



Trophic ecology of neonates and juveniles of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*, off the coast of Guerrero, Mexico

Ecología trófica de neonatos y juveniles del tiburón sedoso, *Carcharhinus falciformis*, frente a la costa de Guerrero, México

[Adriana Sandoval-Ramírez](#)¹, [Giovanni Moreno-Díaz](#)^{1*}, [Agustín A Rojas-Herrera](#)¹,
[Juan Violante-González](#)¹, [Luis J Loyo-De la Paz](#)¹, [Genoveva Cerdaneres-Ladrón de Guevara](#)²

¹ Universidad Autónoma de Guerrero, Facultad de Ecología Marina, 39390 Acapulco, Guerrero, Mexico.

² Universidad del Mar, Campus Puerto Ángel Ciudad Universitaria, 70902 San Pedro Pochutla, Oaxaca, Mexico.

* Corresponding author. E-mail: acu.mar@hotmail.com

ABSTRACT. The silky shark, *Carcharhinus falciformis*, is one of the most important shark species in the small-scale fishery landings on the Pacific coast of Mexico. In the present work, we report the main food components of *C. falciformis* caught by small-scale fisheries in Acapulco, Guerrero, Mexico, according to size (neonates and juveniles) and sex (males and females), as well as reporting the niche breadth and trophic level. A total of 165 stomachs of *C. falciformis* were collected, of which 57 contained food and 108 were empty. A total of 11 prey groups were identified: 4 crustaceans, 3 fish, 2 cephalopods, 1 sea turtle, and 1 bird. According to the prey-specific index of relative importance (%PSIRI), crustaceans accounted for 77.17% of the diet. The crab *Portunus xantusii* was the most important component of the diet of neonates, juveniles, males, and females. The diets did not show great differences between neonates and juveniles and between males and females (Morisita–Horn index: 0.86 and 0.80, respectively). The silky shark presented a narrow niche breadth in all categories, indicating a specialist-type feeding strategy (Levin’s index <0.60). According to Amundsen’s model, *C. falciformis* showed preference for *P. xantusii*. The trophic level determined for *C. falciformis* indicated that it is a secondary predator.

Key words: *Carcharhinus falciformis*, feeding strategy, juveniles, neonates, trophic level.

RESUMEN. El tiburón sedoso *Carcharhinus falciformis* es una de las especies de tiburón más importantes en las capturas de la pesquería de pequeña escala de la costa mexicana del Pacífico. En el presente trabajo reportamos los principales componentes alimentarios de *C. falciformis* capturados por la flota pesquera de pequeña escala en Acapulco, Guerrero, México, de acuerdo con la talla (neonatos y juveniles) y el sexo (machos y hembras), así como la amplitud de su nicho y nivel trófico. Se recolectaron en total 165 estómagos de *C. falciformis*, de los cuales 57 presentaron contenido estomacal y 108 se encontraron vacíos. Se identificaron en total 11 componentes alimentarios: 4 crustáceos, 3 peces, 2 cefalópodos, 1 tortuga marina y 1 ave. De acuerdo con el índice de importancia relativa específica de la presa (%IIREP), el grupo de los crustáceos representó el 77.17% de la dieta. El cangrejo *Portunus xantusii* fue el componente más importante de la dieta de neonatos, juveniles, machos y hembras. Las dietas entre neonatos y juveniles y entre machos y hembras no presentaron grandes diferencias (índice de Morisita-Horn: 0.86 y 0.80, respectivamente). El tiburón sedoso presentó una amplitud de nicho estrecha en todas las categorías, lo que indicó una estrategia de alimentación de tipo especialista (índice de Levin <0.60). De acuerdo con el modelo de Amundsen, *C. falciformis* mostró una preferencia por *P. xantusii*. El nivel trófico determinado para *C. falciformis* indicó que es un depredador secundario.

Palabras clave: *Carcharhinus falciformis*, estrategia de alimentación, juveniles, neonatos, nivel trófico.



INTRODUCTION

The silky shark, *Carcharhinus falciformis* (Bibron, 1839) (Family Carcharhinidae), is a species widely distributed in tropical seas, and it is found in the western Atlantic, eastern Atlantic, Indo-Pacific, and eastern Pacific, and in the latter from southern Baja California, Mexico, to northern Chile (Compagno et al. 1989, Menni and Lucifora 2007). Although it is considered a vulnerable species (IUCN 2019), *C. falciformis* is one of the most abundant sharks in the catches of the artisanal fishery of the Pacific waters off Mexico, and it is one of the most important species in the fisheries of the states of Baja California Sur, Chiapas, and Yucatán (Bonfil 2008, Cabrera-Chávez-Costa et al. 2010). In addition, it is the shark species most frequently caught as incidental fauna in the yellowfin and skipjack tuna fishery in the eastern Pacific Ocean (Duffy et al. 2015).

Sharks are considered top predators in many coastal ecosystems and can exert top-down influence on communities, helping control populations at lower trophic levels (Cortés 1999, Heithaus et al. 2010). Studies on the trophic ecology of sharks help to understand the role that these predators play within an ecosystem and their importance as a link between the upper and lower levels of the food chain (Cortés 1999, Borrell et al. 2011, Bornatowski et al. 2014, Barriá et al. 2018, Hayden et al. 2019). Furthermore, the information from these studies is important because it allows us to make inferences about the predator-prey relationship; identify the relative importance of a particular prey item in a shark's diet, including identifying prey abundance, distribution, and preferences; and determine if sharks show a spatial segregation to reduce competitive interactions between conspecifics, by sex or by possible ontogenetic changes in the diet (Estupiñán-Montaña et al. 2017).

Regarding trophic ecology, the diet of *C. falciformis* changes depending on its area of distribution, allowing it to use different food sources, such as fish, squid, argonauts, and pelagic crabs (Myers 1999, Rosas-Luis et al. 2017). While some sharks have a broad trophic niche (generalists), others have a narrow trophic niche (specialists), which shows important differences in feeding habits between species (Cortés 1999, Barriá et al. 2015). Duffy et al. (2015) mentioned that, in the tuna fishing areas of the eastern Pacific Ocean (Mexico and Panama), *C. falciformis* tends to select its prey and, depending on the area, feeds mainly on the fish *Thunnus albacares*, *Cubiceps pauciradiatus*, *Katsuwonus pelamis*, and some species of the family Carangidae and the squid *Dosidicus gigas*. In Ecuador, *C. falciformis* feeds mainly on the fishes *K. pelamis* and *T. albacares* (Rosas-Luis et al. 2017). On the other hand, Cabrera-Chávez-Costa et al. (2010) determined that *C. falciformis* is a specialist predator due to increased consumption of the lobster *Pleuroncodes planipes*, the mackerel *Scomber japonicus*, and the squid *D. gigas* in Baja California Sur, Mexico. Conversely, Flores-Martínez et al.

INTRODUCCIÓN

El tiburón sedoso, *Carcharhinus falciformis* (Bibron, 1839) (Familia Carcharhinidae), es una especie ampliamente distribuida en mares tropicales, y se encuentra en el Atlántico occidental, Atlántico oriental, Indo-Pacífico y Pacífico oriental, en este último desde el sur de Baja California, México, hasta el norte de Chile (Compagno et al. 1989, Menni y Lucifora 2007). Aunque es considerada una especie vulnerable (IUCN 2019), *C. falciformis* es uno de los tiburones más abundantes en las capturas de la pesquería artesanal de las aguas del Pacífico frente a México, y es una de las especies más importantes en las pesquerías de los estados de Baja California Sur, Chiapas y Yucatán (Bonfil 2008, Cabrera-Chávez-Costa et al. 2010). Además, es la especie de tiburón más capturada como fauna incidental en la pesca de atún aleta amarilla y barrilete en el océano Pacífico oriental (Duffy et al. 2015).

Los tiburones son considerados depredadores apicales en muchos ecosistemas costeros y pueden ejercer influencia de arriba hacia abajo en las comunidades, lo que ayuda a controlar a las poblaciones de niveles tróficos inferiores (Cortés 1999, Heithaus et al. 2010). Los estudios sobre la ecología trófica de tiburones ayudan a comprender el papel que estos depredadores desempeñan dentro de un ecosistema y su importancia como un vínculo entre los niveles superiores e inferiores de la cadena alimentaria (Cortés 1999, Borrell et al. 2011, Bornatowski et al. 2014, Barriá et al. 2018, Hayden et al. 2019). Además, la información de estos estudios es importante porque nos permite hacer inferencias sobre la relación depredador-presa; identificar la importancia relativa de una presa particular en la dieta de un tiburón, incluso identificar la abundancia, la distribución y las preferencias de la presa; y determinar si los tiburones presentan una segregación espacial para reducir las interacciones competitivas entre conspecíficos, por sexo o por posibles cambios ontogenéticos en la dieta (Estupiñán-Montaña et al. 2017).

Sobre la ecología trófica de *C. falciformis*, su dieta cambia dependiendo de su área de distribución, lo que le permite utilizar distintas fuentes de alimentación, como peces, calamares, argonautas y cangrejos pelágicos (Myers 1999, Rosas-Luis et al. 2017). Mientras que algunos tiburones presentan un nicho trófico amplio (generalistas), otros presentan un nicho trófico estrecho (especialistas), lo que muestra importantes diferencias en los hábitos alimentarios entre las especies (Cortés 1999, Barriá et al. 2015). Duffy et al. (2015) mencionaron que, en las zonas de pesca de atún del océano Pacífico oriental (México y Panamá), *C. falciformis* tiende a seleccionar a sus presas y, dependiendo del área, se alimenta principalmente de los peces *Thunnus albacares*, *Cubiceps pauciradiatus*, *Katsuwonus pelamis* y de algunas especies de la familia Carangidae y del calamar *Dosidicus gigas*. En Ecuador, *C. falciformis* se alimenta principalmente de los peces *K. pelamis* y *T. albacares* (Rosas-Luis et al. 2017). Por su parte, Cabrera-Chávez-Costa et al. (2010) determinaron que

(2016) considered it to be a generalist species and a tertiary consumer that feeds mainly on the *D. gigas* squid off the coast of Chiapas, Mexico.

Elasmobranchs have slow growth, late maturity, and low fertility; therefore, in general, they are species that are highly vulnerable to overexploitation, which is the case of the silky shark, *C. falciformis* (Schaefer et al. 2021). Despite its wide ecological and economic importance, there are no studies on this species in the study area, so this work represents the first record of the trophic ecology of immature organisms of *C. falciformis* in the state of Guerrero, Mexico. The objectives of this study were (1) to describe the trophic spectrum of the species, (2) to identify variations in the diet between maturity stages and sexes, (3) to determine the breadth of the trophic niche and the feeding strategy of the species, and (4) to estimate its trophic level.

MATERIALS AND METHODS

Sample collection

Biological samples of *C. falciformis* were obtained from the catches of the small-scale fishery fleet operating in Acapulco, Guerrero, Mexico (16°52'–16°41' N and 99°29'–100°11' W) (Fig. 1). The force of the wind distinguishes this fishing area, and this force is influenced by the topography of the American continent and by the presence of the Costa Rican Coastal Current and the Tehuantepec Basin, which are characterized by high temperatures and small annual oscillations (Kessler 2006). Small-scale fishing in the study area is carried out with small fiberglass boats with outboard motors, and a working session can extend from 4 to 6 days. As fishing gear, the fishery uses handlines (hook number 5, eagle claw) and longlines (150–200 m, braided line number 3); as bait, the bigeye scad, *Selar crumenophthalmus*.

Samples were collected weekly during October–December 2016 and June, November, and December 2017. The total length (TL) and the total weight (TW) of all collected organisms were recorded. Sex was determined based on external sexual characteristics (presence or absence of claspers). The stomachs were extracted and frozen for further analysis.

Laboratory work

Based on the state of digestion, each prey found in the stomach contents was counted, weighed, and identified to the lowest possible taxonomic level with specialized keys. Fishes with in a minimum state of digestion were identified with the keys of Allen and Robertson (1994) and Fischer et al. (1995). Fishes with a high degree of digestion were identified by the vertebral characteristics based on the keys of Clothier (1950). Cephalopods were identified using the works of Iverson and Pinkas (1971) and Wolff (1982), which are based on the identification of beaks. Crustaceans were identified with the keys of Fischer et al. (1995).

C. falciformis es un depredador especialista debido al mayor consumo de la langostilla *Pleuroncodes planipes*, la macarela *Scomber japonicus* y el calamar *D. gigas* en Baja California Sur, México. En contraste, Flores-Martínez et al. (2016) consideraron que es una especie generalista y un consumidor terciario que se alimenta principalmente del calamar *D. gigas* en la costa de Chiapas, México.

Los elasmobranchios, son organismos de crecimiento lento, madurez tardía y baja fecundidad, por lo que, en general, son especies muy vulnerables a la sobreexplotación, como es el caso del tiburón sedoso, *C. falciformis* (Schaefer et al. 2021). A pesar de su amplia importancia ecológica y económica, no existen estudios sobre esta especie en el área de estudio, por lo que el presente trabajo representa el primer registro de la ecología trófica de organismos inmaduros de *C. falciformis* en el estado de Guerrero, México. Los objetivos de este estudio fueron (1) describir el espectro trófico de la especie, (2) identificar variaciones en la dieta entre etapas de madurez y sexos, (3) determinar la amplitud del nicho trófico y la estrategia de alimentación de la especie y (4) estimar su nivel trófico.

MATERIALES Y MÉTODOS

Recolección de muestras

Las muestras biológicas de *C. falciformis* se obtuvieron de las capturas de la flota pesquera de pequeña escala que opera en Acapulco, Guerrero, México (16°52'–16°41' N y 99°29'–100°11' W) (Fig. 1). La zona de pesca se distingue por la fuerza del viento, que está influenciada por la topografía del continente americano, y por la presencia de la corriente costera de Costa Rica y el cuenco de Tehuantepec, que se caracterizan por presentar altas temperaturas y pequeñas oscilaciones anuales (Kessler 2006). La pesca de pequeña escala en el área de estudio se realiza con embarcaciones menores de fibra de vidrio con motor fuera de borda, y la jornada laboral puede extenderse de 4 a 6 días. Se utilizan, como artes de pesca, líneas de mano (anzuelo número 5, garra de águila) y cimbras o palangres (150–200 m, ceda trenzada número 3) y, como carnada, el ojetón, *Selar crumenophthalmus*.

La recolección de las muestras se hizo semanalmente durante los periodos octubre-diciembre de 2016 y junio, noviembre y diciembre de 2017. Se registró la longitud total (LT) y el peso total (PT) de todos los organismos recolectados. El sexo se determinó con base en las características sexuales externas (presencia o ausencia de gonopterigios). Los estómagos fueron extraídos y congelados para su posterior análisis.

Trabajo de laboratorio

Según su estado de digestión, cada presa encontrada en el contenido del estómago se contó, pesó e identificó al nivel taxonómico más bajo posible con claves especializadas. Los

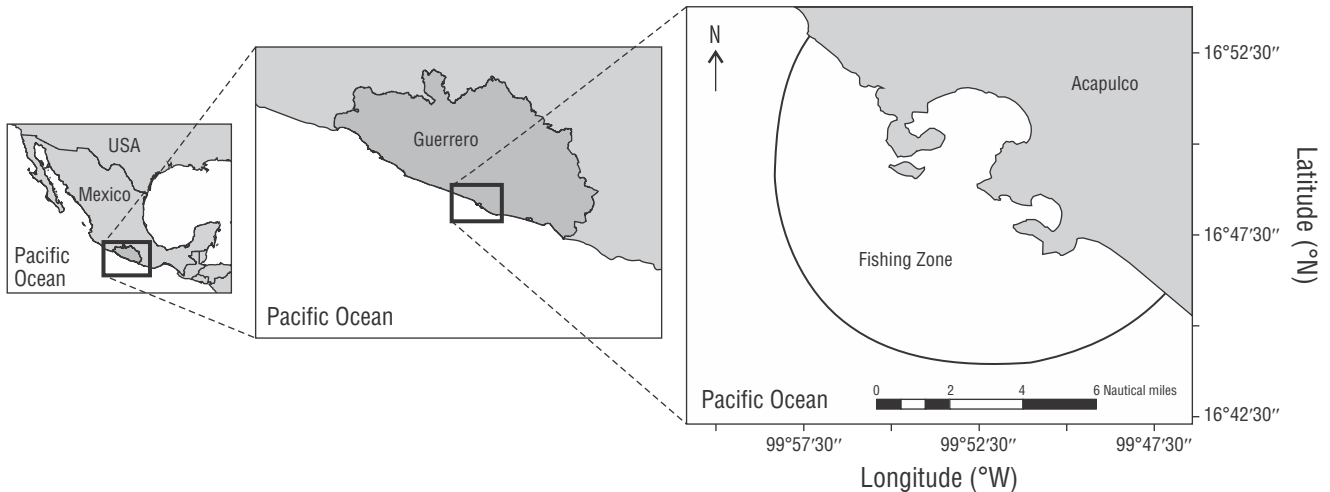


Figure 1. Location of the study area: Acapulco, Guerrero, Mexico.

Figura 1. Locación del área de estudio: Acapulco, Guerrero, México.

To avoid possible biases associated with opportunistic feeding while the organisms were being captured, only those prey with some evidence of digestion were considered. Likewise, the species that were used as bait for the capture were discarded, and only the prey found inside the stomachs were taken into account. Unidentified prey items within each functional group were also included in the quantitative diet analysis.

Data analysis

Samples were compared between sizes (neonates and juveniles) and sexes (males and females). Based on Alejo-Plata et al. (2007), we considered those organisms with sizes from 48 to 71 cm TL as neonates and those with sizes from 72 to 170 cm TL as juveniles. Most of the organisms obtained were considered immature.

Sample size

To determine if the sample size was representative of the *C. falciformis* diet, a prey accumulation curve was created. This curve was created with the program EstimateS (Colwell 2009) by applying 500 iterations to the values of species richness of the stomachs analyzed. This procedure allowed us to estimate the mean and variance of each sample and, based on this, plot the average cumulative number of prey items in each sample versus the group of stomachs analyzed. To have a standard precision measure, we calculated the coefficient of variation (CV) of the 4 endpoints, in general and by categories (size and sex) (Bizzarro et al. 2009). If the CV was less than or equal to 0.05, the number of stomachs examined was considered adequate to represent the diet (Jiménez-Valverde and Hortal 2003, Hernández-Aguilar et al. 2012). To evaluate the representativeness of the sample size, we used the Clench

peces que presentaron un estado de digestión mínimo se identificaron con las claves de Allen y Robertson (1994) y Fischer et al. (1995). Para los peces con alto grado de digestión, la identificación se realizó por medio de las características vertebrales con base en las claves de Clothier (1950). Para la identificación de cefalópodos, se usaron los trabajos de Iverson y Pinkas (1971) y Wolff (1982), que se basan en la identificación de los picos. Los crustáceos se identificaron con las claves de Fischer et al. (1995).

Para evitar posibles sesgos asociados a la alimentación oportunista mientras se capturaban los organismos, solo se consideraron aquellas presas con alguna evidencia de digestión. Asimismo, se descartaron a las especies que se utilizaron como cebo para su captura, y solo se tomaron en cuenta las presas encontradas dentro de los estómagos. Las presas no identificadas dentro de cada grupo funcional también se incluyeron en el análisis cuantitativo de la dieta.

Análisis de datos

Las muestras se compararon entre tallas (neonatos y juveniles) y sexos (machos y hembras). Con base en el trabajo de Alejo-Plata et al. (2007), consideramos como neonatos a aquellos organismos que presentaron tallas de 48 a 71 cm LT y como juveniles a aquellos que presentaron tallas de 72 a 170 cm LT. La mayoría de los organismos obtenidos se consideraron inmaduros.

Tamaño de muestra

Se construyó una curva de acumulación de presas para determinar si el tamaño de la muestra era representativo de la dieta de *C. falciformis*. Esta curva se generó en el programa EstimateS (Colwell 2009) aplicando 500 iteraciones a los valores de riqueza de especies en los estómagos analizados.

function (Soberón and Llorente 1993): $S_n = (a \times n)/(1 + b \times n)$, where S_n is the number of cumulative species, n is the number of sampled stomachs, and a and b are model parameters.

Diet composition

The prey-specific index of relative importance (%PSIRI) (Brown et al. 2011) was used to comprehensively assess the importance of each prey category in the silky shark diet. It was calculated as follows:

$$\%PSIRI_i = [\%FO_i \times (\%PN_i + \%PW_i)/2] , \quad (1)$$

where %FO is the frequency of occurrence (%FO = number of stomachs containing prey i /total number of stomachs with stomach contents $\times 100$) and %PN _{i} and %PW _{i} are, respectively, the numerical and gravimetric specific abundance indices of the prey %PA = $\sum \%A_{ij}/n_i$, where %A _{ij} is the abundance (expressed in number or weight) of prey of category i in the j -th stomach and n_i is the number of stomachs containing prey i .

Niche breadth and feeding strategy

The Levin index (B_i) (Krebs 1999) was used to measure niche breadth. This index quantitatively evaluated whether the organisms were generalists (varied feeding without selection) or specialists (preference for certain prey items). It was calculated as follows:

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

where P_{ij} is the proportion of the diet of predator i that includes prey j , and n is the number of prey categories. The values of this index oscillate between 0 and 1; a B_i less than 0.6 indicates specialized predators, whereas a B_i greater than 0.6 indicates generalist predators (Labropoulou and Eleftheriou 1997).

In addition, we used the Costello (1990) model modified by Amundsen et al. (1996) to determine the feeding strategy of *C. falciformis*. This analysis is based on the 2-dimensional representation of the specific abundance for each prey and the %FO of the different types of prey in the diet. This representation allowed us to visualize the feeding strategy (generalist or specialist), the importance of the prey (as rare or dominant), and the trophic behavior of the population; that is, if a prey is consumed in large quantities by a few individuals (individual specialization) or if it is consumed by the majority of the individuals studied (population specialization) (Amundsen et al. 1996). Dots located in the upper right section of the Amundsen plot reflect a predator population with a narrow niche breadth (Amundsen et al. 1996). Dots located in the upper left section indicated the specialization of individual predators, that is, specialization on different

Este procedimiento permitió estimar la media y la varianza de cada muestra y, con base en ello, graficar el número acumulado de presas promedio en cada muestra versus el grupo de estómagos analizados. Para tener una medida estándar de la precisión, se calculó el coeficiente de variación (CV) de los 4 puntos finales, en general y por categorías (talla y sexo) (Bizarro et al. 2009). Si el CV era menor o igual que 0.05, el número de estómagos examinados se consideró adecuado para representar la dieta (Jiménez-Valverde y Hortal 2003, Hernández-Aguilar et al. 2012). Para evaluar la representatividad del tamaño de muestra se utilizó la función de Clench (Soberón y Llorente 1993): $S_n = (a \times n)/(1 + b \times n)$, donde S_n es el número de especies acumuladas, n es el número de estómagos muestreados y a y b son parámetros del modelo.

Composición de la dieta

El índice de importancia relativa específica de la presa (%IIREP) (Brown et al. 2011) se usó para evaluar de manera integral la importancia de cada categoría de presa en la dieta del tiburón sedoso. Se calculó de la siguiente manera:

$$\%IIREP_i = [\%FO_i \times (\%PN_i + \%PW_i)/2] , \quad (1)$$

donde %FO es la frecuencia de ocurrencia (%FO = número de estómagos que contienen presas i /número total de estómagos con contenido estomacal $\times 100$) y %PN _{i} y %PW _{i} son, respectivamente, los índices de abundancia específica numérica y gravimétrica de la presa %PA = $\sum \%A_{ij}/n_i$, donde %A _{ij} es la abundancia (expresada en número o peso) de la presa de la categoría i en el j -ésimo estómago y n_i es el número de estómagos que contienen la presa i .

Amplitud de nicho y estrategia de alimentación

El índice de Levin (B_i) (Krebs 1999) se usó como una medida de la amplitud de nicho. Este índice evaluó de manera cuantitativa si los organismos fueron generalistas (alimentación variada sin selección) o especialistas (preferencia por ciertas presas). Se calculó de la siguiente manera:

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

donde P_{ij} es la proporción de la dieta del depredador i que incluye la presa j , y n es el número de categorías de presas. Los valores de este índice oscilan entre 0 y 1; un B_i inferior a 0.6 indica depredadores especializados, mientras que un B_i superior a 0.6 indica depredadores generalistas (Labropoulou y Eleftheriou 1997).

Además, para conocer la estrategia de alimentación de *C. falciformis*, se usó el modelo de Costello (1990) modificado por Amundsen et al. (1996). Este análisis se basa en la representación en 2 dimensiones de la abundancia específica para cada presa y la %FO de los diferentes tipos de presas en

types of prey, and prey categories consumed by only a limited fraction of predators.

Trophic niche overlap

The EcosimR routine for niche overlap (Gotelli et al. 2014) was used to assess diet overlap by size (neonates and juveniles) and sex (males and females). The routine was modified using the Morisita–Horn index instead of the Pinkas index (Horn 1966, Smith and Zaret 1982). It was calculated with the following equation:

$$C\lambda = \frac{2 \sum_{i=1}^n (P_{xi} \times P_{yi})}{\sum_{i=1}^n P_{xi}^2 + \sum_{i=1}^n P_{yi}^2}, \quad (3)$$

where P_{xi} is the proportion of prey i to the total number of prey consumed by predator x , P_{yi} is the proportion of prey i to the number of total prey consumed by predator y , and n is the total number of prey items. $C\lambda$ values from 0.00 to 0.29 indicate low dietary overlap; $C\lambda$ values from 0.30 to 0.59, moderate overlap; and $C\lambda$ values from 0.60 to 1.00, high overlap (Langton 1982). A null distribution was compared with the overlap index values to know if the dietary differences were the result of biological processes and not random. A total of 1,000 index simulations were performed using the RA3 randomization algorithm in EcosimR (Gotelli et al. 2014).

Trophic level

We calculated the trophic level of *C. falciformis* using the method proposed by Cortés (1999):

$$NT_i = 1 + \left(\sum_{j=1}^n P_j \times NT_j \right), \quad (4)$$

where P_j is the proportion of each prey category in the predator's diet and NT_j is the trophic level of each category of prey j . The trophic levels of the prey were obtained from databases available online: Fish-Base (Froese and Pauly 2015) and Sea Around Us (Pauly and Zeller 2015). For unidentified prey, the average trophic level corresponding to their functional group was used: teleosts (3.24), crustaceans (2.52), cephalopods (3.20), sea turtles (2.40), and birds (3.87) (Cortés 1999).

RESULTS

The sizes of *C. falciformis* fluctuated between 48.00 and 222.00 cm TL, and the average TL was 90.80 cm, with a standard deviation of 30.47 cm TL. A total of 165 *C. falciformis* stomachs were obtained, of which 34.54% had stomach contents and 65.45% were empty. The prey accumulation curves suggested that the number of stomachs analyzed were sufficient to characterize the diet of *C. falciformis* in general and by category, that is, the CV was less than or equal to 0.05 in all cases (Table 1).

la dieta. Esta representación permitió visualizar la estrategia alimentaria (generalista o especialista), la importancia de las presas (como raras o dominantes) y el comportamiento trófico de la población; es decir, si una presa es consumida en gran cantidad por unos pocos individuos (especialización individual) o si es consumida por la mayoría de los individuos estudiados (especialización poblacional) (Amundsen et al. 1996). Los puntos ubicados en la parte superior derecha del gráfico de Amundsen reflejan una población de depredadores con una amplitud de nicho estrecha (Amundsen et al. 1996). Los puntos ubicados en la parte superior izquierda son indicativos de la especialización de los depredadores individuales, es decir, especialización en diferentes tipos de presas, y de cada categoría de presa consumida por solo una fracción limitada de los depredadores.

Superposición del nicho trófico

La rutina EcosimR para la superposición de nicho (Gotelli et al. 2014) se usó para evaluar la superposición de la dieta por talla (neonatos y juveniles) y sexo (machos y hembras). La rutina fue modificada usando el índice de Morisita-Horn en lugar del índice de Pinkas (Horn 1966, Smith y Zaret 1982). Se calculó con la siguiente ecuación:

$$C\lambda = \frac{2 \sum_{i=1}^n (P_{xi} \times P_{yi})}{\sum_{i=1}^n P_{xi}^2 + \sum_{i=1}^n P_{yi}^2}, \quad (3)$$

donde P_{xi} es la proporción de la presa i del número total de presas consumidas por el depredador x , P_{yi} es la proporción de la presa i del número total de presas consumidas por el depredador y , y n es el número total de presas. Valores de $C\lambda$ de 0.00 a 0.29 indican superposición dietética baja; valores de $C\lambda$ de 0.30 a 0.59, superposición moderada; y valores de $C\lambda$ de 0.60 a 1.00, superposición alta (Langton 1982). Se comparó una distribución nula con los valores del índice de superposición para saber si las diferencias en la dieta fueron el resultado de procesos biológicos y no fueron aleatorias. Se realizaron un total de 1,000 simulaciones del índice con el algoritmo de aleatorización RA3 en EcosimR (Gotelli et al. 2014).

Nivel trófico

El nivel trófico de *C. falciformis* se calculó con el método propuesto por Cortés (1999):

$$NT_i = 1 + \left(\sum_{j=1}^n P_j \times NT_j \right), \quad (4)$$

donde P_j es la proporción de cada categoría de presa en la dieta del depredador y NT_j es el nivel trófico de cada categoría de presa j . Los niveles tróficos de las presas se obtuvieron de las bases de datos disponibles en línea: FishBase (Froese y Pauly 2015) y Sea Around Us (Pauly y Zeller 2015). Para las presas no identificadas, se utilizó el nivel trófico promedio

The diet of *C. falciformis* consisted of 11 food components, from 5 taxonomic groups: 4 Crustacea, 3 Teleostei, 2 Mollusca, 1 Reptilia, and 1 Aves. According to the %PSIRI, the group of crustaceans represented 77.17% of importance in the diet (Table 2).

Variation of the diet by sizes

The diet of *C. falciformis* neonates was composed of 5 food components: 2 Crustacea, 1 Teleostei, 1 Mollusca, and 1 Reptilia. The Crustacea group represented 68.64% of the diet, according to the %PSIRI, and the crab *Portunus xantusii* was the most important prey within this group (%PSIRI = 62.76). The fish group represented 25.08% of the diet. The Mollusca group, represented by cephalopods, had an importance value of 5.15%. Hatchlings of the sea turtle *Lepidochelys olivacea* represented 1.13% (Fig. 2).

Juveniles of *C. falciformis* had a diet composed of 10 food components: 4 Crustacea, 3 Teleostei, 2 Mollusca, and 1 Aves. According to the %PSIRI, the group of crustaceans represented 81.32% of the diet; within this group, *P. xantusii* was the most important prey (%PSIRI = 43.50). The fish group represented 12.14% of the diet; *Mugil* sp. and *Balistes polylepis* showed importance values of 2.56% and 0.96%, respectively. The mollusk group represented 3.98% of the diet, within which *Stigmatoteuthis hoylei* represented 0.64%. Birds represented 2.56% of the importance (Fig. 2). The value of the Morisita–Horn index obtained between neonates and juveniles was 0.86, which indicated that the diets did not show great differences.

Variation of the diet by sex

The diet of male silky sharks consisted of 6 food components: 3 Crustacea, 2 Mollusca, and 1 Teleostei. According to the %PSIRI, the group of crustaceans was the most important component of the diet, with a value of 74.77%; *P. xantusii* stood out with 44.09%. Fish represented 22.72% of the diet. The mollusk group represented 2.50% (Fig. 3). Females had a diet composed of 9 food components: 3 Crustacea, 3 Teleostei, 1 Mollusca, 1 Reptilia, and 1 Aves. The crustacean group was the most important in the diet (%PSIRI = 78.68); *P. xantusii* stood out with 52.97%. The fish group represented 11.42% of the diet, within which *Mugil* sp. represented 2.85% and *B. polylepis* 1.07%. Cephalopods represented 5.35% of the diet. Hatchlings of the sea turtle *L. olivacea* represented 1.67% of the diet, and birds 2.85% (Fig. 3). The value of the Morisita–Horn index obtained was 0.80, which indicated that the diets between males and females did not show great differences.

Niche breadth and feeding strategy

Values of B_i obtained for all categories were less than 0.60 (neonates = 0.40, juveniles = 0.16, males = 0.20,

correspondiente a su grupo funcional: teleósteos (3.24), crustáceos (2.52), cefalópodos (3.20), tortugas marinas (2.40) y aves (3.87) (Cortés 1999).

RESULTADOS

Las tallas de *C. falciformis* fluctuaron entre 48.00 y 222.00 cm LT, y la LT promedio fue de 90.80 cm, con una desviación estándar de 30.47 cm LT. Se obtuvieron, en total, 165 estómagos de *C. falciformis*, de los cuales el 34.54% presentó contenido estomacal y el 65.45% se encontró vacío. Las curvas de acumulación de presas sugirieron que el número de estómagos analizados fueron suficientes para caracterizar la dieta de *C. falciformis* en general y por categoría, es decir, el CV fue menor o igual que 0.05 en todos los casos (Tabla 1).

La dieta de *C. falciformis* estuvo integrada por 11 componentes alimentarios, pertenecientes a 5 grupos taxonómicos: 4 Crustacea, 3 Teleostei, 2 Mollusca, 1 Reptilia y 1 Aves. De acuerdo con el %IIREP, el grupo de crustáceos representó el 77.17% de importancia en la dieta (Tabla 2).

Variación de la dieta por tallas

La dieta de neonatos de *C. falciformis* estuvo compuesta de 5 componentes alimentarios: 2 Crustacea, 1 Teleostei, 1 Mollusca y 1 Reptilia. El grupo de crustáceos representó el 68.64% de la dieta, de acuerdo con el %IIREP, y el cangrejo *Portunus xantusii* fue la presa más importante dentro de este grupo (%IIREP = 62.76). El grupo de peces representó el 25.08% de la dieta. El grupo de moluscos, representados por cefalópodos, presentó un valor de importancia del 5.15%. Las crías de la tortuga marina *Lepidochelys olivacea* representaron el 1.13% (Fig. 2).

Los juveniles de *C. falciformis* presentaron una dieta integrada por 10 componentes alimentarios: 4 Crustacea, 3 Teleostei, 2 Mollusca y 1 Aves. Según el %IIREP, el grupo de crustáceos representó el 81.32% de la dieta; dentro de este grupo, *P. xantusii* fue la presa más importante (%IIREP = 43.50). El grupo de peces representó el 12.14% de la dieta; *Mugil* sp. y *Balistes polylepis* presentaron valores de importancia del 2.56% y 0.96%, respectivamente. El grupo de moluscos representó el 3.98% de la dieta, dentro del cual *Stigmatoteuthis hoylei* representó el 0.64%. Las aves representaron el 2.56% de importancia (Fig. 2). El valor del índice de Morisita–Horn obtenido entre neonatos y juveniles fue de 0.86, lo que indicó que las dietas no presentaron grandes diferencias.

Variación de la dieta por sexo

La dieta de los machos de tiburón sedoso estuvo integrada por 6 componentes alimentarios: 3 Crustacea, 2 Mollusca y 1 Teleostei. De acuerdo con el %IIREP, el grupo de crustáceos fue el componente más importante de la dieta, con un valor del 74.77%; destacó *P. xantusii* con el 44.09%. El 22.72%

Table 1. Results of the prey accumulation curves of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*, caught off the coast of Guerrero, Mexico.

Tabla 1. Resultados de las curvas de acumulación de presas del tiburón sedoso, *Carcharhinus falciformis*, capturado frente a la costa de Guerrero, México.

Category	Number of sampled organisms	Number of stomachs with food	% Representation of sample size	Coefficient of variation
General	165	57	76.36	≤0.05
Neonates	48	17	80.16	≤0.05
Juveniles	113	39	75.37	≤0.05
Males	63	22	80.07	≤0.05
Females	102	35	75.33	≤0.05

Table 2. Composition of the general diet of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*, caught off the coast of Guerrero, Mexico. %FO, frequency of occurrence; %PN, numerical specific abundance index; %PW, gravimetric specific abundance index; and %PSIRI, prey-specific index of relative importance.

Tabla 2. Composición de la dieta general del tiburón sedoso, *Carcharhinus falciformis*, capturado frente a la costa de Guerrero, México. %FO, frecuencia de ocurrencia; %PN, índice de abundancia específica numérica; %PW, índice de abundancia específica gravimétrica; y %PSIRI, índice de importancia relativa específica de la presa.

Prey item	%FO	%PN	%PW	%PSIRI
Mollusca				
Cephalopoda	7.02	41.95	66.83	3.82
<i>Stigmatoteuthis hoylei</i>	1.75	0.12	50.00	0.44
Crustacea				
Portunidae	3.51	100.00	100.00	3.51
<i>Portunus xantusii</i>	54.39	90.82	91.37	49.54
<i>Euphyllax robustus</i>	1.75	100.00	100.00	1.75
Unidentified crustaceans	22.81	99.99	96.15	22.37
Teleostei				
Balistidae				
<i>Balistes polylepis</i>	1.75	25.00	50.00	0.66
Mugilidae				
<i>Mugil</i> sp.	1.75	100.00	100.00	1.75
Unidentified teleost	17.54	84.20	68.27	13.37
Reptilia				
<i>Lepidochelys olivacea</i>	3.51	24.85	33.78	1.03
Aves				
Unidentified birds	1.75	100.00	100.00	1.75
Total				100.00

females = 0.23), which indicated that *C. falciformis* had a specialist-type feeding strategy. According to the Amundsen's model, *C. falciformis* preferred the crab *P. xantusii* (located at the top of the graph, Fig. 4), although variation in resource use was also observed between individuals (points located at the top left of the graph, Fig. 4). The same trend was observed by size and by sex (Fig. 4).

Trophic level

The trophic level values determined for *C. falciformis* by category were the following: neonates = 3.70, juveniles = 3.70, males = 3.71, females = 3.69. Based on these values, *C. falciformis* is classified as a secondary predator.

DISCUSSION

The time between the moment the sharks were captured and the landing in the study area was 4 to 6 days, which is enough time for the gastric juices to decompose and digest the prey consumed by these predators, even after their death (Bowen 1996, Calle-Morán and Galván-Magaña 2020). This could explain the high percentage of empty stomachs and the advanced degree of digestion of the prey, which has been previously reported for sharks caught with longlines. For example, Cabrera-Chávez-Costa et al. (2010) reported that 46.0% of the *C. falciformis* stomachs analyzed in Baja California Sur were found to be empty, whereas Flores-Martínez et al. (2016) reported 83.6% empty stomachs for the same species in Chiapas.

Regarding the degree of digestion of the prey, cephalopods (beaks) and fish (vertebrae) were in an advanced

de la dieta lo representaron los peces. El grupo de moluscos representó el 2.50% (Fig. 3). Las hembras presentaron una dieta integrada por 9 componentes alimentarios: 3 Crustacea, 3 Teleostei, 1 Mollusca, 1 Reptilia y 1 Aves. El grupo de crustáceos fue el más importante de la dieta (%IIREP = 78.68); destacó *P. xantusii* con el 52.97%. El grupo de peces representó el 11.42% de la dieta, dentro del cual *Mugil* sp. representó el 2.85% y *B. polylepis* el 1.07%. Los cefalópodos representaron el 5.35% de la dieta. Las crías de la tortuga marina *L. olivacea* representaron el 1.67% de la dieta y las aves el 2.85% (Fig. 3). El valor del índice de Morisita-Horn obtenido fue de 0.80, lo que indicó que las dietas entre machos y hembras no presentaron grandes diferencias.

Amplitud de nicho y estrategia de alimentación

Los valores de B_i obtenidos para todas las categorías fueron inferiores a 0.60 (neonatos = 0.40, juveniles = 0.16, machos = 0.20, hembras = 0.23), lo que indicó que *C. falciformis* presentó una estrategia de alimentación del tipo especialista. De acuerdo con el modelo de Amundsen, *C. falciformis* prefirió el cangrejo *P. xantusii* (ubicado en la parte superior del gráfico, Fig. 4), aunque también se observó variación en el uso de recursos entre individuos (puntos ubicados en la parte superior izquierda, Fig. 4). Se observó la misma tendencia por tallas y por sexo (Fig. 4).

Nivel trófico

Los valores del nivel trófico determinados para *C. falciformis* por categoría fueron los siguientes: neonatos = 3.70, juveniles = 3.70, machos = 3.71, hembras = 3.69. De

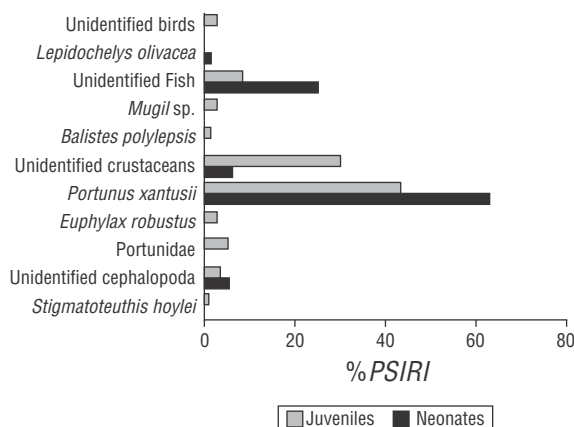


Figure 2. Prey-specific index of relative importance (%PSIRI) for neonates and juveniles of the silky shark, *Carcharhinus falciformis*, caught off the coast of Guerrero, Mexico.

Figura 2. Índice de importancia relativa específica de la presa (%PSIRI) para neonatos y juveniles del tiburón sedoso, *Carcharhinus falciformis*, capturado frente a la costa de Guerrero, México.

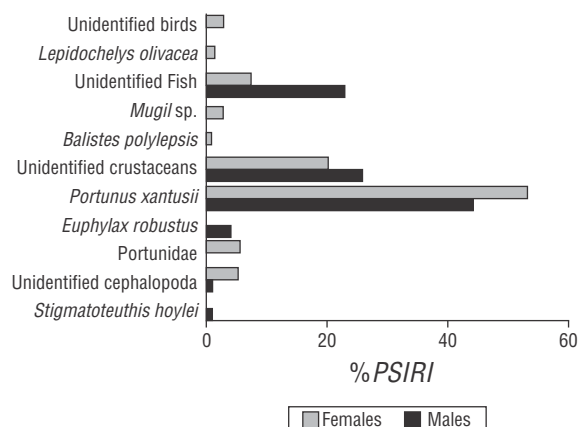


Figure 3. Prey-specific index of relative importance (%PSIRI) for male and female silky sharks, *Carcharhinus falciformis*, caught off the coast of Guerrero, Mexico.

Figura 3. Índice de importancia relativa específica de la presa (%PSIRI) para machos y hembras del tiburón sedoso, *Carcharhinus falciformis*, capturado frente a la costa de Guerrero, México.

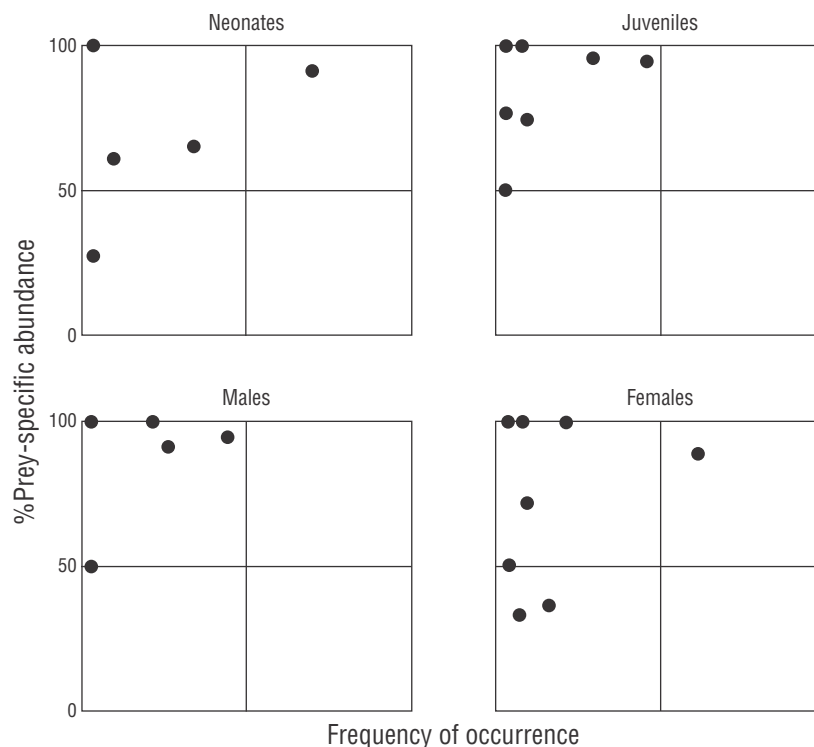


Figure 4. Amundsen plot for the silky shark, *Carcharhinus falciformis*, caught off the coast of Guerrero, Mexico, by size (neonates and juveniles) and sex (males and females).

Figura 4. Gráfica de Amundsen para el tiburón sedoso, *Carcharhinus falciformis*, capturado frente a la costa de Guerrero, México, por tallas (neonatos y juveniles) y sexo (machos y hembras).

state of digestion, because of the soft tissue of their bodies, whereas crustaceans, which have harder structures, were in an intermediate state of digestion. This made it difficult for the prey identification level to reach the lowest possible taxon in some cases and, consequently, decreased the opportunity of detecting possible differences between food categories. However, even with these limitations, the number of stomachs analyzed was sufficient to characterize the trophic spectrum of *C. falciformis* and observe general trends in its diet.

Variation of the diet by size

Carcharhinus falciformis neonates and juveniles had similar diet compositions, since both fed mainly on crustaceans and had *P. xantusii* as their most important prey. This result coincides with that reported for the same species in Oaxaca, where *P. xantusii* made up the highest percentage of the diet (Ruíz-Pérez et al. 2016). However, it contrasts with what other authors have reported for organisms measuring larger sizes than those reported in this study; they indicated that *C. falciformis* fed mainly on squid and fish (Cabrera-Chávez-Costa et al. 2010, Flores-Martínez et al. 2016, Rosas-Luis et al. 2017).

Cabrera-Chávez-Costa et al. (2010) indicated that juvenile *C. falciformis* females need more energy for their growth

acuerdo con estos valores, *C. falciformis* se clasifica como un depredador secundario.

DISCUSIÓN

El tiempo transcurrido entre el momento en que se capturaron los tiburones y el desembarque en el área de estudio fue de 4 a 6 d, tiempo suficiente para que los jugos gástricos descompusieran y digirieran las presas consumidas por estos depredadores, incluso después de su muerte (Bowen 1996, Calle-Morán y Galván-Magaña 2020). Esto podría explicar el alto porcentaje de estómagos vacíos y el avanzado grado de digestión de las presas, lo cual se ha reportado previamente para tiburones capturados con palangre. Por ejemplo, Cabrera-Chávez-Costa et al. (2010) reportaron que el 46.0% de los estómagos de *C. falciformis* analizados, en Baja California Sur, se encontró vacío, mientras que Flores-Martínez et al. (2016) reportaron el 83.6% de estómagos vacíos para la misma especie en Chiapas.

En cuanto al grado de digestión de las presas, los cefalópodos (picos) y los peces (vertebras), debido al tejido blando de su cuerpo, se encontraron en un estado de digestión avanzado, mientras que los crustáceos, que presentan estructuras más duras, se encontraron en un estado de digestión intermedio. Esto dificultó que el nivel de identificación de las presas llegara hasta el mínimo taxón posible

and, therefore, they must feed on prey that they can access and capture without so much energy expenditure; on the other hand, adult females can direct their feeding to a specific prey that covers their energy requirements, either by quantity or by quality of food. In general, observations show that as a shark increases in size, its efficiency in capturing its prey also increases because its senses are fully developed (Lowe et al. 1996, Borrell et al. 2011). Large sharks are capable of capturing large and fast prey, such as fish and squid, which provide higher energy content; conversely, small sharks tend to feed on prey that are not as fast and have a low energy content, such as crustaceans (Lowe et al. 1996, Cabrera-Chávez-Costa et al. 2010).

Cortés and Gruber (1990) indicated that variations in the diet of sharks could be due to the fact that juvenile organisms tend to move over reefs and feed at the bottom, whereas adults tend to be closer to the surface and feed in oceanic areas. When they are young, juvenile sharks occupy coastal areas as nursery grounds, where they also learn to hunt and feed on prey that may provide an abundant food source or are easy to capture, such as crustaceans (McElroy et al. 2006). The predominantly soft (sandy) substrate with patches of coral reefs, rocky reefs, islets, and seamounts in the study area results in a highly heterogeneous system (Palacios-Salgado 2014) that can be exploited by neonates and juveniles of *C. falciformis* for feeding.

Variation of the diet by sex

Cabrera-Chávez-Costa et al. (2010) indicated that the diet of the silky shark on the coast of Baja California Sur showed a high overlap between both sexes, in which females had *P. planipes*, *D. gigas*, and *Coryphaena equiselis* as main prey, whereas males consumed *P. planipes*, *D. gigas*, *S. japonicus*, *Auxis* spp., and *Argonauta nouryi*. The results of the present study showed a high overlap between males and females of *C. falciformis*, since they shared *P. xantusii* as their main prey. In this regard, Pittenger (1984) mentioned that sharks can share space in places where food is available and abundant, which could indicate that, in our study area, male and female silky sharks share the same space and they feed on similar species. It has been mentioned that when males and females use the same feeding ground, competition is compensated by the existence of abundant food resources (Colwell and Futuyma 1971), which may be indicative of the abundance of prey in the study area.

On the other hand, Lowe et al. (1996) indicated that larger sharks, which can consequently feed on larger prey, have access to different habitats and can segregate by gender and size, and that this helps to reduce competition for food. Therefore, it is likely that, in the study area, segregation by sex was not observed because most of the samples obtained were from small-sized organisms.

en algunos casos y, por consecuencia, provocó que las diferencias que pudieran detectarse entre categorías alimentarias disminuyeran. No obstante, incluso con estas limitaciones, el número de estómagos analizados fue suficiente para caracterizar el espectro trófico de *C. falciformis* y observar tendencias generales en su dieta.

Variación de la dieta por tallas

La composición de la dieta de neonatos y juveniles de *C. falciformis* fue similar, ya que ambos se alimentaron principalmente de crustáceos y tuvieron como presa más importante a *P. xantusii*. Este resultado coincide con lo reportado para la misma especie en Oaxaca, en donde *P. xantusii* integró el mayor porcentaje de la dieta (Ruíz-Pérez et al. 2016). No obstante, contrasta con lo reportado por otros autores para organismos de mayores tallas a las reportadas en el presente estudio, ya que señalaron que *C. falciformis* se alimentó principalmente de calamares y peces (Cabrera-Chávez-Costa et al. 2010, Flores-Martínez et al. 2016, Rosas-Luis et al. 2017).

Cabrera-Chávez-Costa et al. (2010) indicaron que las hembras juveniles de *C. falciformis* necesitan más energía para su crecimiento y, por lo tanto, deben alimentarse de presas a las que puedan tener acceso y que puedan capturar sin tanto gasto de energía; en cambio, las adultas pueden dirigir su alimentación a una presa específica que cubra sus requerimientos energéticos, ya sea por cantidad o por calidad del alimento. En general, se ha observado que a medida que un tiburón aumenta de tamaño, también aumenta la eficiencia para capturar a su presa, ya que sus sentidos están totalmente desarrollados (Lowe et al. 1996, Borrell et al. 2011). Los tiburones grandes son capaces de capturar presas grandes y rápidas, como peces y calamares, los cuales aportan mayor contenido energético; por el contrario, los tiburones pequeños tienden a alimentarse de presas que no son tan rápidas y que son de bajo contenido energético, como los crustáceos (Lowe et al. 1996, Cabrera-Chávez-Costa et al. 2010).

Cortés y Gruber (1990) indicaron que las variaciones en la dieta de los tiburones pueden deberse a que los organismos juveniles suelen moverse sobre los arrecifes y alimentarse sobre el fondo, mientras que los adultos suelen encontrarse más cerca de la superficie y alimentarse en áreas oceánicas. Los tiburones juveniles ocupan las zonas costeras como áreas de crianza cuando son pequeños, y es ahí donde también aprenden a cazar y se alimentan de presas que pueden proporcionar una fuente de alimento abundante o son fáciles de capturar, como los crustáceos (McElroy et al. 2006). El sustrato predominantemente blando (arenoso) con parches de arrecifes coralinos, arrecifes rocosos, islotes y montes submarinos en el área de estudio da como resultado un sistema altamente heterogéneo (Palacios-Salgado 2014) que puede ser aprovechado por los neonatos y los juveniles de *C. falciformis* para alimentarse.

Niche breadth and feeding strategy

Sharks exhibit selective (Cabrera-Chávez-Costa et al. 2010, Ruíz-Pérez et al. 2016) and generalist (Compagno 1984, Castro 1996, Flores-Martínez et al. 2016) behavior, depending on the abundance and availability of their prey. In areas with little diversity, they tend to feed on available prey and show a generalist behavior (Compagno 1984, Castro 1996). In more diverse areas, they tend to select the prey that provides more energy (Cabrera-Chávez-Costa et al. 2010). These differences reaffirm the opportunistic nature of the species and its variation in diet according to its geographic distribution, since in the northwestern part of Mexico, *C. falciformis* feeds mainly on cephalopods (Cabrera-Chávez-Costa et al. 2010) and in the south it, mainly consumes crustaceans (Ruíz-Pérez et al. 2016).

Although we observed low trophic niche breadth values, which indicates that *C. falciformis* had a specialist feeding strategy, the values obtained for neonates of both sexes were always higher than those obtained for juveniles. The results suggest that smaller organisms tend to be generalist feeders, whereas larger ones tend to be more selective of their prey according to their energy needs (Cabrera-Chávez-Costa et al. 2010).

Trophic level

The trophic level reported for *C. falciformis* in the present study (3.70) is lower than that reported by other authors for the same species. For example, Cortés (1999) determined a trophic level of 4.20, Flores-Martínez et al. (2016) determined a trophic level of 4.30–4.40 for organisms with sizes from 70.00 to 203.00 TL, and Estupiñán-Montaño et al. (2017) reported a trophic level of 4.57 for organisms with sizes from 95.00 to 310.00 cm TL. The results of these authors suggest that *C. falciformis* is a tertiary predator, which highlights its potential role as apex predator in the ecosystem (Cortés 1999). However, in our study we reported a narrow range of lengths (most of the sampled animals were immature), which could explain why our results indicated that *C. falciformis* acts as a secondary consumer in the food web.

Several authors have pointed out that there is a positive relationship between body size and trophic position, where trophic levels can increase as fish grow (Cousins 1980, Cohen et al. 1993, Heithaus et al. 2013). This is because as the size of the fish increases, their efficiency in capturing prey also increases because their senses are fully developed and they are capable of capturing larger and faster prey (Flores-Martínez et al. 2016). Although we did not find differences in trophic position between neonates and juveniles, we would expect the trophic level of adults to be higher (Borrell et al. 2011).

The preference of *C. falciformis* for portunid crustaceans positions it as an important predator of these species.

Variación de la dieta por sexo

Cabrera-Chávez-Costa et al. (2010) indicaron que la dieta del tiburón sedoso en la costa de Baja California Sur presentó un solapamiento alto entre ambos sexos, en el cual las hembras presentaron como presas principales a *P. planipes*, *D. gigas* y *Coryphaena equiselis*, mientras que los machos consumieron *P. planipes*, *D. gigas*, *S. japonicus*, *Auxis* spp. y *Argonauta nouryi*. Los resultados del presente trabajo mostraron un solapamiento alto entre machos y hembras de *C. falciformis*, ya que compartieron como presa principal a *P. xantusii*. Al respecto, Pittenger (1984) mencionó que los tiburones pueden compartir el espacio en sitios donde el alimento está disponible y es abundante, lo que podría indicar que en nuestra área de estudio, los machos y las hembras de tiburón sedoso comparten el mismo espacio y se alimentan de especies similares. Se ha mencionado que cuando los machos y las hembras utilizan el mismo lugar de alimentación, la competencia se compensa con la existencia de abundantes recursos alimentarios (Colwell y Futuyma 1971), lo que puede ser indicativo de la abundancia de las presas en el área de estudio.

Por otro lado, Lowe et al. (1996) indicaron que los tiburones más grandes, que por consecuencia pueden alimentarse de presas más grandes, tienen acceso a diferentes hábitats y pueden segregarse por género y tamaño y que esto ayuda a reducir la competencia por la comida. Por tanto, es probable que en el área de estudio, no se observó una segregación por sexo porque la mayoría de las muestras que se obtuvieron fueron de organismos de tallas pequeñas.

Amplitud de nicho y estrategia de alimentación

Los tiburones presentan un comportamiento selectivo (Cabrera-Chávez-Costa et al. 2010, Ruíz-Pérez et al. 2016) y generalista (Compagno 1984, Castro 1996, Flores-Martínez et al. 2016) según la abundancia y la disponibilidad de sus presas. En zonas con poca diversidad suelen alimentarse de las presas que se encuentren disponibles, y muestran un comportamiento generalista (Compagno 1984, Castro 1996). En áreas más diversas tienden a seleccionar a las presas que les aportan más valor energético (Cabrera-Chávez-Costa et al. 2010). Estas diferencias reafirman la naturaleza oportunista de la especie y su variación en la dieta de acuerdo con su distribución geográfica, ya que en la parte noroeste de México, *C. falciformis* se alimenta principalmente de cefalópodos (Cabrera-Chávez-Costa et al. 2010) y en el sur consume principalmente crustáceos (Ruíz-Pérez et al. 2016).

Aunque observamos que los valores de la amplitud del nicho trófico fueron bajos, lo cual indica que *C. falciformis* presentó una estrategia de alimentación especialista, los valores obtenidos para los neonatos de ambos sexos siempre fueron mayores que los obtenidos para los juveniles. Los resultados sugieren que los organismos de menores tallas presentan una alimentación con tendencia generalista, mientras que los de mayores tallas tienden a tener una mayor selección

Thus, the predation exerted can regulate the population size of its prey, which suggests that its elimination could cause changes in the abundances of other species (Bornatowski et al. 2014, Navia et al. 2016). Knowledge on the feeding habits of the species could be used to build trophic models that help understand the role that this predator plays within the marine ecosystem and the consequences its elimination could have; it could therefore provide information that contributes to the sustainable management of fishery resources in the study area.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT, Mexico) for the scholarship awarded to ASR. We also thank the fishermen who supported us with the biological samples and the anonymous reviewers who contributed to the improvement of this manuscript. The authors declare that there is no conflict of interest.

English translation by Claudia Michel-Villalobos.

REFERENCES

- Alajo-Plata C, Gómez-Márquez JL, Ramos S, Herrera E. 2007. Presencia de neonatos y juveniles del tiburón martillo *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) y del tiburón sedoso *Carcharhinus falciformis* (Müller & Henle, 1839) en la costa de Oaxaca, México = Presence of neonates and juveniles of the hammerhead shark *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) and the silky shark *Carcharhinus falciformis* (Müller & Henle, 1839) off the coast of Oaxaca, Mexico. *Rev Biol Mar Ocean*. 42(3):403–413. <http://doi.org/10.4067/S0718-19572007000300020>
- Allen GR, Robertson DR. 1994. *Fishes of the Tropical Eastern Pacific*. Honolulu (HI): University of Hawaii Press. 332 p.
- Amundsen PA, Gabler HM, Staldvik FJ. 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data—modification of the Costello (1990) method. *J Fish Biol*. 48(4):607–614. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb01455.x>
- Barría C, Coll M, Navarro J. 2015. Unravelling the ecological role and trophic relationships of uncommon and threatened elasmobranchs in the western Mediterranean Sea. *Mar Ecol Prog Ser*. 539:225–240. <https://doi.org/10.3354/meps11494>
- Barría C, Navarro J, Coll M. 2018. Feeding habits of four sympatric sharks in two deep-water fishery areas of the western Mediterranean Sea. *Deep Sea Res Part I*. 142:34–43. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2018.09.010>
- Bizzarro JJ, Robison HJ, Rinewalt CS, Ebert DA. 2009. Comparative feeding ecology of four sympatric skate species off central California, USA. *Environ Biol Fish*. 84(2):241. <https://doi.org/10.1007/s10641-008-9428-5>
- Bonfil R. 2008. The Biology and Ecology of the Silky Shark, *Carcharhinus falciformis*. In: Pikitch TJ, Camhi MD, Pikitch EK, Babcock EA (eds.), *Sharks of the Open Ocean: Biology, Fisheries and Conservation*. UK: Blackwell Publishing Ltd. p. 114–127. ISBN: 978-0632-05995-9 <https://doi.org/10.1002/9781444302516.ch10>
- de sus presas de acuerdo con sus necesidades energéticas (Cabrera-Chávez-Costa et al. 2010).

Nivel trófico

El nivel trófico reportado para *C. falciformis* en el presente estudio (3.70) es menor que lo reportado por otros autores para la misma especie. Por ejemplo, Cortés (1999) determinó un nivel trófico de 4.20, Flores-Martínez et al. (2016) determinaron un nivel trófico de 4.30–4.40 para organismos con tallas de 70.00 a 203.00 LT y Estupiñán-Montaño et al. (2017) reportaron un nivel trófico de 4.57 para organismos con tallas de 95.00 a 310.00 cm LT. Los resultados de estos autores sugieren que *C. falciformis* es un depredador terciario, lo que destaca su papel potencial como depredador ápice en el ecosistema (Cortés 1999). No obstante, en nuestro estudio reportamos un estrecho intervalo de longitudes (la mayoría de los animales muestreados eran inmaduros), lo que podría explicar por qué nuestros resultados indicaron que *C. falciformis* actúa como un consumidor secundario en la red alimentaria.

Varios autores han señalado que existe una relación positiva entre el tamaño corporal y la posición trófica, donde los niveles tróficos pueden aumentar a medida que crecen los peces (Cousins 1980, Cohen et al. 1993, Heithaus et al. 2013). Esto se debe a que a medida que los peces aumentan de tamaño, su eficiencia para capturar presas también aumenta, ya que sus sentidos están completamente desarrollados y son capaces de capturar presas más grandes y más rápidas (Flores-Martínez et al. 2016). Aunque no encontramos diferencias en la posición trófica entre neonatos y juveniles, se esperaría que el nivel trófico de los adultos fuera mayor (Borrell et al. 2011).

La preferencia de *C. falciformis* por el grupo de crustáceos portúnidos lo posiciona como un depredador importante de estas especies. De esta manera, la depredación ejercida puede regular el tamaño poblacional de sus presas, lo que sugiere que su eliminación podría causar cambios en las abundancias de otras especies (Bornatowski et al. 2014, Navia et al. 2016). El conocimiento sobre los hábitos alimentarios de la especie podría utilizarse para la construcción de modelos tróficos que ayuden a comprender el papel que este depredador juega dentro del ecosistema marino y las consecuencias que puede causar su eliminación; por lo tanto, podría brindar información que contribuya al manejo sustentable de los recursos pesqueros en el área de estudio.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT, México) la beca otorgada a ASR. También agradecemos a los pescadores que nos apoyaron con las muestras biológicas y a los revisores anónimos que contribuyeron al mejoramiento de este manuscrito. Los autores declaramos que no existe conflicto de interés.

- Bornatowski H, Navia AF, Braga RR, Abilhoa V, Correa MFM. 2014. Ecological importance of sharks and rays in a structural foodweb analysis in southern Brazil. *ICES J Mar Sci*. 71(7):1586–1592.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu025>
- Borrell A, Cardona L, Kumarran RP, Aguilar A. 2011. Trophic ecology of elasmobranchs caught off Gujarat, India, as inferred from stable isotopes. *ICES J Mar Sci*. 68(3):547–554.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq170>
- Bowen SH. 1996. Quantitative description of the diet. In: Murphy BR and Willis DW (eds.), *Fisheries Techniques*, 2nd ed. Bethesda (MD): American Fisheries Society. p. 513–532.
- Brown SC, Bizzarro JJ, Cailliet GM, Ebert DA. 2012. Breaking with tradition: redefining measures for diet description with a case study of the Aleutian skate *Bathyraja aleutica* (Gilbert 1896). *Environ Biol Fish*. 95(1):3–20.
<https://doi.org/10.1007/s10641-011-9959-z>
- Cabrera-Chávez-Costa AA, Galván-Magaña F, Escobar-Sánchez O. 2010. Food habits of the silky shark *Carcharhinus falciformis* (Müller & Henle, 1839) off the western coast of Baja California Sur, Mexico. *J Appl Ichthyol*. 26(4):499–503.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01482.x>
- Calle-Morán MD, Galván-Magaña F. 2020. Diet composition and feeding habits of the pelagic thresher shark *Alopias pelagicus* in Eastern Central Pacific Ocean, Ecuadorian waters. *J Mar Biol Assoc UK*. 100(5):837–845.
<https://doi.org/10.1017/S0025315420000569>
- Castro JI. 1996. The sharks of North American waters. Texas (USA): Texas A&M University Press. 180 p.
- Clothier CR. 1950. A key to some southern California fishes based on vertebral characters. *Fish Bull*. 79:1–83.
- Cohen JE, Pimm SL, Yodzis P, Saldana J. 1993. Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *J Anim Ecol*. 62(1):67–78.
<https://www.jstor.org/stable/5483>
- Colwell RK. 2009. EstimateS 8.2.0: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. User's Guide and Application. Storrs (CT): Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut.
- Colwell RK, Futuyma DJ. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*. 52(4):567–576.
<https://doi.org/10.2307/1934144>
- Compagno LJV. 1984. Catálogo de especies: Tiburones del mundo. Un catálogo anotado e ilustrado de especies de tiburones conocidas hasta la fecha. Parte 1, Hexanchiformes a Lamniformes = Species catalog: Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 1, Hexanchiformes to Lamniformes. Vol. 4. Roma (Italy): FAO. p. 1–25.
- Compagno LJV, Ebert DA, Smale MJ. 1989. Guide to the sharks and rays of southern Africa. London (UK): New Holland (Publ.) Ltd. 158 p.
- Cortés E. 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES J Mar Sci*. 56(5):707–717.
<https://doi.org/10.1006/jmsc.1999.0489>
- Cortés E, Gruber S. 1990. Diet, feeding habits and estimates of daily ration of young lemon sharks, *Negaprion brevirostris* (Poey). *Copeia*. 1990(1):204–218.
<https://doi.org/10.2307/1445836>
- Costello MJ. 1990. Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *J Fish Biol*. 36(2):261–263.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb05601.x>
- Cousins SH. 1980. A trophic continuum derived from plant structure, animal size and a detritus cascade. *J Theor Biol*. 82(4):607–618.
[https://doi.org/10.1016/0022-5193\(80\)90181-2](https://doi.org/10.1016/0022-5193(80)90181-2)
- Duffy LM, Olson RJ, Lennert-Cody CE, Galván-Magaña F, Bocanegra-Castillo N, Kuhnert PM. 2015. Foraging ecology of silky sharks, *Carcharhinus falciformis*, captured by the tuna purse-seine fishery in the eastern Pacific Ocean. *Mar Biol*. 162:571–593.
<https://doi.org/10.1007/s00227-014-2606-4>
- Estupiñán-Montaño C, Pacheco-Triviño F, Cedeño-Figueroa LG, Galván-Magaña F, Estupiñán-Ortiz JF. 2017. Diet of three shark species in the Ecuadorian Pacific, *Carcharhinus falciformis*, *Carcharhinus limbatus* and *Nasolamia velox*. *J Mar Biol Assoc UK*. 98(4):927–935.
<https://doi.org/10.1017/S002531541600179X>
- Fischer W, Krupp F, Schneider W, Sommer C, Carpenter KE, Niem CH. 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca = FAO Guide for the Identification of Species for Fishing Purposes. Roma (Italy): FAO. p. 1–1813.
- Flores-Martínez IA, Torres-Rojas YE, Galván-Magaña F, Ramos-Miranda J. 2016. Diet comparison between silky sharks (*Carcharhinus falciformis*) and scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*) off the south-west coast of Mexico. *J Mar Biol Assoc UK*. 97(2):337–343.
<https://doi.org/10.1017/S0025315416000424>
- Froese R, Pauly D. 2015. FishBase. World Wide Web electronic publication. Stockholm (Sweden): FishBase; accessed 2016 Nov 10. <http://www.fishbase.org>
- Gotelli NJ, Hart EM, Ellison AM. 2014. EcoSimR (Version. 0.1.0, R Package). [Place unknown]: Gotelli Lab; accessed 2019 August 4. <https://github.com/GotelliLab/EcoSimR/issues>
- Hayden B, Palomares MLD, Smith BE, Poelen JH. 2019. Biological and environmental drivers of trophic ecology in marine fishes—a global perspective. *Sci rep*. 9:11415.
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-47618-2>
- Heithaus MR, Frid A, Vaudo JJ, Worm B, Wirsing AJ. 2010. Unravelling the ecological importance of elasmobranchs. In: Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR (eds.), *Shark and Their Relatives II*. 1st ed. Boca Raton (FL): CRC Press, Taylor and Francis Group. p. 611–637. ISBN-13: 978-1420080476
- Heithaus MR, Vaudo JJ, Kreicker S, Layman CA, Krützen M, Burkholder DA, Gastrich K, Bessey C, Sarabia R, Cameron K, et al. 2013. Apparent resource partitioning and trophic structure of large-bodied marine predators in a relatively pristine seagrass ecosystem. *Mar Ecol Prog Ser*. 481:225–237.
<https://doi.org/10.3354/meps10235>
- Hernández-Aguilar SB, Abitia-Cárdenas LA, Moreno-Sánchez XG, Arrellano Martínez M, González-Rodríguez E. 2012. Trophic spectrum of the sailfish *Istiophorus platypterus* caught off Acapulco in the southern Mexican Pacific. *J Mar Biol Assoc UK*. 93(4):1097–1104.
<https://doi.org/10.1017/S0025315412001622>
- Horn HS. 1966. Measurement of “overlap” in comparative ecological studies. *Am Nat*. 100(914):419–424.
<https://doi.org/10.1086/282436>
- [IUCN] International Union for Conservation of Nature. 2019. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2019-2. [Place unknown]: IUCN; accessed 2019 Oct 7. <https://www.iucnredlist.org>
- Iverson LK, Pinkas L. 1971. A pictorial guide to beaks of certain eastern Pacific cephalopods. California Department of Fish and Game. *Fish Bull*. 152:83–105.
- Jiménez-Valverde A, Hortal J. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos = Species accumulation curves and the need to assess the quality of biological inventories. *Rev Ibé Arac*. 8:151–161.

- Kessler WS. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Prog Oceanogr.* 69(2–4):181–217.
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.009>
- Krebs CJ. 1999. *Ecological methodology*. 2nd ed. Menlo Park (CA): Addison Wesley Longman. 620 p.
- Labropoulou M, Eleftheriou A. 1997. The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species: importance of morphological characteristics in prey selection. *J Fish Biol.* 50(2):324–340.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1997.tb01361.x>
- Langton RW. 1982. Diet overlap between Atlantic cod, *Gadus morhua*, silver hake, *Merluccius bilinearis*, and fifteen other northwest Atlantic finfish. *Fish Bull.* 80:745–759.
- Lowe CG, Wetherbee BM, Crow GL, Tester AL. 1996. Ontogenetic dietary shifts and feeding behavior of the tiger shark *Galeocerdo cuvier*, in Hawaiian waters. *Environ Biol Fish.* 47:203–211.
<https://doi.org/10.1007/BF00005044>
- McElroy WD, Wetherbee BM, Mostello CS, Lowe CG, Crow GL, Wass RC. 2006. Food habits and ontogenetic changes in the diet of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus*, in Hawaii. *Environ Biol Fish.* 76:81–92.
<https://doi.org/10.1007/s10641-006-9010-y>
- Menni RC, Lucifora LO. 2007. *Condrictios de la Argentina y Uruguay*. ProBiota, FCNyM, UNLP, Serie Técnica-Didáctica. Argentina. 11:1–15.
- Myers RF. 1999. *Micronesian reef fishes: a comprehensive guide to the coral reef fishes of Micronesia*, 3rd revised and expanded edition. Barrigada (Guam): Coral Graph. 330 p.
- Navia AF, Cruz-Escalona VH, Giraldo A, Barausse A. 2016. The structure of a marine tropical food web, and its implications for ecosystem-based fisheries management. *Ecol Mod.* 328:23–33.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.02.009>
- Palacios-Salgado DS, Ramírez-Valdez A, Rojas-Herrera AA, Granados-Amores J, Melo-García MA. 2014. Marine fishes of Acapulco, Mexico (Eastern Pacific Ocean). *Mar Biodiv.* 44:471–490.
<https://doi.org/10.1007/s12526-014-0209-4>
- Pauly D, Zeller D. 2015. *Sea Around Us: concepts, design and data*. [Place unknown]: Sea Around Us; accessed 2018 Jan 01. <http://www.seaaround.org>
- Pittenger GG. 1984. Movements, distributions, feeding, and growth of the Pacific angel shark, *Squatina californica* off Santa Barbara, California. *Copeia.* 1986:987–994.
- Rosas-Luis R, Navarro J, Looor-Andrade P, Forero MG. 2017. Feeding ecology and trophic relationships of pelagic sharks and billfishes coexisting in the central eastern Pacific Ocean. *Mar Ecol Prog Ser.* 573:191–201.
<https://doi.org/10.3354/meps12186>
- Ruiz-Pérez NE, Cerdaneres-Ladrón de Guevara G, López-Herrera DL, Altamirano-Ramírez IR. 2016. Relaciones tróficas entre cinco especies de peces pelágicos que cohabitan en las costas de Oaxaca, México = Trophic interactions between five pelagic fish species cohabiting in the coast of Oaxaca, Mexico. *Hidrobiológica.* 26(1):77–85.
- Schaefer K, Fuller D, Castillo-Geniz JL, Godínez-Padilla CJ, Dreyfus M, Aires-da-Silva A. 2021. Post-release survival of silky sharks (*Carcharhinus falciformis*) following capture by Mexican flag longline fishing vessels in the northeastern Pacific Ocean. *Fish Res.* 234:105779.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105779>
- Smith EP, Zaret TM. 1982. Bias in estimating niche overlap. *Ecology.* 63(5):1248–1253.
<https://doi.org/10.2307/1938851>
- Soberón-M J, Llorente-B J. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Cons Biol.* 7(3):480–488.
<https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1993.07030480.x>
- Wolff GA. 1982. A beak key for eight eastern tropical Pacific cephalopods species, with relationship between their beak dimensions and size. *Fish Bull.* 80(2):357–370.

*Received 09 September 2020,
 accepted 07 September 2021.*