios que ayuden a resolver las incógnitas existentes sobre estos animales.

Conclusiones

1) Este trabajo supone el primer estudio llevado a cabo sobre el comportamiento natural de caza de crías de angelote *Squatina squatina*.
2) Se observó que la estación del año donde las crías de angelote realizaban más ataques por unidad de tiempo fue en otoño, aunque no se pudieron llevar a cabo experimentos durante el verano. Se necesitarían obtener grabaciones durante esta estación para poder completar esta comparativa.
3) Se registró una ausencia de ataques durante el invierno, aún cuando las crías tuvieron presas disponibles a distancias apropiadas, para que se desencadenara el ataque. Se desconoce si las bajas temperaturas pueden ser la causa o la especie pasa por estados de ayuno.
4) Se constata la importancia del guelde *Atherina presbyter* como una de las presas más importantes de las crías de angelote, aún cuando todo parece indicar que se trata de un depredador oportunista, que ataca sobre cualquier presa móvil que se ponga a su alcance.
5) La efectividad de los ataques (tasa de éxito) no se vio afectada por las distintas estaciones del año, aunque sí se observó un descenso en la efectividad conforme la distancia depredador-presa aumentaba.
6) Se observó una tendencia a que las mayores densidades de crías de angelotes encontradas se registraron en aquellas playas que presentaron las mayores densidades de peces e invertebrados. Sin embargo, la abundancia de presas potenciales no parece ser el único factor que condiciona la abundancia de *S. squatina* en las distintas áreas de cría.
7) Las diferencias registradas en las comunidades de peces e invertebrados de las diferentes playas estudiadas en las distintas épocas del año, parecen explicar, en

parte, las variaciones anuales que se observaron en las densidades de crías de angelotes. Pero haría falta realizar más esfuerzo de muestreo durante las diferentes estaciones en las diversas playas.

8) Este trabajo constituye una primera aproximación al estudio de las relaciones tróficas y necesidades ecológicas de *S. squatina* en las primeras etapas de su ciclo de vida. Si bien, futuras investigaciones donde se amplien estos datos son deseables para la correcta gestión de las áreas de cría de la especie, esenciales para su conservación.

Bibliografía

Anderson, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. Austral Ecology. 26, pp: 32-46. doi: 10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x

Anderson, M. J. 2005. PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis if variance. *Department of Statistics, University of Auckland.* Nueva Zelanda.

Anderson, M. J. y Ter Braak, C. 2003. Permutation test for multi-factorial analysis of variance. *Journal of Statistical Computation and Simulation*. 73(2), pp. 85-113. doi:10.1080/00949650215733

Barley, S. C., Meekan, M. G. y Meeuwig J. J. 2017. Species diversity, abundance, biomass, size and trophic structure offish on coral reefs in relation to shark abundance. *Marine Ecology Progress*. 565, pp. 163−179.

Bethea, D. M., Hale, L., Carlson, J. K., Cortés, E., Manire, C. A. y Gelsleichter, J. 2007. Geographic and ontogenetic variation in the diet and daily ration of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*, from the eastern Gulf of Mexico. *Marine Biology*. 152, pp. 1009–1020. doi: 10.1007/s00227-007-0728-7.

BOE. 05/06/2019. Boletín Oficial del Estado, Ministerio para la transición ecológica. 134, Sección 1, pp: 5861-58615

Boyd, I. L. 1996. Temporal scales of foraging in a marine predator. *Ecology*. 77, pp: 426–34.

Branden, K. L., Shepherd, S. A. y Edgar, G. J. 1986. Reef fish populations of the Investigator Group [islands], SouthAustralia: a comparison of two census methods. *Transactions of the Royal Society of South Australia (Australia*).

Branstetter, S. 1990. Early life-history implications of selected carcharhinoid and lamnoid sharks of the northwest Atlantic. *J. Harold L. Pratt, S. H. Gruber, & T. Taniuchi (Eds.), Elasmobranchs as living resources: advances in biology, ecology, systematics and the status of the fisheries. Silver Spring, MD.: NOAA Tech Rep 90, National Marine Fisheries Service*. Volumen 90, pp 17-28-

Branstetter, S. 1993. Conservation biology of elasmobranchs. *National Oceanic and Atmospheric Administration. EEUU.*

Brito, A. 2002. Peces de las Islas Canarias: catálogo comentado e ilustrado. *Francisco Lemus*. Tenerife, España.

Brock, V. E. 1954. A preliminary report on a method of estimating reef fish populations. *The Journal of Wild-life Management*. 18, pp: 297. doi: 10.2307/3797016

Caldwell, Z. R., Zgliczynski, B. J, Williams, G. J. y Sandin, S. A. 2016. Reef fish survey techniques: assessing the potential for standardizing methodologies. *PLoS ONE*. 114. doi: 10.1371/journal.pone.0153066

Cañete, J., Cárdenas, C., Palacios, M. y Barría, R. 2013. Presencia de agregaciones reproductivas pelágicas del poliqueto *Platynereis australis* (Schmarda, 1861) (Nereididae) en aguas someras subantárticas de Magallanes, Chile. *Latin American Jornal of Aquatic Research*. 41, pp: 170-176. doi:103856/vol41-issue1-fulltext-15.

Castro, J. I. 1993. The shark nursery of Bulls Bay, South Carolina, with a review of the shark nurseries of the southeastern coast of the United States. *Environmental Biology of Fishes.* 38, pp: 37-48.

Christie, W. W. 1982. A simple procedure for rapid transmethylation of glycerolipids and cholesteryl esters. *Journal of Lipid Research*. 23, pp: 1072-1075.

Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. Austral Ecology. 18, pp: 117-143. doi: 10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x

Compagno, L. J. V. 1984. Sharks of the world. *An annotated and illustrated catalogue of sharks species know to date. FAO Fisheries Synopsis*. 125, Volume 4, Part 1. California, EEUU.

Compagno, L. J. V., Dando, M. y Fowler, S. 2005. Sharks of the world. *Princeton University Press*, Princeton, Estados Unidos.

Cortés, E. 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES Journal of Marine Science*. 56, pp. 707–717.

Dalsgaard, J., John, M. S., Kattner, G., Müller-Navarra, D. y Hagen, W. 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. *Advances in Marine Biology*. 46, pp: 225-340.

De Jesús, C., Salazar, A. y Salazar, S. 2015. Morphological distinction between polychaetes: *Laeonereis culveri* and *L. nota* (Phyllodocyda: Nereididae). Revista de Biología Tropical. 64, pp: 189-201.

De León, A. R. y Braun, J. G. 1973. Ciclo anual de la producción primaria y su relación con los nutrientes en aguas de Canarias. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* 167, pp: 1-24.
De Vries, M., Murphy, E. y Patek, N. 2012. Strike mechanics of and ambush predator: the spearing mantis shrimp. *The Journal of Experimental Biology*. 215, pp: 4374-4384. doi:10.1242/jeb.075317

De Vries, M., Murphy, E. y Patek, S. 2012. Strike mechanics of an ambush predator: the spearing mantis shrimp. *The Journal of Experimental Biology*. 215, pp: 4374-4384. doi: 10.1242/jeb.075317

Domi, N., Bouquegneau, J. M. y 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, pp: 551-569.

Dulvy, N. K., Fowler, S. L., Musick, J. A., Cavanagh, R. D., Kyne, P. M., Harrison, L. R., Carlson, J.K., Davidson, L.NK., Fordham S.V., Francis, M.P., Pollock. C.M., Simpfendorfer, C.A., Burgess, G.H., Carpenter, K.E., Compagno L. JV., Ebert, D.A., Gibson, C., Heupel, M.R., Livingtone, S.R., Sanciangco, J.C., Stevens, J.D., Valenti, S. y White W.T. 2014. Extinction risk and conservation of the world' s sharks and rays. *eLIFE* pp. 1–34. doi: 10.7554/eLife.00590.

Ellis, J.R., Pawson, M.G. y Shackley, S.E. 1996. The comparative feeding ecology of six species of shark and four species of ray (Elasmobranchii) in the north east Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 76, pp. 89-106. doi: 10.1017/S0025315400029039.

Escánez, A., Crespo, A., Rodríguez, S., Oñate, M. y Marrero, J. 2016. Estudio del primer área de cría de angelote (*Squatina squatina*) descubierta en Europa. Abundancia, distribución y uso del hábitat.

Escobar-Sánchez, O., Abitia-Cárdenas, A., Galván-Magaña, F. 2006. Food habits of the Pacific angel shark *Squatina californica* in the southern Gulf of California, Mexico. *Cybium*, 30, pp. 91–97. doi: 10.1177/019263650108562505.

Estrada, J. A., Rice, A. N., Lutcavage, M.E. y Skomal, G. B. 2003. Predicting trophic position in sharks of the north-west Atlantic Ocean using stable isotope analisys. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 83, pp: 1347-1350.

Fouts, W. R. y Nelson, D. R. 1999. Prey capture by the Pacific angel shark, *Squatina californica*: visually mediated strikes and ambush-site characteristics. *Copeia*. 2, pp. 304-312. doi: 10.2307/1447476.

González, J. M. y Lorenzo Nespereira, J. M. 2011. Aspectos de la biología reproductora del pejerrey o guelde blanco *Atherina presbyter* Cuvier, 1829 (Atherinidae) en Gran Canaria (islas Canarias). *Boletín. Instituto Español de Oceanografía*, 17, pp: 239-244.

Gotceitas, V., y Colgan, P. 1990. The effects of prey availability and predation risk on habitat selection by juvenile bluegill sunfish. *Copeia*. 1990, pp: 409–17.

Gruber, S. H., De Marignac, J. R. C. y Hoenig, J. M. 2001. Survival of juvenile lemon sharks at Bimini, Bahamas, estimated by mark-depletion experiments. *Transactions of the American Fisheries Society*. 130, pp: 376-384.

Heithaus, M. R. 2004. Predator prey interactions. *Biology of sharks and their relatives. CRC Press LLC.* Pp, 487-521. Boca Raton, EEUU.

Hernández-León, S. 1988. Algunas observaciones sobre la abundancia y estructura del mesozooplancton en aguas del Archipiélago canario. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*. 5, pp: 109-118.

Hessen, D. O. y Leu, E. 2006. Trophic transfer and trophic modification of fatty acids in high Arctic lakes. *Freshwater Biology*. 51, pp: 1987-1998.

Heupel, M. R., Carlson, J. K. y Simpfendorfer C. A. 2007. Shark nursery areas: concepts, definition, characterization and assumptions. *Marine Ecology Progress*. 337, pp: 287-297.

Heupel, M. R. y Hueter, R. E. 2002. Importance of prey density in relation to the movement patterns of juvenile blacktip sharks (Carcharhinus limbatus) within a coastal nursery area. *Marine and Freshwater Research*. 53, pp: 543-550.

Heupel, M. R. y Simpfendorfer, C. A. 2005a. Quantitative analysis of aggregation behavior in juvenile blac blacktip sharks. *Marine Biology*. 147, pp: 1239-1249.

Heupel, M. R. y Simpfendorfer, C. A. 2005b. Using acoustic monitoring to evaluate MPAs for shark nursery areas: the importance of long term data. *Marine Technology Society Journal*. 39, pp: 10-18.

Horwitz, W., Latimer, G. W., Association of Official Analytical Chemists International. 2006. Official methods of analysis of AOAC international. *AOAC international*. Gaithersburg, Maryland, EEUU

Howell, P. T., Molnar, D. R., y Harris, R. B. 1999. Juvenile Winter flounder distribution by habitat type. *Estuaries*. 22, pp: 1090–1095.

Jones, D. L. 2002. Users manual for FATHOM: a Matlab toolbox for multivariate ecological and oceanographic data analysis. See http://www. rsmas. miami. edu/personal/djones/dnload/fathom. pdf.

Jones, D. L. 2014. The Fathom Toolbox for MATLAB: software for multivariate ecological and oceanographic data analysis. *College of Marine Science, University of South Florida.* Tampa, FL, EEUU. Petersburg, FL, EEUU.

Kainz, M., Arts, M. T. y Mazumder, A. 2004. Essential fatty acids in the planktonic food web and their ecological role for higher trophic levels. *Limnology and Oceanography*. 49, pp: 1784-1793.

Keeney, D. B., Heupel, M., Hueter, R. E. y Heist, E. J. 2003. Genetic heterogeneity among blacktip shark, *Carcharhinus limbatus*, continental nurseries along the US Atlantic and Gulf of Mexico. *Marine Biology*. 143, pp: 1039-1046.

Leigh, S.C., Papastamatiou, Y. P. y German, D. P. 2018- Seagrass digestion by anotorious 'carnivore'. Proceedings of the royal society B. 285. doi: 10.1098/rspb.2018.1583

Libralato, S., Christensen, V. y Pauly, D. 2006. A method for identifying keystone species in food web models. *Ecological Modelling*. 95, pp: 153-171. Doi: 10.1016/j.ecolmodel.2005.11.029

Lowe, C. G. 2002. Bioenergetics of free-ranging juvenile scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*) in Kāne'ohe Bay, Ō'ahu, HI. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 278, pp: 141-156.

McDonald, J. H. 2009. Handbook of biological statistics, *Sparky House Publishing*. Baltimore, EEUU.

Marrero, J., Escánez, A. y Moreno, S. 2018. Estudio bioecológico de las áreas de crías del angelote (*Squatina squatina*) en la isla de Tenerife. Importancia como áreas clave para la conservación de la especie.

Martin, R. y Hammerschlag, N. 2012. Marine predator-prey contests: Ambush and speed versus vigilance and agility. *Marine Biology Research*. 8, pp: 90-94. doi:10.1080/17451000.2011.614255.

Martinho, F., Sá, C., Falcão, J., Cabral, H. N. y Pardal, M. A. 2012. Comparative feeding ecology of two elasmobranch species, *Squalus blainville* and *Scyliorhinus canicula*, off the coast of Portugal. *Fishery Bulletin*.110, pp. 71–84.

Meyers, E. K. M., Tuya, F., Barker, J., Jiménez-Alvarado, D., Castro-Hernández, J.J., Haroun, R. y Rödder, D. 2016. Population structure, distribution and hábitat use of the Critically Endangered Angelshark, *Squatina squatina*, in the Canary Islands. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems. doi: 10.1002/aqc.2769

Morey, G., Barker, J., Hood, A., Gordon, C., Bartolí, A., Meyers, E. K. M., Ellis, J., Sharp, R., Jimenez-Alvarado, D. y Pollom, R. 2019. Squatina squatina. *The IUCN Red List of Threatened Species 2019*. doi: 10.2305/IUCN.UK.2019-1.RLTS.T39332A117498371.e

Morrissey, J. F., y Gruber, S. H. 1993. Habitat selection by juvenile lemon sharks, *Negaprion brevirostris*. *Environmental Biology of Fishes*. 38, pp: 311–319. doi:10.1007/BF00007524

Myers, R. A., Baum, J. K., Sheperd, T. D., Powers, S. P. y Peterson, C. H. 2007. Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. Science. 315, pp: 1846-1850. doi: 10.1126/science.1138657

Narvaez, K. 2012. Aspectos biológicos y ecológicos del tiburón ángel *Squatina squatina* (Linnaeus 1758) en la isla de Gran Canaria. Tesis doctoral. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, España.

Price, N. y Mensinger, A. 1999. Predator-prey interactions of juvenile toadfish, *Opsanus tau*. *Biological Bulletin*. 2, pp: 246-247.

Schindelin, J., Arganda-Carreras, I., Frise, E., Kaynig, V., Longair, M., Pietzsch, T., Preibisch, S., Rueden, C., Saalfeld, S., Schmid, B., Tinevez, J. Y., White, D. J., Harstenstein, V., Eliceiri, K., Tomancak, P. y Cardona, A. 2012. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. *Nature methods*. 9(7), pp. 676-682. doi:10.1038/nmeth.2019

Simpfendorfer, C. A., Milward, N. E. 1993. Utilization of a tropical bay as a nursery area by sharks of the families Carcharrhinidae and Sphyrnidae. *Environmental Biology of Fishes*. 37, pp: 337-345

Skubel, R. A., Kirtman, B. P., Fallows, C, Hammerschlag, N. 2018. Patterns of long-term climate variability and predation rates by a marine apex predator, the white shark Carcharodon carcharias. *Marine Ecology Progress*. 587, pp: 129-139. doi: 10.3354/meps12424

Stier, A. C., Samhouri, J. F., Novak, M., Marshall, K. N., Ward, E. J., Holt, R. D. y Levin, P. S. 2016. Ecosystem context and historical contingency in apex predator recoveries. *Science Advances*. 2 (5), e1501769. doi: 10.1126/sciadv.1501769

Toledo, K. 2014. Asilvestramiento de los peces introducidos por la acuicultura y sus efectos ecológicos potenciales : el caso de la lubina, "*Dicentrarchus labrax*" (Linnaeus, 1758), escapada en las Islas Canarias. Tesis doctoral. Universidad de La Laguna, Tenerife, España.

Torres, P., da Cunha, R. T., Maia, R. y Rodrigues, A. S. 2014. Trophic ecology and bioindicator potential of the North Atlantic tope shark. *Science of the Total Environment*. 481, pp: 574-581.

Trites, A. W. 2001. Marine Mammal Trophic Levels and Interactions. *Encyclopedia of ocean sciences (Second edition), John H. Steele*. Massachusetts, EEUU.

Underwood, A. J. 1997. Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance. *Cambridge UniversityPress*, Cambridge, UK.

Vögler, R., Milessi, A. C. y Quiñones, R. A. 2003. Trophic ecology of *Squatina guggenheim* on the continental shelf off Uruguay and northern Argentina. *Journal of Fish Biology*. 62(6), pp. 1254–1267. doi: 10.1046/j.1095-8649.2003.00105.x.

Vögler, R., Milessi, A. C. y Quiñones, R. A. 2008. Influence of environmental variables on the distribution of *Squatina guggenheim* (Chondrichthyes, Squatinidae) in the Argentine-Uruguayan Common Fishing Zone. *Fisheries Research*. 91, pp. 212–221. doi: 10.1016/j.fishres.2007.11.028.

Vögler, R., Milessi, A. C. y Duarte, L. O. 2009. Changes in trophic level of *Squatina guggenheim* with increasing body length: Relationships with type, size and trophic level of its prey. *Environmental Biology of Fishes*. 84, pp. 41–52. doi: 10.1007/s10641-008-9387-x.

Wetherbee, B. M., Bizarro, J.J. y Cortés, E. 2012. Food Consumption and Feeding Habits. *Researchgate*. doi: 10.1201/b11867-11.

Agradecimientos

En primer lugar, agradecer al Dr. Jacobo Marrero Pérez, este trabajo no hubiese sido posible sin ti, no sólo por ser gran tutor sino por escuchar cada loca idea que me iba surgiendo y por tu habilidad para encauzarlas y ponerme los pies en el suelo cuando me iba por las ramas. También debo mencionar por ello al futuro doctor Alejandro Escánez, por haber sido el otro gran apoyo en la creación de este TFM, no solo habéis sido unos grandes instructores en el día a día, durante los muestreos y ante todas las dudas que han ido surgiendo, sino que habéis hecho de la construcción de este trabajo un proceso muy bonito y emocionante, en el que he sentido una gran responsabilidad debido a la gran confianza que en mí habéis depositado durante este periodo, por ello muchas gracias.

También agradecer a la Dra. Sabrina Clemente, por la continua revisión y ayuda ofrecida para que este TFM haya podido salir adelante, siendo capaz de detectar esos fallos que nuestros ojos no ven y plantear esas dudas que no habíamos sido capaces de imaginar.

Imposible no mencionar al equipo de voluntarios sin los que la realización de los muestreos no hubiese sido posible, muchas gracias los que os habéis mojado por conseguir datos cada noche. En especial al equipo de formación por dejaros la piel muestreo tras muestreo durante largas noches, por vuestras ganas y entusiasmo y por ser un gran apoyo para sacar esto adelante.

A todas las personas que han sido una parte importante de esta etapa en Tenerife, a Randy por enseñarme que la vida da muchas vueltas y hay muchos caminos por los que acabar llegando a donde quieres estar, Adri por ser un guía y un apoyo a lo largo de estos años y en Tenerife, El Hierro… de campañas o cervezas, Arnau, Tere y Aina por enseñarme nuevas formas de ver la vida, siendo grandes amigos, siendo familia que se elige. Moony por alegarme las mañanas con mates y alfajores, Raquel por las largas tardes de facultad, Iago por aguantarme en el día a día y a todos esos nombres propios que me dejo en el tintero y habéis marcado mi camino por la isla, muchas gracias a todos.

A todos mis amigos y familia que me habéis apoyado en la distancia, gracias por animarme ante esta nueva aventura y ante todos los altibajos que de ella han venido, ha sido un proceso de muchos kilómetros, altibajos, dudas y alegrías, sin todos vosotros no hubiese sido posible.

Por último, a mi mayor apoyo, mi mentor y mejor amigo, mi padre, ha sido un camino largo, que nos llevó de Córdoba a Cádiz y ahora aún más lejos. Han sido 18 años persiguiendo un objetivo, desde que un crío de 7 años te dijo que quería ser biólogo marino, años de muchas llamadas telefónicas, momentos de todo tipo y muchas vivencias que sin tenerte a ti como referencia no hubiese sabido afrontar. Pero, ¿Sabes qué papá? Lo hemos conseguido, muchas gracias por no dudar nunca de ese crío.