



FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR Y AMBIENTALES

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA



VARIACION ESTACIONAL DE LA DIETA DEL ATÚN ROJO (*THUNNUS THYNNUS*) EN EL ESTRECHO DE GIBRALTAR MEDIANTE ANÁLISIS DEL CONTENIDO ESTOMACAL E ISÓTOPOS ESTABLES.

IRENE CARRERA GONZÁLEZ

Puerto Real a 17 de septiembre de 2019

TRABAJO FIN DE MÁSTER (PERFIL INVESTIGADOR)

MÁSTER UNIVERSITARIO EN ACUICULTURA Y PESCA

VARIACION ESTACIONAL DE LA DIETA DEL ATÚN ROJO (*THUNNUS THYNNUS*) EN EL ESTRECHO DE GIBRALTAR MEDIANTE ANÁLISIS DEL CONTENIDO ESTOMACAL E ISÓTOPOS ESTABLES.

Memoria presentada por Irene Carrera González para la obtención del

Título de Máster Universitario en Acuicultura y Pesca

(Perfil Investigador)



Fdo.: Irene Carrera González

Puerto Real a 17 de septiembre de 2019

TRABAJO FIN DE MÁSTER (PERFIL INVESTIGADOR)

MÁSTER UNIVERSITARIO EN ACUICULTURA Y PESCA

José Luis Varela Fuentes, Profesor Ayudante Doctor, como Tutor del Trabajo Fin de Máster titulado “VARIACION ESTACIONAL DE LA DIETA DEL ATÚN ROJO (*THUNNUS THYNNUS*) EN EL ESTRECHO DE GIBRALTAR MEDIANTE ANÁLISIS DEL CONTENIDO ESTOMACAL E ISÓTOPOS ESTABLES”, realizada por “IRENE CARRERA GONZÁLEZ”,

INFORMA: que el trabajo presentado en la presente memoria se ha llevado a cabo bajo mi tutorización en las dependencias del Departamento de Biología de la Facultad de Ciencias del Mar y Ambientales.

Y para que así conste firmo el presente informe en Puerto Real a 17 de septiembre de 2019.



Fdo.: José Luis Varela Fuentes

TRABAJO FIN DE MÁSTER (PERFIL INVESTIGADOR)

MÁSTER UNIVERSITARIO EN ACUICULTURA Y PESCA

El presente estudio ha sido financiado por el CEIMAR (proyecto CEIJ-C03.1) y el Ministerio de Economía y Competitividad (proyecto #CTM2017-82808-R).

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar a mi tutor José Luis por darme la oportunidad de realizar mi tesis de grado y ahora la de máster. Me llevo no sólo la experiencia de trabajar contigo un año, sino que he aprendido más de lo que se enseña en la carrera y por ello tendrás siempre mi gratitud. No sólo has sido un tutor sino un mentor. También a Antonio, que a pesar de no haber sido mi tutor siempre ha estado para resolver mis dudas, y a los amigos que he hecho trabajando en el departamento. Celeste, Numan y Ana, gracias por ayudarme cada vez que lo he necesitado, siempre seremos la familia pollito.

Quiero agradecer a mis amigos de la carrera y a los nuevos que he conocido en el máster: Tere, Juncal, Pili, Fátima, Antonio y Zora. Sin vosotros puede que no hubiera llegado hasta aquí, o por lo menos se me habría hecho mucho peor. Sois los mejores. Jaime, no me olvido de ti, siempre ocuparás un lugar especial en mi corazón por ayudarme y apoyarme tanto.

Por último, pero no menos importante, a mi familia. Papá, Laura, nadie daba nada por nosotros pero seguimos avanzando y esforzándonos. Y a ti mamá, sé que te habrías sentido orgullosa.

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Morfología externa de <i>Thunnus thynnus</i>	4
Figura 2: Diagrama del suministro de sangre al músculo del atún rojo (Carey, 1973)	5
Figura 3: Mapa que incluye las principales rutas migratorias, la distribución geográfica, las principales zonas de desove y la delimitación de los dos stocks existentes de atún rojo según las unidades de gestión del ICCAT	6
Figura 4: Esquema del arte de green stick.....	8
Figura 5: Mapa del área de muestreo.	13
Figura 6: Filtro de malla colocado en la boca para recoger el contenido estomacal.....	14
Figura 7: Contenido estomacal. Primero en fase de digestión (A), después separados por grupos (B).	15
Figura 8: Abundancia específica (%P _i) frente a la frecuencia de ocurrencia (%O _i) de las presas de atún rojo atlántico (<i>T. thynnus</i>) en el Estrecho de Gibraltar. Los ejes correspondientes a los patrones de alimentación son los de Amundsen <i>et al.</i> (1996) ..	23
Figura 9: Relación entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ del músculo (A) y del hígado (B) con la longitud recta a la horquilla (FL) en cm.	25

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Resumen de los datos de las muestras de atún rojo (<i>Thunnus thynnus</i>) utilizadas en el SCA	19
Tabla 2: Contenido estomacal de <i>Thunnus thynnus</i> en cada estación y durante todo el año. W _i : peso; O _i : ocurrencia; A _i : alimentación; B _i : amplitud de nicho.....	21
Tabla 3: Valores para cada estación de ingesta diaria y ración diaria (media \pm SD) de <i>Thunnus thynnus</i>	22
Tabla 4: Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (media y desviación típica) de atún rojo por estaciones. Los valores situados en la misma fila con superíndices presentan diferencias significativas (p-valor < 0.05).	24

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
1. INTRODUCCIÓN.....	3
1.1 Taxonomía y características morfológicas	3
1.2 Distribución y hábitat	5
1.3 Arte de pesca.....	7
1.4 Biología trófica	9
1.5 Análisis de la dieta.....	10
2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	11
3. MATERIAL Y MÉTODOS	12
3.1 Área de estudio	12
3.2 Toma de muestras.....	13
3.3 Análisis del contenido estomacal (SCA)	14
3.4 Análisis de isótopos estables (SIA)	15
3.4.1 Tratamiento de las muestras	15
3.4.2 Análisis de isótopos estables	15
3.5 Análisis de datos SCA.....	16
3.6 Análisis de datos SIA.....	18
4. RESULTADOS	19
4.1 SCA.....	19
4.2 SIA.....	24
5 DISCUSIÓN	26
6 CONCLUSIONES.....	31
7 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	31

RESUMEN

El Estrecho de Gibraltar es una zona con una red trófica diversa en la que especies como el atún rojo regulan el equilibrio del ecosistema. El estudio de la dieta es necesario para conocer su papel en el conjunto de la red trófica del Estrecho de Gibraltar y mantener un control regulado de su población. Para conocer el comportamiento trófico del atún rojo en este área, se investigaron los patrones de alimentación estacionales mediante el análisis del contenido estomacal (SCA) y de isótopos estables (SIA) en tejidos de músculo e hígado de 106 ejemplares capturados en el Estrecho de Gibraltar. El SCA indicó que los crustáceos fueron el grupo de presas más importante (%AI = 53,94) seguido por peces (%AI = 41,55) y cefalópodos (%AI = 4,50). Dentro del grupo crustáceos, *Sergia robusta* fue la principal presa en términos de frecuencia de ocurrencia (%O) y peso (%W). Los patrones de alimentación fueron analizados por el método gráfico de Amundsen, que mostró que el atún rojo presenta cierto grado de especialización para diferentes presas. La amplitud del nicho trófico fue analizada mediante el índice estandarizado de Levin que indicó un comportamiento especialista. Los análisis estadísticos indicaron que existen diferencias estacionales en la dieta tanto con el SCA como con el SIA. En concreto, en primavera la dieta difiere significativamente con el resto de estaciones. También en primavera es cuando se produjeron mayores tasas de consumo. Estos cambios en los hábitos alimenticios son consistentes con las diferentes necesidades energéticas del ciclo biológico del atún rojo y con los cambios en la composición de las especies del Estrecho de Gibraltar.

ABSTRACT

The Strait of Gibraltar (SoG) is an area with a diverse trophic network in which species as Atlantic bluefin tuna (ABFT) regulate the ecosystem's balance. Study of the diet is necessary to know its role in the whole trophic network of the SoG and maintain a regulated control of its population. To know the trophic behaviour of ABFT in this area, seasonal feeding patterns were investigated by analysing the stomach content (SCA) and stable isotopes (SIA) in muscle and liver tissues of 106 specimens caught in the SoG. SCA indicated crustaceans were the most important group of prey (% AI = 53.94), followed by fish (% AI = 41.55) and cephalopods (% AI = 4.50). Among crustaceans, *Sergia robusta* was the main prey in terms of frequency of occurrence (%O) and weight (%W). Feeding patterns were analysed by the Amundsen graphic method, which showed that ABFT presents a certain degree of specialization for different prey. Trophic niche width was analysed using the standardized Levin index which indicated a specialist behaviour. Statistical analyses indicated there are seasonal differences in diet with both SCA and SIA. Specifically, diet differs significantly in spring with the rest of seasons. Consumption rates were higher in spring too. These changes in feeding habits are consistent with the different energy needs of the ABFT's biological cycle and changes in the species' composition of the SoG.

1. INTRODUCCIÓN

El atún rojo atlántico, *Thunnus thynnus* (Linnaeus, 1758) es el miembro más grande de la familia Scombridae. Este túnido presenta un elevado interés comercial (Macias *et al.*, 2012) y ha sido explotado por el hombre durante milenios, aunque no fue hasta 1982 que se consideró sobreexplotado (Block *et al.*, 2001) después de haber sometido a la población a un progresivo aumento del esfuerzo pesquero. Desde entonces, distintos cambios han ocurrido en su abundancia relativa, distribución y pesquerías (Mather *et al.*, 1995; Fromentin y Powers, 2005; Logan *et al.*, 2011). El declive de la población relacionado con el aumento de la sobreexplotación (Mackenzie *et al.*, 2009; Medina *et al.*, 2015) condujo a la adopción de un Plan de Recuperación en 2006, año en el que la biomasa reproductora fue la más baja registrada (aproximadamente el 40% de la biomasa a finales de 1950) (ICCAT, 2008; Mackenzie *et al.*, 2009). No obstante, ahora muestra signos de mejora como resultado de las medidas de conservación implementadas por ICCAT (International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas/Comisión Internacional para la Conservación del Atún Atlántico) (ICCAT, 2012).

1.1 TAXONOMÍA Y CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS

El atún rojo pertenece al género *Thunnus*, familia Scombridae, suborden Scombroidei, orden Perciformes, clase Actinopterygii. Hasta hace poco se reconocían dos subespecies de *Thunnus thynnus*, el del Atlántico *T. thynnus thynnus* y el del Pacífico *T. thynnus orientalis* (Gibbs y Collette, 1967; Cort, 1990). En la actualidad se distinguen como especies distintas y se reconocen tres especies de atún rojo: *T. thynnus*, *T. orientalis* y *T. macoyii* (Collette *et al.*, 2001).

El atún rojo es un túnido de cuerpo alargado y fusiforme (Fig. 1) cuyas dimensiones pueden alcanzar los 3,3 metros de longitud (Cort, 2013) y llegar a superar los 725 kg de peso (Cort y Abaunza, 2019), aunque oficialmente el ejemplar más grande capturado fue de 679 kg (Fraser, 2008). Además, es una especie longeva con un ciclo vital de 35 años, como indicaron Neilson y Campana (2008) mediante estudios a partir de depósitos

de radiocarbono en otolitos. Asimismo, es un gran nadador pudiendo alcanzar una velocidad de 13-31 km/h, aunque su velocidad media es de 5,9 km/h (Lutcavage *et al.*, 2000).



Figura 1: *Morfología externa de Thunnus thynnus. Fuente: Karen Talbot Art.*

Esta especie y en general los túnidos se caracterizan por su *rete mirabile* (Fig. 2). Se trata de un sistema de contracorriente vascular que le permite elevar de manera sostenida su temperatura corporal hasta 21°C por encima de la temperatura ambiente (Carey y Teal, 1969; Cort y Abaunza, 2019). Este sistema permite mantener un metabolismo elevado y constante, así como habitar zonas con un rango amplio de temperaturas (Graham y Dickson, 2004; Dickson y Graham, 2004). Block *et al.* (2001) y Fromentin y Powers (2005) sostienen que es tan capaz de soportar temperaturas por debajo de los 3°C como por encima de los 30°C mientras mantiene estable su temperatura interna. El coste metabólico de este sistema es bajo en comparación a los beneficios ecológicos, ya que es común en atunes y otras especies altamente migratorias los desplazamientos rápidos de miles de kilómetros gracias a este sistema (Block *et al.*, 2001).

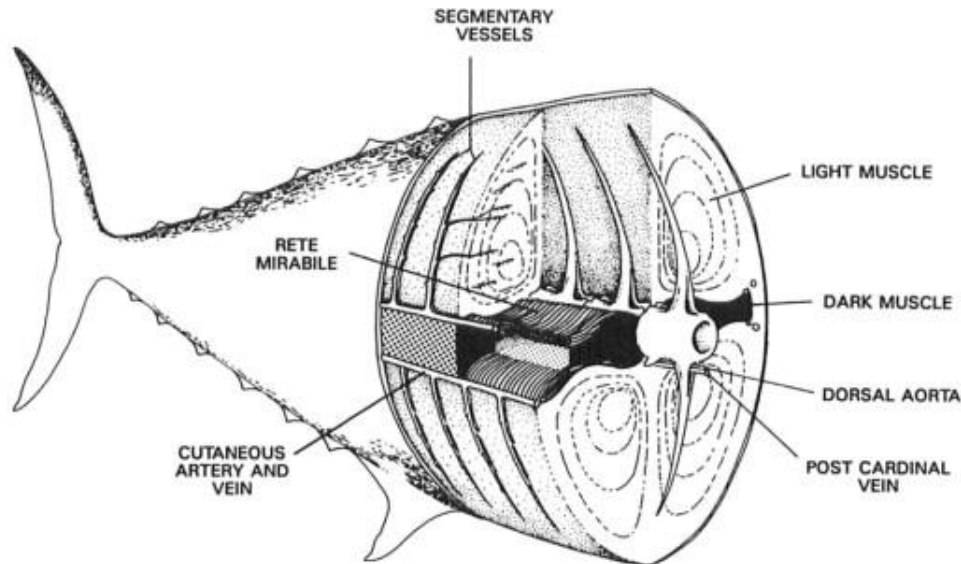


Figura 2: Diagrama del suministro de sangre al músculo del atún rojo (Carey, 1973). Cuatro pares de vasos cutáneos (cutaneous artery and vein) se ramifican y forman el sistema de intercambio de calor a contracorriente (rete mirabile) por encima y por debajo del músculo rojo (dark muscle). El músculo blanco (light muscle) es suministrado por bandas de arterias y venas que pasan a través del músculo desde los vasos segmentarios (segmentary vessels), actuando así como intercambiadores de calor. Otras arterias y venas que no intercambian calor (que no se muestran) terminan en la aorta dorsal (dorsal aorta) y la vena cardinal (post cardinal vein), respectivamente.

1.2 DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT

El atún rojo habita en ecosistemas pelágicos, viviendo en la totalidad del Atlántico norte y mares adyacentes (Fig. 3) (Mather *et al.*, 1995; Fromentin y Powers, 2005). Es sabido que se reproduce en dos periodos y regiones principales: desde abril hasta junio en el Golfo de México y desde junio hasta agosto en el mar mediterráneo (Magnuson *et al.*, 1994; Mather *et al.*, 1995; Teo *et al.*, 2006). El hecho de que existan dos áreas principales de desove hace que se consideren, en lo que se refiere a su gestión, como stocks diferenciados por parte de la ICCAT que los separa en el meridiano 45°W (Cermeño, 2015; Cort y Abaunza, 2019). Ésta no es una división real, por lo que los individuos pueden cruzarla. Existe un grado extenso de mezcla entre las poblaciones (Cermeño *et al.*, 2015) como demostraron Block *et al.* (2005) mediante el empleo de marcaje electrónico.

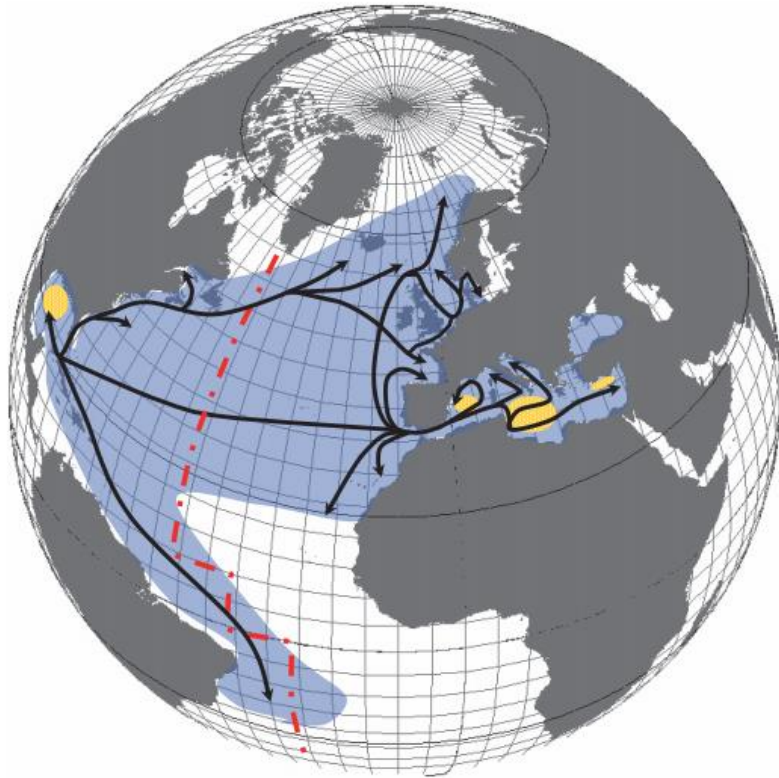


Figura 3: Mapa que incluye las principales rutas migratorias (flechas negras), la distribución geográfica (azul), las principales zonas de desove (amarillo) y la delimitación de los dos stocks existentes de atún rojo según las unidades de gestión del ICCAT (líneas separatorias rojas). Fuente: ICCAT (2006)

Estos túnidos hacen migraciones a gran escala pasando de zonas frías subpolares a zonas de aguas subtropicales (Mather *et al.*, 1995; Block *et al.*, 2005; Teo *et al.*, 2006). Su capacidad para mantener la temperatura de su cuerpo permite que el atún rojo sea el único entre los grandes peces pelágicos capaz de vivir permanentemente en aguas frías del Atlántico (Bard *et al.*, 1998; Fromentin y Fonteneau, 2001; Fromentin y Powers, 2005). Si bien según Cort (1990), la temperatura sí juega un papel importante en peces jóvenes, por lo que junto a las condiciones del medio podría condicionar las variaciones migratorias de los atunes que no hayan alcanzado la madurez sexual. La aparición y desaparición de pesquerías sugieren cambios significativos en la dinámica espacial del atún rojo que podrían deberse a cambios ambientales (Ravier y Fromentin, 2004; Quintero-Salmerón, 2014).

No obstante, su distribución no sólo se explica por su extensión geográfica. La telemetría mediante marcas electrónicas ha revelado que tanto juveniles como adultos

pueden alcanzar con frecuencia profundidades de 500-1000 metros (Brill *et al.*, 2002; Lutcavage *et al.*, 2000; Fromentin, 2006), acercándose a zonas de afloramiento cercanas a la costa asociadas a la circulación general del Atlántico Norte con motivos reproductivos y para alimentarse (Bard *et al.*, 1998; Mather *et al.*, 1995; Wilson *et al.*, 2005; Fromentin, 2006), aunque pasan la mayoría del tiempo nadando en aguas superficiales de unos 20 metros (Brill *et al.* 2002; Medina *et al.* 2015). Las variaciones en su distribución vertical y el empleo de profundidades particulares como termoclinas se consideran una estrategia para optimizar la probabilidad de detectar presas, o incluso pueden servir para una función de orientación (Lutcavage *et al.*, 2000; Arregui *et al.*, 2018). En concreto, en el Estrecho de Gibraltar se ha hipotetizado que las inmersiones profundas permiten a los atunes ubicar la corriente de salida del mar Mediterráneo y así guiarlos en su migración reproductora, además de aprovechar esta corriente tras el desove para ahorrar energía (Wilson y Block, 2009; Aranda *et al.*, 2013).

En definitiva, tienen esquemas migratorios para desovar en áreas específicas (Cury, 1994; Fromentin y Powers, 2005; Fromentin, 2006), aunque pueden cambiar sustancialmente entre individuos, años y zonas (Lutcavage *et al.*, 1999; Block *et al.*, 2001; Fromentin, 2006). Además, estas migraciones tienen la peculiaridad de que no se producen por impronta sino por aprendizaje. Dodson (1988; Fromentin y Powers, 2005) recurre al término *homing* para referirse al proceso relacionado con el aprendizaje espacial que realizan los individuos jóvenes siguiendo la migración de los mayores para garantizar el éxito reproductor de la población. Así, se justifica cierta “fidelidad” por las áreas de desove natales (Block *et al.*, 2005; Rooker *et al.*, 2007) en busca del mejor lugar de puesta (Quintero-Salmerón, 2014) y se establece una diferenciación entre los stocks que desovan en las aguas del mar Mediterráneo y los que desovan en el Golfo de Méjico.

1.3 ARTE DE PESCA

Hasta comienzos del siglo XX la captura de atún rojo tenía lugar principalmente en el mar Mediterráneo mediante el empleo de almadrabas (Fromentin, 2006) y era explotado de forma sostenible hasta finales del mismo siglo (Mather *et al.*, 1995)

aprovechando la migración de la especie. En el Estrecho de Gibraltar, Macias *et al.* (2012) establecieron que los individuos de atún rojo son principalmente capturados durante su migración reproductora hacia el mar Mediterráneo entre los meses de abril a agosto, pero también se han observado capturas a lo largo de todo el año por pequeños pesqueros de cebo vivo.

Desde entonces las pesquerías han evolucionado debido a su interés comercial, surgiendo otras pesquerías a partir de flotas basadas en línea de mano y cerco (Meyer-Waarden, 1959; Fromentin, 2006). No obstante, Cort (1990) observó que los sistemas de pesca utilizados primordialmente son la almadraba, la red de cerco, el curricán o el palangre. La búsqueda de otros artes de pesca que produzcan un menor impacto y sean más selectivos ha llevado al desarrollo de pesquerías como la de *green stick*, mediante la cual se han obtenido los ejemplares de este trabajo.

El nombre *green stick* (Fig. 4) proviene de los tallos de bambú, aún verdes y flexibles, que se empleaban en su origen. En la actualidad consiste en un palo de fibra de carbono de unos 14 metros de altura a cuyo extremo está comunicada una línea de la que, a su vez, se encuentran de forma perpendicular de 3 a 5 líneas con un cebo. El éxito depende de un excitador denominado pájaro que se encuentra al final del sedal principal y que da a entender a los peces que está persiguiendo presas. Una vez éstos han picado el anzuelo, su peso rompe la conexión entre la línea principal y el *green stick* indicando a los pescadores su captura.

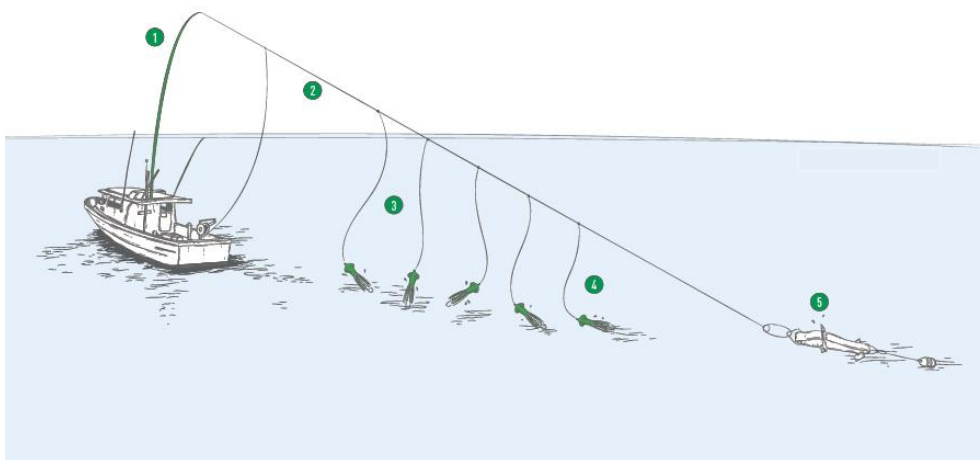


Figura 4: Esquema del arte de green stick. Se observan las partes que componen el arte: el green stick (1), la línea principal (2), las líneas perpendiculares (3) con sus respectivos cebos (4) y el excitador (5). Fuente: Bailey Farnsworth/The Pew Charitable Trusts.

1.4 BIOLOGÍA TRÓFICA

El atún rojo es considerado un depredador oportunista, y la dieta parece cambiar en respuesta a la abundancia de las presas (Logan *et al.*, 2011). Además, tanto juveniles como adultos presentan un comportamiento generalista (Varela *et al.*, 2014, Medina *et al.*, 2015) que depende en gran medida de la abundancia y disponibilidad de presas potenciales en su hábitat (Medina *et al.*, 2015). Estas presas (peces, cefalópodos y crustáceos) incluyen a numerosas especies, con lo que su composición particular vendrá determinada principalmente por su localización (Rooker *et al.*, 2007), aunque no sólo varía con la zona sino también según la época y el tamaño del pez.

Las larvas se alimentan de copépodos, cladóceros y otros crustáceos (Catalán *et al.*, 2011), mientras que los juveniles se alimentan de peces pelágicos y cefalópodos (Medina *et al.*, 2015), dieta muy similar a la de adultos que en su mayoría se alimentan de peces teleósteos y algunos invertebrados (Sinopoli *et al.*, 2004; Fromentin, 2006). Acorde a Logan *et al.* (2011), el grupo dominante de presas son los teleósteos cuya biomasa es significativamente mayor a la de crustáceos o cefalópodos, mientras que no se detectan diferencias significativas entre estos dos últimos. Cabe destacar que su dieta también puede estar compuesta por especies demersales de aguas someras y especies bentónicas (Chase, 2002), aunque en menor proporción.

El conocer las relaciones tróficas, además de para obtener información sobre la calidad y la abundancia de las presas, es necesario para entender los cambios en el ecosistema, el impacto potencial de la alimentación de esta especie para cada región y la dinámica poblacional de este depredador (Logan *et al.*, 2011) en relación con las pesquerías y las variaciones de su medio. Cualquier reducción en la abundancia de los depredadores tiene el potencial de alterar la estructura trófica en los sistemas marinos (Paine, 1966; Hinke *et al.*, 2004; Logan *et al.*, 2011), al igual que un aumento puede producir un impacto significativo en las comunidades de las presas y causar modificaciones en las relaciones tróficas (Baum y Worm, 2009; Butler *et al.*, 2010; Sorell *et al.*, 2017).

1.5 ANÁLISIS DE LA DIETA

Comprender la dieta en ecosistemas acuáticos no es fácil, pero se puede inducir mediante el análisis del contenido estomacal (SCA) que se ha considerado de manera histórica como “una práctica común en la ecología de peces” (Hyslop, 1980; Amundsen *et al.*, 1996; Mar Silva *et al.*, 2014) al aportar información detallada sobre las presas horas antes de la captura (Sorell, 2017). Diversos trabajos han investigado los hábitos alimenticios del atún rojo empleando el SCA (Sinopoli *et al.*, 2004; Karakulak *et al.*, 2009; Battaglia *et al.*, 2013).

Sin embargo, el SCA puede dar fallos en la interpretación: la regurgitación por el estrés de captura, los efectos estacionales, las tasas de digestión, la descomposición de las presas, los efectos del tamaño de los depredadores y la dificultad para distinguir unas especies de otras pueden ser problemáticos para los estudios de hábitos alimenticios, y pueden sesgar la recopilación de datos (Bowen, 1986; Chase, 2002; Estrada *et al.*, 2005). Es por esto que en la actualidad diferentes estudios de la dieta del atún rojo, tanto en adultos (Madigan *et al.*, 2012; Sorell *et al.*, 2017) como en juveniles (Medina *et al.*, 2015; Varela *et al.*, 2014, 2018) y larvas (Catalán *et al.*, 2011; Uriarte *et al.*, 2016), lo complementan con el análisis de isótopos estables (SIA) ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) que proporciona información de las presas de forma más prolongada en el tiempo (Peterson y Fry, 1987; Sorell, 2017). La abundancia de isótopos estables en los organismos varía en función de procesos naturales, lo que permite su empleo como trazadores de procesos ecológicos, aunque debido a su abundancia natural en los tejidos los más empleados son los del carbono y el nitrógeno.

Los isótopos estables son átomos de un mismo elemento cuyo núcleo posee un número de protones determinado, pero no de neutrones (Thomson *et al.*, 1921), y que mantienen esa combinación sin alterar a lo largo del tiempo (Varela, 2012). Las diferencias en el número de neutrones de isótopos ligeros (^{14}N y ^{12}C) y pesados (^{15}N y ^{13}C) generan diferencias en la masa atómica que pueden ser medidas con un espectrómetro de masas (Varela, 2012). Esta diferencia entre los isótopos pesados y ligeros es la traza o firma isotópica y es lo que se representa en notación delta (p.e. $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$).

La abundancia relativa de isótopos de carbono y nitrógeno presentes en los tejidos de las presas es transferida a sus depredadores a través de la red trófica mediante procesos de enriquecimiento (DeNiro y Epstein, 1978, 1981; Varela *et al.*, 2011; Ferrer-Palou *et al.*, 2015). Los animales tienen una composición isotópica similar de carbono a la de su dieta pero la de nitrógeno es más pesada y sufre un incremento del 3 al 4‰ por cada nivel trófico (DeNiro y Epstein, 1978, 1981; Varela, 2012). Es por esto que el isótopo de carbono es empleado como marcador para determinar fuentes de producción primaria (DeNiro y Epstein, 1978; Varela *et al.*, 2018), mientras que la abundancia de $\delta^{15}\text{N}$ permite establecer la posición en la cadena trófica (DeNiro y Epstein, 1981; Post, 2002; Varela *et al.*, 2018). No obstante, la firma isotópica debe ser cotejada con las firmas isotópicas obtenidas a los niveles basales del ecosistema para identificar de manera segura las fuentes de carbono en la dieta o las posiciones tróficas (Post, 2002; Varela *et al.*, 2011; Varela, 2012).

Además, tanto $\delta^{13}\text{C}$ como $\delta^{15}\text{N}$ proporcionan información en una escala de tiempo determinada en función de la actividad metabólica del tejido y del organismo (Peterson y Fry, 1987; Varela *et al.*, 2017). Tejidos de baja renovación como el músculo proporcionan información trófica a escalas de tiempo mayores (meses) mientras que los tejidos con tasas metabólicas más rápidas como el hígado dan información a escalas de tiempo más cortas (semanas) (Varela *et al.*, 2017). La combinación del análisis de los contenidos estomacales y de isótopos estables aporta información completa de la dieta a corto y largo plazo de la especie a analizar, en este caso concreto de la dieta del atún rojo.

2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

El intercambio que se produce en el Estrecho entre las dos masas de agua del Atlántico y el Mediterráneo de densidades diferentes permite que sea una zona en la que se producen afloramientos y, por ende, alberga una elevada producción primaria con una red trófica diversa en la que especies como el atún rojo regulan el equilibrio del ecosistema. Es uno de los principales depredadores pelágicos, tiene un comportamiento

alimenticio oportunista y presenta una dieta variada de presas, por lo que una variación sustancial en su población puede alterar las relaciones tróficas. Conocer cómo influye el atún rojo en el Estrecho es necesario para mantener un control regulado de su población y una pesquería sostenible en el Golfo de Cádiz. En este sentido, el estudio de la dieta a través del análisis de contenidos estomacales y de isótopos estables se convierte en una herramienta fundamental para conocer su papel en el conjunto de la red trófica del Estrecho de Gibraltar.

El **objetivo** de este trabajo es conocer el comportamiento trófico del atún rojo mediante el análisis del contenido estomacal y de isótopos estables en tejidos de músculo e hígado. Para ello, se definen objetivos secundarios que se pueden sintetizar en (1) caracterización de la dieta del atún rojo Atlántico en el Estrecho de Gibraltar mediante análisis de contenidos estomacales e isótopos estables, (2) deducción de la variación estacional de la dieta del atún rojo en el Estrecho de Gibraltar, (3) determinación de patrones alimenticios del atún rojo en el Estrecho de Gibraltar a partir del modelo descrito por Amundsen *et al.* (1996), (4) estimación de la amplitud del nicho trófico en el Estrecho de Gibraltar mediante el índice estandarizado de Levin, y (5) determinación de la tasa de consumo de alimento diaria del atún rojo en el Estrecho de Gibraltar.

3. MATERIAL Y MÉTODOS

3.1 ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó durante la primavera, verano y otoño del año 2017 e invierno de 2018 en el Estrecho de Gibraltar, al sur de España (comprendido entre el mar de Alborán y el golfo de Cádiz) y norte de Marruecos (Fig. 5). Su profundidad varía entre los 280 y los 1000 m y abarca una extensión de 14 kilómetros.

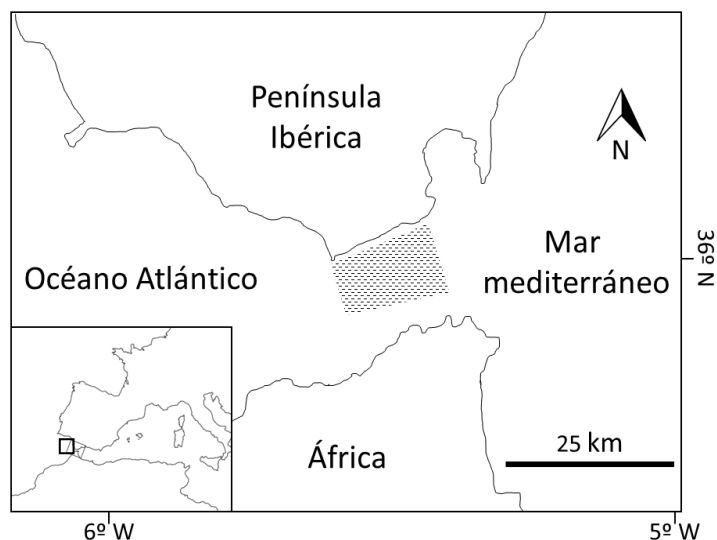


Figura 5: *Mapa del área de muestreo.*

3.2 TOMA DE MUESTRAS

Mediante el arte de pesca *green stick* se capturaron en el Estrecho de Gibraltar 106 ejemplares de atún rojo. Para algunos ejemplares se extrajo el contenido del estómago mediante un lavado estomacal (basado en forzar al pez a regurgitar el alimento ingerido a través de una manguera que se le introduce por la boca para posteriormente recoger el alimento con un filtro) (Fig. 6) mientras que para otros se mantuvo el estómago completo y se congelaron a -20°C para mayor conservación a expensas de realizar los análisis. Se tomaron también dos muestras de tejido de cada atún muestreado, tanto de hígado como de músculo proveniente del pedúnculo caudal, y fueron mantenidas a -20°C para conservarlas hasta que se realizó el análisis de isótopos estables.



Figura 6: *Filtro de malla colocado en la boca para recoger el contenido estomacal.*

3.3 ANÁLISIS DEL CONTENIDO ESTOMACAL (SCA)

En el caso de las muestras de las que se conservaron los estómagos completos, a modo de obtener su contenido, se realizó una incisión con tijeras de una punta a otra y se vació su interior. El análisis consistió en la determinación del grupo taxonómico más bajo posible de las presas en función de su grado de digestión (Fig. 7). Mediante un primer análisis macroscópico y con el empleo de lupa binocular y guías se pudo identificar las presas. Los restos de peces se determinaron por observación de los otolitos presentes (Härkönen, 1986; Tuset, 2008) y los cefalópodos por su pico (Clarke, 1986). En el caso de restos de peces que no pudieron ser identificados por falta de estructuras duras se recurrió a la determinación genética, mientras que las especies de las que sólo se obtuvieron partes duras no fueron consideradas en el análisis. Las presas, una vez identificadas, fueron pesadas con una balanza analítica.

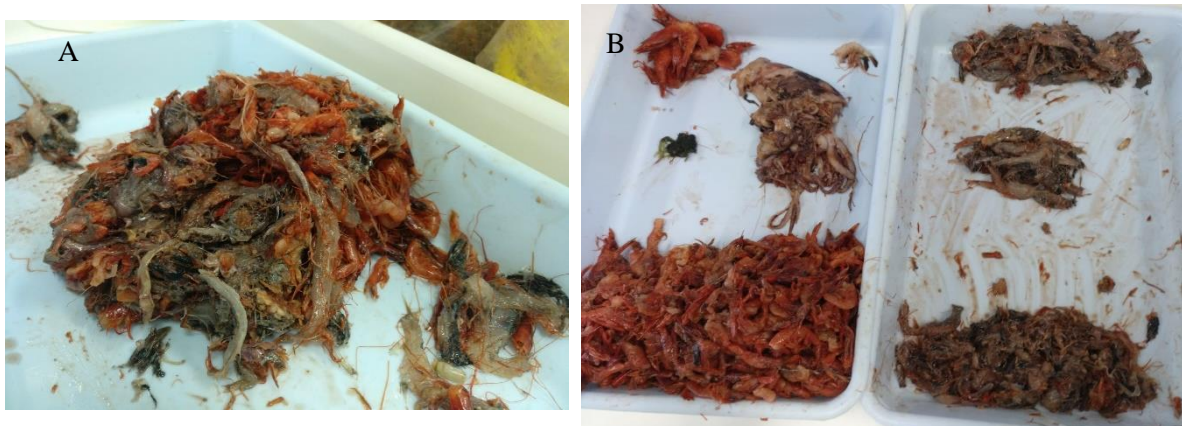


Figura 7: *Contenido estomacal. Primero en fase de digestión (A), después separados por grupos (B).*

3.4 ANÁLISIS DE ISÓTOPOS ESTABLES (SIA)

3.4.1 Tratamiento de las muestras

Las muestras de tejido muscular y hepático (86 por tejido) fueron descongeladas, enjuagadas con agua destilada de 4 a 6 veces para eliminar sangre e impurezas, introducidas en viales de vidrio y liofilizadas al menos 48 horas. Cada muestra fue triturada en un mortero y se dividió en dos submuestras, una que se empleó directamente para los análisis isotópicos del $\delta^{15}\text{N}$ y otra que fue sometida a una extracción de lípidos para el $\delta^{13}\text{C}$. La extracción lipídica consistió en introducir las muestras en una solución de 5mL de cloroformo:metanol (2:1) (v/v) como describen Varela *et al.* (2011) durante 24 horas y posteriormente centrifugarlas durante 5 minutos a 1500 rpm. El disolvente se extrajo con una pipeta Pasteur y se desechó. Para evitar posibles restos del disolvente se evaporaron las muestras introduciendo los viales en una estufa a 40°C durante 24 horas antes de proceder a los análisis isotópicos.

3.4.2 Análisis de isótopos estables

De las muestras, hubieran sido tratadas o no para la extracción de lípidos, se extrajeron alícuotas de 1mg y se introdujeron en microtubos de 2 mL para ser enviadas a la Unidad de Técnicas Instrumentales de Análisis, Universidade da Coruña, donde fueron realizados los análisis. Para medir la abundancia relativa de ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$) y ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$) se utilizó un sistema de gas en flujo continuo usando un analizador elemental (*Thermo*

Finnigan Elementary Analyzer Flash EA 1112) acoplado a un espectrómetro de masas de relaciones isotópicas (*Thermo Finnigan Delta Plus*). Los valores de los isótopos estables se expresan en partes por mil (‰) a partir de un estándar de referencia según la ecuación propuesta por Post (2002):

$$\delta = [(R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}})-1] * 10^3 \quad (1)$$

Donde “ δ ” es el valor isotópico que se desea medir, “ R_{muestra} ” es la razón entre los isótopos pesados y ligeros de la muestra ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ y $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) y “ $R_{\text{estándar}}$ ” es la razón entre los isótopos pesado y ligero de referencia. Como estándares se usan VPDB (*Vienna Pee Dee Belemnite*) para el carbono y nitrógeno atmosférico para el nitrógeno.

3.5 ANÁLISIS DE DATOS SCA

La importancia en la dieta de cada presa se evaluó a partir del cálculo de índices comunes para describir la dieta como son el porcentaje en peso y la frecuencia de ocurrencia (Hyslop, 1980) y el índice de alimentación propuesto por Kawakami y Vazzoler (1980):

- **Porcentaje en peso (% W_i):**

$$\frac{\text{Peso de cada presa "i"}}{\text{Peso total de presas}} * 100 \quad (2)$$

- **Frecuencia de ocurrencia (% O_i):**

$$\frac{\text{Número de estómagos que contienen la presa "i"}}{\text{Número total de estómagos (no vacíos)}} * 100 \quad (3)$$

- **Índice de alimentación (% AI_i):**

$$\left[\frac{(\%O_{ix} * \%W_i)}{(\sum \%O_{ix} * \%W_i)} \right] * 100 \quad (4)$$

La frecuencia de ocurrencia no tiene en cuenta el peso de las presas y el porcentaje en peso puede sobreestimar la importancia de presas menos representadas pero más

pesadas. Es por esto que surge la necesidad de recurrir al índice de alimentación, que establece la importancia de las presas en la dieta basándose en los índices de porcentaje en peso y frecuencia de ocurrencia.

Se determinó si había diferencias estacionales en la dieta mediante un análisis multivariado de varianza permutacional (PERMANOVA) (Anderson, 2001; McArdle y Anderson, 2001). El factor fijo fue "estación" con 4 niveles (primavera, verano, otoño e invierno). El análisis se basó en una matriz de distancia euclídea calculada a partir del peso total de presa, después de transformar los datos a la raíz cuarta y así equilibrar la contribución de las especies y disminuir la dispersión. Para evaluar la homogeneidad de la dispersión se realizó un análisis PERMDISP (Anderson, 2006). Tanto el análisis PERMANOVA como PERMDISP se pudieron realizar mediante el paquete estadístico PRIMER v6.1.13 & PERMANOVA+ v1.0.3 (Clarke y Gorley, 2006; Anderson *et al.*, 2008).

La amplitud del nicho trófico para cada estación y el año completo fue calculada a partir del índice estandarizado de Levin, donde "B_i" es la amplitud del nicho, "n" el número de presas y "P_{ij}" es el índice de alimentación expresado en tantos por uno (P_{ij} = %A_{ij} * 100):

$$B_i = \frac{1}{(n-1)} * \left(\frac{1}{\sum P_{ij}^2} - 1 \right) \quad (5)$$

Este índice oscila entre 0 y 1, donde los valores cercanos a 0 indican un comportamiento especialista y valores cercanos a 1 indican un comportamiento generalista (Krebs, 1989).

La estrategia de alimentación, la importancia de las presas y la contribución a la amplitud del nicho trófico se evaluaron utilizando el método gráfico de Costello (1990) modificado por Amundsen *et al.* (1996) que consiste en representar la frecuencia de ocurrencia (%O_i) frente a la abundancia de presa específica (%P_i), representada por la fórmula:

$$\%P_i = \frac{\sum \text{Peso de la presa "i"}}{\sum \text{Peso total de las presas de los estómagos que contengan la presa "i"}} * 100 \quad (6)$$

La tasa de consumo de alimento diaria por estaciones y se obtuvo mediante la ecuación propuesta por Olson y Mullen (1986), donde "I" es la ingesta diaria expresada en gramos por hora, " \overline{W}_i " es el peso medio de la presa i dividido por el número total de

estómagos, y “ A_i ” es el tiempo promedio de evacuación de la proporción media de la presa i :

$$\hat{f} = \sum_{i=0}^1 \frac{\bar{W}_i}{A_i} \quad (7)$$

Dado que no existen trabajos del tiempo de evacuación del atún rojo, se empleó la media calculada experimentalmente por Olson y Boggs (1986) para cada presa de atún de aleta amarilla (*Thunnus albacares*). Se asumió que este tiempo de evacuación es adecuado para estimar la tasa de consumo diaria de atún rojo porque son especies filogenéticamente próximas. Se asume que el tiempo de evacuación no se ve alterado por el tamaño ni del depredador ni de la presa. Diversos autores han estimado que el atún rojo se alimenta durante todo el día (Battaglia *et al.*, 2012; Medina *et al.*, 2015), la ingesta diaria se obtuvo de multiplicar la tasa de consumo de alimento diaria por 24 horas (Olson y Galván-Magaña, 2002). La ración diaria es equivalente a la ingesta diaria expresada como porcentaje entre la masa corporal. La masa corporal de atún rojo se estimó a partir de la longitud furcal, de acuerdo a la ecuación de Rodríguez-Marín *et al.* (2015):

$$BM = 1,771 * e^{-5} * FL^b \quad (8)$$

Donde “BM” es la masa corporal (g), “FL” la longitud furcal (cm) y “b” es un coeficiente que varía según el mes del año en que se obtuvieron los ejemplares. Tanto la tasa de consumo como la ingesta diaria y la ración diaria se calcularon para cada una de las estaciones.

3.6 ANÁLISIS DE DATOS SIA

Las diferencias en las medias de los valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ para cada tejido y por cada estación fueron analizadas mediante el test estadístico de varianza ANOVA, seguido cuando fue necesario por el test de comparaciones múltiples de Tukey. Cuando los supuestos de normalidad u homocedasticidad no se cumplían se recurrió al test de Kruskal-Wallis.

Por último, se realizó una regresión lineal para ver la relación existente entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de músculo e hígado y la longitud furcal de los peces. Se consideró un nivel de significación de $\alpha = 0,05$ para todos los test. Los análisis estadísticos fueron ejecutados con R v3.5.3 (2019).

4. RESULTADOS

4.1 SCA

Se muestrearon un total de 106 individuos, cuya longitud furcal osciló entre los 109 y los 208 cm (media \pm SD: 135,41 \pm 15,0 cm) (Tabla 1). Del total de estómagos analizados 30 se encontraron vacíos (28%), mientras que 76 contenían al menos una presa (72%). Debido al avanzado grado de digestión, la identificación a nivel de especie no fue siempre posible.

Tabla 1: Resumen de los datos de las muestras de atún rojo (*Thunnus thynnus*) utilizadas en el SCA

Estación	Inicio	Fin	Talla SFL (cm)			n	Porcentaje de estómagos que contienen presas		Porcentaje de estómagos vacíos	
			Rango	Media	SD					
Primavera	22/05/2017	29/05/2017	109 - 195	138,07	17,8	22	100%	n= 22	0%	n= 0
Verano	23/08/2017	22/09/2017	122 - 162	135,91	11,3	27	78%	n= 21	22%	n= 6
Otoño	06/10/2017	17/11/2017	116- 182	130,81	8,3	43	56%	n= 24	44%	n= 19
Invierno	03/01/2018	19/01/2018	112 - 208	139,45	24,5	14	64%	n= 9	36%	n= 5
Año	22/05/2017	19/01/2018	109 - 208	135,41	15,0	106	72%	n= 76	28%	n= 30

La dieta estuvo compuesta por 32 taxones de los cuales 21 fueron peces, 5 cefalópodos y 6 crustáceos (Tabla 2). El grupo de presas dominante fueron los crustáceos (%Al_i = 52,53 y %W_i = 45,41) de entre los cuales el aporte mayoritario correspondió a *Sergia robusta* (%Al_i = 58,29 y %W_i = 29,30), seguido de *Acanthephyra pelagica* (%Al_i = 8,70 y %W_i = 6,97). Las presas de peces fueron principalmente mesopelágicas destacando la familia Stomiidae, compuesta por *Chauliodus sloani* y

Stomias boa (%Al_i= 16,06 y %W_i= 14,01), junto a *Lampanyctus crocodilus* (%Al_i = 2,97 y %W_i = 5,50). Los cefalópodos se encontraban pobremente representados (%Al_i= 5,43 y %W_i= 9,67).

Hubo diferencias en la dieta según la estación del año en que se capturaron los ejemplares. El análisis PERMANOVA reveló diferencias significativas ($p = 0,001$), en concreto entre primavera y el resto de las estaciones ($p < 0.05$). El PERMDISP no mostró diferencias significativas ($p = 0.058$), confirmando que las diferencias obtenidas con el PERMANOVA no se debieron a la dispersión de los datos.

En primavera los crustáceos fueron el grupo de presas que más aportó a la dieta y se encontraron en todos los estómagos (%Al_i= 62,80 y %O_i= 100,00) (Tabla 2), en concreto las especies *Sergia robusta* (%Al_i= 50,56; %W_i= 30,18 y %O_i= 81,82) y *Polibius henslowii* (%Al_i= 26,38; %W_i= 20,24 y %O_i= 63,64) la cual sólo se encontró durante esta estación, seguidos por el cefalópodo *Histioteuthis* spp. (%Al_i= 10,17 y %O_i= 54,55). Los crustáceos son también abundantes en otoño (%Al_i= 75,21 y %O_i= 95,83), destacando *Sergia robusta* (%Al_i= 67,84 y %O_i= 83,33) y *AcanthePHYRA pelagica* (%Al_i= 23,87 y %O_i= 79,19), no obstante de entre los teleósteos la familia Stomiidae es la tercera presa mayoritaria de la dieta (%Al_i= 5,82 y %O_i= 45,83). En verano, aunque *Sergia robusta* (%Al_i= 32,13) y *AcanthePHYRA pelagica* (%Al_i= 16,70) siguen siendo componentes principales de la dieta, el grupo de presas que más aporta a ésta es el de peces (%Al_i= 68,58; %W_i= 66,12 y %O_i= 85,71) que se encontró en mayor cantidad con presas como la familia Stomiidae (%Al_i= 32,86 y %W_i= 25,25), *Auxis* spp. (%Al_i= 9,24 y %W_i= 21,31) o la familia Myctophidae (%Al_i= 2,63 y %W_i= 3,46). Los peces son también el grupo de presa predominante en invierno (%Al_i= 50,36 y %W_i= 46,52) por la familia Stomiidae (%Al_i= 22,48 y %W_i= 19,95) y el mictófido *Lampanictus crocodilus* (%Al_i= 5,11 y %W_i= 4,54). Sin embargo, en esta estación la dieta es más variada por el aporte de *Sergia robusta* (%Al_i= 29,66) y *AcanthePHYRA pelagica* (%Al_i= 3,91) y los cefalópodos *Histioteuthis* spp. (%Al_i= 29,99) e *Illex coindetii* (%Al_i= 1,44). Cabe destacar que a pesar de la poca importancia de los cefalópodos en el cómputo anual, en primavera e invierno obtuvieron %Al_i (8,99 y 24,72; respectivamente) de mayor relevancia, principalmente por *Histioteuthis* spp.

Tabla 2: Contenido estomacal de Thunnus thynnus en cada estación y durante todo el año. Wi: peso; Oi: ocurrencia; Ali: alimentación; Bi: amplitud de nicho.

Presas	Primavera			Verano			Otoño			Invierno			Todo el año		
	%Wi	%Oi	%Al	%Wi	%Oi	%Al	%Wi	%Oi	%Al	%Wi	%Oi	%Al	%Wi	%Oi	%Al
CRUSTÁCEOS	51.80	100.00	62.80	30.02	80.95	29.41	66.31	95.83	75.21	26.85	66.67	24.92	45.41	89.47	52.53
<i>Sergia robusta</i>	30.18	81.82	50.56	18.52	76.19	32.13	48.15	83.33	67.84	21.05	55.56	29.66	29.30	77.63	58.29
<i>AcanthePHYra pelagica</i>				10.27	71.43	16.70	17.84	79.17	23.87	4.63	33.33	3.91	6.97	48.68	8.70
<i>Polybius henslowii</i>	20.24	63.64	26.38										8.03	18.42	3.79
<i>Pasiphaea</i> spp.				1.18	42.86	1.16	0.31	20.83	0.11	1.17	22.22	0.66	0.54	21.05	0.29
<i>AcanthePHYra purpurea</i>	1.32	40.91	1.11										0.53	11.84	0.16
Sergestidae	0.06	13.64	0.02										0.02	3.95	< 0.01
Sin identificar				0.02	4.76	< 0.01	0.08	4.17	0.01				0.02	2.63	< 0.01
PECES	36.55	63.64	28.20	66.12	85.71	68.58	30.66	66.67	24.19	46.52	77.78	50.36	44.93	72.37	42.04
Stomiidae	7.42	31.82	4.84	25.25	57.14	32.86	7.50	45.83	5.82	19.95	44.44	22.48	14.01	44.74	16.06
<i>Lampanyctus crocodilus</i>	9.68	18.18	3.60	3.21	23.81	1.74	0.96	12.50	0.20	4.54	44.44	5.11	5.50	21.05	2.97
<i>Auxis</i> spp.				21.31	19.05	9.24	12.74	4.17	0.90				8.47	6.58	1.43
Myctophidae	0.02	4.55	< 0.01	3.46	33.33	2.63	0.49	4.17	0.03	0.04	11.11	0.01	1.08	13.16	0.36
<i>Trachurus mediterraneus</i>	7.61	4.55	0.71				5.47	4.17	0.39				4.10	2.63	0.28
<i>Notoscopelus elongatus</i>	0.37	4.55	0.03	1.30	9.52	0.28	0.62	8.33	0.09	1.53	22.22	0.86	0.83	9.21	0.20
<i>Scomber colias</i>				7.61	4.76	0.83	1.26	4.17	0.09				2.38	2.63	0.16
<i>Ceratoscopelus maderensis</i>	2.54	13.64	0.71										1.01	3.95	0.10
Trachipteridae										20.29	11.11	5.71	2.56	1.32	0.09
<i>Katsuwonus pelamis</i>	4.43	4.55	0.41										1.76	1.32	0.06
<i>Trachurus trachurus</i>	3.54	4.55	0.33										1.40	1.32	0.05
Scombridae				2.10	4.76	0.23	0.17	4.17	0.01				0.62	2.63	0.04
<i>Maurolicus muelleri</i>	0.18	4.55	0.02	0.01	9.52	< 0.01	0.17	16.67	0.05	0.16	22.22	0.09	0.13	11.84	0.04
<i>Capros aper</i>	0.63	4.55	0.06				0.65	4.17	0.05				0.38	2.63	0.03
<i>Notolepis rissoi</i>							0.55	4.17	0.04				0.11	1.32	< 0.01
<i>Sudis hyalina</i>				0.08	4.76	0.01	0.05	8.33	0.01				0.03	3.95	< 0.01
<i>Myctophum punctatum</i>	0.08	4.55	0.01				0.01	4.17	< 0.01				0.03	2.63	< 0.01
Paralepis	0.03	9.09	< 0.01										0.01	2.63	< 0.01
<i>Maurolicus</i> spp.	0.03	4.55	< 0.01										0.01	1.32	< 0.01
<i>Diaphus</i> spp.				0.03	4.76	< 0.01							0.01	1.32	< 0.01
Paralepididae				0.01	4.76	< 0.01							< 0.01	1.32	< 0.01
Sin identificar							0.01	4.17	< 0.01	< 0.01	11.11	< 0.01	< 0.01	2.63	< 0.01
CEFALÓPODOS	11.66	63.64	8.99	3.86	42.86	2.00	3.03	16.67	0.60	26.63	66.67	24.72	9.67	43.42	5.43
<i>Histioteuthis</i> spp.	9.10	54.55	10.17	0.87	23.81	0.47	1.21	12.50	0.26	21.29	55.56	29.99	6.78	32.89	5.72
<i>Illex coindetii</i>	2.16	22.73	1.00	2.77	23.81	1.50	1.75	8.33	0.25	5.12	11.11	1.44	2.62	17.11	1.15
Ommastrephidae	0.06	9.09	0.01	0.15	4.76	0.02				0.22	11.11	0.06	0.10	5.26	0.01
<i>Todaropsis eblanae</i>	0.33	4.55	0.03										0.13	1.32	< 0.01
Teuthida				0.05	4.76	< 0.01							0.01	1.32	< 0.01
Sin identificar				0.06	4.76	0.01	0.01	4.17	< 0.01				0.02	2.63	< 0.01
Bi			0.09			0.15			0.04			0.40			0.02

La amplitud del nicho trófico según el índice estandarizado de Levin (B_i) indicó un comportamiento especialista al obtener bajos valores para todo el año ($B_i = 0,02$) y para cada estación (primavera $B_i = 0,09$; verano $B_i = 0,15$; otoño $B_i = 0,04$; e invierno $B_i = 0,40$) (Tabla 2).

El diagrama de Amundsen (Fig. 8) mostró que el atún rojo tiene un comportamiento generalista para gran parte de las presas (e.j. *Maurolicus muelleri*, *AcanthePHYra pelagica*, *Illex coindetii*), siendo éstas raras y poco importantes en la dieta con baja ocurrencia y baja abundancia específica. No obstante, hubo presas para las que adoptó un comportamiento más especialista con baja ocurrencia pero alta abundancia específica como es el caso de *Scomber colias*, *Trachurus mediterraneus* o la familia Trachipteridae; que fueron consumidos por pocos atunes. La especie *Sergia robusta* puede considerarse como la especie dominante, puesto que es la única que se halla en la zona superior diestra del gráfico y se encontró en un alto porcentaje de estómagos ($\%O_i = 77,63$) (Tabla 2).

Hubo diferencias según la estación tanto en la ingesta diaria como en la ración diaria (Tabla 3). Tanto la ingesta como la ración diarias alcanzaron sus máximos en primavera (6000,43 y 20,88; respectivamente) mientras que en otoño se obtuvieron los mínimos (1711,23 y 6,21; respectivamente).

Tabla 3: Valores para cada estación de ingesta diaria y ración diaria (media \pm SD) de Thunnus thynnus.

Estación	Ingesta diaria (g)	Ración diaria (%BM * día ⁻¹)	
		Media	SD
Primavera	6000,43	20.88	\pm 7.25
Verano	3953,40	13.67	\pm 3.16
Otoño	1711,23	6.21	\pm 1.25
Invierno	3036,00	10.73	\pm 4.21

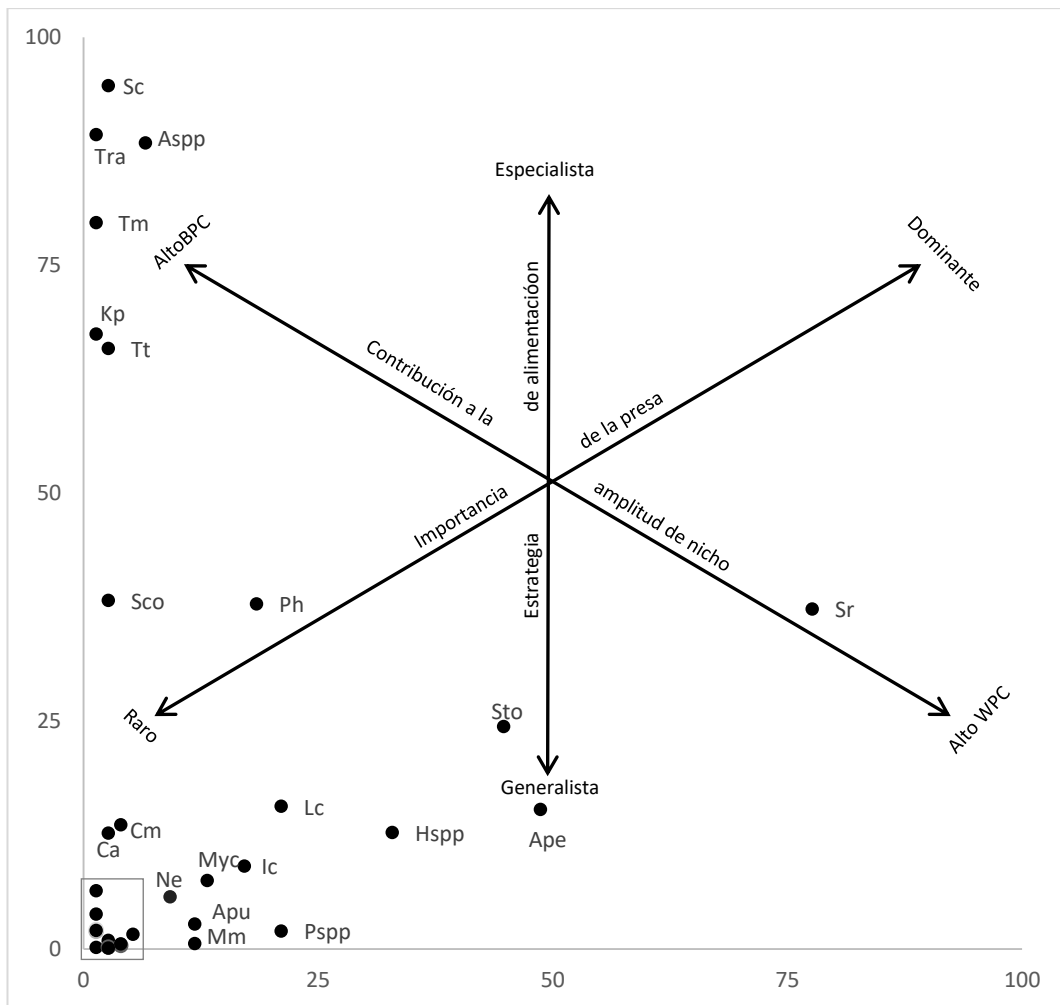


Figura 8: Abundancia específica (% P_i) frente a la frecuencia de ocurrencia (% O_i) de las presas de atún rojo atlántico (*T. thynnus*) en el Estrecho de Gibraltar. Los ejes correspondientes a los patrones de alimentación son los de Amundsen et al. (1996). El eje vertical define la estrategia alimentaria del depredador y los ejes diagonales muestran la contribución a la amplitud del nicho y la importancia de la presa. Alto BPC (Between-Phenotype Component) es alta competencia interespecífica, Alto WPC (Within-Phenotype Component) es alta competencia intraespecífica. Las presas situadas en la esquina inferior izquierda del gráfico marcadas con un cuadro corresponden a *Myctophum punctatum*, *Trachipteridae*, *Ommastrephidae*, *Sudis hyalina*, *Teuthida*, *Paralepididae*, *Diaphus spp.*, *Notolepis rissoi*, *Todaropsis eblanae*, *Parapelis*, *Maurolicus spp.*, *Sergestidae* y restos de peces, cefalópodos y crustáceos.

Los términos abreviados son Sc: *Scomber colias*, Tra: *Trachipteridae*, Aspp: *Auxis spp.*, Tm: *Trachurus mediterraneus*, Kp: *Katsuwonus pelamis*, Tt: *Trachurus trachurus*, Sco: *Scombridae*, Ph: *Polybius henslowii*, Sr: *Sergia robusta*, Sto: *Stomidae*, Lc: *Lampanyctus crocodilus*, Hspp: *Histioteuthis spp.*, Ape: *Acanthephyra pelagica*, Cm: *Ceratoscopelus maderensis*, Ca: *Capros aper*, Myc: *Myctophidae*, Ic: *Illex coindetii*, Ne: *Notoscopelus elongatus*, Apu: *Acanthephyra purpurea*, Mm: *Maurolicus muelleri*, Pspp: *Pasiphaea spp.*

4.2 SIA

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (media \pm SD) se muestran en la Tabla 4. Los correspondientes a $\delta^{13}\text{C}$ oscilaron entre -19,0‰ y -16,6‰ para músculo y entre -19,8‰ y -17,6‰ para hígado, mientras que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ variaron entre 9,9‰ y 13,8‰ para músculo y entre 8,2‰ y 11,3‰ para hígado. Tanto las muestras de músculo como las de hígado no mostraron diferencias significativas entre estaciones (test ANOVA o Kruskall-Wallis, $p \geq 0,05$), exceptuando las muestras de $\delta^{13}\text{C}$ de hígado que mostraron valores más altos en primavera (test ANOVA seguido de test de Tukey, $p < 0,001$).

Tabla 4: Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (media y desviación típica) de atún rojo por estaciones. Los valores situados en la misma fila con superíndices presentan diferencias significativas (p -valor < 0.05).

		Primavera (n= 22)		Verano (n= 25)		Otoño (n=25)		Invierno (n= 14)		Media (n=86)		Test estadístico
$\delta^{15}\text{N}$	Músculo	12.23	± 0.80	12.15	± 0.78	12.26	± 0.59	12.38	± 0.63	12.24	± 0.70	KW
	Hígado	9.69	± 0.46	9.8	± 0.66	10.01	± 0.44	9.98	± 0.30	9.86	± 0.51	KW
$\delta^{13}\text{C}$	Músculo	-17.65	± 0.34	-17.81	± 0.47	-17.84	± 0.39	-17.89	± 0.48	-17.79	± 0.42	AN
	Hígado	-18.14 ^b	± 0.40	-18.77 ^a	± 0.46	-18.65 ^a	± 0.42	-18.73 ^a	± 0.56	-18.57	± 0.51	AN + TK

Las diferencias entre las estaciones se analizaron empleando el test ANOVA (AN) seguido de Tukey (TK) y el test de Kruskall-Wallis (KW).

Se observó una relación significativa, aunque débil, entre los valores de longitud furcal y $\delta^{15}\text{N}$ de músculo ($r^2 = 0,15$ y ANOVA $p < 0,001$) e hígado ($r^2 = 0,07$ y ANOVA $p = 0,017$) (Fig. 9).

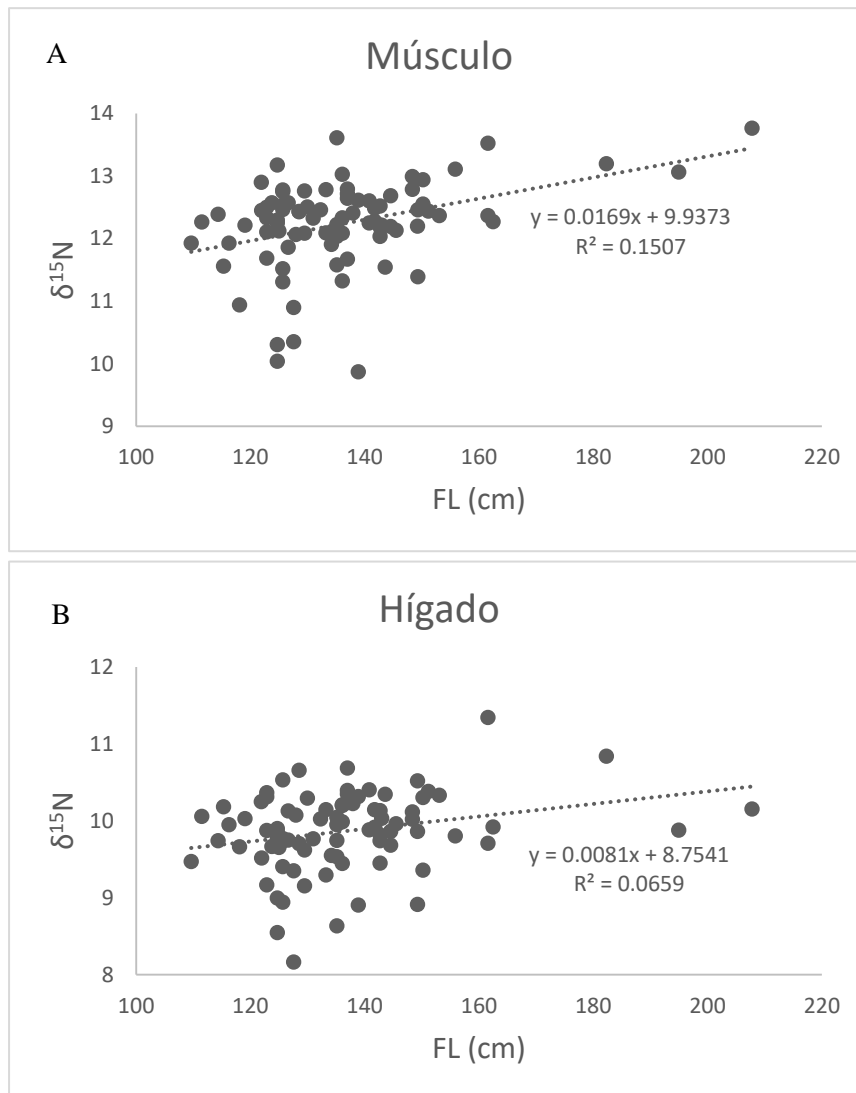


Figura 9: Relación entre los valores de $\delta^{15}N$ del músculo (A) y del hígado (B) con la longitud recta a la horquilla (FL) en cm.

5 DISCUSIÓN

De los estómagos muestreados, el 72% contenía al menos una presa. Esta proporción es similar a la obtenida por Sorell *et al.* (2017) (68,60% en 2012 y 72,13% en 2013) quienes sugieren que los atunes se alimentan activamente en el Estrecho de Gibraltar. Sin embargo, esto se contrapone con los trabajos de Rodríguez-Roda (1964) y Varela *et al.* (2013) realizados en la misma zona mediante el arte de almadrabas, que encontraron gran parte de los estómagos vacíos. Esta diferencia podría deberse al arte de pesca empleado, puesto que los peces obtenidos con almadrabas pueden haber digerido completamente el alimento al estar de manera prolongada en las redes hasta que son sacrificados (Varela *et al.*, 2013), mientras que el *green stick* permite obtener los individuos inmediatamente tras ser atrapados por los anzuelos.

El atún rojo es principalmente piscívoro de acuerdo a las investigaciones efectuadas tanto en el océano Atlántico como en el mar Mediterráneo (Chase, 2002; Karakulak, 2009; Logan *et al.*, 2011; Battaglia *et al.*, 2013; Medina *et al.*, 2015; Olafsdóttir *et al.*, 2016), lo cual coincide con los datos obtenidos en el presente trabajo donde fueron numerosas las presas de peces. No obstante, el SCA mostró que la dieta del atún rojo estuvo ante todo compuesta de crustáceos. Otros estudios reportan la importancia de los crustáceos en la dieta del atún rojo (Sinopoli *et al.*, 2004; Battaglia *et al.*, 2013; Medina *et al.*, 2015; Olafsdóttir *et al.*, 2016) pero, al igual que en este trabajo, es en el Estrecho de Gibraltar donde se ha observado que el grupo dominante de presas fue el de los crustáceos destacando *Sergia robusta* como la presa más abundante y, en menor medida, *AcanthePHYra pelagica* (Sorell *et al.*, 2017).

La dominancia de crustáceos carídeos (p. e. *S. robusta*, *A. pelagica*) podría estar relacionada con las grandes concentraciones de estas especies que se producen en aguas superficiales (Battaglia *et al.*, 2013; Medina *et al.*, 2015). Las altas densidades de crustáceos suponen una fuente importante de alimento para depredadores como el atún rojo que pasa la mayoría del tiempo nadando en aguas superficiales (Brill *et al.*, 2002; Medina *et al.*, 2015), lo cual explicaría su presencia en la dieta. Sardou *et al.* (1996) afirman que las grandes concentraciones de crustáceos son debidas a las migraciones verticales diarias que éstos realizan durante la noche. Cartes y Sardà (1993), en su estudio sobre las migraciones diarias de decápodos en el Mediterráneo, observaron que

la especie mesopelágica *S. robusta* era más abundante en muestras diurnas. En definitiva, son varios los autores que mantienen que la disponibilidad de las especies de crustáceos que son consumidas varía porque ascienden desde el fondo a la superficie en ciclos diarios de alimentación (Maurin, 1962; Campillo *et al.*, 1990; Cartes y Sardà, 1993).

Las presas de peces más representativas fueron las familias Stomiidae (*Stomias boa* y *Chauliodus sloani*) y Myctophidae (*Lampanyctus crocodilus*). Estómidos y mictófididos son especies abundantes cuya concentración está asociada a fenómenos de *upwelling* (Mazzarelli, 1909; Battaglia *et al.*, 2013; Battaglia *et al.*, 2018) similares a los que se producen en el Estrecho de Gibraltar (Stanichny *et al.*, 2005). Battaglia *et al.* (2018) afirman que puede encontrarse *C. sloani* en aguas superficiales del estrecho de Messina, en el mar Mediterráneo, que es una zona de *upwellings*, aunque esta especie se encuentra presente en ambientes batipelágicos y mesopelágicos (Yang *et al.*, 1996). Clarke (1974) hipotetizó una migración diaria de *C. sloani* encontrándose en aguas profundas durante el día y en aguas menos profundas durante la noche. Las migraciones verticales diarias podrían estar basadas en un patrón de alimentación (Sutton y Hopkins, 1996), afectando así a la abundancia de estómidos. En cuanto a los mictófididos, su composición en la columna de agua y su abundancia es muy variable dependiendo de la estacionalidad, en concreto de la estructura térmica vertical, nutrientes y producción primaria (May y Blaber, 1989; Bañón-Díaz *et al.*, 2001), lo cual podría condicionar las migraciones verticales que estas especies producen y su disponibilidad como alimento para el atún rojo.

Asimismo, el atún rojo no es la única especie que se alimenta de estas presas en el Estrecho de Gibraltar y el mar Mediterráneo occidental. Polonio-Povedano (2008) en su estudio sobre el voraz (*Pagellus bogaraveo*) observó que los crustáceos decápodos y de entre éstos *S. robusta* fueron las presas más representativas, seguidos por teleósteos de la familia Stomiidae y de *Lampanyctus crocodilus* (63,66%, 17,12% y 3,75% del porcentaje en volumen de presas respectivamente). Igualmente, Fanelli *et al.* (2009) en el mar de Alborán y el Golfo de Vera encontraron decápodos (principalmente *S. robusta* y *Pasiphaea* spp.) y peces mesopelágicos (Myctophidae y Stomiidae) como parte de la

dieta del bocanegra (*Galeus melastomus*) y el tiburón linterna velludo (*Etmopterus spinax*).

En definitiva, el espectro de especies que conforman la dieta es amplio, como se puede observar en el diagrama de Amundsen, pero sólo algunas presas tienen una alta frecuencia de aparición. Tanto estos resultados como los obtenidos por trabajos previos (Chase, 2002; Sinopoli *et al.*, 2004; Karakulak *et al.*, 2009; Battaglia *et al.*, 2013; Varela *et al.*, 2013; 2018; Medina *et al.*, 2015) exponen que el atún rojo se comporta como un depredador generalista y oportunista. No obstante, el nicho trófico calculado mediante el índice estandarizado de Levin indicó un comportamiento especialista ($B_i = 0,02$), al igual que los obtenidos por Varela *et al.* (2019) en el mar de Alborán ($B_i = 0,10$ en la bahía de Málaga y $B_i = 0,32$ en Carboneras). Estos bajos valores podrían estar relacionados con el hecho de que el ecosistema del Estrecho de Gibraltar está dominado por un número bajo de especies.

El análisis PERMANOVA reveló diferencias significativas entre primavera y el resto de las estaciones. En primavera la especie *S. robusta* es la que aporta principalmente y de manera elevada en la dieta ($\%AI_i > 50\%$) pero destacan el cangrejo *Polibius henslowii*, que sólo aparece durante esta estación, e *Histioteuthis* spp., que adquiere importancia en primavera e invierno. El hecho de que *P. henslowii* sólo aparezca en primavera puede ser debido a su ciclo de reproducción, que provoca que existan grandes concentraciones de esta especie entre los meses de mayo y agosto (Ocaña *et al.*, 2005). Esto explicaría la abundancia de *P. henslowii* en los contenidos estomacales analizados por Varela *et al.* (2013) en los meses de mayo y junio y su ausencia en los obtenidos por Sorell *et al.* (2017) a finales de agosto y diciembre. En lo que se refiere al género *Histioteuthis*, su abundancia se ve altamente afectada por los cambios ambientales que producen marcadas variaciones demográficas a lo largo del año (Vila *et al.*, 2010; Medina *et al.*, 2015). Varios autores establecen la importancia de los cefalópodos en la dieta del atún rojo (Chase, 2002; Medina *et al.*, 2015), por lo que los cambios ambientales explicarían su ausencia de la dieta en verano y otoño.

A pesar de que los crustáceos siguen siendo el grupo predominante en otoño, el grupo peces adquiere mayor importancia en verano e invierno coincidiendo con un descenso aparente en la cantidad de crustáceos. Al igual que en este trabajo, Polonio-

Povedano (2008) observó que las mayores concentraciones de *S. robusta* en los contenidos estomacales de voraces del Estrecho de Gibraltar fueron en primavera, mientras que en verano y otoño hubo un descenso en su abundancia coincidiendo con un aumento en la cantidad de teleósteos (estómidos en verano y *L. crocodilus* en verano y otoño). La mayor presencia de estómidos podría deberse a que hay mayor cantidad de mictófidios, puesto que existe una correlación entre la distribución de los mictófidios y la de sus depredadores estómidos (Gartner *et al.*, 1987; Sutton y Hopkins, 1996).

Cabe destacar que el porcentaje de estómagos vacíos fue ligeramente mayor en otoño (39%) coincidiendo con valores menores de ingesta y ración diarias (1711,23 g/día y 6,21% BM/día; respectivamente), mientras que en primavera todos los estómagos contenían al menos una presa y es cuando se obtuvo una mayor ingesta diaria (6000,43 g/día) y ración diaria (20,88% BM/día). Las estimaciones calculadas de ración diaria son mayores a las obtenidas por Sorell *et al.* (2017) en otoño (918,91 g/día en 2012) y en verano (1924,95 g/día en 2013), mientras que fueron similares a las de Butler *et al.* (2010) obtenidas en invierno en el Atlántico oeste (3180 g/día). Estas diferencias pueden deberse al arte de pesca empleado pero, en definitiva, los datos reflejan una alta actividad alimenticia durante el período que precede a la temporada de desove en primavera y después del desove en verano. El atún rojo aumenta sus reservas energéticas antes del desove para hacer frente a la migración reproductora y la producción de gametos (Medina *et al.*, 2002), mientras que al finalizar el desove los peces se dirigen a zonas de alimentación para restaurar las reservas perdidas (Cort, 1990; Mather *et al.*, 1995). Estudios basados en el marcaje electrónico sugieren que el área de Gibraltar es una zona de alimentación (Block *et al.*, 2005; Rooker *et al.*, 2007), por lo que es de esperar una elevada actividad alimenticia durante estas estaciones que explicaría las tasas de ingestión más altas y la ausencia de estómagos vacíos durante primavera. Sorell *et al.* (2017) afirman que altos valores de ingesta diaria sugieren un papel importante por parte del atún rojo en la estructura del ecosistema en el Estrecho de Gibraltar. En definitiva, los valores de ración e ingesta diaria sirven para comprender el papel general de esta especie en el ecosistema y su influencia en mecanismos de *top-down*.

Mientras que el SCA sólo aporta información de unas horas tras la captura y puede sesgar los datos, el SIA puede esclarecer si la variación de la dieta se produce realmente a una escala temporal mayor. Coincidiendo con el SCA, hubo diferencias significativas entre primavera y el resto de estaciones para las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ de hígado, mientras que para los demás valores de isótopos estables no hubo diferencias estacionales. Esto puede ser debido a la tasa de renovación. El tejido hepático muestra una tasa de renovación a una escala temporal menor que la del músculo (Varela *et al.*, 2013), por lo que refleja las composiciones isotópicas de presas recientemente asimiladas (Carter *et al.*, 2019) y se ven mejor las variaciones temporales de la dieta. En primavera los valores de $\delta^{13}\text{C}$ son mayores que durante las otras estaciones, lo cual sugiere que se produjo un cambio significativo en la dieta pero no el tiempo suficiente como para que se vieran alterados los valores isotópicos del tejido muscular de manera significativa.

Teniendo en cuenta las firmas isotópicas durante todo el año, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de músculo (-17,89 a -17,65‰) e hígado (-18,77 a -18,14‰) son similares a los obtenidos por Varela *et al.* (2013) y Sorell *et al.* (2017) en la misma zona y los realizados en las costas españolas del Mediterráneo occidental (Varela *et al.*, 2011; 2012; 2018; 2019; Medina *et al.*, 2015), mientras que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de músculo (12,15 a 12,38‰) e hígado (9,69 a 10,01‰) son mayores. Las variaciones espaciales y temporales de $\delta^{15}\text{N}$ pueden ser causadas por la posición trófica de la presa y los valores isotópicos de compuestos nitrogenados que sirven de nutrientes a los organismos que se encuentran en bajos niveles tróficos (Graham *et al.*, 2007; Varela *et al.*, 2013).

Por último, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de músculo e hígado mostraron una relación significativa pero débil con el tamaño del individuo. Diferentes trabajos basados en el estudio de isótopos estables señalan que la posición trófica del atún rojo es dependiente de la talla (Estrada *et al.*, 2005; Sarà y Sarà, 2007; Sorell *et al.*, 2017). Jennings *et al.* (2002) sugieren que los individuos de mayor tamaño a menudo muestran valores de $\delta^{15}\text{N}$ mayores porque pueden alimentarse de presas de mayor tamaño que se encuentran en niveles tróficos superiores.

6 CONCLUSIONES

Existe una variación estacional en la composición de la dieta y en los valores de ingesta del atún rojo capturado en el Estrecho de Gibraltar. La variación estacional de la dieta podría estar más relacionada con los cambios en la composición de las especies del Estrecho de Gibraltar, dado que el atún rojo es un depredador generalista y oportunista como demuestra el diagrama de Amundsen. La variación estacional en los valores de ingesta y ración diarias, así como en el porcentaje de estómagos vacíos, podría estar relacionada con las necesidades energéticas del atún rojo Atlántico.

7 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amundsen, P. A., Gabler, H. M. y Staldvik, F. J. (1996). A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data-modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology*. 48, p. 607–614.
- Anderson M.J. (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*. 26, p. 32–46.
- Anderson, M. J. (2006). Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics*. 62, p. 245-253. doi: 10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x
- Anderson, M. J., Gorley, R. N. y Clarke, R. K. (2008). *Permanova+ for Primer: Guide to Software and Statistic Methods*. PRIMER-E, Plymouth, pp. 214.
- Aranda, G., Abascal, F. J., Varela, J. L. y Medina, A. (2013). Spawning behaviour and Post-Spawning Migration Patterns of Atlantic Bluefin Tuna (*Thunnus thynnus*) Ascertained from satellite Archival Tags. *PLoS One*. 8 (10), p. e76445.
- Arregui, I., Galuardi, B., Goñi, N., Lam, C. H., Fraile, I., Santiago, J., Lutcavage, M. y Arrizabalaga, H. (2018). Movements and geographic distribution of juvenile bluefin tuna in the Northeast Atlantic, described through internal and satellite archival tags. *ICES Journal of Marine Science*. 75, p. 1560-1572. doi:10.1093/icesjms/fsy056

- Bard, F. X., Bach, P. y Josse, E. (1998). Habitat et écophysiologie des thons: Quoi de neuf depuis 15 ans? *Collective Volume of Scientific Papers ICCAT*. 50, p. 319–342.
- Battaglia, P., Andaloro, F., Consoli, P., Esposito, V., Malara, D., Musolino, S., Pedà, C. y Romeo, T. (2013). Feeding habits of the Atlantic bluefin tuna, *Thunnus thynnus* (L 1758), in the central Mediterranean Sea (Strait of Messina). *Helgoland Marine Research*. 67, p. 97-107.
- Battaglia, P., Ammendolia, G., Esposito, V., Romeo, T. y Andaloro, F. (2018) Few but Relatively Large Prey: Trophic Ecology of *Chauliodus sloani* (Pisces: Stomiidae) in Deep Waters of the Central Mediterranean Sea. *Journal of Ichthyology*. 58 (1), p. 8-16. doi:10.1134/S0032945218010034.
- Baum, J. K., y Worm, B. (2009). Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. *Journal of Animal ecology*. 78 (4), p. 699-714. doi:10.1111/j.1365-2656.2009.01531.x
- Bañón-Díaz, R., Cerviño, S. y Campelos, J.M. (2001). Composición, distribución y descripción de mictófidios (Pisces, Myctophidae) encontrados en Flemish Cap (Atlántico noroeste) en verano de 1998. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*. 17, p. 287-294.
- Block, B. A., Dewar, H., Blackwell, S. B., Williams, T. D., Prince, E. D., Farwell, C. J., Boustany, A., Teo, S. L., Seitz, A., Walli, A. y Fudge, D. (2001). Migratory movements, depth preferences, and thermal biology of Atlantic bluefin tuna. *Science*. 293(5533), p. 1310–1314. doi:10.1126/science.1061197
- Bowen, S.H. (1986). Quantitative description of the diet. En L. A. Nielsen y D. L. Johnson (eds.), *Fisheries techniques*. American Fishery Society, Maryland, p. 325-336.
- Brill, R. W., Lutcavage, M. E., Metzger, G., Bushnell, P. G., Arendt, M., Lucy, J., Watson, C., y Foley, D. (2002). Horizontal and vertical movements of juvenile bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in relation to oceanographic conditions of the western North Atlantic, determined with ultrasonic telemetry. *Fishery Bulletin*. 100, p. 155-167.
- Butler, C. M., Rudershausen, P. J. y Buckel, J. A. (2010). Feeding ecology of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in North Carolina: diet, daily ration, and

- consumption of Atlantic menhaden (*Brevoortia tyrannus*). *Fishery Bulletin*. 108, p. 56–69.
- Campillo, A., Dremiere, P. Y., Liorzou, B. y Bigot, J. L. (1990). Observations sur deux crustacés profonds du golfe du Lion: *Aristeus antennatus* (R.) et *Nephrops norvegicus* (L.). *FAO, Rapport Sur les Pêches*. 447, p. 298-313.
- Carey, F. y Teal, J. M. (1969). Regulation of body temperature by the bluefin tuna. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 28, p. 205–213.
- Carey, F. G. (1973). FISHES WITH WARM BODIES. *Scientific American*. 228 (2), p. 36-45.
- Carter W.A., Bauchinger, U. y McWilliams, S.R. (2019). The importance of isotopic turnover for understanding key aspects of animal ecology and nutrition. *Diversity*. 11 (5), p. 84.
- Cartes, J. E. y Sardà, F. (1993). Zonation of Deep-sea decapod fauna in the Catalan Sea (western Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series*. 94, p. 27-34.
- Catalán, I. A., Tejedor, A., Alemany, F. y Reglero, P. (2011). Trophic ecology of Atlantic bluefin tuna *Thunnus thynnus* larvae. *Journal of Fish Biology*. 78, p. 1545–1560. doi: 10.1111/j.1095-8649.2011.02960.x
- Chase, B. C. (2002). Difference in diet of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) at five seasonal feeding grounds on the New England continental shelf. *Fisheries Bulletin*. 100, p. 168-180.
- Clarke, T.A. (1974). Some aspects of the ecology of the stomiatoid fishes in the Pacific Ocean near Hawaii. *Fishery Bulletin*. 72, p. 337–351. doi:10.5962/bhl.part.16110
- Clarke, M. R., (1986). *A Handbook for the Identification of Cephalopod Beaks*. Clarendon Press, Oxford, pp. 273.
- Clarke, K. R. y Gorley, R. N. (2006). *PRIMER-E v6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth, pp. 192.
- Cermeño, P., Quílez-Badia, G., Ospina-Alvarez, A., Sainz-Trápaga, S., Boustany, A. M., Seitz, A. C., Tudela, S. y Block, B. A. (2015). Electronic Tagging of Atlantic Bluefin

- Tuna (*Thunnus thynnus*, L.) Reveals Habitat Use and Behaviors in the Mediterranean Sea. *PLoS One*. 10 (2), p. e0116638. doi:10.1371/journal.pone.0116638.
- Collette, B.B., Reeb, C.A. y Block, B.A. (2001). Systematics of the tunas and mackerels (Scombridae). Tuna: Physiology, Ecology and Evolution. *Fish physiology*. 19, p.1-33. doi: 10.1016/S1546-5098(01)19002-3
- Cort, J. L. (1990). *Biología y pesca del atún rojo, Thunnus thynnus (L.), del mar cantábrico*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid, España, pp. 272.
- Cort, J. L., Deguara, S., Galaz, T., Mèlich, B., Artetxe, I., Arregui, I., Neilson, J., Andrushchenko, I., Hanke, A., Neves dos Santos, M., Estruch, V., Lutcavage, M., Knapp, J., Compeán-Jiménez, G., Solana-Sansores, R., Belmonte, A., Martínez, D., Piccinetti, C., Kimoto, Ai., Addis, P., Velasco, M., De la Serna, J. M., Godoy, D., Ceyhan, T., Oray, I., Karakulak, S., Nøttestad, L., López, A., Ribalta, O., Abid, N., e Idrissi, H. (2013). Determination of L_{max} for Atlantic Bluefin Tuna, *Thunnus thynnus* (L.), from Meta-Analysis of Published and Available Biometric Data. *Reviews in Fisheries Science*. 21 (2), p. 181-212. doi: 10.1080/10641262.2013.793284
- Cort, J. L. y Abaunza, P. (2019). *The Bluefin Tuna Fishery in the Bay of Biscay*. Springer Briefs in Biology. Springer, Cham, pp. 123. doi: 10.1007/978-3-030-11545-6
- Costello, M. J. (1990). Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *Journal of Fish Biology*. 36, p. 261–263.
- Cury, P. (1994). Obstinate nature: An ecology of individuals. Thoughts on reproductive behaviour and biodiversity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 51, p. 1664-1673.
- DeNiro, M. J. y Epstein, S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et cosmochimica acta*. 42, p. 495–506.
- DeNiro, M. J. y Epstein, S. (1981). Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et cosmochimica acta*. 45, p. 341–351.
- Dickson, K. A. y Graham, J. B. (2004). Evolution and Consequences of Endothermy in Fishes. *Physiological and Biochemical Zoology*. 77 (6), p. 998- 1018.

- Dodson, J. J. (1988). The nature and role of learning on the orientation and migratory behaviour of fishes. *Environmental Biology of Fishes*. 23, p. 161–182.
- Estrada, J. A., Lutcavage, M. y Thorrold, S. R. (2005). Diet and trophic position of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) inferred from stable carbon and nitrogen isotope analysis. *Marine Biology*. 147, p. 37-45. doi: 10.1007/s00227-004-1541-1
- Fanelli, B. E., Rey, J., Torres, P. y 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. *Journal of Applied Ichthyology*. 25, p. 83-93.
- Ferrer-Palou, L., Medina, A., Goñi, N., Arrizabalaga, H. y Varela, J.L. (2015). Biología trófica del atún rojo (*Thunnus thynnus*) de edad 0+ en el sur del Mar Tirreno. *Libro del VII Foro de los Recursos Marinos y la Acuicultura*, p. 537–548.
- Fraser, K. (2008). *Possessed: World record holder for bluefin tuna*. Kingstown, Nova Scotia: T & S Office Essentials and printing, pp. 243.
- Fromentin, J. M. (2006). Atún rojo del Atlántico. En: Comisión Internacional para la Conservación del Atún Atlántico (ICCAT) (ed.), *Manual de ICCAT*, p. 99-118.
- Fromentin, J. M. y Fonteneau, A. (2001). Fishing effects and life history traits: a case-study comparing tropical versus temperate tunas. *Fisheries Research*. 53, p. 133-150.
- Fromentin, J. M. y Powers, J. E. (2005). Atlantic bluefin tuna: population dynamics, ecology, fisheries and management. *FISH and FISHERIES*. 6, p. 281-306. doi: 10.1111/j.1467-2979.2005.00197.x
- Gartner, J.V., Hopkins, T. L., Baird, R. C. y Millikcn, D. M. (1987). The lanternfishes (Pisces: Myctophidae) of the eastern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin*. 85, p. 81-98.
- Gibbs, R. H. y Collete, B. B. (1967). Comparative anatomy and systematics of the tunas, genus *Thunnus*. *Fishery bulletin. United States Fish and Wildlife Service*. 65, p. 65-130.

- Graham, J. B. y Dickson, K. A. (2004). Tuna comparative physiology. *Journal of Experimental Biology*. 207, p. 4015-4024.
- Graham, B.S., Grubbs, D., Holland, K. y Popp, B.N. (2007). A rapid ontogenetic shift in the diet of juvenile yellowfin tuna from Hawaii. *Marine Biology*. 150, p. 647–658.
- Härkönen, T. (1986). *Guide to the Otoliths of the Bony Fishes of the Northeast Atlantic*. Danbiu ApS. Biological consultants, Hellerup, Denmark, pp. 256.
- Hinke, J., Kaplan, I., Aydin, K., Watters, G., Olson, R. y Kitchell, J. (2004). Visualizing the food-web effects of fishing for tunas in the Pacific Ocean. *Ecology and Society*. 9, p. 10.
- Hyslop, E. J. (1980). Stomach contents analysis a review of methods and their application. *Journal of fish biology*. 17 (4), p. 411-429.
- ICCAT (2008). Report of the 2008 Atlantic bluefin tuna stock assessment session, Madrid, Spain, June 23 – July 4, 2008. Madrid: International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas, p. 1-161.
- ICCAT (2012). Report of the standing committee on research and statistics (SCRS) Madrid, Spain, September 4–11, 2012. Madrid: International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas, p. 134.
- Jennings, S., Warr, K. y Mackinson, S. (2002). Use of size-based production and stable isotope analyses to predict trophic transfer efficiencies and predator-prey body mass ratios in food webs. *Marine Ecology Progress Series*. 240, p. 11–20. doi: 10.3354/meps240011.
- Karakulak, F. S., Salman, A. y Oray, I.K. (2009). Diet composition of bluefin tuna (*Thunnus thynnus* L. 1758) in the eastern Mediterranean sea, Turkey. *Journal of Applied Ichthyology*. 25, p. 757–761. doi: 10.1111/j.1439-0426.2009.01298.x
- Kawakami E. y Vazzoler G. (1980). Método gráfico e estimativa de Índice Alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. *Boletim do Instituto de Oceanografia*. 29, p. 205-207.
- Krebs, C. J. (1989). *Ecological methodology*. New York, NY: Harper Collins, pp. 654.

- Linnaeus, C. (1758). *Systema Naturae*, Ed. X. (*Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima, reformata.*) Holmiae. *Systema Nat.* (ed.), pp. 824.
- Logan, J. M., Rodríguez-Marín, E., Goñi, N., Barreiro, S., Arrizabalaga, H., Golet, W. y Lutcavage, M. (2011). Diet of Young Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in Eastern and western Atlantic foraging grounds. *Marine Biology*. 158, p. 73-85. doi: 10.1007/s00227-010-1543-0
- Lutcavage, M. E., Brill, R. W., Skomal, G. B., Chase, B. C., Goldstein, J. L. y Tutein, J. (2000). Tracking adult North Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the northwestern Atlantic using ultrasonic telemetry. *Marine Biology*. 137, p. 347-358.
- Macias, D., Báez, J. C., Alot, E., Rioja, P., Gómez-Vives, M. J., Ortiz de Urbina, J. M. y Real, R. (2012). Factores de condición del atún rojo prereproductor capturado en el Estrecho de Gibraltar y su correlación con las oscilaciones atmosféricas. *Collective Volume of Scientific Papers. International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas (ICCAT)*. 68 (1), p. 267-275.
- Mackenzie, B. R., Mosegaard, H. y Rosenberg, A. A. (2009). Impending collapse of bluefin tuna in the northeast Atlantic and Mediterranean. *Conservation Letters*. 2, p. 26-35.
- Madigan, D. J., Litvin S.Y., Popp B. N., et al. (2012). Tissue turnover rates and isotopic trophic discrimination factors in the endothermic teleost, Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*). *PLoS One*. 7, p. e49220. doi: 10.1371/journal.pone.0049220.
- Magnuson, J. J., Block, B. A., Deriso, R. B., Gold, J. R., Grant, W. S., Quinn, T. J. II, Saila, S. B., Shapiro, L. y Stevens, E. D. (1994). *An assessment of Atlantic Bluefin tuna*. National Academy Press, Washington, pp. 148.
- Mar Silva, M., Hernández Morales, R. y Medina Nava M. (2014). Métodos clásicos para el análisis del contenido estomacal en peces. *Biológicas*. 16 (2), p. 13-16.
- Mather, F. J., Mason, J. M. Jr. y Jones, A. C. (1995). *Historical document: life history and fisheries of Atlantic bluefin tuna*. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-370, Miami Fl, pp. 165.

- Maurin, C. (1962). Etude des fonds chalutables de la Méditerranée occidentale (Ecologie et Pêche). Résultats des campagnes des navires océanographiques "Président Theodore Tissier", 1957 à 1960, et "Thalassa", 1960 et 1961. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*. 26, p. 163-218.
- May, J.L. y Blaber. S. J. M. (1989). Benthic and pelagic fish biomass of the upper continental slope off eastern Tasmania. *Marine Biology*. 101, p. 11-25.
- Mazzarelli, G. (1909). Gli animali abissali e le correnti sottomarine dello Stretto di Messina. *Rivista Mensile di Pesca e Idrobiologia*. 11, p. 177-218.
- McArdle, B. H. y Anderson, M. J. (2001). Fitting Multivariate Models to Community Data: A Comment on Distance-Based Redundancy Analysis. *Ecology*, 82, p. 290-297. doi: 10.1890/0012-9658(2001)082[0290:FMMTCD]2.0.CO;2
- Medina, A., Abascal, F., Megina, C. y García, A. (2002). Stereological assessment of the reproductive status of female Atlantic northern bluefin tuna during migration to Mediterranean spawning grounds through the Strait of Gibraltar. *Journal of Fish Biology*. 60, p. 203-217.
- Medina, A., Goñi, N., Arrizabalaga, H. y Varela, J. L. (2015). Feeding patterns of age 0 Atlantic bluefin tuna in the western Mediterranean inferred from stomach-content and stable-isotope analyses. *Marine Ecology Progress Series*. 527, p. 193-204.
- Meyer-Waarden, P. F. (1959). Relation between the tuna populations of the Atlantic, Mediterranean and North Seas. *Proceedings of the general Fisheries Council of the Mediterranean*. 5, p. 197-202.
- Neilson, J. D., y Campana, S. E. (2008). A validated description of age and growth of western Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 65, p. 1523-1527. doi: 10.1139/F08-127.
- Ocaña, O., de los Rios y Los Huertos, A.G. y Brito, A. (2005). The crab *Polybius henslowii* (Decapoda: Brachyura) as a main resource in the loggerhead turtle (*Caretta caretta*)

- diet from North Africa. *Revista de la Academia Canaria de Ciencias*. 17 (4), p. 103-116.
- Olafsdóttir, D., Mackenzie, B. R., Chosson-P, V. e Ingimundardóttir, T. (2016). Dietary evidence of mesopelagic and pelagic foraging by Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus* L.) during autumn migrations to the Iceland Basin. *Frontiers in Marine Science*. 3, p. 108.
- Olson, R. J. y Mullen, A. J. (1986). Recent developments for making gastric evacuation and daily ration determinations. *Environmental Biology of Fishes*. 16, p. 183-191.
- Olson, R. J. y Boggs, C. H. (1986). Apex predation by yellowfin tuna (*Thunnus albacares*); independent estimates from gastric evaluation and stomach contents, bioenergetics, and cesium concentrations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 43, p. 1760-1775.
- Paine, T. (1966). Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*. 100, p. 65-75.
- Polonio-Povedano, V. (2008). *Hábito alimenticio del voraz [Pagellus bogaraveo (Brünnich, 1768)] en aguas del estrecho de Gibraltar* (Tesis de máster). Universidad de Cádiz, España.
- Post, D.M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*. 83, p. 703–718.
- Quintero-Salmerón, O. (2014). *Estudio de la Ecología Trófica del Atún rojo (Thunnus thynnus, L. 1758) mediante análisis multivariante de biomarcadores de trofismo a partir de ácidos grasos* (Tesis de máster). Universidad de Cádiz, España.
- Ravier, C. y Fromentin, J. M. (2004). Are the long-term fluctuations in Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) population related to environmental changes. *Fisheries Oceanography*. 13, p. 145-160.
- Rodríguez-Roda, J. (1964). Biología del atún, *Thunnus thynnus* (L.), de la costa sudatlántica de España. *Investigacion Pesquera*. 25, p. 33-146.

- Rooker, J. R., Alvarado Bremer, J. R., Block, B. A., Dewar, H., de Metrio, G., Corriero, A., Kraus, R. T., Prince, E. D., Rodríguez-Marín, E. y Secor, D. H. (2007). Life History and Stock Structure of Atlantic bluefin Tuna (*Thunnus thynnus*). *Reviews in Fisheries Science*. 15, p. 265-310. doi: 10.1080/10641260701484135
- Sarà, G. y Sarà, R. (2007). Feeding habits and trophic levels of bluefin tuna *Thunnus thynnus* of different size classes in the Mediterranean Sea. *Journal of Applied Ichthyology*. 23, p. 122-127. doi: 10.1111/j.1439-0426.2006.00829.x
- Sardou, J., Etienne, M. y Andersen, V. (1996). Seasonal abundance and vertical distributions of macroplankton and micronekton in the Northwestern Mediterranean Sea. *Oceanologica Acta*. 19, p. 645–656.
- Sinopoli, M., Pipitone, C., Campagnuolo, S., Campo, D., Castriota, L., Mostarda, E. y Andaloro, F. (2004). Diet of young-of-the-year bluefin tuna, *Thunnus thynnus* (Linnaeus, 1758), in the southern Tyrrhenian (Mediterranean) Sea. *Journal of Applied Ichthyology*. 20, p. 310-313.
- Sorell, J. M. (2017). *Patrones de alimentación y reconstrucción de la dieta de juveniles y adultos de atún rojo (Thunnus thynnus, L. 1758) en el Mediterráneo occidental: análisis de contenidos estomacales e isótopos estables* (Tesis doctoral). Universidad de Cádiz, España.
- Sorell, J. M., Varela, J. L., Goñi, N., Macías, D., Arrizabalaga, H. y Medina, A. (2017). Diet and consumption rate of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the Strait of Gibraltar. *Fisheries Research*. 188, p. 112-120. doi 10.1016/j.fishres.2016.12.012.
- Stanichny, S., Tigny, V., Stanichnaya, R. y Djenidi, S. (2005). Wind driven upwelling along the African coast of the Strait of Gibraltar. *Geophysical Research Letters*. 32, p. L04604. doi: 10.1029/2004GL021760
- Stokesbury, M. J. W., Teo, S. L. H., Seitz, A., O'Dor, R. y Block, B. A. (2004). Movement of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) as determined by satellite tagging experiments initiated off New England. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 61, p. 1976-1987. doi:10.1139/f04-130.

- Sutton, T. T. y Hopkins, T. L. (1996). Trophic ecology of the stomiid (Pisces: Stomiidae) fish assemblage of the eastern Gulf of Mexico: Strategies, selectivity and impact of a top mesopelagic predator group. *Marine Biology*. 127, p. 179-192.
- Teo, S. L., Boustany, A., Dewar, H., Stokesbury, M. J., Weng, K. C., Beemer, S., Seitz, A. C., Farwell, C. J., Prince, E. D. y Block, B. A. (2006). Annual migrations, diving behavior and thermal biology of Atlantic bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, on their Gulf of Mexico breeding grounds. *Marine Biology*. 151, p. 1-18. doi: 10.1007/s00227-006-0447-5
- Thomson, J. J., Aston, F. W., Soddy, F., Merton, T. R. y Lindemann, F. A. (1921). Discussion on isotopes. *Proceedings of the Royal Society London Series*. 99, p. 87-104.
- Tuset, V. M., Lombarte, A. y Assis, C.A. (2008). Otolith atlas for the western Mediterranean, north and central eastern Atlantic. *Scientia Marina*. 72, 7-198. doi: 10.3989/scimar.2008.72s17.
- Uriarte, A., García, A., Ortega, A., de la Gándara, F., Quintanilla, J. y Laiz-Carrión, R. (2016). Isotopic discrimination factors and nitrogen turnover rates in reared Atlantic bluefin tuna larvae (*Thunnus thynnus*): effects of maternal transmission. *Scientia Marina*. 80 (4), p. 447-456. doi: 10.3989/scimar.04435.25A
- Varela, J. L., Larrañaga, A. y Medina, A. (2011). Prey -muscle carbon and nitrogen stable-isotope discrimination factors in Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 406, p. 21-28.
- Varela, J. L. (2012). *Biología trófica del atún rojo (Thunnus thynnus) en el Atlántico oriental y Mediterráneo* (Tesis doctoral). Universidad de Cádiz, España.
- Varela, J.L., Rodríguez-Marín, E. y Medina, A. (2013). Estimating diets of prespawning Atlantic bluefin tuna from stomach content and stable isotope analyses. *Journal of Sea Research*. 76, p. 187-192.
- Varela J. L., Rodríguez-Marín, E., Ruíz, M. y Medina, A. (2014). Feeding habits of young bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the Bay of Biscay inferred from stomach-content and stable-isotope analyses. *Marine Biodiversity Records*. 7, p. 1-6. doi: 10.1017/S1755267214001195

- Varela J. L., Rojo E., Sorell J. M. y Medina A. (2017). Using stable isotope analysis to assess trophic relationships between Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) and striped dolphin (*Stenella coeruleoalba*) in the Strait of Gibraltar. *Marine Environmental Research*. 194, p. 89-98.
- Varela JL, Rojo-Nieto E, Sorell JM & Medina A (2018). Using stable isotope analysis to assess trophic relationships between Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) and striped dolphin (*Stenella coeruleoalba*) in the Strait of Gibraltar. *Marine environmental Research*. 139, p. 57-63.
- Varela J. L., Sorell, J. M., Laiz-Carrión, R., Baro, J., Uriarte, A., Macías, D. y Medina, A. (2019). Stomach content and stable isotope analyses reveal resource partitioning between juvenile bluefin tuna and Atlantic bonito in Alboran (SW Mediterranean). *Fisheries Research*. 215, p. 97-105.
- Vila, Y., Silva, L., Torres, M. A. y Sobrino, I. (2010). Fishery, distribution pattern and biological aspects of the common European squid *Loligo vulgaris* in the Gulf of Cadiz. *Fisheries Research*. 106, p. 222-226.
- Wilson, S. G., Lutcavage, M. E., Brill, R. W., Genovese, M. P. Cooper, A. B. y Everly, A. W. (2005). Movements of bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the northwestern Atlantic Ocean recorded by pop-up satellite archival tags. *Marine Biology*. 146, p. 409-423.
- Wilson, S. G., Block, B. A. (2009). Habitat use in Atlantic bluefin tuna *Thunnus thynnus* inferred from diving behavior. *Endangered Species Research*. 10, p. 355-367. doi:10.3354/esr00240
- Yang, J., Huang, Z., Chen, S., y Li, Q. (1996). *The Deep-Water Pelagic Fishes in the Area from Nansha Islands to the Northeast Part of South China Sea*. Science Publication Company, Beijing, pp. 190.
- Young, J.W., Lamb, T. D., Le, D., Bradford, R.W. y Whitelaw, A.W. (1997). Feeding ecology and interannual variations in diet of southern bluefin tuna *Thunnus maccoyii*, in relation to coastal and oceanic waters off eastern Tasmania, Australia. *Environmental Biology of Fishes*. 50, p. 275–291, doi: 10.1023/A:1007326120380