

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



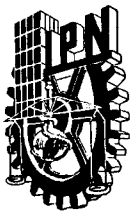
**VARIACIÓN DE $\delta^{15}\text{N}$ Y $\delta^{13}\text{C}$ EN COLÁGENO DENTAL
DE LOBOS MARINOS DEL GÉNERO *Zalophus*:
PATRONES ONTOGÉNICOS Y GEOGRÁFICOS**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS MARINAS

PRESENTA

FERNANDO RICARDO ELORRIAGA VERPLANCKEN



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 8 del mes de Junio del 2009 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis de grado titulada:

“VARIACIÓN DE $\delta^{15}N$ Y $\delta^{13}C$ EN COLÁGENO DENTAL DE LOBOS MARINOS DEL GÉNERO *Zalophus*: PATRONES ONTOGÉNICOS Y GEOGRÁFICOS”

Presentada por el alumno:

ELORRIAGA
Apellido paterno

VERPLANCKEN
materno

FERNANDO RICARDO
nombre(s)

Con registro:

A	0	6	0	•2	9	5
---	---	---	---	----	---	---

Aspirante al grado de:

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **SU APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Director de tesis
PRIMER VOCAL

DR. DAVID AURIOLLES GAMBOA

PRESIDENTE

DR. NORMAN SILVERBERG

SECRETARIO

DRA. LAURA SÁNCHEZ VELASCO

SEGUNDO VOCAL

DR. SERGIO AGUIÑIGA GARCÍA

TERCER VOCAL

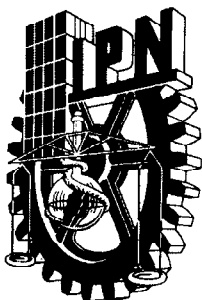
DR. PAUL L. KOCH

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO

DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE



IPN
CICIMAR
DIRECCION



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 9 del mes Junio del año 2009, el (la) que suscribe MC. FERNANDO RICARDO ELORRIAGA VERPLANCKEN alumno(a) del Programa de DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS con número de registro A060295 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo al dirección de: DR. DAVID AURIOLES GAMBOA y cede los derechos del trabajo titulado: "VARIACIÓN DE $\delta^{15}\text{N}$ Y $\delta^{13}\text{C}$ EN COLÁGENO DENTAL DE LOBOS MARINOS DEL GÉNERO *Zalophus*: PATRONES ONTOGÉNICOS Y GEOGRÁFICOS" al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: felorriagav@hotmail.com dauriales@hotmail.com
Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

MC. FERNANDO RICARDO ELORRIAGA VERPLANCKEN

nombre y firma

ÍNDICE

Listado de Figuras.....	i
Listado de Tablas.....	v
Glosario.....	vi
Resumen.....	xi
Abstract.....	xiii
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
Lobos marinos del género <i>Zalophus</i>	1
El lobo marino de California, <i>Zalophus californianus</i>	1
El lobo marino de Galápagos, <i>Zalophus wolfebaeki</i>	4
El análisis de isótopos estables de N y C para definir hábitos alimentarios.....	5
Formación y tasa de depositación de dentina en mamíferos.....	7
Antecedentes.....	10
Justificación.....	12
Hipótesis.....	13
Objetivos.....	15
Área de Estudio.....	16
Isla Santa Margarita.....	16
Islas San Benito.....	17
Golfo de California.....	18
Islas Galápagos.....	20
METODOLOGÍA GENERAL.....	23
Obtención de las muestras.....	23
Determinación de sexo en los cráneos de lobo marino.....	23
Determinación de la edad.....	24
Preparación de las muestras y análisis isotópico ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$).....	24
Análisis de datos.....	25
Resultados Generales del Trabajo.....	25

CAPÍTULO 1

DIFERENCIAS ($\delta^{15}\text{N}$ Y $\delta^{13}\text{C}$) ENTRE LAS DISTINTAS CATEGORÍAS DE SEXO Y EDAD DEL LOBO MARINO DE CALIFORNIA, <i>Zalophus californianus</i> DE ISLA SANTA MARGARITA, BAHÍA MAGDALENA.....	29
--	----

1. 1	Introducción.....	29
	Hábitos alimentarios intra-específicos del lobo marino de California.....	29
	Diversidad alimentaria asociada a la repartición del nicho.....	31
1.2	Metodología.....	32
	Separación de las categorías de lobos marinos por sexo y edad.....	32
	Análisis dentro de las categorías de sexo y edad de lobos marinos.....	35
1.3	Resultados.....	35
	Variaciones isotópicas entre categorías.....	36
	Variaciones isotópicas intra-categoría.....	39
1.4	Discusión.....	40
	Crías.....	40
	Juveniles.....	41
	Hembras y machos adultos.....	42
	Variación isotópica dentro de las categorías de sexo y edad.....	43

CAPÍTULO 2

	PATRONES LATITUDINALES DE LA CONDUCTA ALIMENTARIA DENTRO DEL GÉNERO <i>Zalophus</i> , EN TÉRMINOS DE LA REGIÓN, DIFERENCIAS INTER-SEXUALES Y CUIDADO MATERNO.....	46
2. 1	Introducción.....	46
	Influencia del área geográfica sobre los valores isotópicos.....	46
	Diferencias alimentarias inter-sexuales dentro del género <i>Zalophus</i> ...	47
	Cuidado materno.....	50
2.2	Metodología.....	52
	Influencia del área geográfica sobre los valores isotópicos.....	52
	Diferencias alimentarias inter-sexuales dentro del género <i>Zalophus</i> ...	52
	Cuidado materno.....	53
	Comparación entre crías de lobo marino de distinto sexo con relación a la inversión materna.....	54
	Análisis de datos.....	54
2.3	Resultados.....	54
	Influencia del área geográfica sobre los valores isotópicos.....	54
	Diferencias alimentarias inter-sexuales dentro del género <i>Zalophus</i>	56
	Cuidado materno.....	57
	Inversión materna hacia crías de diferente sexo.....	60

2.4 Discusión.....	61
Influencia del área geográfica sobre los valores isotópicos.....	61
La confiabilidad en la materia orgánica particulada (MOP).....	62
Diferencias alimentarias inter-sexuales dentro del género <i>Zalophus</i>	64
<i>Zalophus californianus</i>	64
<i>Zalophus wolfebaeki</i>	65
Cuidado materno.....	66
Fraccionamiento isotópico.....	66
Extensión de la lactancia en <i>Zalophus</i> con base en firmas isotópicas....	67
La variabilidad de la lactancia en <i>Z. californianus</i> del Golfo de California.....	69
Inversión materna hacia crías de diferente sexo.....	74

CAPÍTULO 3

RELACIÓN ENTRE VALORES ISOTÓPICOS ANÓMALOS EN EL COLÁGENO DENTAL DE LOBOS MARINOS DEL GÉNERO <i>Zalophus</i> Y EVENTOS OCEANOGRÁFICOS DE ALTA Y BAJA FRECUENCIA.....	76
3. 1 Introducción.....	76
3.2 Metodología.....	80
Características de las muestras.....	80
Relación entre valores isotópicos y anomalías de alta frecuencia (El Niño).....	80
Fundamento teórico para establecer el criterio de valores analizados respecto a El Niño.....	81
Relación entre valores isotópicos y anomalías de baja frecuencia (ODP).....	82
3.3 Resultados.....	83
Relación entre variaciones isotópicas conspicuas y fenómenos ambientales de alta frecuencia como El Niño.....	83
Relación entre variaciones isotópicas conspicuas y fenómenos oceanográficos de baja frecuencia.....	85
3.4 Discusión.....	88
Relación entre eventos El Niño y valores isotópicos en colágeno dental.....	88
Efecto de fenómenos de baja frecuencia sobre el lobo marino de California de Isla Santa Margarita.....	90
Discusión general.....	94
Conclusiones.....	97

Bibliografía.....	99
Anexos.....	131

LISTADO DE FIGURAS

Figura 1. Partes que componen el diente de un mamífero.....	7
Figura 2. Área de estudio correspondiente a colonias de lobo marino de A) Isla Santa Margarita, en Bahía Magdalena, Baja California; B) Islas San Benito, Baja California; C) Golfo de California (1. Los Islotes, 2. San Pedro Nolasco, 3. San Pedro Mártir, 4. San Esteban, 5. El Rasito, 6. Granito, 7. Lobos, 8. San Jorge) y D) Islas Galápagos, Ecuador.....	22
Figura 3. Diente canino de un lobo marino de California, <i>Zalophus californianus</i> . En la parte superior inferior se observan las capas de dentina y en la superior se pueden apreciar los rastros del muestreo del taladro MicroMill System.....	27
Figura 4. Categorías de sexo y edad en el lobo marino del género <i>Zalophus</i>	34
Figura 5. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ (promedio \pm desviación estándar, 1970-2004) en colágeno dental para las diferentes categorías de sexo y edad de lobos marinos de California, <i>Zalophus californianus</i> , en Isla Santa Margarita.....	37
Figura 6. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ (promedio \pm desviación estándar) en colágeno dental de lobo marino de California, <i>Zalophus californianus</i> , en Isla Santa Margarita. Se aprecia en detalle los valores por cada uno de las capas (2, 3 y 4) que conforman la etapa juvenil.....	37
Figura 7. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ (promedio \pm desviación estándar) en colágeno dental para las diferentes categorías de sexo y edad de lobos marinos de California, <i>Zalophus californianus</i> , en Isla Santa Margarita (dos periodos: 1970-1984 y 1993-2004).....	38

Figura 8. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ por cada una de las fases ontogénicas o de sexo de lobo marino de California, *Zalophus californianus*, de Isla Santa Margarita. Los datos de n corresponden al número de lobos para ese intervalo.....39

Figura 9. Valores $\delta^{15}\text{N}$ (promedio \pm desviación estándar) para *Zalophus californianus* (Isla Santa Margarita, San Benito y Golfo de California) y *Zalophus wolfebaeki* (Galápagos). Los valores corresponden a las hembras adultas, altamente filopátricas de la región.....55

Figura 10. Valores $\delta^{13}\text{C}$ (promedio \pm desviación estándar) para *Zalophus californianus* (Isla Santa Margarita, San Benito y Golfo de California) y *Zalophus wolfebaeki* (Galápagos). Los valores corresponden a las hembras adultas de estas especies, altamente filopátricas de la región.....56

Figura 11. Valores de fraccionamiento isotópico ($\delta^{15}\text{N}$) entre la fase cría y la fase de hembra adulta correspondiente a *Zalophus californianus* y *Zalophus wolfebaeki*. En la gráfica que corresponde al Golfo de California, los primeros dos grupos corresponden a la parte sur del golfo (Los Islotes), seguidos de la parte centro (San Pedro Nolasco, El Rasito, San Pedro Mártir y San Esteban) y de la parte norte (Granito, San Jorge e Isla Lobos).....58

Figura 12. Duración de la lactancia en el lobo marino de California, *Zalophus californianus*, en Isla Sta. Margarita, San Benito y el Golfo de California; así como en el lobo marino de Galápagos, *Zalophus wolfebaeki* de las Islas Galápagos.....59

Figura 13. Duración de la lactancia en el lobo marino de California, *Zalophus californianus*, dentro del Golfo de California.....59

Figura 14. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ de la segunda capa anual de dentina, correspondiente al primer año como juvenil de hembras y machos de lobo marino de California y de Galápagos.....	60
Figura 15. Diversidad de la dieta (índice de Shannon) en las colonias de lobo marino del Golfo de California, ordenadas de norte a sur (García-Rodríguez y Auriolés, 2004). Con=Rocas Consag, Lob=Islas Lobos, Gra=Granito, Can=Los Cantiles, Mac=Los Machos, Par=El Partido, Ras=Rasito, SE=San Esteban, SPM=San Pedro Mártir, Nol=San Pedro Nolasco, FSI=Farallón San Ignacio, Isl=Los Islotes. Información tomada de García-Rodríguez y Auriolés (2004).....	73
Figura 16. Índice multivariado del ENSO. Representación de los años donde sucedieron los eventos El Niño más fuertes en los últimos 50 años. El Niño 1983-1983 y el 1997-98 sobresalen.....	77
Figura 17. Cambio de régimen oceanográfico donde la anchoveta es reemplazada por la sardina en un ciclo asociado al ODP en el Pacífico Norte (tomado y modificado de Chávez <i>et al.</i> , 2003).....	79
Figura 18. Perfil de hembra adulta de Santa Margarita. En la parte superior del gráfico se indican los límites de confianza inferiores para ambos isótopos estables. Cada valor se contrastó con estos límites para así distinguir los que se encontraran por debajo de el, catalogando a los que coincidieron con años El Niño (EN) y no El Niño (X-EN). La lactancia (L) no se considera en este análisis.....	81
Figura 19. Proporción de casos en los que los valores isotópicos se hallaron por debajo del límite inferior de confianza durante años El Niño y no (13.4-17.6%), así como la proporción de casos en los que no se presentaron estos valores bajos a lo largo de las 4 regiones estudiadas (82.4-86.6%).....	84

Figura 20. Regresión ($y = 82.6 - 0.04x$) dentro de la serie $\delta^{13}\text{C}$ en colágeno dental de lobos marinos de California de Isla Santa Margarita que vivieron entre 1970 y 2004; con ausencia de datos entre 1985 y 1993. Todos los datos isotópicos de juveniles, hembras adultas, machos subadultos y adultos son incluidos.....86

Figura 21. Promedios anuales y desviación estándar de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (a) y $\delta^{15}\text{N}$ (b) en el colágeno dental del lobo marino de California de Isla Santa. Margarita, 1970-1984 y 1993-2004.....87

LISTADO DE TABLAS

Tabla 1. Abundancia de lobos marinos de California (<i>Zalophus californianus</i>) de las 13 colonias reproductoras del Golfo de California.....	20
Tabla 2. Tamaño de muestra por cada una de las localidades analizadas: Isla Santa Margarita, Islas San Benito y Golfo de California para <i>Zalophus californianus</i> ; Islas Galápagos para <i>Zalophus wollebaeki</i>	26
Tabla 3. Tamaño de muestra para cada localidad, años correspondientes a la información que se generó y número de fases ontogénicas/líneas de crecimiento analizadas.....	26
Tabla 4. Valores (promedio \pm desviación estándar) de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en colágeno dental de lobos marinos del género <i>Zalophus</i> para cuatro regiones a lo largo de su distribución.....	27
Tabla 5. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de distintas fases ontogénicas a partir de 34 dientes caninos de lobos marinos de California, <i>Zalophus californianus</i> , de Isla Santa Margarita y número total de capas de crecimiento analizadas por cada categoría.....	38
Tabla 6. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en colágeno dental en hembras y machos adultos de <i>Zalophus californianus</i> de Isla Santa Margarita, 2 regiones del Golfo de California; y <i>Zalophus wollebaeki</i> de las Islas Galápagos. Los valores subrayados indican aquellos que presentaron diferencias estadísticas entre sexos (ANOVA, $p < 0.05$).	57
Tabla 7. Número total de periodos El Niño a lo largo de las capas analizadas y proporción de capas anuales de crecimiento con valores isotópicos anómalos para cada evento.....	85

GLOSARIO

Amamantamiento. Eventos conductuales en mamíferos a partir de los cuales una madre proporciona leche a su cría.

Amplitud trófica. Variedad de presas que conforma la dieta de un consumidor.

CAB (Centro de Actividad Biológica). Zona que se caracteriza por niveles de concentración pigmentaria, volúmenes de desplazamiento macrozooplanctónico y abundancia relativa de huevos y larvas de peces neríticos, que son claramente superiores a los que se presentan en la zona costera.

Capa mínima de oxígeno (CMO). Capa profunda constituida por una masa de agua con concentraciones de oxígeno por debajo de los $10\mu \text{ mol l}^{-1}$. El proceso de desnitrificación ocurre en esta zona por debajo de los $2 \mu \text{ mol l}^{-1}$ de oxígeno.

Categoría de sexo/edad (lobo marino). Agrupaciones que se definen dentro del género *Zalophus* con base en características fenotípicas que son función de la edad (cría, juvenil, subadulto, adulto) y el sexo (hembra adulta, macho adulto)

Centinela, especie. Esta es aquella que cuenta con atributos ecológicos que le permiten ser monitores del ecosistema en términos de sus propiedades y variaciones. En el caso del lobo marino estos atributos se asocian a su elevada posición trófica, alta fidelidad al sitio (regional) y su longevidad.

Ciclo alimentario. Estrategia de cuidado materno propia de los otáridos en el que se da la alternancia de viajes de alimentación con el cuidado y alimentación de las crías.

(δ) Delta. Notación adoptada para expresar diferencias relativas en las razones de isótopos entre una muestra y un estándar. Se expresa en unidades de partes por mil (‰).

$\delta^{13}\text{C}$. Diferencia expresada en partes por mil entre el contenido de ^{13}C de una muestra con respecto al del estándar Pee Dee Belemnite. En estudios de alimentación se usa para definir el tipo de ambiente que utilizan los consumidores (p.e. costero/oceánico).

$\delta^{15}\text{N}$. Diferencia expresada en partes por mil entre el contenido de ^{15}N de una muestra con respecto al del estándar nitrógeno atmosférico. En estudios de alimentación se usa para definir la posición trófica de los consumidores.

Desnitrificación. Proceso microbiano mediante el cual se da la reducción de nitratos para la producción de N molecular (N_2). El déficit de nitratos guarda una relación lineal positiva con los valores de $\delta^{15}\text{N}$.

Dimorfismo sexual. Característica dentro de algunas especies que consiste en la presencia de diferencias fenotípicas inter-sexuales, especialmente al llegar a la adultez.

El Niño. Evento oceanográfico y atmosférico que tiene lugar en el Océano Pacífico tropical Oriental, donde ocurre un incremento de la temperatura de la capa superficial del agua de mar, debido al debilitamiento de los vientos alisios. Este fenómeno se liga a una disminución de productividad primaria en el ecosistema.

Efecto Isla. Fenómeno oceanográfico que consiste en el ascenso de nutrientes producido por el choque de corrientes contra las paredes submarinas de las islas, generando altos niveles de productividad primaria.

Enriquecimiento isotópico. Término utilizado para describir la cantidad de ^{15}N o ^{13}C con respecto a una cantidad previa. Una sustancia enriquecida en ^{15}N o ^{13}C estará disminuida isotópicamente en ^{14}N y en ^{12}C respectivamente.

Especialista plástico. Consumidor que se alimenta de pocos recursos en altas frecuencias y en otro número mayor de recursos en bajas proporciones.

Fidelidad al sitio. Patrón conductual a partir del cual un individuo regresa a un mismo sitio, natal o no.

Filopatría. Patrón conductual a partir del cual un individuo regresa a un mismo sitio natal.

Fraccionamiento isotópico. Aumento en la concentración de un isótopo estable que se presenta en un consumidor respecto a su presa, resultado de una discriminación metabólica hacia el isótopo pesado.

Inversión materna. En este trabajo se define en términos de la duración de la lactancia.

Isótopo. Átomo de un mismo elemento con igual número de protones ($Z+$) y electrones ($e-$) pero diferente número de neutrones (N).

Isótopo estable o pesado. Isótopo que no se desintegra tan fácilmente como los ligeros o que es discriminado a descomponerse durante procesos metabólicos debido a sus características atómicas.

Lactancia. Periodo de tiempo en el que una madre alimenta con leche materna a su cría. Este culmina al momento del destete.

Migración. Patrón conductual en el que un conjunto de organismos se desplaza periódicamente de un área a otra con propósitos alimentarios o reproductivos.

Nicho. Conjunto de parámetros biológicos y físicos que se relacionan con la viabilidad de una población o una especie, cuando esta está conformada por una población.

Nivel trófico. Posición o categoría en la que se clasifica un determinado organismo dentro de la cadena trófica; dicha posición está dada de acuerdo a la manera en la cual obtiene su materia y energía.

Periodo perinatal. Tiempo de ayuno por el que pasa un otárido hembra después de parir una cría. Este periodo sirve para establecer un reconocimiento madre-cría, el cual será necesario cuando la hembra retorne de sus viajes de alimentación futuros.

Poliginia. Sistema de apareamiento de algunas especies donde los machos se aparean con más de una hembra durante la temporada reproductiva.

Productividad primaria. Esta se mide por el crecimiento y la reproducción de algas y otras plantas. Este desarrollo es el resultado de una combinación de recursos disponibles, luz y temperatura, los cuales forman parte de condiciones locales. La producción primaria es solo la primera de las varias etapas por las que pasa la transformación de los nutrientes y el dióxido de carbono en los elementos constitutivos de células vivas. Este tipo de productividad se mide en gramos de carbono por unidad de área, por unidad de tiempo.

Oscilación Decadal del Pacífico (ODP). Fenómeno oceanográfico de baja frecuencia descrito para el Pacífico Norte, cuya duración completa (fase fría- cálida) es de 40-50 años.

Otárido. Pinnípedo que se engloba dentro del grupo de los lobos marinos y los lobos de pelo fino.

Tasa de recambio isotópico. Periodo en el que las concentraciones isotópicas de un tejido reflejan la señal isotópica de una dieta. Los tejidos con una tasa de recambio isotópica rápida reflejarán una dieta reciente mientras que aquellos tejidos con una tasa de recambio lenta reflejarán una dieta promedio de largos periodos de tiempo.

Viaje de alimentación. Patrón conductual a partir del cual consumidor realiza viajes de distinta magnitud para la obtención de alimento.

RESUMEN

El lobo marino de California se considera una especie centinela que es posible monitorear de modo retrospectivo mediante el análisis de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de su colágeno dental. Este tejido se deposita en capas anuales que pueden ser analizadas isotópicamente para construir la ontogenia alimentaria. En este estudio se planteó determinar los patrones alimentarios ontogénicos, poblacionales e inter-poblacionales, con base en firmas isotópicas del colágeno dental. Se cortaron dientes de lobos marinos para revelar las capas de crecimiento y muestrearlas con un taladro de alta precisión (MicroMill System). El colágeno dental se analizó en un espectrómetro de masas obteniendo valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ para construir perfiles ontogénicos de *Z. californianus* de tres regiones del Golfo de California (GC, n=22), la región de Bahía Magdalena (Isla Sta. Margarita) (IM, n=34) y de las Islas San Benito en B.C. (SB, n=5) además de *Z. wolfebaeki* de Islas Galápagos (IG, n=18).

1) Dado el tamaño de muestra en IM se compararon las distintas categorías de sexo y edad, donde las crías presentaron los valores de $\delta^{15}\text{N}$ más elevados ($20.0 \pm 1.0\text{‰}$) debido a la incorporación isotópica materna y los valores más bajos de $\delta^{13}\text{C}$ ($-13.2 \pm 0.65\text{‰}$ y $14.0 \pm 0.6\text{‰}$) por la influencia lipídica en la leche materna. Entre sexos adultos se observaron diferencias, lo que en el caso del $\delta^{15}\text{N}$ (hembras: $18 \pm 1.0\text{‰}$; machos: $19.1 \pm 1.0\text{‰}$) sugiere conductas alimentarias distintas. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ más altos en machos adultos ($-12.0 \pm 0.3\text{‰}$ Vs. $-13.1 \pm 0.75\text{‰}$) reflejan la segregación alimentaria entre sexos, donde los machos se desplazan hacia áreas de alta productividad primaria. En $\delta^{15}\text{N}$ se observó una alta variabilidad de valores en individuos dentro de una misma categoría de sexo/edad, sugiriendo una diversificación trófica no solo entre grupos sino dentro de los mismos. 2) Las comparaciones inter-poblacionales señalan que el $\delta^{15}\text{N}$ del GC es más elevado ($20.7 \pm 0.93\text{‰}$) que el de IM ($18 \pm 1.08\text{‰}$) y SB (17.3 ± 1.2), mientras que IG presentó la menor concentración ($11.7 \pm 2.1\text{‰}$); lo que sugiere para el GC una influencia de zonas de desnitrificación, aumentando los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en la materia orgánica particulada (MOP). Al comparar el $\delta^{13}\text{C}$ entre sexos de las demás regiones (excepto San Benito, en el cual se tienen pocas muestras para machos), no se observó el

patrón de segregación entre sexos de adultos que se detectó en IM. Este resultado apoya la idea de que en IG y el GC (centro y norte), los machos adultos no se alejan demasiado de las islas una vez que termina el periodo de reproducción. 3) Aprovechando la señal específica de las crías, se realizó un análisis de la duración de la lactancia, destacando IG con la lactancia más larga, donde el 60% de los individuos fueron destetados después del primer año, a diferencia de lo que se estimó para las demás poblaciones (40-52%). Estas proporciones apoyan la hipótesis de la variación de la lactancia a lo largo del gradiente latitudinal en otáridos, donde la esta suele ser más corta en latitudes altas y viceversa. No se observaron diferencias significativas en la duración de lactancia hacia crías de distinto sexo, sin embargo los machos presentaron valores de $\delta^{15}\text{N}$ ligeramente más altos. 4) Al explorar el efecto de anomalías oceanográficas como El Niño sobre los perfiles ontogénicos de las cuatro poblaciones, no se observó un patrón definido. Al analizar una serie de tiempo de 35 años en BM, fue posible detectar una tendencia negativa en los valores de ambos isótopos, una tendencia que parece asociarse a cambios de productividad primaria/ concentración de CO_2 ($\delta^{13}\text{C}$) y variaciones en las propiedades de la MOP en la base de la red trófica ($\delta^{15}\text{N}$). Este estudio muestra el gran potencial del análisis isotópico en colágeno dental que, por su característica de depositarse anualmente sin metabolismo posterior, representa un archivo valioso de la alimentación a lo largo del tiempo.

ABSTRACT

The California sea lion is considered as a sentinel of the ecosystem that can be monitored in a retrospective mode, using as a tool the $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ analysis in dental collagen. This tissue is deposited in annual growth layers that can be analyzed isotopically to construct the feeding ontogeny. In this study the objective was to determine ontogenic feeding patterns, from a population and among them, based on isotopic signatures in dental collagen. Sea lion teeth were sectioned to reveal growth layers and to sample them using a high precision drill (MicroMill System). Dental collagen was analyzed using a mass spectrometer to obtain isotopic values of $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ to construct ontogenic profiles of *Z. californianus* from three regions in the Gulf of California (GC, n=22), Magdalena Bay (Sta. Margarita Island) (IM, n=34) and San Benito Islands in B.C. (SB, n=5), also *Z. wolfebaeki* from Galapagos Islands (IG, n=18). Because of the high number of samples in IM, the different sex/age categories were compared. Pups showed the highest $\delta^{15}\text{N}$ ($20.0 \pm 1.0\text{‰}$) due to maternal incorporation and the lowest $\delta^{13}\text{C}$ ($-13.2 \pm 0.65\text{‰}$ and $-14.0 \pm 0.6\text{‰}$) due to lipidic influence of maternal milk. Differences between sexes were also observed, that in the case of $\delta^{15}\text{N}$ (females: $18.0 \pm 1.0\text{‰}$; males: $19.1 \pm 1.0\text{‰}$) suggest distinct feeding behaviors. Variation was also observed for $\delta^{13}\text{C}$ in where more positive values were found in adult males ($-12.0 \pm 0.3\text{‰}$ Vs. $-13.1 \pm 0.75\text{‰}$), which may be the result of feeding segregation between sexes, where males migrate off breeding areas. A high variability was determined for $\delta^{15}\text{N}$ within individuals from the same sex or age category, suggesting a trophic diversification not only among groups but within them. Inter-population comparisons showed that $\delta^{15}\text{N}$ in the GC is higher ($20.7 \pm 0.93\text{‰}$) than in IM ($18.0 \pm 1.08\text{‰}$) and SB (17.3 ± 1.2), while IG showed the lowest concentration ($11.7 \pm 2.1\text{‰}$); suggesting the influence of denitrification zones for the GC, rising up $\delta^{15}\text{N}$ values in particulate organic matter (POM). Analyzing $\delta^{13}\text{C}$ between sexes from the four populations (except for San Benito due to a small sample of males), no variation was found (except for IM), supporting the hypothesis that adult males from IG and the GC may not migrate far away from reproductive colonies once breeding season is over. These differences in

life history were also observed when lactation was evaluated in relation to latitude, associating IG with the longest lactation, in where 60% of individuals were weaned after first year of life, unlike what took place in the other populations (40-52%). These proportions are an evidence of what is known about latitudinal patterns in otarids lactation. In terms of lactation length in pups of different sex, no statistical differences were found, although males always showed $\delta^{15}\text{N}$ slightly higher than females. When the effect of anomalies like El Niño was explored in the ontogenic profiles of the four populations, no defined isotopic pattern was observed. When a 35 year series was analyzed, we detected a negative historical trend that may be related to primary productivity/ CO_2 concentrations ($\delta^{13}\text{C}$) and variations in the POM at the base of the trophic web ($\delta^{15}\text{N}$). This work shows the high potential of dental collagen isotopic analysis, mostly because of these tissue properties, being a valuable file of recorded foraging strategies over time.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Lobos marinos del género *Zalophus*

En este trabajo se analizan los hábitos alimentarios de las dos especies existentes para el género *Zalophus*, por un lado el lobo marino de California, *Zalophus californianus* de la costa occidental de Norteamérica y por otro el lobo marino de Galápagos, *Zalophus wolfebaeki* habitante del Archipiélago con el mismo nombre. El lobo marino japonés, *Zalophus japonicus* se considera extinto, siendo la última vez que se reportaron individuos de esta especie a principios de los años cincuenta (Rice, 1998).

El lobo marino de California, Zalophus californianus

Este pinnípedo es uno de los otáridos más abundantes en el hemisferio norte. El tamaño poblacional en California se estima en 237,000-244,000 animales (Carreta *et al.*, 2007), mientras que en la costa occidental de Baja California y el Golfo de California, en alrededor de 75,000 y 24,000-30,000 individuos, respectivamente (Lowry y Maravilla, 2005; Szteren *et al.*, 2006).

La estrategia de reproducción en esta especie es de tipo poligínica (razón sexual 1:10 aproximadamente) (Jouventin y Cornet, 1980), en la forma de lek moderado, que en el caso de *Zalophus* se definiría por la conducta de defensa de los machos adultos sobre las áreas que conforman los territorios y en un bajo grado sobre las hembras que conforman estas áreas (Heath y Francis, 1983; Riedman, 1990). Esta conducta sexual se relaciona de modo estrecho con el dimorfismo sexual acentuado en la especie. Los machos adultos pesan aproximadamente 300-350 kg y miden alrededor de 2.5 m mientras que las hembras adultas pesan alrededor de 100 kg y tienen una longitud de 1.5 m aproximadamente (Orr *et al.*, 1970; King, 1983).

Las hembras paren una cría por año después de una gestación de 11 meses (García-Aguilar y Auriolés, 2003), presentándose en ese momento una estrategia de cuidado materno denominada “ciclo de alimentación” (Boness y Bowen, 1996), que

consiste en un periodo perinatal aproximado de 4.3 ± 1.5 días, seguido por viajes de alimentación de aproximadamente 1.3 ± 0.6 días, alternados con el amamantamiento de las crías (García-Aguilar y Auriolés, 2003). La lactancia tiene una duración promedio de un año (Riedman, 1990), aunque en algunas ocasiones llega a extenderse hasta dos o tres (Newsome *et al.*, 2006). Este aspecto se asocia con una elevada fidelidad al sitio por parte de las hembras adultas, que se refiere a la tendencia a permanecer o regresar a un área determinada dentro de la localidad, natal o no natal (Gentry y Kooyman, 1986). Esta conducta explica en gran parte la restricción de la dimensión del área de alimentación con relación a la región donde se da la crianza (Sánchez-Arias, 1992; García-Rodríguez y Auriolés, 2004; Kuhn *et al.*, 2004), siendo la variación en la disponibilidad de alimento un factor importante sobre la condición corporal de las crías, ya que una hembra que pasa menos tiempo con su cría, la alimenta con menos frecuencia afectando negativamente su tasa de crecimiento (García-Aguilar y Auriolés, 2003).

Kuhn *et al.* (2004) registraron viajes de alimentación en hembras de Los Islotes (sur del Golfo de California), de 30 km en promedio alrededor de la colonia. Esta limitada zona de alimentación y el hecho de que los hábitos alimentarios entre colonias varíen entre sí, sugiere un cierto grado de especialización en el aprovechamiento de los recursos locales (García-Rodríguez y Auriolés, 2004; Porras-Peters *et al.*, 2008).

En términos de conducta alimentaria, el lobo marino de California se ha descrito como oportunista, debido a la gran cantidad de especies de las que se alimenta (Antonelis y Fiscus, 1980), sin embargo son pocas las especies dentro de su dieta que presentan un índice de importancia mayor al 5 %, además de que su alimentación varía estacionalmente, por lo que más recientemente se le ha catalogado como un especialista plástico (Lowry *et al.*, 1991; Reynolds y Rommel, 1999; García-Rodríguez y Auriolés, 2004). En términos generales, la dieta de *Zalophus californianus* se basa especialmente en peces y en menor proporción de cefalópodos y crustáceos (Fiscus y Baines, 1966; Antonelis y Fiscus, 1980; Antonelis *et al.*, 1984; García-Rodríguez y Auriolés, 2004; Porras-Peters *et al.*, 2008). Los peces que conforman su dieta son tanto pelágicos como bentónicos; en el caso de

los primeros, el lobo marino depreda principalmente sobre los que tienden a formar cardúmenes, como la sardina Monterrey (*Sardinops sagax*), la anchoveta norteña (*Engraulis mordax*), la macarela del Pacífico (*Scomber japonicus*) y la merluza norteña (*Merluccius productus*) (Fiscus y Baines, 1966; Antonelis y Fiscus, 1980; Antonelis *et al.*, 1984; Aurioles, 1988; Lowry *et al.*, 1991; García-Rodríguez y Aurioles, 2004). En colonias del Pacífico mexicano como Isla Santa Margarita, en Bahía Magdalena, las principales presas de lobo marino son la merluza enana (*Merluccius angustimanus*), el pez lengua (de la familia Ophidiidae), el miracielos (*Kathetostoma avertuncus*), la sardina Monterrey (*Sardinops caeuruleus*), el calamar (*Loligo opalescens*) y la langostilla (*Pleuroncodes planipes*) (Bautista, 2002). Es importante señalar que los resultados del análisis de excretas representan la alimentación de una población de lobos marinos con base en información que mayoritariamente corresponde a las hembras adultas, ya que esta es la categoría más abundante de la población (60-65%) y exhibe una alta fidelidad al sitio (Hernández-Camacho *et al.*, 2008). Los juveniles también son representados notoriamente, ya que presentan números importantes dentro de la colonia y también una alta fidelidad a la región (Aurioles, 1988). Los machos adultos exhiben un número pequeño en las colonias y su dieta corresponde en muy bajo grado a los recursos de esa región, especialmente cuando el muestreo es durante el periodo reproductivo (verano). Lo anterior se debe a que su alimentación más intensa de los machos es durante las migraciones que realizan hacia áreas separadas una vez que termina el periodo reproductivo (Fry, 1939; Bartholomew y Boolootian, 1960; Bigg, 1973; Mate, 1975; Odell, 1975). Curiel (2008) identificó para el mes de marzo, especies-presa de machos adultos y subadultos de lobo marino de California en Cabo San Lázaro, Isla Magdalena, un área de descanso cercana (70 km) a Isla Santa Margarita. Sin embargo estos resultados estarían reflejando hábitos regionales como los de hembras y juveniles, sin detectar la alimentación durante los desplazamientos migratorios que estos machos llevan a cabo a grandes distancias de la región.

El lobo marino de Galápagos, Zalophus wollebaeki

En un principio este lobo marino se consideró como una subespecie del lobo marino de California, sin embargo estudios tanto morfométricos (Sivertsen, 1953) como genéticos (Wolf *et al.*, 2007) han aportado suficientes evidencias para separar ambas especies. El lobo marino de Galápagos, *Zalophus wollebaeki* se distribuye en todo el archipiélago que lleva su nombre, encontrándose sus poblaciones más numerosas en islas de la zona central y sur, como San Cristobal. El tamaño de la población de lobos marinos en el archipiélago se ha reducido en las últimas décadas, produciéndose una reducción de ~50% posterior a El Niño 1982-83 y otra de la misma magnitud después de El Niño de 1997-98 (Trillmich y Ono, 1991; Salazar y Bustamante, 2003; Salazar, 2005). En el presente se estima un total poblacional de 16,000-18,000 individuos (Salazar, 2005).

Esta especie al igual que el lobo marino de California presenta dimorfismo sexual, siendo los machos adultos más robusto que las hembras. Sin embargo la diferencia entre sexos no es tan acentuada como en *Z. californianus*, ya que mientras las hembras de Galápagos presentan básicamente el mismo fenotipo que las de lobo marino de California (~100 kg), los machos presentan una masa corporal promedio de 200 kg, por debajo de la que se observa en California y en México (~350 kg) (Jackson, 1997).

El periodo reproductivo en Galápagos es más prolongado que para el lobo marino de California y otras especies de otáridos; este va desde junio hasta marzo (denominada época fresca), intervalo que presenta diferentes picos de nacimientos, los cuales son función del sitio y el año (Trillmich, 1986). Una vez que nacen las crías, se presenta en las madres un periodo perinatal con duración de 4-7 días (Trillmich, 1979) que al concluir es seguido por la alternancia del cuidado materno con los viajes de alimentación, que presentan una duración promedio de 4.8 ± 2.1 días aunque llegan a ser de hasta 9.1 días (Villegas-Amtmann *et al.*, 2008). La lactancia en esta especie es una de las más prolongadas dentro de la familia de los lobos marinos, alcanzando hasta tres años (Trillmich, 1979, 1987), momento en el cual las crías alcanzan su independencia alimentaria.

Este otárido se ha catalogado como un consumidor oportunista-generalista, ya que su dieta presenta cambios en función de la disponibilidad de recursos (Dellinger, 1987; Salazar, 1999, 2005). Sin embargo estudios más recientes como el de Páez-Rosas (2008) catalogan al lobo marino de Galápagos como especialista plástico, ya que muestra una dieta diversa compuesta de varias presas en frecuencias bajas y unas pocas presentes en altas proporciones. En términos generales, la dieta de *Zalophus wollebaeki* incluye peces epipelágicos asociados a surgencias costeras como *Opisthonema berlangai* de la familia Clupeidae, diferentes especies mesopelágicas de aguas profundas de la familia Myctophidae y también peces demersales, bentopelágicos y pelágicos, como *Serranus aequidens*, *Diplectrum pacificum*, *Paralabrax* sp. de la familia Serranidae; *Xenomugil thoburni* de la familia Mugilidae; *Selar crumenophthalmus* de la familia Carangidae, entre otras especies. Estas presas se asocian frecuentemente a fondos fangosos de la plataforma continental, en áreas rocosas de zonas someras y aguas profundas (Dellinger y Trillmich, 1999; Salazar, 2005; Froese y Pauly, 2006; Páez-Rosas, 2008).

El análisis de isótopos estables de N y C para definir hábitos alimentarios

Los estudios en donde se ha determinado la identidad taxonómica de las especies en la dieta del lobo marino de California y de Galápagos se han basado en la identificación de estructuras duras recuperadas de excretas (otolitos de peces y picos de cefalópodos). Sin embargo este tipo de resultados puede subestimar la importancia relativa de algunas presas debido a la pérdida o degradación de pequeñas estructuras, resultado de la digestión (Da Silva y Neilson, 1985; Dellinger y Trillmich, 1988; Bowen, 2000; Orr y Harvey, 2001). Otra limitante de esta técnica es que las estructuras presentes en una excreta reflejarán únicamente lo que el individuo consumió en el último viaje de alimentación, por lo que para entender las variaciones de alimentación a mediano y largo plazo, es necesario extender el muestreo en el tiempo, lo que significa un esfuerzo detallado y laborioso.

En tiempos recientes han surgido herramientas que han contribuido notablemente a los estudios de alimentación en vertebrados marinos, en aspectos

que tienen que ver con la posición trófica o las fuentes de alimentación (Rau *et al.*, 1983, 1992; Dunton *et al.*, 1989; Scholto-Douglas *et al.*, 1991; Hobson y Welch, 1992; Hobson *et al.*, 1993; Ostrom *et al.*, 1993; Thomas y Cahoon, 1993). Este análisis se basa en la evaluación del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$, catalogados como isótopos estables o pesados, los cuales presentan fuertes puentes de unión que difícilmente son rotos durante procesos metabólicos, permitiendo su enriquecimiento a lo largo de la red trófica, a diferencia de los que sucede con los isótopos ligeros (DeNiro y Epstein, 1978; Owens, 1987).

Los isótopos estables de N y C ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) permiten asociar las variaciones de las razones isotópicas con la dieta y el ecosistema en donde habitan los consumidores (Owens, 1987; Hobson y Welch, 1992). Lo anterior se debe a que ambos isótopos experimentan un fraccionamiento (enriquecimiento) a lo largo de la red trófica, donde los depredadores muestran valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ más altos que los de sus presas a razones predecibles (Owens, 1987). Si bien esta técnica no permite la identificación directa de las presas consumidas, en el caso del $\delta^{13}\text{C}$ mide variaciones relacionadas a distintos ambientes o fuentes de energía marino/dulceacuícola, costero/oceánico, pelágico/bentónico, donde los consumidores se alimentan (France, 1995; Hobson *et al.*, 1997). Las diferencias en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre ambientes están determinadas por alguno de los siguientes factores: 1) La composición isotópica y la concentración de CO_2 disuelto que varía latitudinalmente en función de la temperatura superficial del mar (Rau *et al.*, 1992; Goericke y Fry, 1994; Hinga *et al.*, 1994); 2) La composición de las presas y la tasa de crecimiento del fitoplancton (Fry y Wainright, 1991; Pancost *et al.*, 1997); 3) La entrada de C al sistema por parte de macrophytas bentónicas en zonas costeras, que se encuentran enriquecidas en ^{13}C si se comparan con los valores empobrecidos del fitoplancton de la zona oceánica (Michener y Schell, 1994; France, 1995).

Por otro lado el $\delta^{15}\text{N}$ aumenta progresivamente sus valores a lo largo de los niveles tróficos (de la base hacia los depredadores tope) y puede ser utilizado para determinar la posición y amplitud trófica de los organismos (Owens, 1987; Kelly, 2000; Post, 2002). Varios estudios revelan que los tejidos animales presentan un enriquecimiento promedio respecto a la dieta, de 0.5-1.0 ‰ y 3-5 ‰ para $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$,

respectivamente (DeNiro y Epstein, 1978; Owens, 1987; Hobson y Welch, 1992; Minagawa y Wada, 1984). Esta información acerca de las relaciones isotópicas entre depredadores y presas ha servido como una herramienta importante al evaluar la ecología alimentaria y de uso de hábitat en aves y mamíferos marinos (Schoeninger y DeNiro, 1984; Wada *et al.*, 1987; Hobson *et al.*, 1997; Burton y Koch, 1999; Walker y Macko, 1999; Kurle y Worthy, 2001).

Formación y tasa de depositación de dentina en mamíferos

El entendimiento de la morfología y la dinámica del diente en mamíferos son fundamentales para comprender su papel dentro del análisis isotópico de N y C. La parte externa al alveolo es la corona, la cual está recubierta de esmalte, mientras que la raíz se encuentra embebida en el alveolo, rodeada de cemento (Fig. 1).

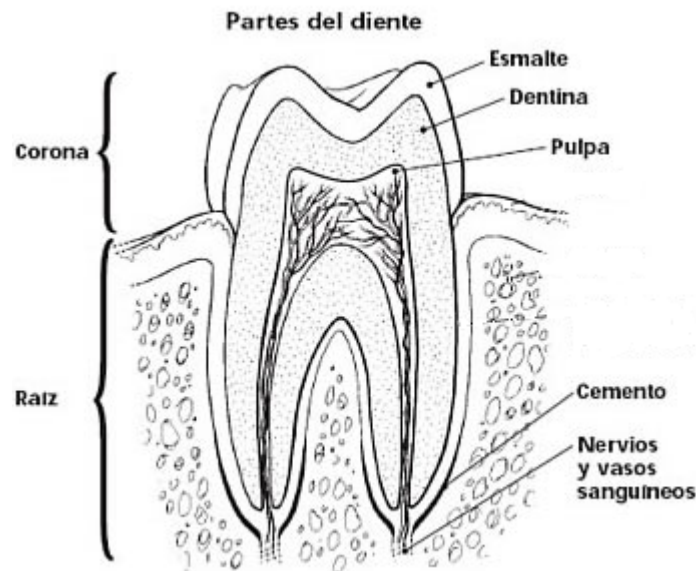


Figura 1. Partes que componen el diente de un mamífero.

El tejido mayoritario del diente es la dentina que está constituida en un 65% de materia inorgánica y en un 35% de materia orgánica. Es en esta parte del tejido (dentina) donde se hace la recolecta de material para el análisis isotópico en este trabajo. La materia inorgánica está formada de hidroxiapatita $3Ca_3(PO_4)_2Ca(OH)_2$ y pequeñas concentraciones de zinc, estroncio, magnesio, manganeso, plomo, hierro y

estaño, mientras que la materia orgánica está constituida por fibras colágenas y muco-polisacáridos (Klevezal, 1996). Cuando un diente acaba de emerger sus paredes de dentina son delgadas y presenta en su parte interna la pulpa del diente, que es un tejido formador de células (odontoblastos), cuya función es la formación de nueva dentina. La formación de estas nuevas capas se presenta de la parte externa del diente hacia el interior, donde se encuentra la cavidad pulpar. La mineralización que produce el crecimiento, consiste en la precipitación de sales y después en la formación de calcosferitas o glóbulos minerales que eventualmente se fusionan para formar una capa mineralizada de dentina. Si los glóbulos no se fusionan completamente, se forman regiones hipomineralizadas o dentina interglobular (Schour, 1960). En la mayoría de los mamíferos, una capa anual de crecimiento está formada de dos bandas, una opaca y una transparente cuyas diferencias entre si se asocian al tipo de calcificación de cada una. En la mayoría de los casos se acepta que la banda transparente presenta una condición hipercalcificada, respecto a la opaca o hipocalcificada (Klevezal, 1996). El patrón en la formación de bandas se asocia a cambios periódicos en esta tasa diferencial de calcificación, que son resultado de variaciones estacionales en la intensidad de alimentación de los individuos o bien a cambios en la actividad hormonal (Laws, 1953; McLaren, 1958).

La formación de bandas de dentina hipo e hipermineralizadas en ritmos anuales, se han descrito en especies pertenecientes a los órdenes Insectivora (1 especie), Chiroptera (1 especie), Rodentia (1 especie), Cetacea (6 especies), Carnivora (25 especies, de los cuales 22 son pinnípedos), Perissodactyla (1 especie), Artiodactyla (2 especies) (Klevezal, 1996). Este conocimiento se ha generado gracias a estudios de validación que involucran capturas a lo largo del año (McLaren, 1958) o bien individuos de edades conocidas (Laws, 1962).

En varias especies de pinnípedos y cetáceos se ha observado que la banda hipermineralizada se forma durante el invierno o invierno-primavera (Sergeant y Pimlott, 1959; Fiscus, 1961). Este mismo periodo del año se ha asociado con una reducción en la tasa de crecimiento de especies terrestres (Christian, 1956). Sin embargo es poco probable que sea así en el caso de mamíferos marinos como los pinnípedos, por lo menos en casos como el lobo marino de California y otras

especies de latitudes medias, donde una vez que termina un periodo reproductivo altamente demandante para los dos sexos (en verano), se presenta en invierno una intensa alimentación acompañada de crecimiento, lo que da como resultado la formación de las bandas transparentes hipermineralizadas más prominentes que las opacas, que corresponderían a un periodo de alimentación menos intenso.

Un experimento que involucró un gran número de individuos (n= 75) fue el llevado a cabo por Scheffer (1950) en el lobo fino del Norte, *Callorhinus ursinus*. Este fue uno de los primeros trabajos que validó la estimación de edad con base en el número de bandas de crecimiento en los dientes.

Existen otros trabajos más recientes que siguen aplicando exitosamente el conteo de bandas de crecimiento para estimar la edad de especies como la foca gris (Mansfield, 1991), el lobo fino de Sudamérica (Schiavini, 1992), la foca arpa (Lawson *et al.*, 1992), el lobo fino Antártico / elefante marino del Sur (Arnbom *et al.*, 1992), entre otros. Recientemente se colectó el cráneo de una hembra de lobo marino de California, *Zalophus californianus*, de Los Islotes, Baja California Sur, que fue marcada con hierro al momento de nacer en 1984. Se procedió a contar el número de bandas de crecimiento y hubo una concordancia con respecto a su edad conocida (19 años) (Aurióles, datos no publicados).

ANTECEDENTES

Una de las premisas más grandes dentro del análisis isotópico de N y C es que el tejido que se analice dependerá del tipo de pregunta planteada, ya que cada tejido tiene una tasa de recambio particular. La sangre refleja la alimentación de un consumidor de días previos a la colecta (p.e. Burns *et al.*, 1998). Otros tejidos como el pelo, músculo y piel presentan una tasa de renovación más lenta, integrando la dieta de 2-3 meses (Hobson *et al.*, 1997; Kurle y Worthy, 2001; Auriolles *et al.*, 2006; Porras-Peters *et al.*, 2008). Tejidos como la vibrisa, por su lenta tasa de crecimiento en algunas especies (0.08-0.17 mm / día), puede llegar a albergar información de hasta años (Hirons *et al.*, 2001; Hall-Aspland *et al.*, 2005), del mismo modo que para el caso del colágeno óseo (Burton y Koch, 1999; Hirons *et al.*, 2001; Burton *et al.*, 2001; Newsome *et al.*, 2006). El estudio isotópico de N y C en el colágeno dental abre una ventana temporal importante dentro del estudio de la ecología ya que, como ya se mencionó no solo hay una integración de la historia alimentaria de vida de los organismos, sino que las bandas de dentina de los dientes proporcionan una resolución por año al análisis isotópico, abarcando eventos fisiológicos, de uso del hábitat y otros patrones que tienen que ver con la alimentación (Hobson y Sease, 1998; Walker y Macko, 1999).

Los estudios que se han generado con base en el análisis isotópico del colágeno dental se relacionan con análisis ontogénicos, intra-poblacionales, de cuidado materno y de tipo histórico.

El trabajo de Hobson y Sease (1998) fue uno de los primeros en explorar esta técnica de integración ontogénica, usando como herramienta el análisis isotópico de dientes de lobos marinos de Steller (*Eumetopias jubatus*). Estos autores encontraron variaciones a lo largo de la vida de los individuos, las cuales fueron relacionadas con la presencia de dos dietas básicamente, una a partir de leche materna y otra con base en presas capturadas ya como consumidores independientes. Este tipo de variaciones también la han encontrado otros autores (Auriolles, datos no publicados) en especies como el lobo marino de California en donde con base en el colágeno dental también se asociaron variaciones isotópicas con la duración de la lactancia y

con cambios en las condiciones ambientales. El tema del cuidado materno fue analizado a fondo por Newsome *et al.* (2006) por medio del rastreo del número de años que la firma isotópica propia del consumo de leche materna permanecía impresa en el hueso mandibular y dentina del lobo fino del Norte (*Callorhinus ursinus*) y del lobo marino de California (*Zalophus californianus*), en el cual se rastreó esta señal 1-2 años en hueso mandibular y colágeno dental, mientras que para el lobo fino la señal en hueso mandibular fue evidente por lo menos hasta el octavo mes de vida. En el trabajo de Newsome *et al.* (2006) fue posible hacer una comparación inter-específica, sin embargo también se han generado estudios analizando el colágeno dental de distintas categorías de sexo y edad de una especie. González-Rodríguez (2002) analizó una muestra de lobos marino de California perteneciente a Isla Lobos, colonia de lobos marinos de California ubicada en el alto Golfo de California. En este caso no se encontraron diferencias entre ninguna de las categorías de sexo o edad analizadas (machos adultos y subadultos, hembras adultas y juveniles de ambos sexos), a pesar de que en especies que presentan dimorfismo sexual (como el lobo marino) es común encontrar diferencias entre machos y hembras, relacionadas con las estrategias de alimentación (Le Boeuf *et al.*, 2000; Slip *et al.*, 1994; Beck *et al.*, 2003; Page *et al.*, 2005).

Cuando se cuenta con muestras de dientes proveniente de distintos años es posible hacer inferencias con base en datos isotópicos, acerca de la historia de la dieta de una población incluso en escalas decadales. Una ventaja de analizar dientes es que no se requiere ningún tipo de preservación, a diferencia de otros tejidos como la piel o músculo.

JUSTIFICACIÓN

La variabilidad de las fuentes de carbono y nitrógeno en la base de la red trófica se refleja hasta los últimos niveles de la red, donde se encuentran varias especies de mamíferos marinos, por lo que estos últimos podrían catalogarse como bio-indicadores del ecosistema que habitan (Burton y Koch, 1999; Le Boeuf *et al.*, 2002; Auriolles *et al.*, 2004). Diferentes estudios que se han generado en este rubro tienen que ver con la relación con la abundancia de especies (peces que forman cardúmenes) que forman parte de la dieta del lobo marino de California (Lowry *et al.*, 1991 y Auriolles, 1997), niveles de contaminación o metales pesados (Le Boeuf *et al.*, 2002; Elorriaga-Verplancken y Auriolles, 2008) y variaciones en la productividad primaria en el ecosistema (Auriolles y Le Boeuf, 1991; Salazar y Bustamante, 2003). Se ha demostrado que los lobos marinos del género *Zalophus* responden de manera conspicua a cambios en la productividad del ecosistema. Un ejemplo es el del declive de productividad primaria en eventos como El Niño, donde poblaciones de Baja California y especialmente de las Islas Galápagos presentaron efectos negativos notables (menor producción de crías, alta mortalidad de crías y juveniles y menor arribo de machos subadultos), en especial si se comparan esas regiones con el Golfo de California, donde las colonias de lobo marino que ahí se encuentran, son alteradas en un mínimo grado (Auriolles y Le Boeuf, 1991; Trillmich y Dellinger, 1991). Esta diferencia en el impacto de fenómenos como los ENSO (El Niño Oscilación del Sur) en distintas poblaciones del género es un aspecto a considerarse si se pretende el desarrollo de pesquerías a nivel industrial en áreas como la zona de transición templado-tropical en la costa occidental de Baja California, donde se ubica la Isla Santa Margarita, la cual alberga una colonia importante de lobos marinos y que se considera de modo mayoritario en este estudio. Esta zona se caracteriza por una alta productividad biológica y de relevancia ecológica (Lluch-Belda *et al.*, 2000), cuya plataforma continental ha sido escasamente explotada (Auriolles *et al.*, 1995), lo que genera expectativas para desarrollar pesquerías a gran escala dentro de la región (Kato, 1974; Auriolles *et al.*, 1995; Casas-Valdez y Ponce, 1999). La evaluación del potencial pesquero debería realizarse en una zona en un estado de

mínima perturbación antropogénica, como el que se presenta en la actualidad en la plataforma continental adyacente a Bahía Magdalena. Por esta razón es particularmente oportuno el estudio de una especie indicadora de cambios en la productividad como el lobo marino de California, antes de que las pesquerías se desarrollen ampliamente. En este sentido el análisis de estructuras o tejidos de nula tasa de recambio como el colágeno dental, que alberga información de años, es de gran interés para rastrear cambios a escala temporal (interanual y decadal), en zonas proclives a cambios en la productividad primaria y estructura de comunidades, producidos por eventos como El Niño.

HIPÓTESIS

Dadas las diferencias tan claras (dieta compuesta por leche materna/presas; diferentes capacidades de buceo y grados de dispersión/migración) que se presentan a lo largo de la ontogenia de ambos sexos (crías, juveniles, hembras adultas, machos subadultos y adultos) del lobo marino de California y de Galápagos (Fry, 1939; Bartholomew y Boolootian, 1960; Bigg, 1973 y Mate, 1975; Hernández-Camacho *et al.*, 2008; García-Aguilar y Aurióles, 2003), se espera encontrar firmas de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ que reflejen esa variación ontogénica. Se espera también que estas firmas puedan presentar cambios de acuerdo a la dinámica del ecosistema que se esté analizando, debido a que independientemente de la alimentación, las concentraciones isotópicas en materia orgánica particulada (MOP) presentan variaciones temporales que son función de propiedades ambientales (Farrell *et al.*, 1995; Altabet *et al.*, 1999; Aurióles *et al.*, 2006). Esto se debe, como se mencionó antes, a que existen cambios en la productividad primaria que pueden ser detectados mediante el análisis del $\delta^{13}\text{C}$ (Laws *et al.*, 1995; Bidigare *et al.*, 1997), mientras que la intensidad de procesos microbianos, que tienen que ver con procesos de producción regenerada, puede ser detectada mediante el análisis del $\delta^{15}\text{N}$ (Takai *et al.*, 2000; Wada y Hattori, 1991).

Otros factores ambientales, como la estacionalidad y la influencia de esta sobre la disponibilidad de recursos, tendrán un efecto esperado sobre los resultados

del estudio. Gentry y Kooyman (1986) y Ferguson (2006) citan casos dentro del grupo de los otáridos en donde se presenta una relación lineal negativa entre la latitud y la duración de la lactancia, debido a variaciones en la abundancia y disponibilidad temporal (estacionalidad) de recursos a las que están sujetas hembras adultas pertenecientes a poblaciones de distintas latitudes. La duración de la lactancia en este caso podría ser rastreada isotópicamente (Newsome *et al.*, 2006), por lo que las diferencias entre ecosistemas pueden variar entre áreas con mayor o menor influencia por parte de fenómenos como El Niño, el cual va degradando sus efectos conforme la latitud va siendo más lejana de su punto de origen en el ecuador (Trillmich y Dellinger, 1991).

OBJETIVO GENERAL

Conocer patrones alimentarios poblacionales y ontogénicos del lobo marino de California, *Zalophus californianus* perteneciente a la costa occidental de Baja California y el Golfo de California, con base en firmas de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en colágeno dental, comparando algunos aspectos con el lobo marino de Galápagos, *Zalophus wolfebaeki*.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

CAPÍTULO 1

- Determinar diferencias a nivel de amplitud y nivel trófico entre las distintas categorías de sexo y edad (ontogenia) de lobo marino de Isla Santa Margarita, en Bahía Magdalena, con base en $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en colágeno dental.
- Determinar la existencia de distintos valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en el colágeno dental que puedan asociarse a variaciones en las estrategias alimentarias dentro de las categorías de sexo y edad en el lobo marino de California.

CAPÍTULO 2

- Determinar relaciones entre la latitud y las estrategias alimentarias del lobo marino de California y Galápagos (regional, intersexual y de duración del cuidado materno) perteneciente a diferentes poblaciones del Océano Pacífico Oriental, con base en firmas de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en colágeno dental.
- Determinar la duración de la lactancia como aproximación para medir diferencias en la inversión materna hacia crías de diferente sexo en el lobo marino de California y de Galápagos.

CAPÍTULO 3

- Identificar variaciones significativas de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en colágeno dental de las dos especies y asociarlas con eventos oceánicos específicos de alta (ENSO) y baja frecuencia (decadal) entre 1970 y 2004.

AREA DE ESTUDIO

El área de estudio se dividió en cuatro partes o regiones. Para el análisis de *Zalophus californianus* se muestrearon las colonias de Isla Santa Margarita y San Benito, ambas en la costa occidental de Baja California, así como también diferentes colonias del Golfo de California, mientras que para el análisis de *Zalophus wolfebaeki* se muestrearon individuos de las Islas Galápagos (Fig. 2).

A) Isla Santa Margarita, Bahía Magdalena

Esta isla es en donde se llevó a cabo la mayor parte del estudio y se encuentra ubicada en Bahía Magdalena (24°20' y los 25°17' Norte y los 111°30' y los 112°19' Oeste, en la costa occidental de Baja California, México (Fig. 2). Esta presenta una extensión de 77,000 ha y un origen de tipo volcánico con depresiones y barreras que fueron producidas por fallas. Bahía Magdalena es considerada un área importante en términos de explotación de sardina, macarela, camarón, entre otras especies. Debido a que esta zona representa una transición entre un ecosistema templado y uno tropical, en ella se observa una alta diversidad de especies, tanto de peces como de invertebrados (Mathews y Druck, 1975; Lluch-Belda *et al.*, 2000).

Isla Santa Margarita se ubica frente al litoral Oeste de Baja California Sur, en los 24°31' latitud norte y los 112°00' longitud suroeste. Esta región tiene tal relevancia biológica que se cataloga como Centro de Actividad Biológica (CAB), en el que se presentan importantes surgencias de invierno-primavera y otoño-invierno, lo que genera una alta abundancia de pelágicos menores como la sardina Monterrey (*Sardinops caeuruleus*) (Lluch-Belda *et al.*, 2000).

La isla tiene un área total de 280 km² y alcanza una altura máxima de 1858 m. Existe una región arenosa en la parte noroccidental y central de la isla con una longitud de alrededor de 12 km. En esta se asienta la colonia de lobos marinos de California, en donde el sustrato es de tipo rocoso y arenoso. Este último es el más amplio (longitud de 3 km aproximadamente) y consta de la mayor concentración de lobos marinos en la isla (Bautista, 2002), donde la población total es cercana a los 5,000 individuos (Aurioles y Le Boeuf, 1991; Bautista, 2002).

B) Islas San Benito

Las Islas San Benito son tres pequeñas islas de origen volcánico, que se encuentran a una corta distancia una de otra (28°18' N y 115°32' O). Estas islas se encuentran aproximadamente 30 km al noroeste de Islas Cedros y a 140 km de la costa peninsular, ubicadas en la parte sur del sistema de la corriente de California. Las tres islas presentan un área combinada de 6.4 km², siendo la de mayor tamaño la Isla Oeste (3.46 km²) (Donlan *et al.*, 1999) y también la única que es habitada (Campo Benitos) por un grupo de pescadores pertenecientes al grupo de Pescadores Nacionales de Abulón PNA. La Isla Central es la más pequeña de las tres (0.53 km²), la cual se encuentra en un canal de 9-27 pies de profundidad y es la que alberga la menor complejidad topográfica. La Isla Este (1.04 km²) se separa de la Central por el Canal de Peck, el cual presenta una profundidad de 72-120 pies (Junak y Philbrick, 1999). Las Islas en general presentan playas de canto rodado, pisos de basalto y rocas pertenecientes al Jurásico (Junak y Philbrick, 1999).

Las Islas San Benito se ubican cerca de la interfase entre la placa continental y la oceánica (Cohen *et al.*, 1963) y presentan una importante influencia de la corriente de California, generando valores de clorofila que fluctúan poco a lo largo del año (Beier, datos no publicados).

San Benito se considera dentro de las áreas naturales protegidas de México, debido a las especies endémicas que presenta y las aves que anidan en esas islas durante todo el año. Por otro lado constituyen las únicas islas en México que albergan las cuatro especies de pinnípedos que habitan en México, el lobo marino de California, (*Zalophus californianus*), el elefante marino del Norte (*Mirounga angustirostris*), el lobo fino de Guadalupe (*Arctocephalus townsendi*) y la foca de puerto (*Phoca vitulina*). Las cuatro especies de pinnípedos se encuentran distribuidas a lo largo de las tres islas, a excepción de la foca de puerto que se encuentra únicamente en San Benito Oeste y Este.

Se estima que la población de lobos marinos de California en San Benito es de aproximadamente 5,000 individuos.

C) Golfo de California

Este mar se ubica en el noreste de México y se extiende desde el Delta del Río Colorado hasta el Cabo San Lucas en el extremo sur de la Península de Baja California y Cabo Corrientes, Jalisco en el continente. Su extensión es de aproximadamente 1100 km de largo por 150 km de ancho. Santamaría-del Ángel (1994a) define al golfo como una cuenca de evaporación sub-tropical, que presenta características templadas y tropicales. El área se sub-divide a su vez en cuencas y cañones separados por cordilleras submarinas transversales que se hacen más profundas hacia la zona sur. El golfo norte es más somero debido a la acumulación de sedimentos que provienen principalmente del Río Colorado, mientras que al sur de las grandes islas (Tiburón y Ángel de la Guarda) la plataforma continental es más estrecha (Álvarez-Borrego, 1983). En la boca del golfo las profundidades llegan a alcanzar los 3600 m.

Durante los meses de abril a septiembre se presentan las temperaturas más altas en el Golfo de California y es durante octubre a noviembre que se presentan bajas temperaturas especialmente en el Alto Golfo, respecto a zonas como la boca (Álvarez- Borrego, 1983). Existe una variabilidad estacional e interanual de condiciones oceanográficas y atmosféricas en el golfo, que afectan la distribución, abundancia y disponibilidad de los recursos marinos (Santamaría-del Ángel *et al.*, 1994b). **El Alto Golfo de California** (31°00'47"; 114°22'30") es la zona más somera de todo el área (menos de 200 m) y su circulación es ciclónica durante el verano, de junio a septiembre, y anticiclónica en invierno, noviembre a marzo (Marinone, 2003). En esta región del golfo se presentan importantes procesos de enriquecimiento debido a las intensas corrientes de marea que alcanzan amplitudes de 9 m (Santamaría-del Ángel *et al.*, 1994b).

La zona de las **grandes Islas** (28°24'19"; 111°42'41") se caracteriza por fuertes corrientes de mareas longitudinales y una gran mezcla de agua de origen sub-superficial hacia la superficie, de baja temperatura y rica en nutrientes, resultando en altos niveles de productividad primaria (Maluf, 1983). Entre la Isla Ángel de la Guarda y la Península de Baja California se encuentra el Canal de Ballenas que alcanza profundidades de 1500 m y donde también se producen fuertes

corrientes por marea. Esta zona presenta baja temperatura superficial y alta productividad durante todo el año (López *et al.*, 2006).

La región central (27°46'04"; 112°17'11"), que va desde el sur de Isla Tiburón hasta la altura de La Paz-Topolobampo, presenta varias sub-cuencas, baja amplitud de mareas e importantes surgencias estacionales (Maluf, 1983). La termoclina está bien desarrollada todo el verano, siendo máxima en agosto (Álvarez-Borrego, 1983). Esta zona muestra importantes diferencias de temperatura entre invierno y verano (16-31 °C) y con alta concentración de clorofila de este a oeste en el golfo (Navarro-Olachea *et al.*, 2004).

El **sur del golfo** (24°09'21"; 109°05'46") exhibe características más oceánicas y una mayor influencia del Océano Pacífico (Maluf, 1983). La boca del golfo presenta tres masas de agua superficiales: Agua fría de la Corriente de California que fluye hacia el sur a lo largo de la costa de Baja California; Agua cálida del Pacífico Tropical, que fluye del sureste hacia la boca del golfo; y Agua del Golfo de California, cálida y de mayor salinidad (Álvarez-Borrego *et al.*, 1983). Asimismo, es típica la formación de frentes en la entrada del Golfo, lo que tiene gran importancia pesquera (Álvarez-Borrego, 1983). La circulación en el golfo sur está generada por los vientos, procesos termohalinos y el forzamiento dinámico que ejerce el Pacífico (Marinone, 2003).

Szteren *et al.* (2006) reporta con base en censos hechos entre 2002 y 2004 una población total de lobos marinos dentro del Golfo de California de 24,062-31,159 individuos. En la Tabla 1 se presenta la abundancia por cada una de las 13 colonias reproductoras. Estas fueron escogidas de modo que las distintas zonas estuvieran representadas de acuerdo a la regionalización que llevaron a cabo Szteren (2006) con base en distintas variables biológicas asociadas a las colonias. La parte sur fue representada por Los Islotes; la central y de las grandes islas por San Pedro Nolasco, San Pedro Mártir, San Esteban y El Rasito; y la parte norte por Lobos y San Jorge.

Tabla 1. Abundancia de lobos marinos de California (*Zalophus californianus*) de las 13 colonias reproductoras del Golfo de California.

Colonia	Crías	Total
Consag (2002)	140	600
San Jorge (2004)	968	3,833
Lobos (2004)	195	1,950
Granito (2004)	246	848
Los Cantiles (2004)	144	634
Los Machos (2004)	102	580
El Partido (2004)	82	449
El Rasito (2004)	55	375
San Esteban (2004)	1,748	5,666
San Pedro Mártir (2004)	247	1,171
San Pedro Nolasco (1997)	171	659
F. San Ignacio (2004)	58	280
Los Islotes (2004)	143	439
TOTAL	4,299	17,484
TOTAL CORREGIDO	8,598*	24,062¹- 31,159²

Factores de corrección (Bonnell y Ford, 1987): * 50% adicional de crías. ^{1,2} 23% y 54% adicional de hembras, respectivamente.

D) Islas Galápagos

Estas islas se encuentran ubicadas en el Océano Pacífico a aproximadamente a 950 km del Ecuador continental, entre 1°40' N y 1°25' S y los 89°15' E y 91°40' O. Su estructura está conformada por 13 islas grandes, 6 islas pequeñas y más de 40 islotes, sumando aproximadamente 8,000 km².

En general el clima alrededor de las Galápagos es seco con influencia subtropical por parte de corrientes marinas que circundan el área durante el año. Tal es el caso de la corriente de Perú o de Humboldt, la corriente cálida de Panamá y la corriente sub-ecuatorial de Cromwell (Banks, 2002). Se presenta una estación fría-seca que va de junio a octubre, influenciada principalmente por la corriente de Perú y una estación cálida-húmeda que va de diciembre a abril que está influenciada por convergencia de vientos alisios, del sureste y noreste (Banks, 2002).

Los puntos de mayor productividad primaria en el archipiélago se ubican en la zona oeste donde como resultado del “Efecto Isla”, se genera una importante surgencia de agua rica en nutrientes hacia la superficie contribuyendo al afloramiento

de fitoplancton y zooplancton, como producto del choque de las corrientes contra las paredes submarinas de las islas. Estas aguas superficiales y enriquecidas se extienden algunos cientos de kilómetros, dando lugar a un hábitat productivo (Palacios, 2002).

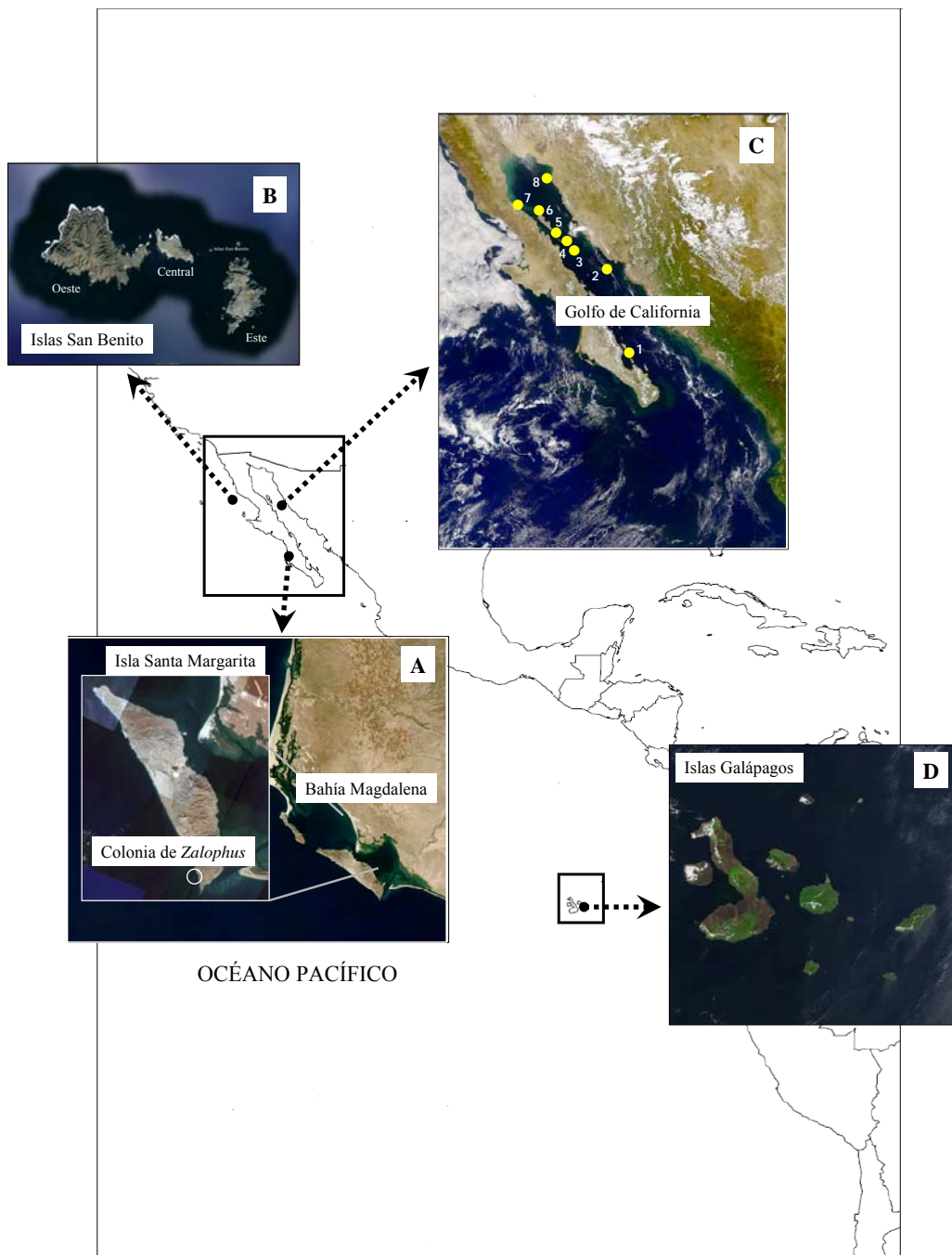


Figura 2. Área de estudio correspondiente colonias de lobo marino de A) Isla Santa Margarita, en Bahía Magdalena, Baja California; B) Islas San Benito, Baja California; C) Golfo de California (1. Los Islotes, 2. San Pedro Nolasco, 3. San Pedro Mártir, 4. San Esteban, 5. El Rasito, 6. Granito, 7. Lobos, 8. San Jorge) y D) Islas Galápagos, Ecuador.

METODOLOGÍA GENERAL

Obtención de las muestras

Las muestras de dientes se obtuvieron a partir de cráneos de lobos marinos de California y de Galápagos que se han varado durante las últimas tres décadas en la zona de Isla Santa Margarita y áreas cercanas (López Mateos, San Lázaro, Santo Domingo, etc.), Islas San Benito, el Golfo de California (colonias señaladas en el área de estudio) y las Islas Galápagos. Las muestras para este estudio forman parte de una de una colección de aproximadamente 600 cráneos, perteneciente al Laboratorio de ecología de pinnípedos "Burney J. Le Boeuf", en el Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN) en La Paz, B. C. S., México.

Determinación del sexo en los cráneos de lobo marino

Se utilizó el criterio de dimorfismo sexual que se presenta acentuadamente en la especie a partir del quinto año de vida. Estas diferencias se asocian al:

- 1) Tamaño del cráneo, que es significativamente mayor en machos subadultos y adultos que en hembras adultas (Orr *et al.*, 1970).
- 2) Presencia de la cresta sagital, que en machos alcanza hasta los 8 cm de altura una vez que alcanza la adultez (Peterson y Bartholomew, 1967; Orr *et al.*, 1970).
- 3) Tamaño de los dientes caninos mayores, que es mayor en machos (cuando se comparan con hembras de la misma edad), aun cuando son inmaduros (Lowry y Folk, 1990).

Determinación de la edad

Cada diente se seccionó longitudinalmente en dos partes simétricas, utilizando una cortadora de baja velocidad Isomet. Una mitad se pulió usando lijas de agua, del grano 600 al 800. Una vez que se consiguió una superficie tersa, se lavó con agua corriente y se colocó en ácido fórmico al 10% por un periodo de 1-1.5 horas (según el tamaño). Las partículas de polvo entre las bandas de crecimiento se digieren con el ácido, formándose diferencias en el relieve y color de las estrías. Posteriormente cada pieza se enjuaga con agua corriente y se seca al sol (Myrick, 1980; Auriolles, 1988).

Utilizando un microscopio estereoscópico se procede a contar el número de bandas de dentina. El número total de estrías es igual al número de años que vivió el animal, descontando una que se forma en la etapa fetal (Klevezal, 1996).

Preparación de las muestras y análisis isotópico ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$)

Mediante un taladro de alta precisión MicroMill System, se llevó a cabo un muestreo de dentina a partir de cada una de las capas de crecimiento de los dientes seccionados. Cada línea colectada presentó ~100-300 μm de ancho y ~500 μm de profundidad.

Para aislar el colágeno dental (matriz orgánica), la dentina colectada se desmineralizó mediante tres lavados con ácido clorhídrico (HCl, 10 %) y un lavado final con agua destilada, para retirar los restos del ácido. Las muestras de colágeno (~1 mg por cada una) se colocaron en cápsulas de estaño para su análisis de isótopos estables de N y C, en un espectrómetro de masas Carlo-Erba Finnigan Delta Plus XL en interfase con un analizador elemental NC 2500 del Laboratorio de Geofísica del Instituto Carnegie, Washington, D. C. Las razones C/N de todas las muestras de colágeno dental variaron entre 2.8 y 3, valores que se relacionan con muestras no alteradas, en este caso de colágeno dental (DeNiro y Epstein, 1978).

Los resultados se expresaron a partir de la ecuación correspondiente (DeNiro y Epstein, 1978): $\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N} = 1000[(R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}})-1]$, donde R_{muestra} y

Restándar son las razones $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ o $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ de la muestra y el estándar, respectivamente. El estándar para el $\delta^{13}\text{C}$ fue el PDB (Pee Dee Belemnita), mientras que para el $\delta^{15}\text{N}$ fue el N_2 atmosférico.

Los resultados se calibraron con estándares internacionales a través de mediciones repetidas de un estándar de acetanilida, el cual generó una desviación estándar (precisión) dentro de corridas de análisis de $<0.2\%$ tanto para $\delta^{15}\text{N}$ como para $\delta^{13}\text{C}$.

Análisis de los datos

Las pruebas estadísticas se llevaron a cabo con el programa Statistica (v7.0). Se utilizaron análisis de varianza (ANOVA) con pruebas de Tukey-HSD *post hoc* correspondientes, para determinar diferencias entre clases de sexo y edad de los lobos marinos. Se evaluó la significancia usando un valor α de 0.05.

RESULTADOS GENERALES DEL TRABAJO

La muestra total a partir de la cual se generaron todos los perfiles isotópicos y se llevaron a cabo los diferentes objetivos particulares se presentan en la Tabla 2. Isla Santa Margarita representa el tamaño de muestra más importante debido a que fue la única colonia que llegó a utilizarse en todos los objetivos. Lo anterior se debe a que es la colonia de la que se ha obtenido la mayor cantidad de material, debido tanto a su tamaño de población como la facilidad con que se varan los animales muertos en la playa occidental de Isla Magdalena (Mercuri, 2007), la cual se ubica a aproximadamente 50 km de Santa Margarita.

Tabla 2. Tamaño de muestra por cada una de las localidades analizadas: Isla Santa Margarita, Islas San Benito y Golfo de California para *Zalophus californianus*; Islas Galápagos para *Zalophus wollebaeki*.

SITIO	MACHOS	SUBADULTOS	HEMBRAS	JUVENILES	TOTAL
Isla Santa Margarita	7	5	19	3	34
Islas San Benito	2	0	3	0	5
Golfo de California	4	4	14	0	22
Islas Galapagos	11	0	7	0	18

A partir de cada diente (Fig. 3) se extrajeron las distintas fases ontogénicas del individuo (cría, juvenil, subadultez -para machos- y adultez). Posteriormente se analizaron las líneas de crecimiento para cada una de estas fases (cría: primera línea; juvenil: de la segunda a la cuarta línea; subadultez: de la quinta a la octava línea; adultez: A partir de la 5ta para hembras y a partir de la novena para machos).

Tabla 3. Tamaño de muestra para cada localidad, años correspondientes a la información que se generó y número de fases ontogénicas/líneas de crecimiento analizadas.

SITIO	MUESTRA	FASES EXTRAÍDAS	LÍNEAS DE CRECIMIENTO
Isla Santa Margarita (1970-2004)	34	106	272
Benitos (1990-2006)	5	17	46
Golfo de California (1970-2002)	22	70	203
Galápagos (1983-2003)	18	63	183
TOTAL	79	256	704

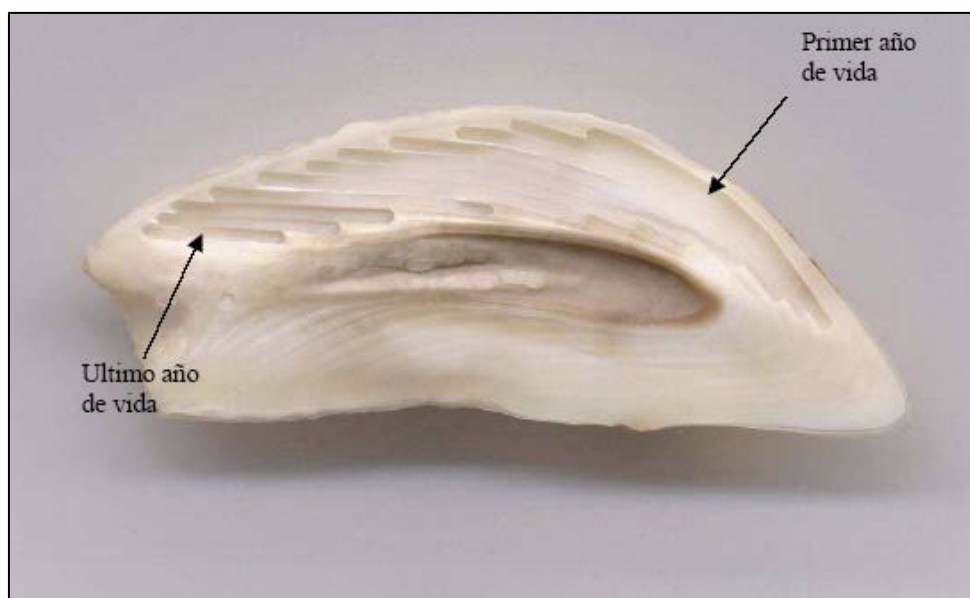


Figura 3. Diente canino de un lobo marino de California, *Zalophus californianus*. En la parte inferior se observan las capas de dentina; en la superior se observan los rastros del muestreo del taladro MicroMill System.

En la Tabla 4 se muestran los valores globales de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en colágeno dental para las cuatro regiones que se analizaron en este trabajo, correspondiendo el lobo marino de California, *Zalophus californianus* a las poblaciones de Isla Santa Margarita, San Benito y Golfo de California, y al lobo marino de Galápagos, *Zalophus wolfebaeki* a las Islas Galápagos.

Tabla 4. Valores (promedio \pm desviación estándar) de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en colágeno dental de lobos marinos del género *Zalophus* para cuatro regiones a lo largo de su distribución.

Región	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
Isla Sta. Margarita <i>Zalophus californianus</i>	18.7 \pm 1.15 (serie completa)	-13.2 \pm 0.6 (serie completa)
San Benito <i>Zalophus californianus</i>	18.0 \pm 1.09	-14.27 \pm 0.5
Golfo de California <i>Zalophus californianus</i>	21.2 \pm 1.13	-12.2 \pm 0.64
Islas Galápagos <i>Zalophus wolfebaeki</i>	12.8 \pm 1.77	-13.1 \pm 0.1

Después de haber presentado los aspectos generales del desarrollo del trabajo (características de las muestras y valores isotópicos generales para cada región), a continuación se abordarán cada uno de las tres secciones que se contemplaron para este estudio. Para cada caso se considerará una parte introductoria y el método particular que se llevó a cabo, así como el desarrollo detallado de resultados y su discusión para cada capítulo.

CAPÍTULO 1

DIFERENCIAS ($\delta^{15}\text{N}$ Y $\delta^{13}\text{C}$) ENTRE LAS DISTINTAS CATEGORÍAS DE SEXO Y EDAD DEL LOBO MARINO DE CALIFORNIA, *Zalophus californianus* DE ISLA SANTA MARGARITA, BAHÍA MAGDALENA

1.1 INTRODUCCIÓN

Hábitos alimentarios intra-específicos del lobo marino de California

La especie *Zalophus californianus* presenta una gran variabilidad fenotípica que es función del sexo y de la edad. Debido a su mayor masa corporal, los machos adultos de lobo marino de California presentan una mayor capacidad para almacenar oxígeno que las hembras y por ende una mayor capacidad de buceo, dando como resultado distintas estrategias de alimentación y esfuerzo entre sexos (Kuhn *et al.*, 2006; Weiss y Costa, 2007).

Por otro lado cuando las crías se encuentran bajo el cuidado materno, por lo menos durante un año, su alimentación es únicamente a base de leche materna (García-Aguilar y Aurióles, 2003). Cuando los individuos alcanzan aproximadamente 8 meses de edad, estos empiezan a alimentarse de algunas presas (Aurióles, 1988), pero la alimentación primordial durante el primer año de vida o cría, es la leche. Cuando los lobos marinos son destetados (lo que en general ocurre al nacer la siguiente cría, un año después) estos son reconocidos como juveniles, tanto machos como hembras. Esta etapa transicional es crítica, ya que representa un momento transicional hacia la alimentación independiente, así como de alta mortalidad (Eberhardt y Siniff, 1977; Aurióles, 1988; Hernández-Camacho *et al.*, 2008). Durante esta etapa, que tiene una duración aproximada de tres años, los animales no solo tienen poca experiencia en términos de caza, ya que se encuentran en el proceso de desarrollo de habilidades para capturar presas, sino que su capacidad fisiológica establece límites bajo los cuales estos individuos deben operar (Elsner y Gooden,

1983; Castellini *et al.*, 1985; Kooyman, 1985, 1989; Kuhn *et al.*, 2006), imposibilitando llevar a cabo buceos similares a los de subadultos o adultos. Esto se debe a que la capacidad de juveniles para almacenar oxígeno es aproximadamente 50% menor (Kuhn *et al.*, 2006) que los animales adultos, lo cual deriva en dietas distintas (Sergeant, 1973; Bigg, 1973; Ling y Briden, 1981; Burns *et al.*, 1998; Kurle y Worthy, 2001).

A su vez las distintas tallas entre los adultos de cada sexo, genera requerimientos diferenciales de energía, pero también diferencias en la capacidad de buceo, ya que los machos al ser casi 3 veces mas grandes que las hembras, pueden bucear mas profundo y por más tiempo, lo que puede determinar estrategias alimentarias y ecológicas diferentes entre sexos. Se han reportado diferencias en el comportamiento alimentario entre sexos de especies dimórficas en distintas especies como el elefante marino del Norte, *Mirounga angustirostris* (Le Boeuf *et al.*, 2000); el elefante marino del Sur, *Mirounga leonina* (Slip *et al.*, 1994); la foca gris, *Halichoerus grypus* (Beck *et al.*, 2003) y en el lobo fino de Nueva Zelanda, *Arctocephalus forsteri* (Page *et al.*, 2005).

Debido a las conocidas diferencias en conducta migratoria entre sexos (Bigg, 1973; Mate, 1975; Auriolles *et al.*, 1983) y la capacidad de buceo asociadas a la masa corporal, es posible esperar que las diferencias en los hábitos alimentarios de *Zalophus californianus* se reflejen como variaciones de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en las capas de crecimiento de los dientes. Estas capas dentarias han probado tener un ritmo de depositación anual desde la etapa fetal hasta la muerte (Klevezal, 1996; Walker y Macko, 1999), permaneciendo sin alteración toda la vida de los individuos, ya que no hay metabolización posterior a la depositación. Debido a lo anterior, estas capas de dentina constituyen archivos cronológicos cerrados de la ontogenia alimentaria (Evans *et al.*, 2002; Mendes *et al.*, 2007), por lo que es posible asignar los cambios isotópicos a lo largo de la vida del animal (Hobson y Sease, 1998; Hirons *et al.*, 2001; Newsome *et al.*, 2006; York *et al.*, 2008), en contraste con otro tipo de tejidos cuya tasa de renovación es más dinámica y útil para contestar preguntas que impliquen escalas de tiempo menores, desde días hasta meses únicamente (Hobson *et al.*, 1997; Kurle y Worthy, 2002; Sinisalo *et al.*, 2008).

Diversidad alimentaria asociada a la repartición del nicho

Por mucho tiempo se cometió el error de describir la ecología de las especies con base en la teoría del nicho en la que se entendía que todos los individuos de una especie eran equivalentes o que se comportaban del mismo modo, en términos alimentarios. En el pasado se han hecho análisis acerca del nicho asociados a su amplitud y sobre-posición, pero sin hacer mención acerca del probable uso diferencial de recursos por parte de los individuos de esas especies (Hutchinson, 1957; Colwell y Futuyma, 1971; Pielou, 1972; Abrams, 1980; Feinsinger *et al.*, 1981). Esta omisión llegó a persistir por bastante tiempo a pesar de que Van Valen (1965) ya había generado la Teoría de la variación del nicho, con base en observaciones de poblaciones de aves, tanto insulares como en el continente. Este autor propuso que la expansión del nicho en la ausencia de competencia inter-específica era generada por el incremento de la variación inter-individual en el uso de recursos.

La diversificación de dietas a nivel poblacional se observa cada vez en más en la naturaleza y su estudio ha cobrado una gran relevancia en trabajos recientes, ya considerando las variaciones individuales relevantes, así como de gran valor adaptativo. El origen de estas variaciones puede llegar a explicarse con base en el fenotipo de los individuos (cambios ontogénicos o asociados al sexo). Diferentes estudios han reconocido fuentes de variación alimentaria intra-específica, ligadas a una gran cantidad de especies animales como moluscos (Grantham *et al.*, 1995), peces (Bridcut y Giller, 1995; Schindler *et al.* 1997), reptiles (Daltry *et al.*, 1998), aves (Giraldeau y Lefebvre, 1985; Annett y Pierotti, 1999) y mamíferos como los ungulados (Clutton-Brock *et al.*, 1982), murciélagos (Fleming y Heithaus, 1986) y carnívoros en general (Kruuk y Moorhouse, 1990; Ragg, 1998).

Hay otros casos de variaciones alimentarias intra-poblacionales que no pueden explicarse por el fenotipo o el ambiente. Esto se ha reportado en una gran cantidad de especies de diferentes clases, desde insectos hasta mamíferos (Bolnick *et al.*, 2003).

Esta conducta se reporta también entre individuos con las mismas características fenotípicas. Este es el caso de especies de mamíferos marinos como la orca, *Orcinus orca* (Ford *et al.*, 1992), el tursiÓN, *Tursiops truncatus* (Sargeant *et al.*, 2005) y la nutria, *Enhydra lutris* (Estes *et al.*, 2003).

En este capítulo se comparan clases evidentemente distintas en términos de fenotipo y de conducta. También se presenta información relacionada con la variación isotópica de nitrógeno (reflejo de la posición trófica) dentro de categorías de sexo y edad de lobos marinos que cuentan con el mismo fenotipo.

1. 2 METODOLOGÍA

Para revisar aspectos que tienen que ver con: 1) Obtención de muestras, 2) Estimación de edad y 3) Preparación de muestras y análisis isotópico ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$), revisar el apartado de Metodología general.

Separación de las categorías de lobos marinos por sexo y edad

Los individuos se separaron por categoría de sexo de acuerdo criterios establecidos por Peterson y Bartholomew (1967) y Orr *et al.* (1970), donde: 1) La fase de cría son individuos de ambos sexos menores a un año de edad, color gris oscuro o negro, donde al nacer los machos miden 75.7 ± 2.9 cm y las hembras 72.3 ± 4.2 cm; 2) La fase de juvenil son individuos inmaduros de ambos sexos (no es posible distinguir uno del otro), que presentan a partir del segundo año de edad cumplido hasta el final del cuarto año; con color café claro y longitud de 1-1.3 m., 3) La fase de hembra adulta son aquellos lobos marinos de 5 años de edad en adelante; color café claro y 1.4-1.6 m de longitud, sin cresta sagital; 4) La fase de macho subadulto son aquellos individuos con edades que van desde el quinto año cumplido hasta el final del octavo; de color obscuro con longitud y de 1.5-2 m, con cresta sagital parcialmente desarrollada y cuello más grueso que las hembras adultas. La fase de macho adulto son aquellos de 9 años de edad en adelante; que

presentan un color similar al de los machos subadultos, que miden entre 2 y 2.5 m y su cresta sagital y cuello están completamente desarrollados (Fig. 4).

1) Macho adulto



2) Hembra adulta



3) Macho subadulto



4) Juvenil



5) Cría



Figura 4. Categorías de sexo y edad en el lobo marino del género *Zalophus*.

Análisis dentro de las categorías de sexo y edad de lobos marinos

Para este apartado se generó una distribución de frecuencias en la que se incluyeron diferentes intervalos de valores de $\delta^{15}\text{N}$, los cuales fueron desde 14.0 hasta 20.9‰. Posteriormente se incluyó en la Fig. 8 cuantos individuos de la muestra de Isla Santa Margarita ($n= 34$) presentaron los distintos intervalos, así como también cuantas líneas de crecimiento formaron parte de los mismos. Las categorías de lobo marino que se tomaron en cuenta (revisar la metodología para ver características propias de cada clase de sexo/edad) para este objetivo fueron: 1) Juveniles, 2) Hembras adultas y 3) Machos subadultos/adultos. Las crías no se tomaron en cuenta ya que su alimentación es a base de leche únicamente, siendo su información un reflejo de la alimentación de las madres (hembras adultas).

1.3 RESULTADOS

Se analizaron los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de colágeno de 272 capas de crecimiento anual procedentes de 34 individuos de lobo marino de California, *Zalophus californianus*, recolectados en Isla Santa Margarita, México. Las capas de crecimiento fueron ordenadas por fases correspondientes a las distintas categorías de sexo y edad (crías, juveniles, machos subadultos, hembras adultas y machos adultos), arrojando un total de 105 fases (Tabla 5).

La muestra de esta población incluye dos grandes periodos, de 1970 a 1984 y de 1993 a 2004. Se compararon para evaluar que tanto podría considerarse como una sola muestra. En el caso del $\delta^{15}\text{N}$ no hubo diferencias estadísticas (ANOVA; $p>0.05$) por lo que se manejó como una sola muestra. Para el $\delta^{13}\text{C}$ si hubo diferencias (ANOVA; $p<0.05$), por lo que ambos periodos se analizaron separadamente.

Los valores isotópicos globales (272 capas de crecimiento) para la población de Isla Santa Margarita fueron de $18.7\pm 1.15\text{‰}$ para el $\delta^{15}\text{N}$. En el $\delta^{13}\text{C}$ los valores fueron de $-12.8\pm 0.7\text{‰}$ para la serie más antigua y de $-13.7\pm 0.5\text{‰}$ para la serie más reciente.

Variaciones isotópicas entre categorías

Las Fig. 5 y 7 muestran en términos generales los valores acumulados de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ (para este último las dos series de tiempo) para cada categoría de sexo y edad. Las crías presentaron los valores de $\delta^{15}\text{N}$ más elevados respecto a las demás categorías ($20 \pm 1.0\text{‰}$) (ANOVA; $p < 0.05$). Los machos adultos ($19.1 \pm 1\text{‰}$), así como las otras categorías, también mostraron valores más bajos que las crías, aunque las diferencias no fueron significativas (ANOVA; $p > 0.05$). Las crías también presentaron los valores más negativos de $\delta^{13}\text{C}$ dentro de cada serie de datos ($-13.2 \pm 0.65\text{‰}$ para 1970-1984 y $-14 \pm 0.6\text{‰}$ para 1993-2004), sin embargo las diferencias no fueron estadísticamente significativas respecto a las demás categorías de edad (ANOVA; $p > 0.05$); excepto por las crías con respecto a los machos subadultos en la serie más reciente de datos. Los individuos juveniles que se analizaron presentaron valores de $\delta^{15}\text{N}$ ($18.4 \pm 0.9\text{‰}$) más bajos que las crías (ANOVA; $p < 0.05$), pero más altos que en las hembras ($18 \pm 1.1\text{‰}$), sin ser estadísticamente significativos (ANOVA; $p > 0.05$). En la Fig. 6 se observa que conforme avanza la etapa juvenil (segundo año al final del cuarto), la señal alta de $\delta^{15}\text{N}$ va decreciendo hasta llegar a la señal correspondiente a las madres (hembras adultas).

Los machos subadultos y adultos presentaron valores de $\delta^{15}\text{N}$ muy similares (18.9 ± 0.8 versus $19.1 \pm 1.0\text{‰}$; ANOVA; $p > 0.05$) y diferentes estadísticamente a las hembras adultas ($19 \pm 1.0\text{‰}$ versus $18 \pm 1.1\text{‰}$; ANOVA; $p < 0.05$). Del mismo modo se observaron diferencias estadísticas entre hembras y machos adultos, tanto en $\delta^{15}\text{N}$ (hembras: $18 \pm 1.1\text{‰}$; machos $19.1 \pm 1.0\text{‰}$) como en $\delta^{13}\text{C}$ dentro de la serie 1970-1984 (hembras: $-13.1 \pm 0.75\text{‰}$; machos: $-12.0 \pm 0.3\text{‰}$) (ANOVA; $p < 0.05$).

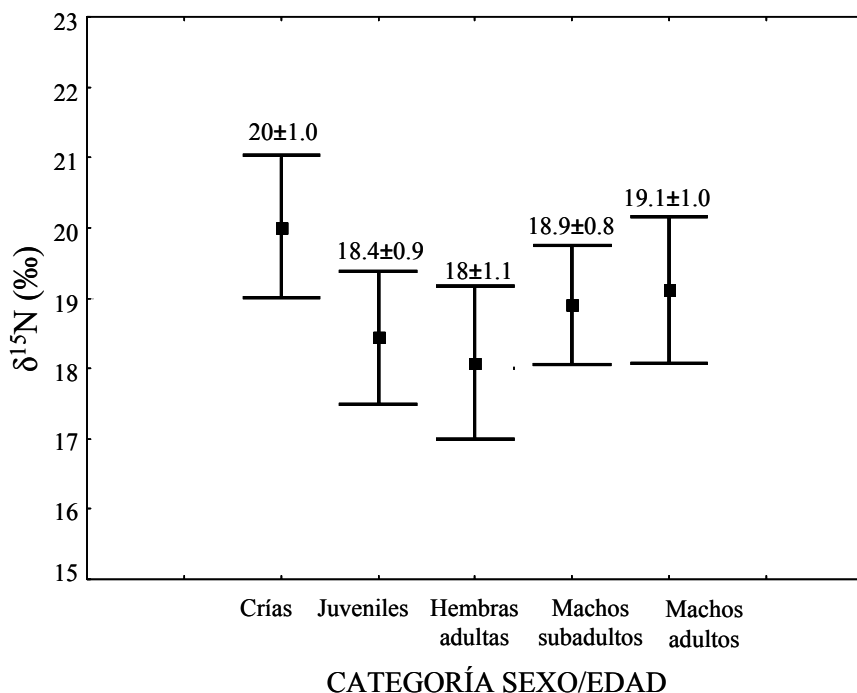


Figura 5. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ (promedio \pm desviación estándar, 1970-2004) en colágeno dental para las diferentes categorías de sexo y edad de lobos marinos de California, *Zalophus californianus*, en Isla Santa Margarita.

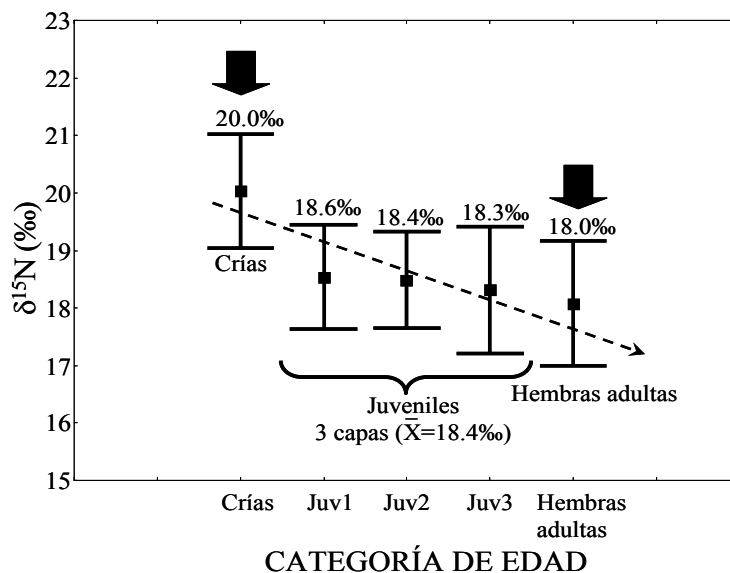


Figura 6. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ (promedio \pm desviación estándar) en colágeno dental de lobo marino de California, *Zalophus californianus*, en Isla Santa Margarita. Se aprecia en detalle los valores por cada uno de las capas (2, 3 y 4) que conforman la etapa juvenil.

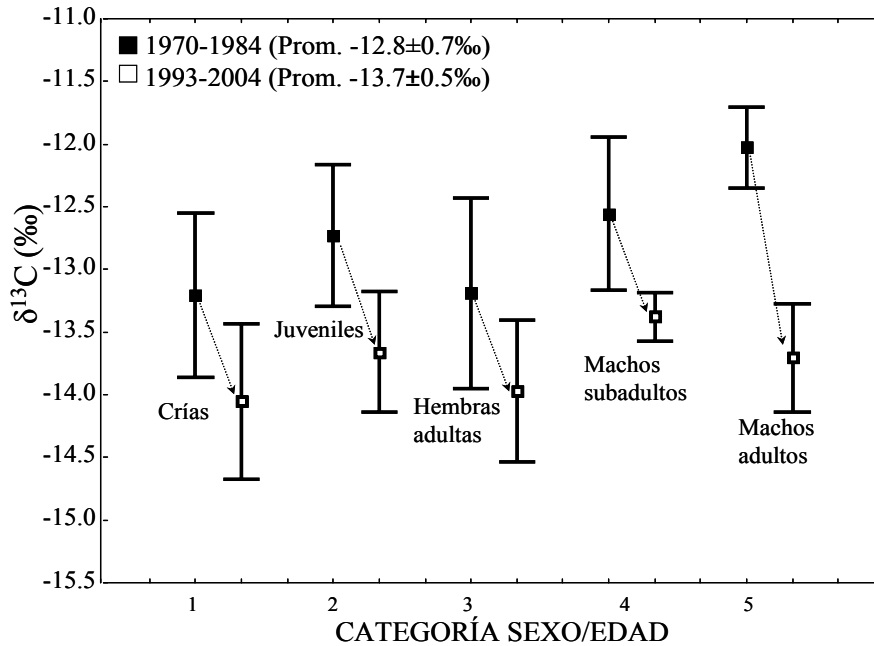


Figura 7. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ (promedio \pm desviación estándar) en colágeno dental para las diferentes categorías de sexo y edad de lobos marinos de California, *Zalophus californianus*, en Isla Santa Margarita (dos periodos: 1970-1984 y 1993-2004).

Tabla 5. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de distintas fases ontogénicas a partir de 34 dientes caninos de lobos marinos de California, *Zalophus californianus*, de Isla Santa Margarita y número total de capas de crecimiento analizadas por cada categoría.

SEXO/EDAD CATEGORIA	No. fases extraídas	No. de datos	$\delta^{15}\text{N}$ (‰) Media \pm DE 1970-2004	$\delta^{13}\text{C}$ (‰) Media \pm DE 1970-1984	$\delta^{13}\text{C}$ (‰) Media \pm DE 1993-2004
Crías	34	34	20 \pm 1.0	-13.2 \pm 0.65	-14 \pm 0.6
Juveniles	34	100	18.4 \pm 0.9	-12.7 \pm 0.52	-13.6 \pm 0.5
Subadultos machos	12	37	18.9 \pm 0.9	-12.5 \pm 0.6	-13.4 \pm 0.2
Hembras adultas	19	73	18 \pm 1.0	-13.1 \pm 0.75	-13.9 \pm 0.5
Machos adultos	7	28	19.1 \pm 1.0	-12.0 \pm 0.3	-13.7 \pm 0.5
TOTAL	106	272	18.7\pm1.1	-12.8\pm0.7	-13.7\pm0.5

Variaciones isotópicas intra-categoría

En la Fig. 8 se presentan los intervalos de valores de $\delta^{15}\text{N}$ que se estimaron para cada categoría de sexo/edad de lobo marino de California de Isla Santa Margarita (tamaños de muestra: hembras adultas= 19; machos subadultos/adultos= 14 y juveniles= 33). Los juveniles presentaron valores de $\delta^{15}\text{N}$ de entre 16 y 20.9‰ (5 intervalos), siendo el intervalo más frecuente 18-18.9 ‰ (19 casos de un total de 22). Las hembras adultas presentaron valores de $\delta^{15}\text{N}$ en un rango igualmente amplio, 14.0 y 19.9‰. Dentro de esta categoría el intervalo más frecuente (9 de 19) también correspondió al de 18-18.9 ‰. Los machos subadultos/adultos presentaron valores de $\delta^{15}\text{N}$ dentro de un rango más reducido, entre 18-18.9 y 20.9‰, aunque de nuevo la mayor frecuencia (9 de 14 casos), en el intervalo de 18-18.9‰.

Las diferentes categorías presentaron el mismo intervalo como el más frecuente, sin embargo si tomamos como referencia a las hembras adultas, se observa que el menor número de intervalos para machos adultos está desfasado hacia valores más altos. Los juveniles presentan los mismos intervalos que las hembras, aunque los primeros tienden a concentrar mayores frecuencias en intervalos de más alto valor, como el de 18-18.9 y 19-19.9‰.

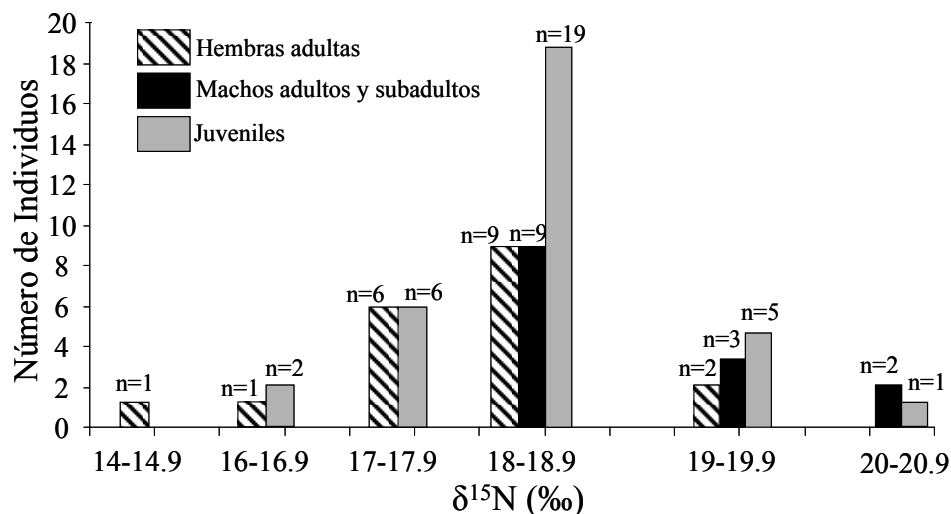


Figura 8. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ por cada una de las fases ontogénicas o de sexo de lobo marino de California, *Zalophus californianus*, de Isla Santa Margarita. Los datos de n corresponden al número de lobos para ese intervalo.

1.4 DISCUSIÓN

El hallazgo principal dentro de este capítulo es la revelación de diferentes valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ entre categorías de sexo y edad de lobo marino de California, reflejando diferencias en la conducta alimentaria, tanto ontogénicas como relacionadas al sexo. Estas diferencias giraron alrededor de dos temas principales. Primero la edad, la cual incluye una serie de variaciones desde la fase de cría, cuando el individuo es nutricionalmente dependiente de la leche, hacia la fase juvenil con capacidades alimentarias limitadas (Kuhn *et al.*, 2006) y finalmente llegando a la fase adulta, reflejando hábitos alimentarios completamente desarrollados. El segundo tema se relaciona con la conducta reproductiva dentro de la especie, que es de tipo poligínico con un consecuente alto grado de dimorfismo sexual (masa corporal), con implicaciones en las diferencias en las capacidades de buceo (Weise y Costa, 2007) y con vinculación a las diferencias en la capacidad de dispersión entre sexos. Mediante el uso de una aproximación para estimar el flujo genético sexual se ha determinado que los machos adultos se dispersan en promedio 6.75 veces más en comparación con las hembras (González-Suárez *et al.*, 2009), explicando el desplazamiento a mayores distancias por parte de este sexo (Odell, 1975; Mate, 1975; Aurióles *et al.*, 1983).

Crías

Independientemente del sexo, las crías de *Zalophus* son dependientes nutricionalmente de la leche materna, al menos durante el primer año completo de vida. Debido a lo anterior las capas de dentina correspondientes a este tiempo presentan valores altos de $\delta^{15}\text{N}$, asociados al consumo de leche que presenta la misma firma isotópica ($\delta^{15}\text{N}$) que la madre, la cual cataboliza sus propios tejidos (grasa y músculo) para generar la leche. Las crías, al absorber esta señal materna, la adicionan a su propia firma de $\delta^{15}\text{N}$, mostrando como consecuencia valores de $\delta^{15}\text{N}$ 3-5‰ más altos que sus madres, equivalente aproximadamente al incremento de un nivel trófico. Para el $\delta^{13}\text{C}$, el incremento esperado en enriquecimiento trófico se presenta por el hecho de que la leche en pinnípedos contiene un alto porcentaje

(~44%, Boness *et al.*, 1991) de lípidos empobrecidos en ^{13}C (DeNiro y Epstein, 1978), provocando que las crías presenten valores de $\delta^{13}\text{C}$ más bajos que sus madres durante el periodo de lactancia. Tendencias similares se reportan para el lobo fino del Norte *Callorhinus ursinus* en las Islas Pribilof del Pacífico Norte (Hobson *et al.*, 1997; Newsome *et al.*, 2006), el lobo marino de Steller, *Eumetopias jubatus* en el Golfo de Alaska y Mar de Bering (Hobson y Sease, 1998), la foca de Weddell, *Leptonychotes weddelli* en la Antártica (Burns *et al.*, 1998) y el lobo marino de California del Golfo de California, México (Porrás-Peters *et al.*, 2008).

Juveniles

Los juveniles (2-4 años) son la fase transicional entre la dependencia de la leche materna y el desarrollo completo de las capacidades propias para alimentarse. Kuhn *et al.* (2006) demostraron que las habilidades de jóvenes de *Zalophus* destetados, para almacenar oxígeno son de 50% respecto a sus madres, por lo que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ ligeramente mayores para juveniles ($18.4 \pm 1.0\text{‰}$), si se comparan con las hembras adultas ($18.0\text{‰} \pm 1.2\text{‰}$) pueden reflejar diferencias en la dieta. Alrededor del segundo año, los juveniles de *Zalophus* pueden estar consumiendo una combinación de leche y presas sólidas (Aurióles, 1988), extendiendo la presencia de la lactancia hasta el tercer año (Newsome *et al.*, 2006). El tiempo que los juveniles mantengan estos valores altos de $\delta^{15}\text{N}$ (vía el consumo de leche ^{15}N -enriquecida) en comparación con las hembras adultas, dependerá de cuanto tiempo se extienda la lactancia dentro de la fase juvenil y de cuanto tiempo le tome a estos individuos desarrollar completamente sus capacidades para cazar y convertirse en consumidores independientes.

Hembras y machos adultos

La diferencia significativa en valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre machos y hembras adultas puede relacionarse con las habilidades de los machos en comparación con las hembras, para desplazarse a distancias más largas (Peterson y Bartholomew, 1967; Odell, 1975; Aurioles *et al.*, 1983) y bucear a mayores profundidades (Weise y Costa, 2007), dando como resultado diferencias en la dispersión (ocupando distintas áreas de alimentación) y el tamaño entre sexos, un rasgo común en especies con un acentuado dimorfismo sexual (Kenyon, 1969; Bowers y Smith, 1979; Gautier-Hion, 1980; Clutton-Brock *et al.*, 1987). Los machos adultos que se reproducen en las Islas del Canal de California (Channel Islands) llevan a cabo migraciones hacia el norte una vez que termina el periodo reproductivo, hacia zonas cercanas a Oregon, Washington y British Columbia (Fry, 1939; Bartholomew y Boolootian, 1960; Bigg, 1973 y Mate, 1975). Aunque no hay evidencia del rastreo de machos que se reproducen en Baja California, es probable que también migren hacia zonas altamente productivas en el norte, en el sur y centro de California. Una migración de machos adultos de *Zalophus* de Baja California podría explicar el pico invernal de machos que se observa en algunas de las Islas del Canal de California (Odell, 1975). Con base en este marco teórico y lo que se conoce acerca del gradiente latitudinal decreciente (de sur a norte) para ambos isótopos (Burton y Koch, 1999; Aurioles *et al.*, 2006), se deberían esperar valores más bajos de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en machos adultos de lobo marino, respecto a las hembras. Sin embargo ocurre de modo inverso, lo cual podría relacionarse, -independientemente de que estos machos adultos si estén realizando desplazamientos migratorios hacia el norte-, a diferencias en la dieta o nivel trófico, donde los machos adultos se alimentan de presas ubicadas en una posición trófica más elevada o bien de mayor talla, generándose un enriquecimiento isotópico (^{15}N y ^{13}C) más alto (Hobson *et al.*, 1997; Mendes *et al.*, 2006) si se compara con el de las hembras, independientemente de que en latitudes altas, donde se alimentan los machos, la base de la red trópica (MOP) presente valores más bajos de ambos isótopos (Hobson *et al.*, 1997; Altabet *et al.*, 1999; Takai *et al.*, 2000; Aurioles *et al.*, 2006), lo cual si resulta significativo cuando se comparan grupos con hábitos similares, por ejemplo focas de puerto,

Phoca vitulina, de alimentación costera a distintas latitudes (colágeno óseo- Burton y Koch, 1999) o crías de elefante marino, *Mirounga angustirostris* (pelo- información materna), también de distintas latitudes (Aurioles *et al.*, 2006).

El desarrollo de una mayor masa corporal en los machos adultos podría resultar en diferencias en los requerimientos de energía absoluta entre sexos – incrementando la posibilidad de presentar dietas distintas-, como se ha observado en el elefante marino del Norte, *Mirounga angustirostris* (Le Boeuf *et al.*, 1993), que presenta una masa corporal en machos que es 1.5-10 veces mayor en hembras (Deutsch *et al.*, 1994; Boyd *et al.*, 1994). En un estudio previo de Curiel (2008) estimó un nivel trófico de 4.7 para machos adultos y subadultos de lobo marino de Isla Magdalena (área descanso a 70 km Santa Margarita), mientras que Bautista (2002) calculó un nivel de 3.5 dentro del área reproductiva de Santa Margarita, el cual corresponde mayoritariamente a hembras adultas y juveniles.

Un factor adicional que puede estar enriqueciendo los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en machos adultos son sus buceos más profundos los de las hembras (Weise y Costa, 2007), alimentándose sobre el bentos donde la señal para ambos isótopos es más alta (Clementz y Koch, 2001; Lewis *et al.*, 2006; Newsome *et al.*, 2007).

Variación isotópica dentro de las categorías de sexo y edad

En general se observó un rango más amplio de valores en $\delta^{15}\text{N}$, en comparación con el $\delta^{13}\text{C}$. Esto puede deberse al papel más sensible que tiene el $\delta^{15}\text{N}$ para detectar cambios en el nivel trófico, donde su incremento por nivel trófico es de 3-5‰ (Michener y Schell, 1994), mientras que para el $\delta^{13}\text{C}$ es apenas de 0.5-1‰ por nivel trófico y que resulta ser un mejor indicador del hábitat que utilizan los consumidores (Hobson *et al.*, 1997, Newsome *et al.*, en prensa). Con base en estas diferencias en el fraccionamiento para ambos isótopos, es razonable encontrar una mayor gama de valores de $\delta^{15}\text{N}$ (14-20.9‰) que para el $\delta^{13}\text{C}$ (-10-13.9‰).

La variedad de valores para $\delta^{15}\text{N}$ dentro de una misma categoría de sexo/edad probablemente no se deba a diferencias en la talla corporal, sino tal vez a la diferenciación en los hábitos alimentarios o repartición del nicho alimentario en la

población (Van Valen, 1965; Bolnick *et al.*, 2003). La categoría de las hembras adultas es un grupo interesante, ya que este es el más abundante dentro de cualquier colonia de *Zalophus californianus* durante todo el año, especialmente en verano que alcanza alrededor de un 60% de la población total (Hernández-Camacho *et al.*, 2008), siendo un buen caso para discutir en términos de interacciones dentro del grupo. Las hembras adultas y en especial aquellas que están amamantando, están restringidas a alimentarse en el área circundante al sitio de reproducción (promedio de un radio de 30 km) durante la mayor parte del año, ya que el cuidado materno implica permanencias frecuentes en tierra para alimentar a las crías, en alternancia con viajes de alimentación de pocos días (García-Aguilar y Aurióles, 2003; Kuhn *et al.*, 2004; García-Rodríguez y Aurióles, 2004; Porras-Peters *et al.*, 2008; Hernández-Camacho *et al.*, 2008). La abundancia relativa mayor de las hembras adultas dentro de la colonia, su alta demanda energética, derivada de la lactancia, y por consecuencia su limitada dispersión, son las razones potenciales para que se genere una fuerte filopatria y una elevada competencia intra-sexual. La competencia entre individuos con un mismo fenotipo, con capacidades fisiológicas y de dispersión similares (Kuhn *et al.*, 2006), puede producir un forzamiento hacia la diversificación de estrategias alimentarias (Estes *et al.*, 2003).

También se observaron distintos intervalos de valores isotópicos en machos adultos y juveniles, lo que podría ser efecto del mismo fenómeno. Para los machos se conoce una elevada capacidad de dispersión, tanto vertical como horizontal (Weise y Costa, 2007). Esta versatilidad de conductas de alimentación puede originar una gama amplia de estrategias alimentarias, como se ha reportado para machos de elefante marino del Sur, donde también se reporta una alta variabilidad del $\delta^{15}\text{N}$ (Lewis *et al.*, 2006).

Por otro lado los juveniles también exponen una conducta alimentaria diversa, producto de dos factores: 1) La lactancia (^{15}N - enriquecida) en juveniles de *Zalophus* se puede extender hasta el segundo y en ocasiones el tercer año de vida (Newsome *et al.*, 2006). 2) La poca experiencia en otáridos juveniles que puede generar un espectro alimenticio muy amplio de tipo exploratorio, antes de fijarse los hábitos más definidos de los adultos. Esto puede entonces generar una gama amplia de señales

isotópicas (Kurler y Worthy, 2001). Las distintas conductas alimenticias en la etapa juvenil de estas especies, puede significar un mayor éxito adaptativo hacia la independencia nutricional (Eberhardt y Siniff, 1977).

Aunque el análisis de isótopos estables no provee información acerca de la identidad taxonómica de las presas, la alta variabilidad del $\delta^{15}\text{N}$ dentro de los diferentes grupos de sexo/edad, parece sugerir una diversificación en la dieta (Post, 2002; Lewis *et al.*, 2006; Porras-Peters *et al.*, 2008; Newsome *et al.*, en prensa). Esta interpretación es apoyada por otros estudios que se han llevado a cabo en *Zalophus californianus*, basados en aproximaciones como la identificación de estructuras duras en excretas (García-Rodríguez y Auriolés, 2004), el análisis de ácidos grasos (Cupa-Cedillo, 2007) y de isótopos estables de N y C en pelo de lobos marinos del Golfo de California (Porras-Peters *et al.*, 2008). Este tipo de estudios permite concluir que la diversificación alimentaria dentro de un grupo de individuos con las mismas características fenotípicas, favorece a los especialistas sobre los generalistas, en una población donde los primeros son capaces de coexistir (Estes *et al.*, 2003). Este fenómeno es aplicable al lobo marino de California, donde los individuos deben extender sus opciones de alimentación, generando estrategias especializadas como las que se reportan en estudios conducidos en el lobo marino de Galápagos, *Zalophus wollebaeki* (Villegas-Amtmann *et al.*, 2008), en donde esta conducta resulta ser una adaptación para reducir la competencia por recursos.

CAPÍTULO 2

PATRONES LATITUDINALES DE LA CONDUCTA ALIMENTARIA DENTRO DEL GÉNERO *Zalophus*, EN TÉRMINOS DE LA REGIÓN, DIFERENCIAS INTER-SEXUALES Y EL CUIDADO MATERNO

2.1 INTRODUCCIÓN

Influencia del área geográfica sobre los valores isotópicos

En este estudio se analizan poblaciones del género *Zalophus* en distintos puntos geográficos de su distribución, que van desde el Golfo de California hasta las Islas Galápagos. Estos ecosistemas cuentan con propiedades oceanográficas distintas desde la base de la red trófica, en términos de productividad primaria y la relación de esta con la producción regenerada. Estas diferencias pueden generar variaciones de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ que parten desde el inicio de las tramas tróficas y se reflejan en los depredadores tope, independientemente de su nivel trófico (Burton y Koch, 1999; Takai *et al.*, 2000; Aurióles *et al.*, 2006; Aurióles *et al.*, en prensa).

La señal isotópica de los consumidores marinos guarda relación con su alimento y con su ambiente de alimentación. Takai *et al.* (2000) reporta valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en calamares de distintas especies con una variabilidad muy alta, que fue función de las zonas oceanográficas que se analizaron. Por otro lado estudios en el lobo marino han generado fuerte evidencia de la influencia de la base de la red trófica, al comparar valores isotópicos de poblaciones de *Zalophus* del Golfo de California, México con el de las Islas Galápagos, Ecuador (Aurióles *et al.*, en prensa). Estudios en pinnípedos como el elefante marino del Norte también indicaron una fuerte influencia latitudinal sobre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de poblaciones en Año Nuevo, Cal. e Islas San Benito en Baja California (Aurióles *et al.*, 2006).

Existe una fuerte relación entre los valores isotópicos de la materia orgánica particulada (MOP) y del fitoplancton con la latitud (Goericke and Fry, 1994), de modo particular el Océano Pacífico Este (Gruber y Sarmiento, 1997; Altabet *et al.*, 1999; Voss *et al.*, 2001). Datos generados a partir de trampas de sedimento y de núcleos

de sedimento superficial hicieron concluir que se presenta un incremento de 1‰ en $\delta^{13}\text{C}_{\text{MOP}}$ por cada $\sim 5^\circ$ de decremento en la latitud y 1‰ de incremento en $\delta^{15}\text{N}_{\text{MOP}}$ por cada $\sim 4^\circ$ de decremento en la latitud (Aurioles *et al.*, 2006). La reducción en $\delta^{13}\text{C}$ en altas latitudes tiene que ver con las temperaturas bajas, las cuales disminuyen la tasa de fijación del isótopo estable de carbono y aumentan la solubilidad de CO_2 , incrementando su concentración en el medio. El CO_2 se encuentra enriquecido en ^{12}C , reduciendo la razón de $\delta^{13}\text{C}$ (Goericke y Fry, 1994; Michener y Schell, 1994; Schell *et al.*, 1998). Los altos valores de $\delta^{15}\text{N}$ en latitudes bajas pueden llegar a estar relacionadas con la presencia de zonas de desnitrificación, que están fuertemente ligadas a la capa mínima de oxígeno, donde los altos niveles de producción regenerada reducen una gran cantidad de nitratos, aumentando los valores de $\delta^{15}\text{N}$ (Wada y Hattori, 1991; Altabet *et al.*, 1995; 2001; Takai *et al.*, 2000), los cuales son eventualmente incorporados a la zona fótica. Esto provoca que la base de la red trófica asociada a estas regiones parta con valores elevados en $\delta^{15}\text{N}$.

Muchos de estos estudios sugieren que es recomendable entender la influencia geográfica sobre los organismos que se analizan, antes de asociar una posición trófica con la información isotópica.

Diferencias alimentarias inter-sexuales dentro del género *Zalophus*

Es común que se presenten diferencias alimentarias entre machos y hembras dentro de una especie sexualmente dimórfica, lo cual se asocia al sistema de apareamiento poligínico, donde los machos presentan una intensa competencia intrasexual para fecundar el mayor número de hembras posible (Stirling, 1975), lo que ha generado la tendencia evolutiva de alcanzar mayores tallas en los machos (Peterson y Bartholomew, 1967). La diferencia en las tasas de crecimiento y las tallas distintas entre sexos de *Zalophus californianus*, producen una mayor demanda de alimento en los machos. Otro ejemplo es el elefante marino del Norte, cuyo dimorfismo sexual es el más extremo entre los pinnípedos y donde los machos requieren 2-3 veces más energía que las hembras (Le Boeuf *et al.*, 1993).

Uno de los productos de la evolución de las conductas asociadas al dimorfismo sexual en pinnípedos es el de la segregación alimentaria (Kenyon, 1969; Bowers y Smith, 1979, Le Boeuf *et al.*, 2000), que consiste en la separación de las áreas de reproducción y las de alimentación, especialmente por parte de los machos.

Diferentes hipótesis se han generado para explicar este mecanismo en especies de ungulados dimórficos (Main *et al.*, 1996; Ruckstuhl y Neuhaus, 2000; Bowyer y Kie, 2004):

1) *La hipótesis de la “selección alimentaria”* se enfoca en las diferencias alométricas entre sexos, las cuales originan requerimientos diferenciales y por ende dietas óptimas distintas. -Esta hipótesis es una de las más aceptadas para pinnípedos dimórficos, en especial cuando se analizan casos extremos como el elefante marino del Norte, *Mirounga angustirostris* que presenta una masa corporal 1.5-10 veces mayor que las hembras adultas (Deutsch *et al.*, 1994).

2) *La hipótesis del “riesgo por depredación”* asume que las hembras están en mayor riesgo de ser depredadas debidas al cuidado materno/periodos largo en tierra. Por otro lado los machos, al ser menos vulnerables por depredación, pueden invertir de un mejor modo la energía de los recursos para el crecimiento y el desarrollo de estrategias de competencia contra otros machos. –Dado que la depredación de hembras adultas de otáridos es prácticamente nula en tierra, donde se lleva acabo el cuidado materno (Boness y Bowen, 1996), esta hipótesis se descarta para ese grupo-.

3) *Diferencias conductuales entre sexos* puede llevar a una segregación social dentro de las especies dimórficas. –Para pinnípedos dimórficos esta hipótesis puede aceptarse ya que el ritmo de actividad entre machos y hembras durante el periodo reproductivo es distinto, acentuando en este sentido la fuerte competencia entre machos adultos y la casi nula alimentación durante su conducta territorial, seguida de la migración alimentaria-.

4) *La hipótesis del “Factor social”* se centra en la idea de que las causas del éxito reproductivo en machos de especies poligínicas originan de modo paralelo conductas sexo-específicas, relacionándose esto con la segregación social (Bon y Campan, 1996).

Algunas de estas hipótesis son asociables al lobo marino del género *Zalophus*, donde una de sus propiedades principales dentro de este tema es el marcado dimorfismo sexual, donde los machos adultos llegan a presentar una masa corporal 450% mayor que las hembras adultas (Orr *et al.*, 1970; King, 1983). Estas diferencias fenotípicas tienen un efecto importante en los hábitos alimentarios de ambos sexos, ya que debido al gran tamaño de los machos adultos, son capaces de migrar hacia áreas de alimentación lejanas cuando termina el periodo reproductivo (Bigg, 1973; Mate, 1975; Auriolles *et al.*, 1983), mientras que las hembras deben restringir sus hábitos alimentarios a recursos propios de la región donde dieron a luz, alternando sus viajes de caza con el cuidado materno por lo menos por un año, momento en el que se presenta el parto de una nueva cría (García-Aguilar y Auriolles, 2003; Hernández-Camacho *et al.*, 2008). Esta conducta de segregación se ha reportado, por los autores ya mencionados para colonias en California, mas no de Baja California, sin embargo un escenario similar podría explicarse resultado de del pico invernal de machos observado en algunas Islas de California (Odell, 1975).

Por su parte se sabe que el lobo marino de Galápagos, *Zalophus wolfebaeki*, no migra fuera del archipiélago, por lo que presentan poca variación en el total de la población a lo largo del año (Trillmich, 1979).

Debido a la evidente diferencia de talla corporal, que puede resultar en diferencias en la capacidad de buceo y de dispersión entre machos y hembras de *Zalophus*, una de las metas de este Capítulo 2 es determinar las posibles diferencias isotópicas entre sexos con base las firmas isotópicas del colágeno dental. Estas diferencias pudieran ser interpretadas en términos de dietas distintas entre sexos, explorando diferentes poblaciones y latitudes o regiones con características ambientales particulares.

Cuidado materno

La lactancia es uno de los componentes principales dentro de la reproducción de los mamíferos (Clutton-Brock, 1991). La producción de leche por parte de las hembras es la actividad más costosa en términos de gasto energético, lo que genera una intensa presión a costo de supervivencia y reproducción futuras (Trivers, 1972; Millar, 1977). En pinnípedos no existe un cuidado paterno y el materno termina con el destete (Boness y Bowen, 1996).

La lactancia dentro del Suborden Pinnipedia se asocia a la separación entre un ambiente de tierra o hielo donde se da a luz y un ambiente marino donde se consigue el alimento con el que se genera la leche de las madres (Bonner, 1984). La evolución de la conducta de cuidado materno en pinnípedos está determinada por factores como: 1) El ambiente, donde por ejemplo, la inestabilidad del hielo marino ha inclinado la selección hacia lactancias breves (Stirling, 1975) y las temperaturas más frías y la estacionalidad marcada, que promueven la selección hacia un mayor contenido de grasa en la leche (Jenness y Sloan, 1970).

2) El hábitat de apareamiento, en conjunción con el hábitat de crianza, se ha vinculado con la variabilidad en términos de cuidado materno (Caudron, 1997; Van Parijjs, 2003). En algunas especies de focas que habitan cerca de los polos se observan casos que ejemplifican este factor, en donde el cuidado materno se lleva a cabo sobre fragmentos de hielo que suelen ser inestables, incrementando la necesidad de alcanzar el destete rápidamente (en días). Por otro lado especies templadas que llevan a cabo la conducta materna en islas, no se genera tanta presión por terminar el cuidado materno rápidamente (hasta 2-3 años de duración), entre otras razones por la ausencia de depredadores (Bonner, 1984; Boness y Bowen, 1996).

3) Depredación por consumidores terrestres que utilizan las placas de hielo como plataformas para llegar a las focas en el hemisferio norte, ha generado la presión evolutiva de reducir el tiempo de las lactancias y así reducir el riesgo de depredación en especial sobre juveniles (Stirling, 1983).

La lactancia en pinnípedos engloba varias características como; 1) duración de la lactancia, 2) tamaño corporal materno y 3) que la inversión energética ocurre solo a través de la provisión de leche. Estas características varían entre las distintas familias de los pinnípedos (Otaridae, Phocidae, Odobenidae) donde se presentan tres modos conductuales en este grupo de mamíferos marinos (Boness y Bowen, 1996; Lydersen y Kovacs, 1999):

Ciclo alimentario. Esta estrategia se presenta en otáridos (lobos marinos y lobos de pelo fino) y consiste en una lactancia prolongada (meses-años) que tiene la siguiente descripción: Cuando nacen las crías se presenta un breve periodo perinatal o de ayuno de las hembras (~5 días), seguido de una alternancia entre periodos de amamantamiento y periodos de alimentación de la madre en el mar cuya duración es variable entre especies. La alternancia entre ambos periodos se mantiene a lo largo de toda la lactancia.

Ayuno. Esta se presenta en prácticamente todas las especies de la familia Phocidae (focas) y consiste en un ayuno por parte de las madres durante todo el periodo de lactancia, (generalmente de días o semanas), seguido de un largo y continuo periodo de alimentación.

Cuidado acuático. Solo se presenta en Odobénidos (morsas) y presenta la peculiaridad de que el amamantamiento puede llevarse a cabo en el mar, durante un periodo de lactancia largo (2-3 años).

En el caso de los otáridos, que emplean la estrategia “Ciclo alimentario”, el periodo de lactancia se relaciona con la disponibilidad de recursos en el medio, ya que esta rige el tiempo que las madres deberán invertir en la búsqueda, captura de presas y su transferencia de energía hacia las crías (Gentry Kooyman, 1986; Ferguson, 2006).

Tradicionalmente se reporta un tiempo de lactancia para *Zalophus californianus* de un año (García-Aguilar y Aurióles, 2003), mientras que para *Zalophus wollebaeki* se ha reportado un tiempo quizás mayor a los 2-3 años, momento en que las crías se independizan totalmente (Trillmich, 1986; Heath, 2002). Este trabajo pretende utilizar el análisis de isótopos estables de N y C en capas anuales de crecimiento en dientes, para generar perfiles de la vida temprana de los

individuos y rastrear la duración de la lactancia en dos especies del género *Zalophus*, y a lo largo de la distribución de *Zalophus californianus*, con el fin de probar la hipótesis que sugiere que la lactancia será mayor en especies que habitan latitudes bajas donde la disponibilidad de alimento es más larga a lo largo del año (Gentry y Kooyman, 1986).

2.2 METODOLOGÍA

Influencia del área geográfica sobre los valores isotópicos

Del mismo modo que se extrajeron las diferentes fases de sexo y edad (revisar Método del Capítulo I), para este objetivo dentro de este capítulo se extrajo de cada individuo hembra, su fase adulta. La razón por la que se usó solo esta categoría es porque estos individuos presentan hábitos alimentarios más restringidos entre todas las categorías, ya que estas están restringidas en tiempo y espacio (Kuhn *et al.*, 2004) debido al cuidado materno que ejercen por lo menos por un año, momento en el que nace una nueva cría (García-Aguilar y Auriolés, 2003), razón por la cual también presentan una fuerte fidelidad al sitio (Hernández-Camacho *et al.*, 2008). Esta restricción de la que se habla genera hábitos alimentarios con base en recursos locales o regionales (Kuhn *et al.*, 2004; García-Rodríguez y Auriolés, 2004; Porras-Peters *et al.*, 2008).

Diferencias alimentarias inter-sexuales dentro del género Zalophus

Se extrajo la fase adulta de todos los individuos, tanto de machos como de adultos. Se llevó a cabo una comparación por separado de cada región de *Zalophus californianus* (Isla Santa Margarita, San Benito, Golfo de California norte, centro y sur), además de incluir a *Zalophus wolfebaeki* de las Islas Galápagos.

Cuidado materno

Se generaron perfiles ontogénicos de todos los individuos que formaron parte del trabajo. Cada diente correspondió a un perfil y cada una de sus capas de dentina fue representada por valores anuales de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$, de modo que cada perfil contó con un número de valores igual al número de años que ese individuo vivió (Klevezal, 1996).

El objetivo fue determinar el momento de destete de los individuos, reflejado por valores altos de $\delta^{15}\text{N}$ durante la fase de lactancia (Newsome *et al.*, 2006). Debido a que el $\delta^{13}\text{C}$ no generó un reflejo tan constante a lo largo de estos perfiles ontogénicos no se utilizó como el indicador más fidedigno.

Para definir la duración de la lactancia se generó para cada una de las cuatro regiones (1. Isla Santa Margarita, 2. San Benito, 3. Golfo de California norte, centro y sur, 4. Islas Galápagos) un gráfico que por un lado mostró el valor promedio \pm desviación estándar de todas las crías de esa población (“fase hija”) y por otro el valor promedio \pm desviación estándar de todas las hembras adultas (“fase madre”). La extensión de la lactancia se da posterior al primer año de vida, cuando inicia la fase como juvenil (Aurioles, 1988; Newsome *et al.*, 2006). Partiendo de la premisa de que la leche presenta un enriquecimiento en ^{15}N , alcanzando su valor máximo durante el primer año, se tomó el segundo valor anual (juvenil) de $\delta^{15}\text{N}$. Si este se encontraba entre el valor de crías y el valor de madres se asumía que seguía bajo el efecto isotópico de la leche materna; haciendo el mismo ejercicio con el tercer valor y así de modo sucesivo hasta que éste se encontrara al nivel del valor de las hembras adultas o por debajo de ellas, cuando el destete es evidente y firma isotópica es más baja, producto del consumo de presas (Hobson y Sease, 1998; Newsome *et al.*, 2006; Porras-Peters *et al.*, 2008).

Comparación entre crías de lobo marino de distinto sexo con relación a la inversión materna

Partiendo del mismo conocimiento que en el apartado anterior, donde para el lobo marino se considera una extensión de la lactancia a partir del primero año, se tomó el segundo valor anual de $\delta^{15}\text{N}$ para todos los individuos, comparando ambos sexos. Una mayor concentración de este isótopo extendida en el tiempo en alguno de los dos sexos, denotaría una lactancia más larga.

Análisis de los datos

Todas las comparaciones isotópicas ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) entre categorías de los lobos marinos, dentro de los dos apartados anteriores se llevaron a cabo con el programa Statistica (v7.0). Se utilizaron análisis de varianza (ANOVA) con pruebas de Tukey-HSD *post hoc* correspondientes, para determinar diferencias ($\alpha = 0.05$).

2.3 RESULTADOS

Influencia del área geográfica sobre los valores isotópicos

Se observan diferencias isotópicas de nitrógeno y carbono entre las hembras adultas de las distintas poblaciones o regiones (Fig. 9) (ANOVA, $p < 0.05$).

La localidad que presentó los valores más altos de $\delta^{15}\text{N}$ (ANOVA, $p < 0.05$) fueron los correspondientes al Golfo de California ($20.7 \pm 0.9\text{‰}$), seguidos por los valores estimados para las poblaciones ubicadas en la costa occidental de Baja California, San Benito e Isla Santa Margarita (17.3 ± 1.2 y $18.0 \pm 1.1\text{‰}$ respectivamente). El ecosistema que presentó los valores más bajos de $\delta^{15}\text{N}$ fueron las Islas Galápagos ($11.8 \pm 2.1\text{‰}$).

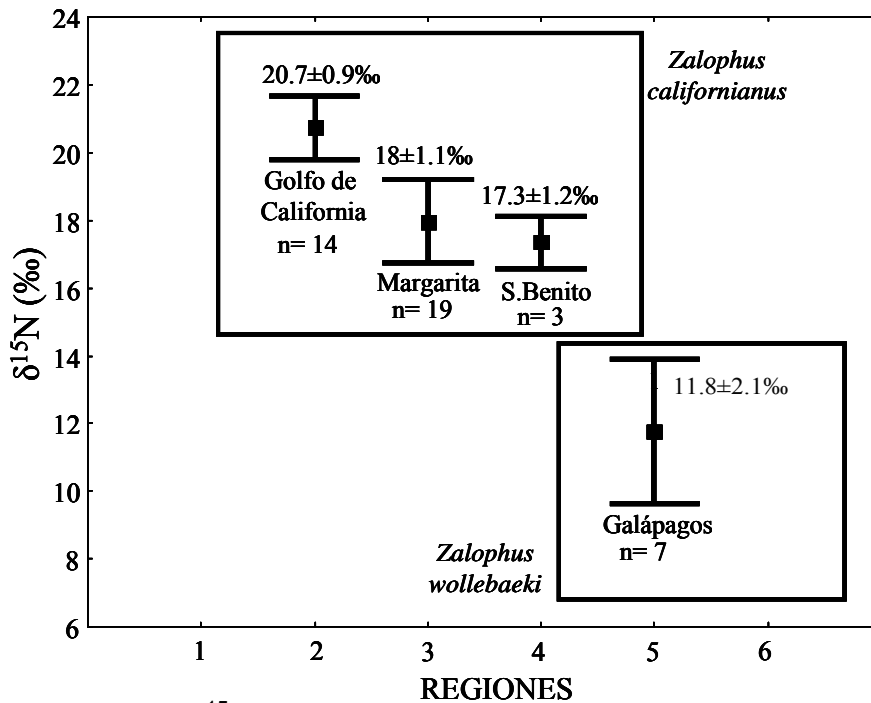


Figura 9. Valores $\delta^{15}\text{N}$ (promedio \pm desviación estándar) para *Zalophus californianus* (Isla Santa Margarita, San Benito y Golfo de California) y *Zalophus wolfebaeki* (Galápagos). Los valores corresponden a las hembras adultas, altamente filopátricas de la región.

En el caso del $\delta^{13}\text{C}$ se observaron valores similares entre el Golfo de California e Isla Margarita ($-12.24 \pm 0.54\text{‰}$ y $-12.3 \pm 0.76\text{‰}$). Por otro lado San Benito al igual que la población de Galápagos mostraron valores significativamente más negativos que las dos primeras (ANOVA; $p > 0.05$). En la Fig. 10 se señalan solo los valores de $\delta^{13}\text{C}$ para la serie 1970-1984 de Isla Santa Margarita. La serie más reciente, 1993-2004 ($-13.7 \pm 0.5\text{‰}$), se analiza más detalladamente en el último capítulo del trabajo.

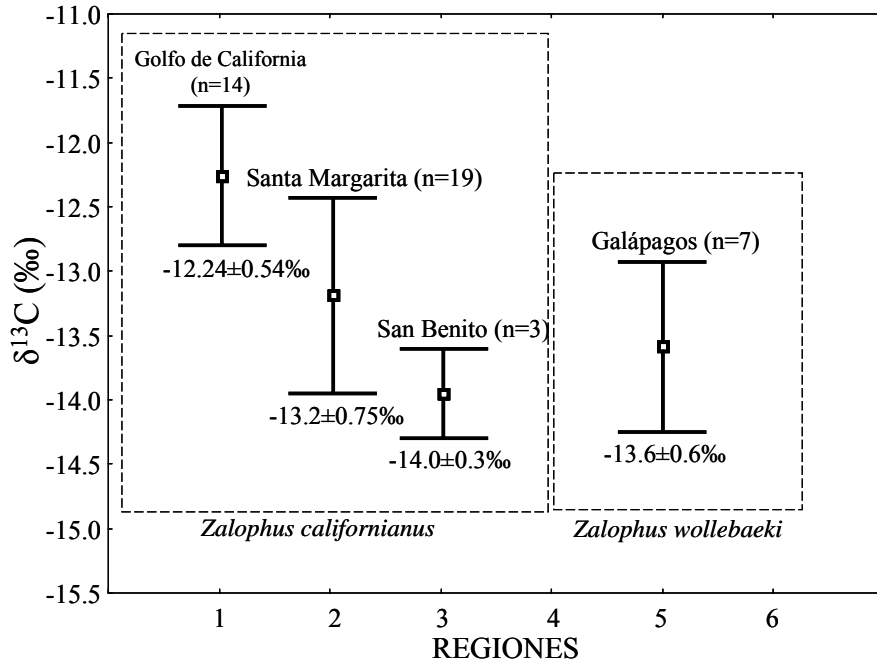


Figura 10. Valores $\delta^{13}\text{C}$ (promedio \pm desviación estándar) para *Zalophus californianus* (Isla Santa Margarita, San Benito y Golfo de California) y *Zalophus wollebaeki* (Galápagos). Los valores corresponden a las hembras adultas de estas especies, altamente filopátricas de la región.

Diferencias alimentarias inter-sexuales dentro del género Zalophus

En la Tabla 6 se presenta la comparación isotópica ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) entre machos adultos y hembras adultas a lo largo de los sitios de muestreo. Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en machos siempre fueron más altos (ANOVA, $p < 0.05$; excepto para Galápagos) que para hembras en todos los casos. Lo más sobresaliente se relaciona con el $\delta^{13}\text{C}$. En la serie 1970-1984 de Isla Santa Margarita se presentaron diferencias estadísticas entre sexos (ANOVA, $p < 0.05$), al igual que para el sur del Golfo de California (representado por Los Islotes). Sin embargo en la zona central/norte del Golfo de California y para el caso de Islas Galápagos no se observaron estas diferencias (ANOVA $p > 0.05$).

Tabla 6. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en colágeno dental en hembras y machos adultos de *Zalophus californianus* de Isla Santa Margarita, 3 regiones del Golfo de California; y *Zalophus wolfebaeki* de las Islas Galápagos. Los valores subrayados indican diferencias estadísticas entre sexos para esa región (ANOVA, $p < 0.05$).

Región	Hembras adultas		Machos adultos	
	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
Isla Santa Margarita	<u>18.0</u>	<u>-13.1</u>	<u>19.1</u>	<u>-12.0</u>
Golfo de California, centro y norte	<u>21.0</u>	-12.1	<u>22.3</u>	-12.3
Golfo de California, sur	<u>20.4</u>	<u>-12.5</u>	<u>21.3</u>	<u>-10.6</u>
Islas Galápagos	11.8	-13.6	12.1	-13.9

Cuidado materno (duración de la lactancia)

En la Fig. 11 se muestran los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las crías y de hembras adultas correspondientes al lobo marino de California de Isla Santa Margarita, San Benito, Golfo de California (norte, centro y sur) y al lobo marino de Galápagos.

El valor entre crías y hembras adultas corresponde al fraccionamiento isotópico que fue variable entre regiones: Santa Margarita: 2.0‰; San Benito: 1.7‰; Golfo de California: norte 2.1‰, centro 1.4‰, sur 1.1‰; Galápagos: 2.2‰, arrojando un promedio de 1.73‰ para el género *Zalophus*.

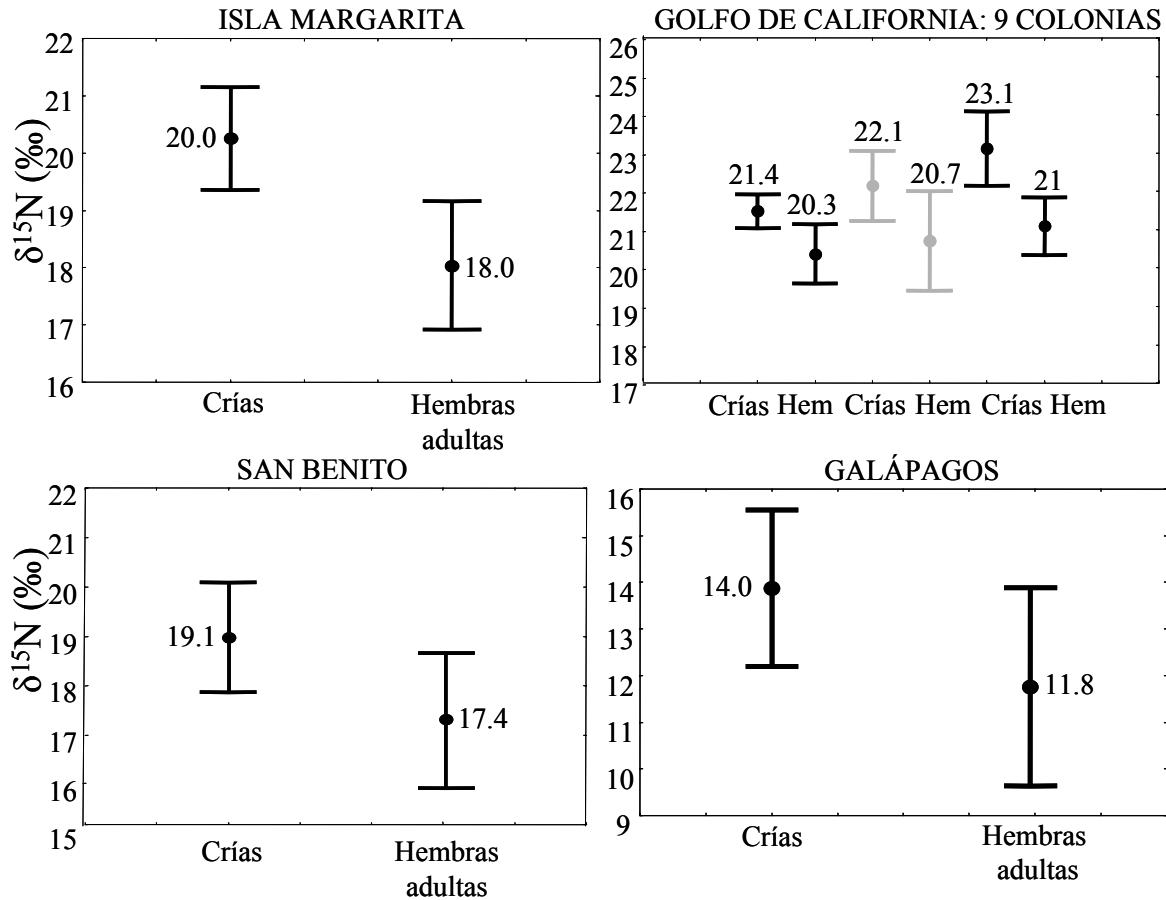


Figura 11. Valores de fraccionamiento isotópico ($\delta^{15}\text{N}$) entre la fase cría y la fase de hembra adulta correspondiente a *Zalophus californianus* y *Zalophus wolfebaeki*. En la gráfica que corresponde al Golfo de California, los primeros dos grupos corresponden a la parte sur del golfo (Los Islotes), seguidos de la parte centro (San Pedro Nolasco, El Rasito, San Pedro Mártir y San Esteban) y de la parte norte (Granito, San Jorge e Isla Lobos).

En la Fig. 12 se muestran los valores isotópicos indicativos de lactancia a lo largo de los primeros años de vida de los animales para las distintas regiones. Sobresale el grupo de los lobos marinos de Galápagos, *Zalophus wolfebaeki*, donde alrededor del 61% de los individuos muestreados mostró evidencia isotópica de una lactancia mayor a un año y extendiéndose en algunos casos hasta 4 años. Dentro de la especie de lobo marino de California, *Zalophus californianus*, Isla Santa Margarita tuvo un 44% de casos mas allá de un año de edad, San Benito y el Golfo de

California 40%. En este ultimo caso y debido al mayor numero de localidades dentro de esta región, se separaron los datos entre en sub-regiones donde se presentaron diferencias en la proporción de destetes; sur 20%; centro 33% y norte 54% Fig. 13).

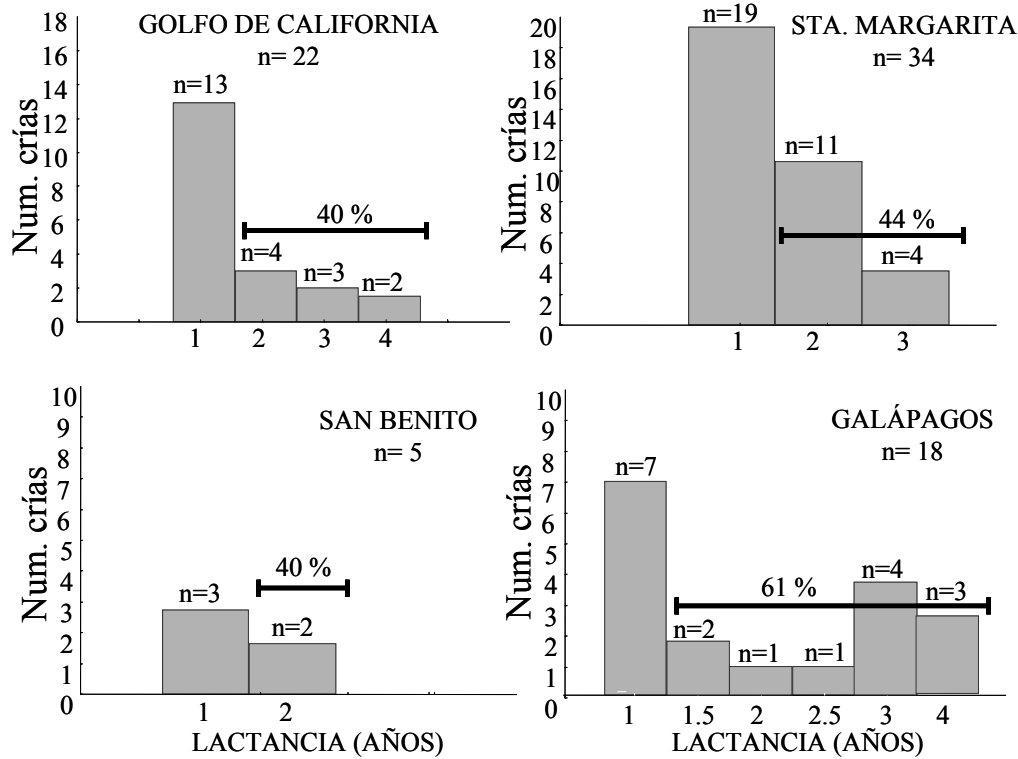


Figura 12. Duración de la lactancia en el lobo marino de California, *Zalophus californianus*, en Isla Sta. Margarita, San Benito y el Golfo de California; así como en el lobo marino de Galápagos, *Zalophus wollebaeki* de las Islas Galápagos.

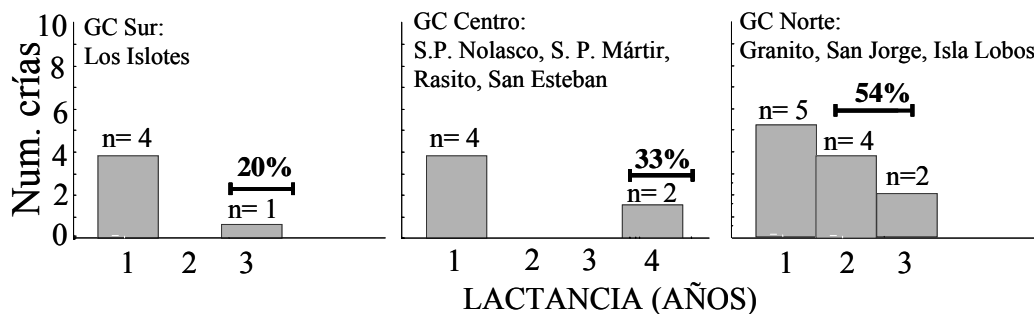


Figura 13. Duración de la lactancia en el lobo marino de California, *Zalophus californianus*, dentro del Golfo de California (8 colonias).

Inversión materna hacia crías de diferente sexo

En la Fig. 14 se presentan los datos (promedio \pm desviación estándar) de $\delta^{15}\text{N}$ correspondientes a la segunda línea de crecimiento (segundo valor anual) dentro de la ontogenia o primera como juvenil (en donde se presenta una extensión de la lactancia) pertenecientes a todos los individuos de Isla Santa Margarita, San Benito, Golfo de California y Galápagos.

Para ninguno de los casos se observaron diferencias estadísticas entre juveniles machos y juveniles hembras (ANOVA, $p > 0.05$). Sin embargo siempre se presentó un valor promedio ligeramente más alto para los machos. De modo detallado estas diferencias fueron de 0.03 para Santa Margarita, 0.35 para San Benito, 0.9 para el Golfo de California y 1.1‰ para las Islas Galápagos.

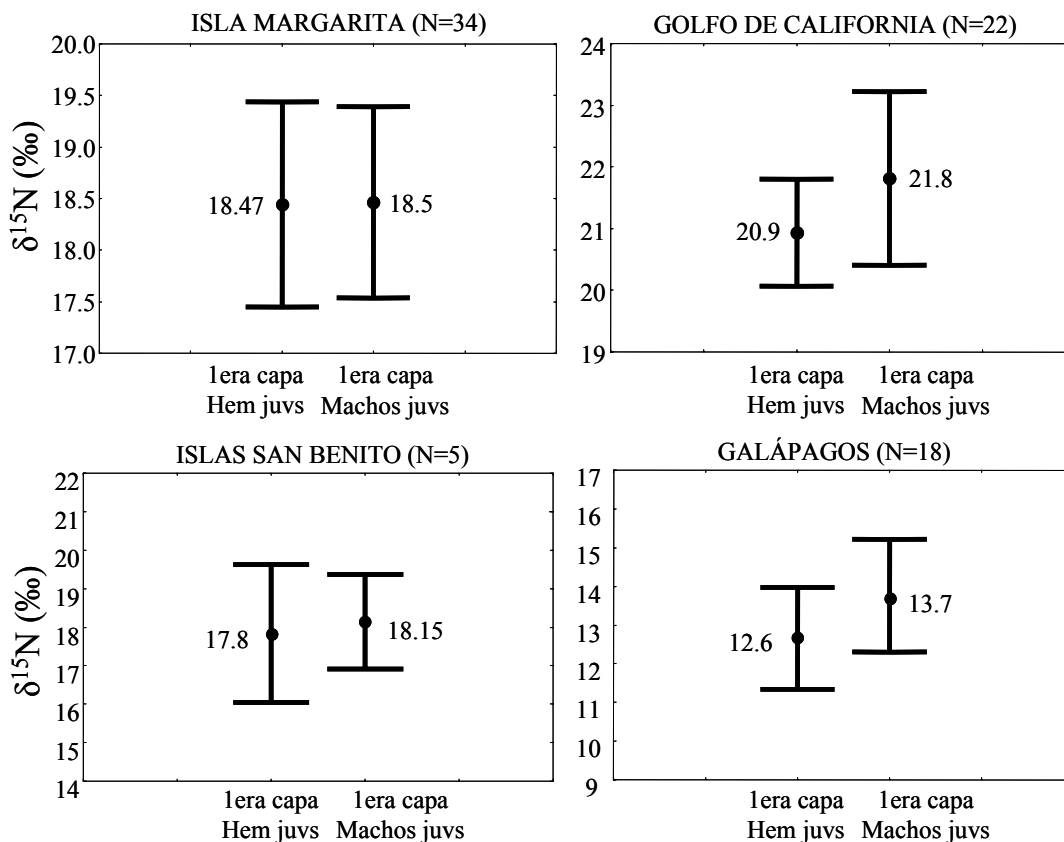


Figura 14. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ de la segunda capa anual de dentina, correspondiente al primer año como juvenil de hembras y machos de lobo marino de California y de Galápagos.

2.4 DISCUSIÓN

Influencia del área geográfica sobre los valores isotópicos

Las variaciones de $\delta^{15}\text{N}$ que se encontraron entre las hembras adultas de las diferentes regiones esta influenciada por los valores que existen a nivel de la base de la red trófica, más que a diferencias de nivel trófico entre los individuos de las distintas regiones (Auriol *et al.*, en prensa). Esto se debe a que las diferencias en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ a nivel del sedimento (MOP) se reflejan en los siguientes niveles tróficos, con su respectivo enriquecimiento, hasta llegar a los depredadores tope (Minagawa y Wada, 1984; Rau *et al.*, 1992; Kelly, 2000). En esta línea existen distintos trabajos que reportan valores basales (MOP) altos para el Golfo de California (hasta 10.5‰) (Altabet *et al.*, 1999), los cuales se vinculan con la presencia de áreas de desnitrificación en el Alto Golfo de California (Aguíñiga-García, 1999) y en el Pacífico mexicano, cerca de la boca del Golfo de California (22°N, 105°O y 15°N 110°O), y cuyas aguas enriquecidas en ^{15}N (producción regenerada como factor importante), son transportadas hacia el Golfo de California por la Corriente Mexicana Occidental (Voss *et al.*, 2001; Beier *et al.*, 2003). En regiones geográficas más afines a Bahía Magdalena que el Golfo de California, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en sedimento son más bajos (~8‰; Altabet *et al.*, 1999), quizás debido a la importante influencia que tiene la corriente de California sobre la región alrededor de Bahía Magdalena (Lluch-Belda *et al.*, 2000), que acarrea propiedades, entre ellas isotópicas, de altas latitudes.

Estas condiciones distintas desde la base de la red trófica se reflejan en los lobos de cada región (20.7±0.9‰ del Golfo de California *versus* 18±1.1‰ de Isla Santa Margarita, Bahía Magdalena).

Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en hembras de lobo marino de las Galápagos, *Zalophus wolfebaeki*, presentaron condiciones oceánicas (distancia entre el archipiélago y la costa de ~950 km), donde la incorporación de $\delta^{15}\text{N}$ a la red trófica es baja (~5.5‰) (Farell *et al.*, 1995). Esta condición oceánica también se reflejó de modo particular

con los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (-13.6‰), que fueron más bajos que los estimados para *Zalophus californianus*, en dos de las tres regiones que se analizaron, propiedad que corresponde a zonas alejadas de la costa (Owens, 1987; France, 1995; Hobson *et al.*, 1997).

Retomando la condición de la base de la red trófica alrededor de las Islas Galápagos, con respecto a sus valores bajos de $\delta^{15}\text{N}$ (Farell *et al.*, 1995; Aurióles *et al.*, en prensa), es posible explicar casi totalmente porqué los lobos de esta zona presentaron los niveles más bajos ($11.7 \pm 2.1\%$) de todo el estudio.

Los resultados en este rubro sugieren que cuando se comparan valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre depredadores del Pacífico Nor-Oriental del mismo nivel trófico, las variaciones que se encuentran son causadas esencialmente por los valores de $\delta^{15}\text{N}$ con los que inicia la red trófica de los ambientes en que habitan; donde a mayor distancia latitudinal entre ecosistemas de esta región, mayores diferencias potenciales entre sus valores isotópicos.

Este tipo de influencia de los valores isotópicos desde la base de la red hasta los depredadores tope se observó también en el elefante marino del Norte, *Mirounga angustirostris* (Aurióles *et al.*, 2006), donde se reportaron valores ($\delta^{15}\text{N}$) de 15-16‰ para individuos de Año Nuevo, Cal., siendo estos más bajos que para sus con-específicos de menor latitud en San Benito, B. C., México, quienes arrojaron valores de 17-18‰.

Otro caso interesante es el trabajo Takai *et al.* (2000) quienes reportan una variación importante en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de calamares pertenecientes a 10 especies, distribuidas en siete áreas oceánicas distintas del mundo. Una muestra de esta variación se dio dentro de la especie *Sthenoteuthis oulaniensis*, cuyos valores oscilaron entre $10 \pm 1.5\%$ en Japón hasta $16.3 \pm 0.6\%$ en Perú.

La confiabilidad en la materia orgánica particulada (MOP)

La base en este trabajo para explicar la variación en $\delta^{15}\text{N}$ entre las hembras adultas del género *Zalophus* (hábitos alimentarios) de las distintas regiones, es la MOP, como ya se señaló en el apartado anterior. Uno de los estudios que se tomó

como base fue el de Altabet *et al.* (1999), quienes analizaron isotópicamente trampas de sedimento colocadas en la Bahía de Monterey, CA (agosto, 1989-noviembre, 1992); la cuenca de San Pedro (a la altura de la frontera entre México y EUA) (enero-julio, 1988); y en el Golfo de California, la Cuenca Carmen (julio, 1990-agosto, 1992) y la de Guaymas (febrero, 1991-marzo, 1996).

Para Monterey y San Pedro se estimaron valores ($\delta^{15}\text{N}$) de 7.1 y 8.5‰, respectivamente. Como resultado de la distancia que hay entre esos sitios y nuestras zonas de estudio en la costa de Baja California y el patrón latitudinal de valores de $\delta^{15}\text{N}$ que se conoce (Aurioles *et al.*, 2006; Aurioles *et al.*, en prensa) se tomó 8‰ de $\delta^{15}\text{N}$ como valor aproximado alrededor de las zonas de San Benito y Santa Margarita. Para el Golfo de California en este estudio asumimos un valor aproximado a las 10.75‰ de $\delta^{15}\text{N}$, partiendo de la referencia de Altabet *et al.* (1999) (10.4-11.1‰). Del mismo modo Farrell *et al.* (1995) reportan distintos valores a partir trampas de sedimento, en distintos puntos del Océano Pacífico ecuatorial. En este estudio se reportan valores de $\delta^{15}\text{N}$ constantes en dos regiones (5 y 6‰), encontrándose las Islas Galápagos en una zona intermedia, por lo cual se tomó como referencia 5.5‰ para este estudio.

Los valores aproximados que se tomaron en cuenta para este estudio probablemente no sean exactos para las regiones donde se encuentran cada una de las colonias de lobos marinos que estudiamos en este trabajo. Los valores reportados por los diferentes estudios (Altabet *et al.*, 1999; Farrell *et al.*, 1995) quizás tampoco reflejen la dinámica intra e inter-anual de la MOP dentro de las distintas regiones. Sin embargo y como resultado de lo que se conoce a través de estos estudios oceanográficos e incluso otros acerca de zonas de desnitrificación conocidas, corrientes marinas asociadas (Voss *et al.*, 2001; Beier, 2003), así como también estudios aplicados a la ecología de pinnípedos y otros organismos (Burton y Koch, 1999; Takai *et al.*, 2000; Aurioles *et al.*, 2006; Aurioles *et al.*, en prensa) podemos asumir que la diferencia de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en de la MOP en la zona eufótica medida en trampas de sedimentos entre las Cuencas Carmen (9.3‰), Cuenca Guaymas (10‰) y la Cuenca Delfín al norte de Ángel de la Guarda (12‰)

equivale a una diferencia de 2.7‰ (Altabet *et al.*, 1999). Datos de Aguiñiga *et al.* (datos no publicados), acerca del seguimiento de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en trampas de sedimentos en Bahía de La Paz, B. C. S. (Cuenca Alfonso), indican que las diferencias máximas estacionales pueden llegar a ser de ~2‰. Sin embargo cuando se miden las diferencias en MOP entre regiones distantes, por ejemplo entre el Golfo de California y la Bahía de Monterey en California la diferencia va desde 2.9 a 4.9‰ (según con cual cuenca del golfo se compare). Así mismo cuando se comparan los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP del Golfo con los de las Islas Galápagos (5.5‰), la diferencia fluctúa entre 3.8 y 6.5‰.

Diferencias alimentarias inter-sexuales dentro del género *Zalophus*

Zalophus californianus

Para todas las regiones, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en colágeno dental de machos adultos fueron más altos (~1‰) que para las hembras adultas, denotando posiblemente diferencias en la posición trófica de las presas (por tratarse de especies diferentes o una misma pero de mayor talla para los machos). Sin embargo lo más sobresaliente en este apartado es el hecho de que el único sitio donde se presentaron diferencias inter-sexuales evidentes o estadísticas para $\delta^{13}\text{C}$ fue en Isla Santa Margarita, lo cual podría ser relacionado con la segregación alimentaria entre sexos, que tiene que ver con la migración de los machos adultos hacia áreas distintas de las reproductivas, una vez que termina el verano (Fry, 1939; Bartholomew y Boolootian, 1960; Bigg, 1973; Mate, 1975), hacia el área de California probablemente, explicando el pico invernal de machos que describe Odell (1975). La separación de ambientes en este caso podría estar arrojando distintos valores de $\delta^{13}\text{C}$.

Aunque en la colonia de San Benito también se observaron diferencias estadísticas entre machos y hembras (ambos adultos) el tamaño de muestra, en especial para machos adultos, impidió hacer una evaluación robusta del caso.

En el Golfo de California -centro y norte- no se presentaron diferencias significativas entre machos y hembras adultos ($\delta^{13}\text{C}$), en contraste con lo observado

en el sur, donde si se presentaron diferencias intersexuales. La evidencia isotópica para el centro y el norte del golfo parece apuntar al hecho de que en esta región los machos adultos no abandonan la región después del periodo reproductivo. La presencia de hábitos alimentarios similares entre machos y hembras adultos en estas dos regiones del golfo, en términos del isótopo estable de C en colágeno dental, podría constituirse como una adaptación trascendente a tal grado que al prevalecer a través de múltiples generaciones, ha generando un aislamiento gradual de estas colonias en el golfo, tal y como otros estudios lo han demostrado a partir de análisis genéticos (Schramm *et al.*, en prensa; González-Suárez *et al.*, 2009), en donde estos indican que las colonias de lobos marinos del centro y el norte del Golfo de California presentan información genética distinta a la del sur y el exterior del golfo. Esta evidencia genética respalda la interpretación de nuestros resultados de $\delta^{13}\text{C}$.

En el caso específico del sur del Golfo de California, representado por Los Islotes, se presentan diferencias isotópicas significativas ($\delta^{13}\text{C}$) entre sexos, sugiriendo nuevamente separación geográfica de hábitos alimentarios. Aurióles *et al.* (1983), detectaron una salida masiva de machos adultos después del periodo reproductivo y una llegada de especialmente machos subadultos en el invierno (pico de abundancia en diciembre) que se ha mantenido año con año hasta el presente. Estos desplazamientos en machos son llevados a cabo con el objetivo de alimentarse.

Zalophus wollebaeki

Los lobos marinos de Galápagos tampoco mostraron diferencias intersexuales en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en animales adultos, lo que sugiere que ambos sexos se alimentan en ambientes similares a lo largo del año. Este resultado concuerda con el hecho de que los pinnípedos de las Galápagos (lobo marino de Galápagos, *Zalophus wollebaeki* y lobo fino de Galápagos, *Arctocephalus galapagoensis*) no son migratorios (Trillmich, 1979). En el caso particular de *Z. wollebaeki* se reporta una alta fidelidad al sitio a lo largo del año, la cual es independiente del sexo (Wolf *et al.*, 2007).

La posible explicación en la ausencia de migración en estas especies es también producto de su aislamiento, ya que las Islas Galápagos se encuentran a 950 km del punto más cercano al continente, mientras que las distancias en los viajes de alimentación en *Zalophus wollebaeki* se han estimado entre 30 y 100 km (Villegas-Amtmann *et al.*, 2008), siendo dependientes de fenómenos locales de productividad primaria, los cuales son intensos especialmente en el lado oeste del archipiélago (Palacios, 2002). La ausencia de diferencias significativas en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre hembras y machos adultos, solo se presentó en este lobo marino *Zalophus wollebaeki*, quizás como resultado de una similitud aun más alta de hábitos alimentarios entre sexos (ver Tabla 6).

Cuidado materno

Fraccionamiento isotópico

El primer paso para determinar la extensión de la lactancia en el género *Zalophus*, fue la obtención de los valores de fraccionamiento entre las crías y las hembras adultas. A pesar de la alta variabilidad presente en el Golfo de California (tema discutido en el siguiente apartado), se determinó un valor promedio de 1.7‰ para *Zalophus californianus* (Golfo de California, Santa Margarita y San Benito) y 2.2‰ para *Zalophus wollebaeki* (Galápagos). Estos valores son similares a los reportados en la literatura para el lobo marino de Steller del Mar de Bering/ Golfo de Alaska- 2-3‰ (Hobson y Sease, 1998), el lobo fino del Norte de las Islas Pribilof- 3‰ (Newsome *et al.*, 2006) y para el propio lobo marino de California del Golfo de California- 2.1‰ (Porrás-Peters *et al.*, 2008). Para este último caso se analizó pelo, mientras que para los primeros dos, colágeno dental. Se describe este enriquecimiento entre madres y crías como un resultado de la similitud que hay entre esta relación madre-cría y la que se presenta entre una presa y un depredador, donde este último consume los tejidos de la presa, mientras que en el primer caso la cría consume la leche de la madre (Hobson y Sease, 1998; Newsome *et al.*, 2006). Para el caso específico del colágeno dental de los lobos de Santa Margarita se

estimó un enriquecimiento entre la fase madre y la cría de 2‰. De modo paralelo Camalich-Carpizo (en proceso) estimó los valores de $\delta^{15}\text{N}$ para dos especies-presa importantes del lobo marino de Bahía Magdalena (Santa Margarita), el miraciolo sapo, *Kathetostoma averruncus*, y la merluza panameña, *Merluccius angustimanus* (Bautista, 2002). Para la primera presa estimó un $\delta^{15}\text{N}$ de 16.1‰ mientras que para la segunda 15.6‰. El colágeno dental correspondiente a hembras adultas (madres) presentó un valor promedio de 18.0‰. Lo anterior implica un enriquecimiento en esta categoría de lobos marinos de 1.9-2.4‰, respecto a las presas mencionadas. Estos valores son muy semejantes al valor de enriquecimiento en las crías de lobo marino, respecto a las hembras adultas (2‰).

Con relación a valores de fraccionamiento isotópico, diferentes trabajos han establecido las bases para definir relaciones alimentarias con base en el estudio del $\delta^{15}\text{N}$, determinando una diferencia isotópica entre depredador y presa de 2-3‰ (DeNiro y Epstein, 1978; Owens, 1987; Hobson y Welch, 1992), valores similares a los que se citan en este estudio (hembras adultas-crías) y en este respecto al trabajo de Camalich-Carpizo (en proceso) (especies presa-hembras adultas).

Extensión de la lactancia en *Zalophus* con base en firmas isotópicas

La población con la lactancia más prolongada, medida a través de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en términos de la proporción de individuos destetados a distintas edades, fue la ubicada en la menor latitud, Islas Galápagos (*Zalophus wolfebaeki*). Gentry y Kooyman (1986), así como Ferguson (2006) analizaron las estrategias de crianza de algunas especies de la Subfamilia Arctocephalinae (lobos finos), relacionando las poblaciones de latitudes más bajas con las lactancias más prolongadas (1-3 años), asociadas a viajes de alimentación breves y frecuentes, así como estancias cortas en tierra; mientras que aquellas de distribución subpolar o templada presentaron lactancias más breves (desde 4 meses), asociadas con viajes de alimentación de larga duración y estancias en tierra prolongadas.

Este fenómeno se relaciona con condiciones inherentes al medio donde se desarrollan las distintas poblaciones, principalmente la estacionalidad, la cual puede

definirse como el grado de variabilidad o fluctuaciones ambientales (por ejemplo temperatura y productividad primaria) que a lo largo del año prevalecen en una región y que determinan la temporalidad sobre la abundancia de recursos disponibles.

En altas latitudes se presenta una estacionalidad acentuada que tiene que ver con picos importantes de alta disponibilidad de recursos, que en general son de corta duración, predecibles y de alta intensidad (Thomas, 2003). Dentro de este escenario las hembras adultas de las especies que viven en esas regiones presentan una alimentación muy intensa, la cual se refleja en lo extenso de sus viajes de alimentación y largas estancias en tierra, lo cual se traduce en un cuidado materno más eficiente (Gentry y Kooyman, 1986; Boness y Bowen, 1996), acelerando la tasa de crecimiento de las crías y dando lugar a un destete más temprano. Por otro lado las hembras que habitan en latitudes más bajas, por ejemplo Galápagos, están expuestas a una menor estacionalidad que tiene un efecto sobre la disponibilidad de recursos más extendida en el tiempo pero con menor abundancia. Por otra parte y al menos en el Pacífico Oriental, las bajas latitudes están expuestas al efecto de los eventos El Niño, por lo que en general la abundancia de alimento que no es muy alta, puede presentar decrementos considerables durante estos años anómalos, aumentando la impredecibilidad de los recursos. Estas condiciones provocan que las hembras presenten viajes de alimentación cortos pero frecuentes, acompañados de estancias en tierra también breves.

Por otra parte la conducta de alimentación en las madres, tanto de altas como de bajas latitudes tiene un efecto sobre el contenido (%) de grasa en la leche materna, un aspecto que es fundamental en la prolongación o no de la lactancia en otáridos. Esta conducta será función de la disponibilidad de presas y su abundancia, ya que de estas propiedades derivarán el tiempo en los viajes de alimentación y los patrones de asistencia a las crías (Boness y Bowen, 1996).

La variabilidad de la lactancia en *Zalophus californianus* del Golfo de California

El Golfo de California, *Zalophus californianus*, presentó un promedio general de 40%, en términos de la proporción de individuos destetados a partir del segundo año de vida, sin embargo esta proporción varió latitudinalmente, donde el alto golfo presentó los valores más altos (54%), seguidos del centro (33%) y el sur (20%).

A través de distintos estudios como el de Trillmich y Ono (1991) y el de Gentry y Kooyman (1986)/ Ferguson (2006), se ha determinado que las características de la lactancia dentro de una población, son determinadas por la disponibilidad de presas y el medio en que esta se desarrolla, siendo esta conducta de cuidado materno el componente asociado a la reproducción que implica el mayor de los costos energéticos (Trivers, 1972; Millar, 1977). Las hembras adultas de lobo marino explotan recursos locales (Kuhn *et al.*, 2004; García-Rodríguez y Aurióles, 2004), ya que deben alternar el cuidado materno con viajes de alimentación espacialmente restringidos (Boness y Bowen, 1996; Kuhn *et al.*, 2006). La diferencia en términos del porcentaje de destetados en cada región del golfo, apoya el conocimiento que se ha generado acerca de la presencia de distintos ecosistemas o al menos ambientes claramente definidos (ver área de estudio) dentro del Golfo de California (Álvarez-Borrero, 1983; Lluch *et al.*, 2007).

Los resultados que se obtuvieron en este estudio con respecto a la variabilidad de la lactancia dentro del golfo hacen necesario que se resalten los siguientes aspectos regionales, incluyendo las presas importantes del lobo marino dentro del Golfo de California:

- 1) El alto golfo que es un ambiente costero y el más somero dentro del Golfo de California (profundidades menores a los 200 m), presenta una circulación ciclónica en verano y anticiclónica durante invierno (Marinone y Lavín, 1997). En esta región norte se presenta una amplia plataforma continental en donde se genera alta productividad durante el ciclo anual por mezcla de mareas, las cuales alcanzan los 9 m y procesos costeros (Santa-María-Del-Angel *et al.*, 1994a). El lobo marino de esta región (Consag, San Jorge, Lobos) se alimenta especialmente de especies pelágicas

y bentónicas como *Porichthys* sp., *Cetengraulis mysticetus*, *Trichiurus lepturus*, *Lolliguncula panamensis*, entre otras (García-Rodríguez y Aurióles, 2004; Porras-Peters *et al.*, 2008).

2) La región de las grandes islas donde se presentan profundidades de hasta 800 m en Canal Ballenas y 1500 m al sur de las mismas, así como una intensa mezcla vertical por corrientes de mareas que genera bajas temperaturas superficiales y la productividad primaria más alta dentro del Golfo de California (Lluch *et al.*, 2007). El lobo marino de esta región (Granito, Los Cantiles, Machos y El Partido) se alimenta especialmente de especies pelágicas como *Sardinops sagax*, *Scomber japonicus*, *Engraulis mordax*, *Trichiurus lepturus*, entre otras (García-Rodríguez y Aurióles, 2004; Porras-Peters *et al.*, 2008).

3) La región oceánica en la parte centro-sur del golfo con temperaturas mayores y menor productividad que la región de grandes islas, está más influenciada por cambios en el forzamiento entre el golfo y el Pacífico (Marinone y Lavin, 1997, Lluch *et al.*, 2007). Esta presenta importantes eventos de surgencias inducidas por viento a lo largo de la costa continental durante invierno y primavera, así como en la costa peninsular durante verano (Badan-Dangon *et al.*, 1991). El lobo marino en la parte centro del golfo (Rasito, San Esteban, San Pedro Mártir y San Pedro Nolasco) se alimenta especialmente de especies pelágicas como *Leachia* sp., *Merluccius angustimanus*, *Trachurus symmetricus*, *Haemulopsis leuciscus*, entre otras, mientras que en la zona sur (Los Islotes y Farallón de San Ignacio) se alimenta de especies demersales y bentónicas como *Serranus aequidens*, *Engraulis mordax*, *Aulopus bajacali*, *Pronotogrammus eos*, entre otras (García-Rodríguez y Aurióles, 2004; Porras-Peters *et al.*, 2008).

Esta variabilidad en las condiciones oceanográficas del golfo podrían explicar porque distintos estudios ecológicos sobre el lobo marino de California resultan en la separación de colonias, en función de regiones específicas, entre ellas la separación propuesta por Szteren (2006): 1) una zona norte –Rocas Consag, San Jorge, Lobos; 2) la zona de las grandes islas –Granito, Los Cantiles, Los Machos, El Partido; 3) por debajo de estas en una zona central –San Esteban, San Pedro Mártir, Rasito y San Pedro Nolasco, y 4) otra en la zona sur –Farallón de San Ignacio y Los Islotes. Lo

cual coincide con la regionalización mediante otros indicadores biológicos como la concentración de clorofila superficial del mar captada mediante satélite (Santa-María-Del-Angel *et al.*, 1994a) o larvas de peces (Peguero-Icaza *et al.* 2008).

Diferentes clasificaciones de colonias de lobos marinos dentro del Golfo de California se han formado en función de características asociadas con las distintas regiones. Esta separación de colonias se ha llevado a cabo con herramientas como la genética, la cual separa la estructura de las poblaciones de *Zalophus californianus* en el golfo, donde las loberas del centro-norte presentan diferencias respecto a la del sur (Schramm *et al.*, en prensa; González-Suárez *et al.*, 2009). También se han observado organizaciones regionales de colonias durante la determinación de hábitos alimentarios por medio técnicas como la identificación de partes duras en copros, el análisis de isótopos estables de N y C y la medición de metales pesados, que es un resultado directo de la alimentación (García-Rodríguez y Aurióles, 2004; Porras-Peters *et al.*, 2008; Elorriaga-Verplancken y Aurióles, 2008).

Otro trabajo que detectó diferencias entre colonias se basó en la medición de estructuras craneales separando tres grupos latitudinales dentro del Golfo de California (Zavaleta, 2003). Todos estos estudios sugieren la existencia de diferencias ambientales que han moldeado diferencias no solo de conducta, morfología, sino posiblemente hasta genéticas en el lobo marino.

El presente estudio indica que los tiempos de lactancia a lo largo de regiones del Golfo de California, están relacionados con condiciones ecológicas particulares de cada zona, una de las cuales involucra aspectos como la disponibilidad variable de recursos (García-Rodríguez y Aurióles, 2004; Porras-Peters *et al.*, 2008), que es fundamental al momento de definir las características de los viajes de alimentación de las hembras adultas alrededor de las zonas donde se encuentran amamantando a sus crías (Kuhn *et al.*, 2004; Hernández-Camacho *et al.*, 2008).

En el sur del Golfo de California, donde se presentó la menor duración de la lactancia (destete de 20% después del primero año), existe una influencia oceanográfica de tres masas de agua superficiales: agua fría de la Corriente de California, agua cálida del Pacífico Tropical, que fluye del sureste hacia la boca del golfo y agua propia del golfo, cálida y de mayor salinidad (Álvarez-Borrego *et al.*,

1983). Lo anterior puede dar como resultado una alta biodiversidad en la zona, producto de la suma de especies que son propias de cada ambiente. Es posible que lo anterior favorezca a los lobos marinos (especialistas plásticos) de esta región, a tal grado que sea posible un destete más temprano de las crías.

En el centro (San Pedro Nolasco, San Pedro Mártir, El Rasito y San Esteban) y norte (Granito, San Jorge y Lobos) del Golfo de California se encontró evidencia isotópica que indica una lactancia más larga (33 y 54% de individuos de cada zona, que aparentemente fueron destetados después del primer año). De acuerdo al estudio de García-Rodríguez y Aurióles (2004), las colonias de lobo marino que se ubican en el centro y norte del golfo presentan una menor diversidad en la dieta, en comparación con la parte sur (Fig. 15). Es posible que la diversidad alimentaria tenga un efecto en la supervivencia y éxito general de los lobos marinos, donde probablemente un destete más tardío podría estar relacionado con zonas con un menor espectro alimentario, ya que cambios ambientales que modifican la estructura de la comunidad de peces afectarían en mayor grado a estas colonias dependientes de pocas presas, en contraste con aquellas con amplios espectros y más alternativas potenciales en términos de presas (en el sur del golfo).

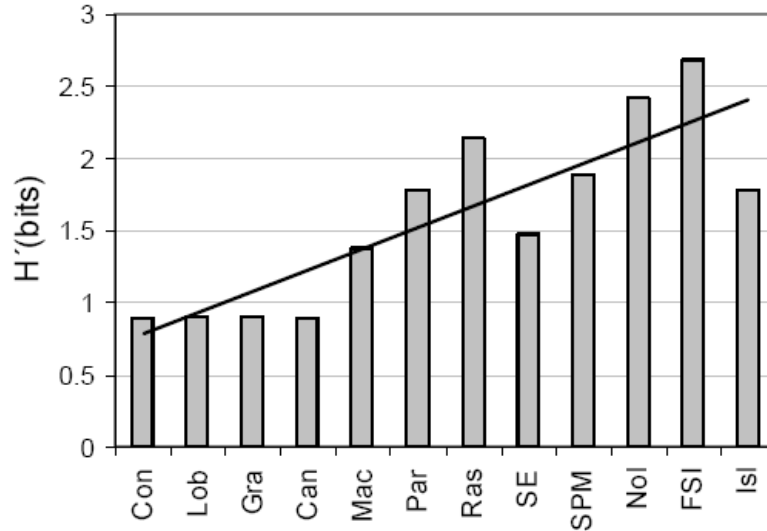


Figura 15. Diversidad de la dieta (índice de Shannon) en las colonias de lobo marino del Golfo de California, ordenadas de norte a sur (García-Rodríguez y Auriolos, 2004). Con=Rocas Consag, Lob=Islas Lobos, Gra=Granito, Can=Los Cantiles, Mac=Los Machos, Par=El Partido, Ras=Rasito, SE=San Esteban, SPM=San Pedro Mártir, Nol=San Pedro Nolasco, FSI=Farallón San Ignacio, Isl=Los Islotes. Información tomada de García-Rodríguez y Auriolos (2004).

Un estudio previo que apoya la posible relación entre vulnerabilidad y diversidad en la dieta es el estudio de Merrick *et al.* (1997) quienes propusieron que la reducción de presas del lobo marino de Steller, *Eumetopias jubatus*, constituye un factor importante en el declive poblacional de este otárido en el Golfo de Alaska.

El fenómeno de la duración diferencial de la lactancia puede ser un indicativo más de que el Golfo de California se comporta como una unidad parcialmente independiente del Océano Pacífico. La mayor duración se observó en la parte norte y la menor en la parte sur, de modo inverso a lo que se conoce latitudinalmente para el Océano Pacífico, donde las lactancias más prolongadas suelen darse en las latitudes más bajas viceversa (Gentry y Kooyman, 1986; Ferguson, 2006).

Inversión materna hacia crías de diferente sexo

No se hallaron diferencias estadísticas en términos de duración de la lactancia hacia crías de diferente sexo, sin embargo es importante notar que para las 4 regiones que se analizaron, los promedios fueron siempre ligeramente más altos en las crías macho. El método de evaluar la lactancia en colágeno dental esta limitada por el hecho de que se analizan capas anuales, por lo que es más difícil detectar las diferencias. Sin embargo nuestros resultados sugieren que un estudio con resolución mas fina podría arrojar evidencia de que la inversión materna en machos es quizás mayor que en hembras.

Con relación a los juveniles, se ha señalado una ventaja en especies dimórficas, que se relaciona con lactancias prolongadas en los machos, dándoles más tiempo a los juveniles de este sexo para que se desarrollen y aumenten sus probabilidades de éxito dentro de la competencia intra-sexual (Lindenfors *et al.*, 2002), como en la que se observa en los machos de *Zalophus* al llegar a la adultez y en donde también, desde la etapa cría, ya se observan diferencias en peso al nacer, siendo los machos ~1.5 kg más pesados que las hembras (Le Boeuf *et al.*, 1983).

Los resultados de este estudio apoyan la Teoría de la inversión materna que sugiere una mayor inversión por parte de las madres hacia el sexo macho, que potencialmente pueda mostrar un mayor éxito reproductivo (Trivers y Willard, 1973; Maynard-Smith, 1980). Dentro de especies poligínicas como es el caso del lobo marino, mientras que la hembra dará a luz una cría por año (tomando en cuenta que la edad reproductiva es a partir del 5to año- Hernández-Camacho *et al.*, 2008- y que a lo largo de su vida producirá alrededor de 15 crías), los machos tendrán el potencial de producir este mismo número o más dentro de una sola temporada reproductiva.

Otro fenómeno que explica las ligeras diferencias isotópicas entre juveniles machos y hembras podría ser función del metabolismo mas elevado en los machos y la canalización de la energía obtenida de la leche materna en el desarrollo preferencial de ciertos tejidos. Mientras que las crías hembras invierten un poco más de energía en la generación de tejido graso, los machos canalizan ligeramente más

energía hacia desarrollo de tejido muscular y óseo, por lo que so significativamente más “densos” que las crías hembras a una misma talla (Luque y Aurióles, 2001).

Los resultados isotópicos del colágeno dental en este trabajo, en conjunto con lo que se conoce acerca de la conducta (dimorfismo sexual-poliginia) y la fisiología (metabolismo) de *Zalophus californianus*, indican que la técnica empleada en este trabajo posee la fineza necesaria para detectar no solo la duración de la lactancia en términos generales, como lo hizo Newsome *et al.* (2006) con *Zalophus californianus* y *Callorhinus ursinus*, sino que es capaz de distinguir patrones que aunque no sean significativos en términos estadísticos, son constantes y sólidos como para poner a prueba teorías como la de la inversión materna hacia crías de distinto sexo (Trivers y Willard, 1973).

CAPÍTULO 3

RELACIÓN ENTRE VALORES ISOTÓPICOS ANÓMALOS EN EL COLÁGENO DENTAL LOBO MARINO DEL GÉNERO *Zalophus* Y EVENTOS OCEANOGRÁFICOS DE ALTA Y BAJA FRECUENCIA

3.1 INTRODUCCIÓN

La distribución, abundancia, así como la conducta alimentaria de los depredadores tope están regidos por condiciones ambientales relativas a la productividad y disponibilidad de presas (Guinet *et al.*, 2001; Crocker *et al.*, 2006). Debido a lo anterior, los mamíferos marinos de vida larga, han desarrollado distintos patrones de historia de vida para ajustarse a las fluctuaciones del ambiente físico (Crocker *et al.*, 2006). Ejemplo de ello es el medio circundante a la Corriente de California, donde se presentan fuertes cambios tanto estacionales como anuales (Husby y Nelson, 1982; Thomas, 2003), afectados por eventos como El Niño (ENSO) y la oscilación decadal de Pacífico (ODP) (Hayward, 1993; Chávez *et al.*, 2003).

El Niño es un evento catalogado de alta frecuencia y se define como un fenómeno oceanográfico y meteorológico que ocurre en intervalos regulares de tiempo en el Océano Pacífico Este y que se caracteriza por un calentamiento de masas de agua originadas en el Ecuador, que debido al debilitamiento de los vientos alisios que normalmente fluyen de este a oeste, se concentran sobre la costa oriental del Pacífico afectando extensas zonas según su intensidad (Fig. 16). Sus efectos no solo se reflejan en el ambiente marino sino también en el terrestre (Rasmuson, 1984, 1985). El aumento de temperatura en las masas de agua que produce El Niño, hace más profunda la termoclina, inhibiendo los procesos de surgencias y la incorporación de nutrientes provenientes de agua profunda hacia la superficie. Aun con la mezcla y advección de agua fría del fondo hacia la superficie producida por las surgencias, la productividad primaria puede verse disminuida drásticamente afectando todos los niveles tróficos hasta llegar a los depredadores tope como el lobo marino (Arntz *et al.*, 1991; Soto *et al.*, 2006; Weise, 2006).

Distintos estudios han documentado el efecto negativo que tiene el evento de El Niño sobre distintas propiedades poblaciones en pinnípedos (fecundidad, mortalidad, modificación de la conducta alimentaria). El efecto de El Niño (p.e. el correspondiente a 1982-1983) sobre *Zalophus californianus* y *Z. wollebaeki* se ha reportado en estudios como el de Auriolles y Le Boeuf (1991) y Trillmich y Dellinger (1991), en donde para altas latitudes (p.e. Isla Santa Margarita) este efecto ha tenido que ver con una reducción en la fecundidad de las hembras así como en un aumento en la duración de los viajes de alimentación; también se ha reportado una mortalidad importante de crías en estas zonas.

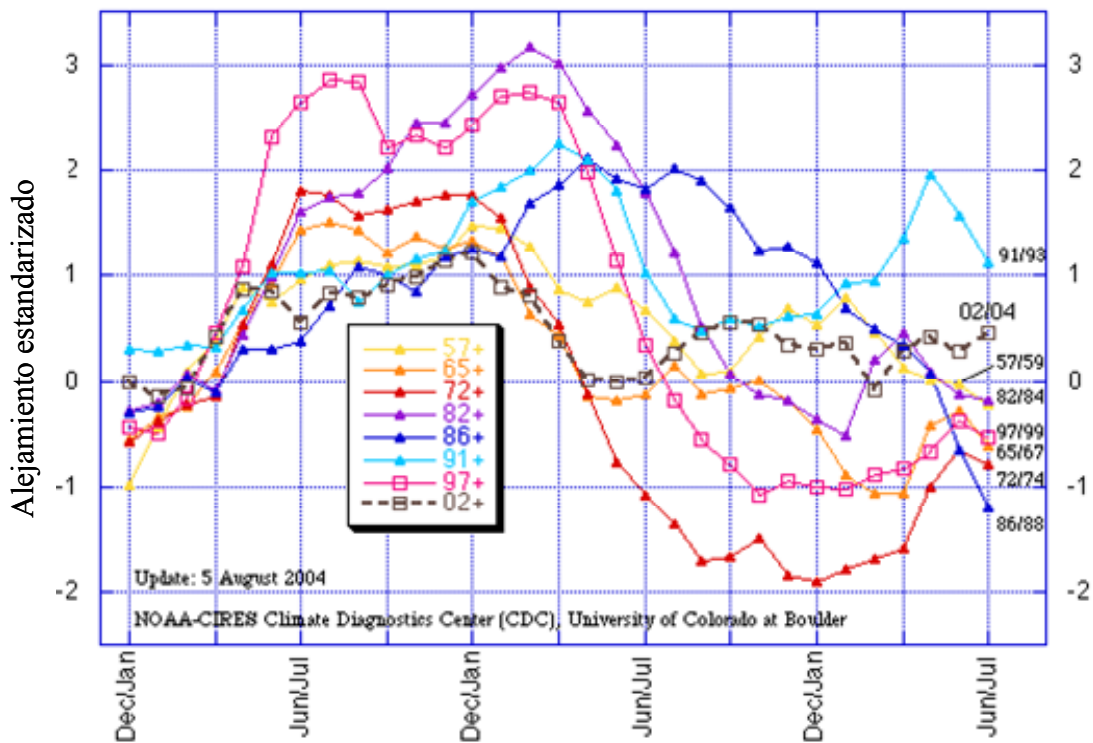


Figura 16. Índice multivariado del ENSO. Representación de los años donde sucedieron los eventos El Niño más fuertes en los últimos 50 años. El Niño 1983-1984 y el 1997-98 sobresalen.

Los efectos de El Niño se reducen conforme se da un alejamiento del centro de su origen en el Ecuador (Trillmich y Ono, 1991), en donde la población de lobos marinos de Galápagos, *Zalophus wollebaeki*, exhibe el mayor impacto por parte de este fenómeno (Trillmich y Dellinger, 1991). Se puede asumir que debido a la alta

dependencia por parte de los lobos de Galápagos sobre las condiciones locales de surgencia (Trillmich, 1979), la depresión de estas debido a El Niño genera impactos mayores, en comparación a los que se presentan en latitudes más altas, generando incluso reducciones poblacionales importantes, incluyendo la mortalidad de cohortes completas de crías (Trillmich y Dellinger, 1991; Salazar y Bustamante, 2003).

Otro fenómeno de tipo oceánico cuyo efecto es similar al de El Niño pero con una oscilación de más larga duración (fase completa fría-cálida alrededor de 40-50 años) es la denominada Oscilación Decadal del Pacífico –ODP- (Chávez *et al.*, 2003). La ODP tiene entre otros efectos, la influencia sobre la abundancia de la sardina y la anchoveta, dándose una alternancia entre estas dos especies de acuerdo a episodios cálidos y fríos, respectivamente (Fig. 17). Estos procesos modifican la composición de la dieta de los consumidores tope, como aves marinas (Schreiber y Schreiber, 1983), pinnípedos (Trillmich *et al.*, 1986) y cetáceos (Manzanilla, 1989), dentro de un esquema ecológico *bottom-up*, donde el conocimiento sigue siendo escaso acerca de las estrategias que utilizan depredadores como los lobos marinos, para compensar cambios en la comunidad debidos a oscilaciones como la del ODP.

Dentro de esta línea de investigación, el poder contar con tejidos que representen periodos históricos, tales como hueso, dientes, pieles en museos, etc., genera la posibilidad de construir series de valores isotópicos a lo largo de periodo de tiempo suficientemente largos para analizar fenómenos de frecuencia media como El Niño o de oscilación mayor como el ODP, que permitan rastrear cambios en la base de las redes tróficas (Schell *et al.*, 1989; Ostrom *et al.*, 1993; Hobson *et al.*, 1997; Burton y Koch, 1999; Walker y Macko, 1999; Kurle y Worthy, 2001).

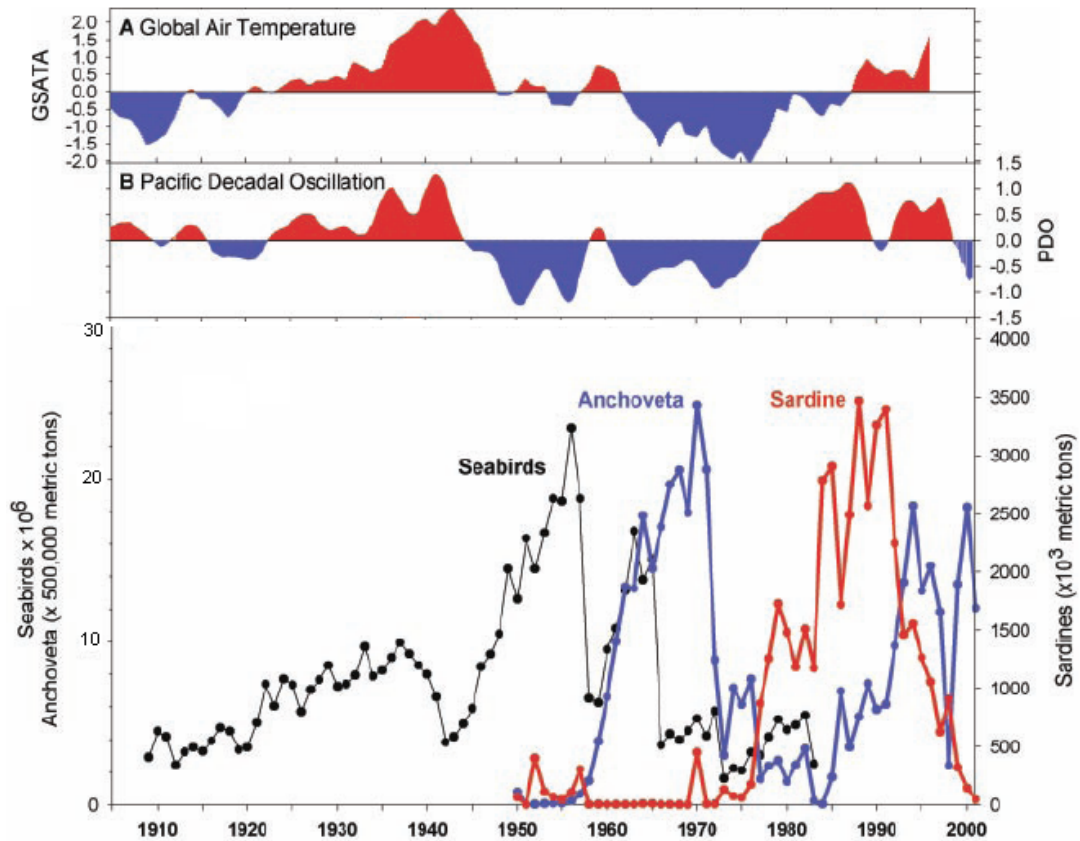


Figura 17. Cambio de régimen oceanográfico donde la anchoveta es reemplazada por la sardina en un ciclo asociado al ODP en el Pacífico Norte (tomado y modificado de Chávez *et al.*, 2003).

Al comparar cetáceos con pinnípedos, dentro del grupo de los mamíferos marinos, los segundos presentan una desventaja al estar asociados con una fuerte restricción espacial, ya que sigue existiendo un vínculo importante con islas de crianza, siendo imposible para las madres, separar las áreas de reproducción de las de alimentación (Bartholomew, 1970; Bonner, 1984; Boness y Bowen; 1996). Esta necesidad de permanecer cerca de las mismas masas de tierra, en especial por parte de las hembras de otáridos, propicia que éstas sean buenos indicadores de condiciones ambientales regionales y por ende alteraciones como las que generan los fenómenos ya mencionados.

En este Capítulo 3 se hace especial enfoque en establecer relaciones entre eventos de alta frecuencia como El Niño y valores isotópicos en capas de colágeno dental de los lobos marinos, cuya resolución temporal coincide con la de estos fenómenos oceanográficos. Del mismo modo, tomando series de tiempo más largas, se exploró el efecto de fenómenos climáticos multi-decadales (baja frecuencia) sobre los valores isotópicos.

3.2 METODOLOGÍA

Características de las muestras

Para este apartado se utilizaron los mismos perfiles ontogénicos de valores isotópicos ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) utilizados para el Capítulo 2 (sección de cuidado materno). Es importante señalar que todos los perfiles en este trabajo provienen de varamientos recientes en el momento de colecta, de modo que para todos los casos al conocer el año de muerte, fue posible determinar el año de nacimiento, mediante el conteo de bandas de crecimiento. A partir de este conocimiento se asignó un año específico a cada una de las capas de dentina que se revelaron.

Relación entre valores isotópicos y anomalías de alta frecuencia (El Niño)

Los años donde se presentó El Niño y que coinciden con la formación de capas de dentina dentro de nuestra muestra son: 1982-83, 1992-1993, 1997-1998 y 2002-2003.

Se analizaron todos los valores ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) de los distintos perfiles y aquellos que se encontraran por debajo del límite inferior de confianza y que coincidieran con un año donde se presentó El Niño, se catalogó dentro de la categoría de valor isotópico anómalo debido a este tipo de fenómenos. También se distinguieron aquellos valores que estuvieran por debajo de este límite y que no coincidieran con años El Niño. Los primeros años de los individuos, que corresponden a la lactancia no fueron considerados en el análisis, ya que estos

arrojan una alta variabilidad isotópica por la naturaleza de los mismos. La Fig. 18 ejemplifica gráficamente este criterio.

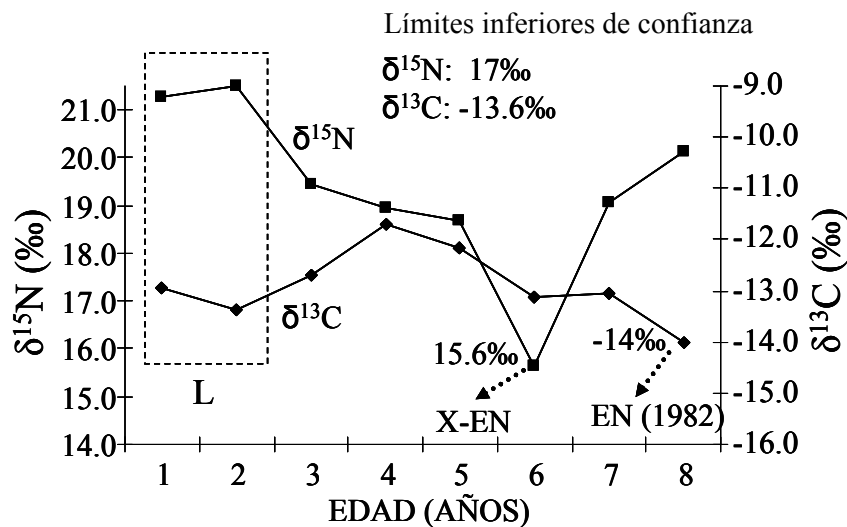


Figura 18. Perfil de hembra adulta de Santa Margarita. En la parte superior del gráfico se indican los límites de confianza inferiores para ambos isótopos estables. Cada valor se contrastó con estos límites para así distinguir los que se encontraron por debajo de el, catalogando a los que coincidieron con años El Niño (EN) y no El Niño (X-EN). La lactancia (L) no se considera en este análisis.

Fundamento teórico para establecer el criterio de valores analizados respecto a El Niño

Al hacer este análisis fue necesario definir que tipo de valores isotópicos se utilizarían. En este caso se optó por el uso de valores bajos tanto de $\delta^{15}\text{N}$ como de $\delta^{13}\text{C}$, por dos razones:

1) Valores bajos de $\delta^{15}\text{N}$ precedidos por valores significativamente más altos, los cuales indicarían cambios de alimentación de presas de mayor a menor nivel trófico. Durante un decremento en la productividad primaria en el medio, la biomasa general de recursos también se reduce en cascada, lo que haría que las opciones de especies presa se reduzcan o cambien, en mayor o menor grado dependiendo de la región. Muchas de las especies preferenciales de los lobos marinos son aquellas que

forman grandes cardúmenes y que poseen un alto contenido calórico, por otro lado también llegan a tener preferencias hacia peces de mayor tamaño/posición trófica (García-Rodríguez y Aurióles, 2004; Porras-Peters *et al.*, 2008). Los calentamientos generan condiciones de escasez de recursos, donde aquellos que se encuentran más lejos de la base de las redes tróficas podrían verse especialmente afectados (Chávez *et al.*, 2003; Trites *et al.*, 2007), en especial por sus altos requerimientos energéticos (Merrick *et al.*, 1997; Samaniego, 1999; Trites *et al.*, 2007; Szteren *et al.*, 2006; Le Boeuf y Crocker, 2005). Al disminuir la biomasa de presas de gran tamaño, los lobos marinos pudieran verse forzados a cambiar su dieta hacia presas disponibles, que dentro de la “pirámide trófica” conforman los grupos más abundantes en condiciones normales, en especial cerca de la base (Chávez *et al.*, 2002).

2) Valores bajos de $\delta^{13}\text{C}$, los cuales sugieren una reducción en la productividad primaria (gramos de C por unidad de área, por unidad de tiempo). Lo anterior tiene que ver con dos factores: a) Hay una relación lineal positiva entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y el crecimiento celular del fitoplancton (Laws *et al.*, 1995); b) Al haber una reducción en la productividad primaria, hay una mayor concentración de CO_2 (involucrado en la reacción de fotosíntesis) en el medio, el cual al estar enriquecido en ^{12}C , genera una disminución de la razón de $\delta^{13}\text{C}$ (Laws *et al.*, 1995; Bidigare *et al.*, 1997).

Relación entre valores isotópicos y anomalías de baja frecuencia (ODP)

Para determinar el posible registro de variación isotópica asociada a escalas temporales mayores, equivalente por ejemplo a la ODP, se utilizó la serie de valores isotópicos ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) de lobos marinos que vivieron en Isla Santa Margarita, Bahía Magdalena, entre 1970 y 2004. Para este análisis se tomaron cada uno los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ correspondientes a cada año y se graficaron en una serie de tiempo donde cada año cuenta con una media \pm desviación estándar.

Para determinar el modo en que una misma categoría de sexo/edad pudo cambiar del pasado (serie 1970-1984) al presente (serie 1993-2004) se separaron y compararon utilizando un análisis de ANOVA, con prueba post-hoc de Tuckey.

3.3 RESULTADOS

Relación entre variaciones isotópicas conspicuas y fenómenos ambientales de alta frecuencia como El Niño

En general los perfiles individuales para ambos isótopos mostraron una variabilidad alta (ver Anexo 2). Se ubicaron los valores que estuvieran por debajo del límite inferior de confianza. Sin embargo la mayoría de los casos no se relacionó con años catalogados como afectados por eventos El Niño.

La proporción de valores por debajo del límite inferior de confianza que se pueden asociar potencialmente a eventos El Niño para cada una de las 4 regiones, fueron de 16% para Santa Margarita, 13.4% para Benitos, 17.2% para el Golfo de California y 17.6% para las Islas Galápagos. Sin embargo dentro de estas proporciones, la frecuencia asociada a años catalogados como El Niño apenas osciló entre un 5.2 y 5.4% para las diferentes regiones (Fig. 19).

Para revisar la representatividad de El Niño para cada una de las áreas de estudio se generó la Tabla 7, en la que se presenta información acerca del número de años El Niño presente a lo largo del total (N=593) de capas de crecimiento, sin tomar en cuenta los años involucrados en la lactancia, los cuales podrían introducir mayor variabilidad. El número de años afectados por eventos El Niño no fue el mismo para cada región (Santa Margarita: 33; San Benito: 5; Golfo de California: 24; Galápagos: 22), sin embargo el porcentaje de aparición de El Niño dentro de cada región fue similar (36.3-40%) (Tabla 7).

Del total de capas de crecimiento analizadas (N=593) solo un 15.2% de ellas fueron impregnadas con una firma isotópica “anómala”, es decir por debajo del límite inferior de confianza (Fig. 19). De ese grupo de valores por debajo del límite inferior

dentro de las 4 regiones que se analizaron, apenas un 33% correspondió a eventos El Niño.

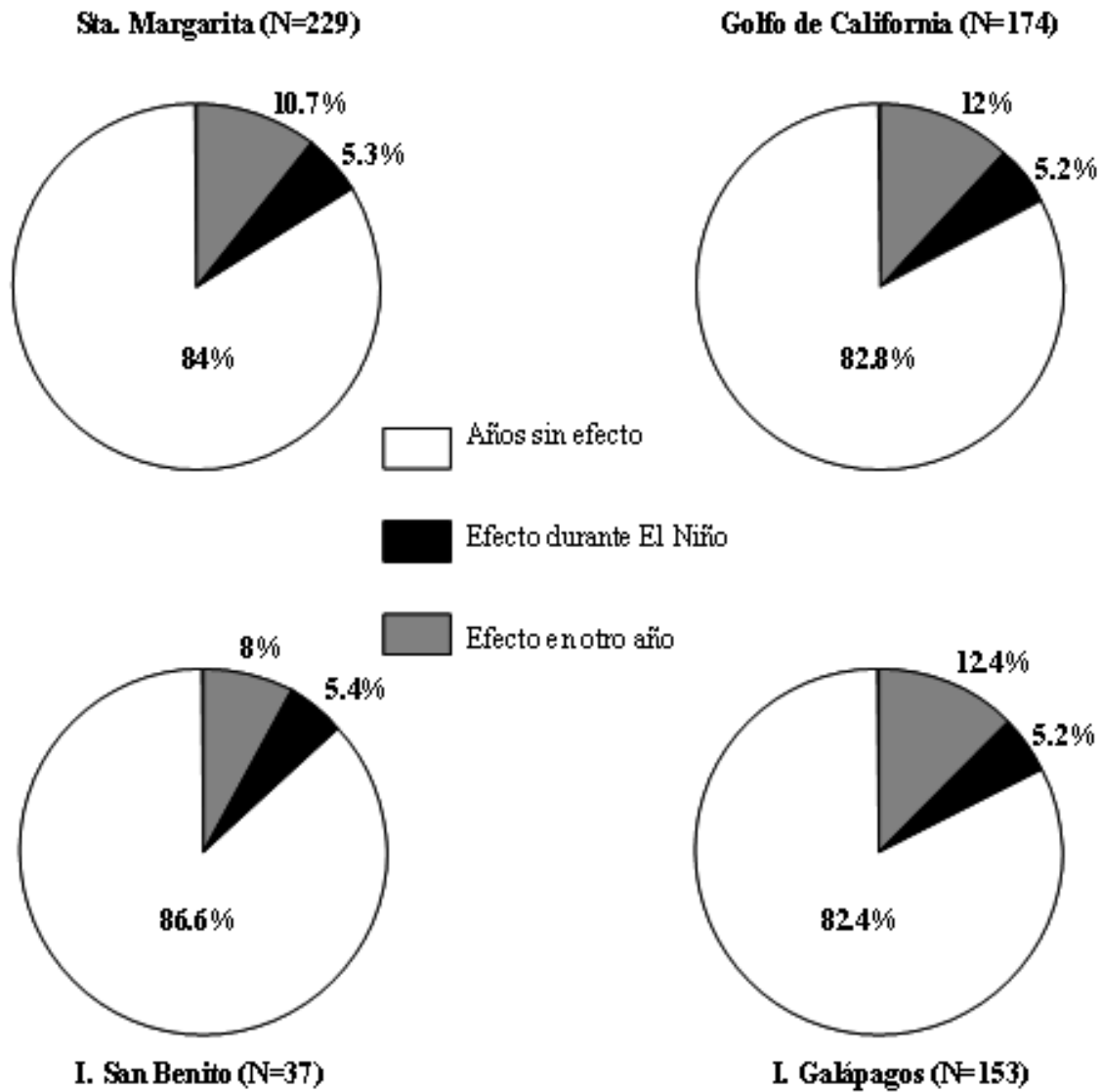


Figura 19. Proporción de casos en los que los valores isotópicos se hallaron por debajo del límite inferior de confianza durante años El Niño y no (13.4-17.6%), así como la proporción de casos en los que no se presentaron estos valores bajos a lo largo de las 4 regiones estudiadas (82.4-86.6%).

Tabla 7. Número total de periodos El Niño a lo largo de las capas analizadas y proporción de capas anuales de crecimiento con valores isotópicos anómalos para cada evento.

Región	Años El Niño presentes en capas analizadas	Frecuencia de aparición de El Niño en los años de formación de capas
Isla Santa Margarita	33	12 (36.3%)
Islas San Benito	5	2 (40%)
Golfo de California	24	9 (37.5%)
Islas Galápagos	22	8 (36.3%)
Total	84	31 (36.9%)

Relación entre variaciones isotópicas conspicuas y fenómenos oceanográficos de baja frecuencia

En la Fig. 20 se muestra la tendencia de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre los dos periodos de tiempo analizados (1970-1984 y 1993-2004), los cuales arrojaron diferencias significativas (ANOVA; $p < 0.05$). El cambio entre un periodo y otro produjo una relación lineal negativa significativa entre el $\delta^{13}\text{C}$ y el tiempo ($r = 0.68$; $p < 0.05$). Se eliminaron los datos relativos al primer año de vida para evitar el sesgo de lactancia.

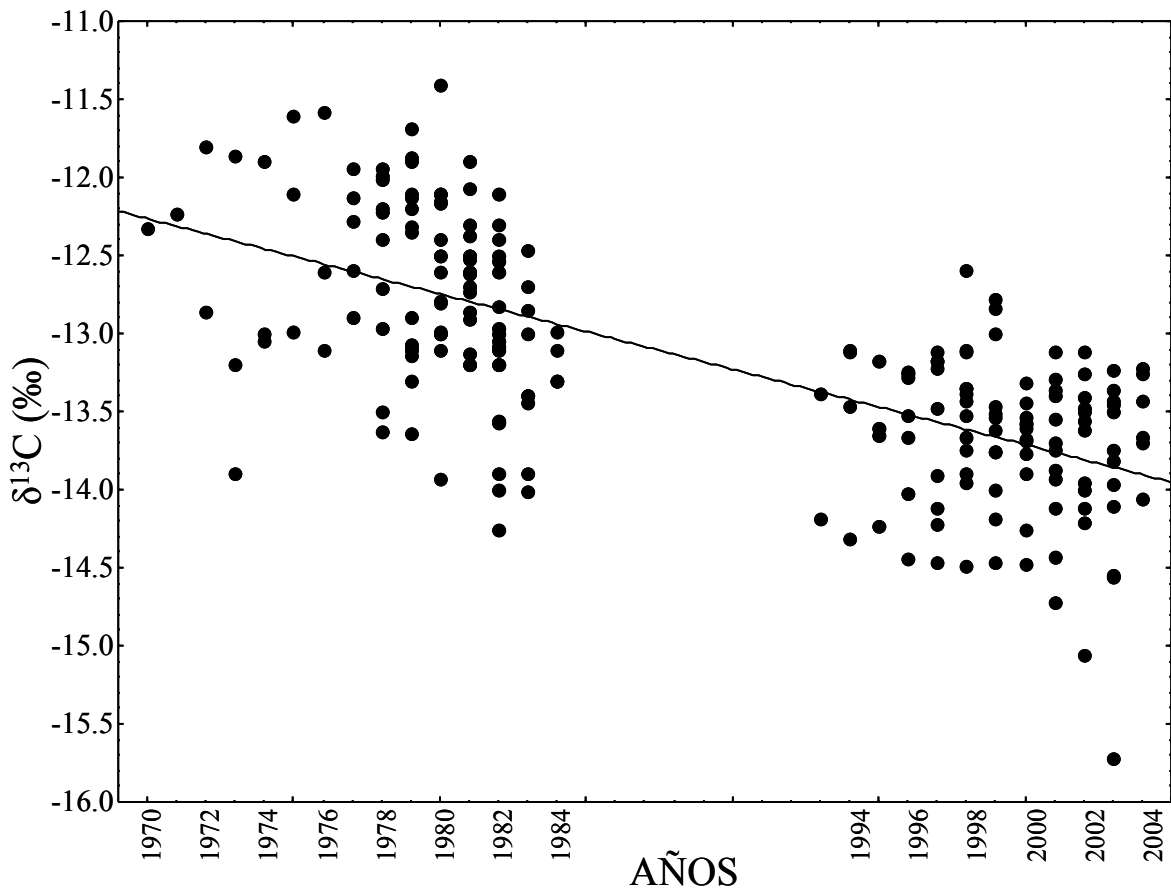


Figura 20. Regresión ($y= 82.6-0.04x$) dentro de la serie $\delta^{13}\text{C}$ en colágeno dental de lobos marinos de California de Isla Santa Margarita que vivieron entre 1970 y 2004; con ausencia de datos entre 1985 y 1993. Todos los datos isotópicos de juveniles, hembras adultas, machos subadultos y adultos son incluidos.

La Fig. 21a muestra las tendencias de $\delta^{13}\text{C}$ a lo largo del plazo 1970-2004, donde se observa un declive a partir de la segunda parte de los años setenta, posteriormente hay una ausencia de datos entre 1985 y 1993 y después se observa una estabilización a partir de 1994, la cual no mostró señales de aumento o descenso. Para el caso del $\delta^{15}\text{N}$ (Fig. 21b) también se observó un descenso al mismo tiempo (años setenta) que para el $\delta^{13}\text{C}$, sin embargo para este caso se empieza a apreciar un incremento en los valores a partir de la parte final de los años noventa.

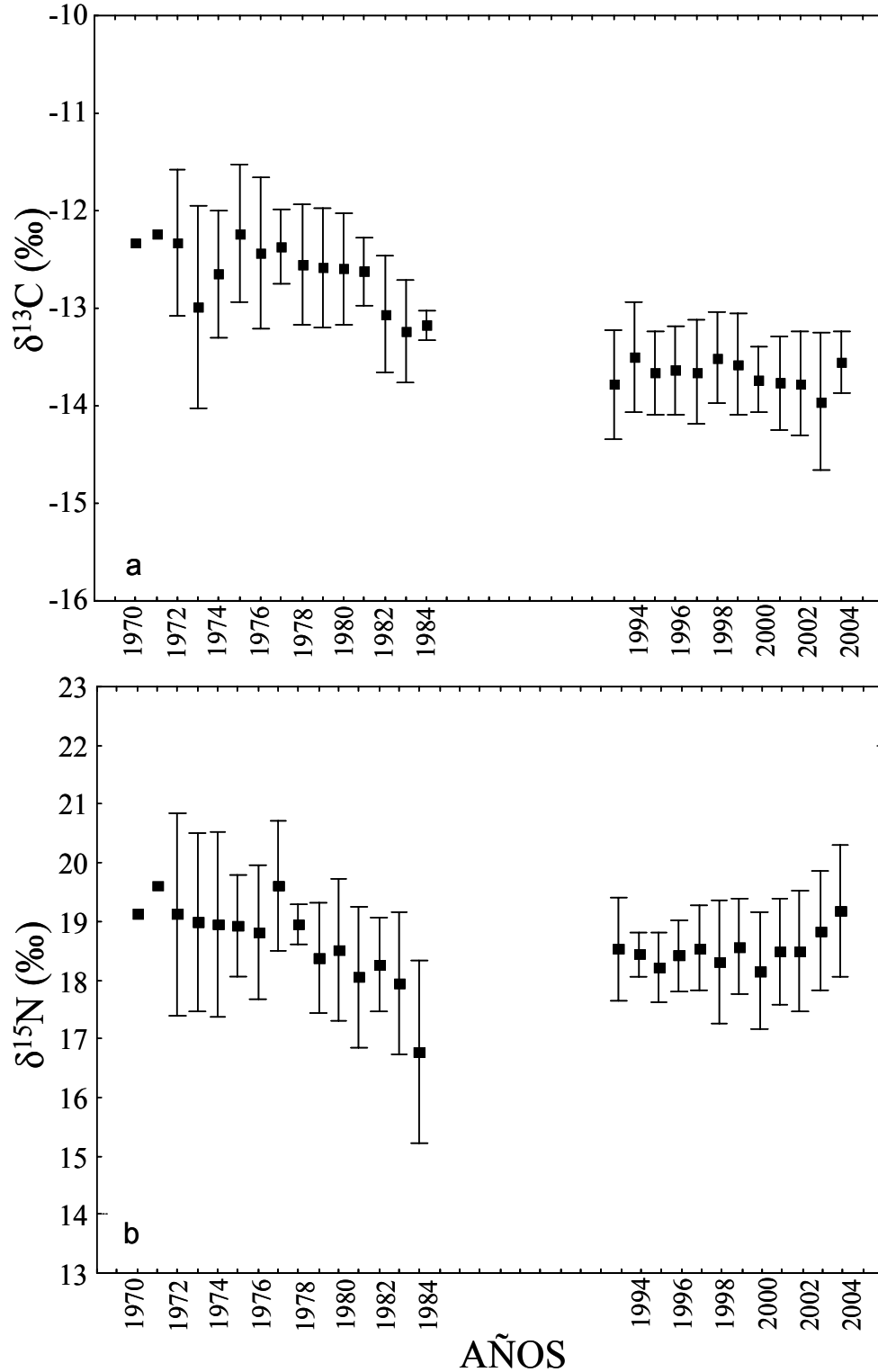


Figura 21. Promedios anuales y desviación estándar de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (a) y $\delta^{15}\text{N}$ (b) en el colágeno dental del lobo marino de California de Isla Santa. Margarita, 1970-1984 y 1993-2004.

3.4 DISCUSIÓN

La medición isotópica de las capas anuales de dentina de los lobos marinos del género *Zalophus* mostró evidencias de su utilidad para rastrear cambios isotópicos que quizás estén asociados a variaciones del régimen oceanográfico en el ecosistema costero adyacente a Bahía Magdalena. La efectividad de la técnica fue más alta para ambos isótopos cuando se analizaron series decadales de tiempo, mientras la alta variabilidad intra-individual generó dificultad para rastrear fenómenos de corta duración como El Niño.

Relación entre eventos El Niño y valores isotópicos en colágeno dental

La efectividad en el rastreo de eventos El Niño a través de la técnica isotópica resultó ser baja, ya que el criterio que se estableció para este objetivo consistió en ubicar valores que salieran del patrón habitual de datos anuales o de una posible estabilidad isotópica a lo largo de la mayor parte de la vida de los individuos. Sin embargo los distintos perfiles isotópicos ontogénicos de los lobos marinos de ambas especies presentaron una importante variabilidad intra-individual. Esta variabilidad se extendió tanto a algunos años El Niño como a años con condiciones estándar, lo cual podría relacionarse con los hábitos de alimentación costeros en el género (Kuhn *et al.*, 2004; Weise y Costa, 2007; Villegas-Ammtmann *et al.*, 2008; Páez-Rosas, 2008), dentro de un ecosistema que presenta diversas fuentes de variación: 1) Influencia isotópica de macroalgas (^{13}C -enriquecidas) (France, 1995), las cuales están ausentes en el ecosistema pelágico, 2) Heterogeneidad de hábitats ligada una importante diversidad de recursos y un escenario bentónico, el cual genera una mayor espectro de firmas de $\delta^{15}\text{N}$ (Lewis *et al.*, 2006). Estos factores constituyen un esquema multidimensional, dentro del cual una conducta de alimentación plástica, asociada a una posible diversificación de estrategias alimentarias en el lobo marino (García-Rodríguez y Aurióles, 2004; Kuhn *et al.*, 2004; Porras-Peters *et al.*, 2008; Villegas-Ammtmann *et al.*, 2008; Páez-Rosas, 2008) que prevalecen generando una alta variabilidad a lo largo de la vida de los individuos.

Se conoce el efecto negativo o los cambios de hábitos que El Niño puede ejercer sobre el lobo marino de California y Galápagos (Aurioles y Le Boeuf, 1983; Trillmich y Dellinger, 1991), incluso en individuos como los machos, los cuales presentan una capacidad de dispersión mayor que el de las hembras (Weise y Costa, 2007), sin embargo no se conoce del todo la forma en como un posible cambio de dieta, forzado por El Niño, pudiera introducir nuevos ítems que no son equivalentes ecológicos a la alimentación.

Lo anterior no es una tarea fácil, ya que un cambio de dieta puede no ser reflejado por una aproximación isotópica. Un ejemplo de lo anterior es la rotación entre la sardina y la anchoveta -presas potenciales del lobo marino-, durante momentos cálidos y fríos respectivamente. Debido a que ambas especies de peces son equivalentes ecológicos, un cambio isotópico significativo sería poco factible al analizar su depredador.

La plasticidad reportada para las dos especies de lobo marino fue un resultado más claro que la detección de posibles anomalías alimentarias. La falta de detección de cambios isotópicos asociados a El Niño en las Islas Galápagos, que se sitúa en la región donde se han detectado impactos drásticos en las poblaciones de pinnípedos de ese archipiélago (Trillmich y Dellinger, 1991; Trillmich y Ono, 1991), es difícil de entender, por lo que es muy posible que sea necesaria una revisión profunda de los casos analizados con una nueva perspectiva. Sin embargo en estudios futuros se debe tener en cuenta en que consiste la incorporación de presas no habituales en la dieta del lobo marino, como resultado de eventos como El Niño. En este sentido se debe resaltar la muy probable incorporación de equivalentes ecológicos, en donde su similitud en términos tróficos con respecto a especies remplazadas, haría poco factible que los isótopos estables pudieran detectar variaciones, haciendo necesario la adición de otras herramientas que puedan detectar estas variaciones finas, por ejemplo análisis de excretas o de ácidos grasos.

A pesar de la falta de precisión dentro de este rubro, este apartado representa uno de los primeros pasos para poder entender y de modo cuantitativo -mediante la técnica isotópica- medir el efecto de fenómenos El Niño sobre el lobo marino de

California y de Galápagos, los cuales corresponden a regiones con condiciones oceanográficas muy distintas unas de otras.

Efecto de fenómenos de baja frecuencia sobre el lobo marino de California de Isla Santa Margarita

El colágeno dental demostró ser un proxy más adecuado para medir el efecto ambiental a escalas de tiempo más largas, equivalentes o de la misma magnitud que la Oscilación Decadal del Pacífico (ODP). En este sentido tanto el isótopo estable de N como de C mostraron un declive a lo largo de los últimos 35 años. Para el caso del $\delta^{15}\text{N}$ se observó una recuperación de valores hacia valores más positivos a partir de la segunda mitad de los años noventa, mientras que para el $\delta^{13}\text{C}$ se dio más bien una estabilidad, posible indicador de una recuperación de valores hacia los encontrados antes de 1975, dentro de un sistema (Bahía Magdalena) que cuenta con atributos locales ligados a una influencia estacional tropical (Lluch *et al.*, 2000).

El funcionamiento del ecosistema del Pacífico Nor-oriental ha sido analizado por diversos autores que sugieren un cambio de régimen frío a uno de tipo cálido a partir de la segunda mitad de los años setenta (Hare y Mantua, 2000; Chávez *et al.*, 2003). Algunos estudios han utilizado los isótopos estables de N y C para medir cambios a gran escala temporal en especies clave como el lobo marino de Steller (*Eumetopias jubatus*). Hobson *et al.* (2004) encontraron un ligero incremento en $\delta^{15}\text{N}$ dentro del periodo 1965-1990, posiblemente resultado del aumento en el consumo de peces como el pollock (*Theragra chalcogramma*) y el arenque (*Clupea pallasii*), posterior al cambio de régimen de 1976 (Sinclair y Zepellin, 2002). El $\delta^{13}\text{C}$ mostró una tendencia de decremento más notable ($\sim 2\text{‰}$) a lo largo del mismo periodo, lo cual podría estar relacionado con una reducción en la tasa de crecimiento del fitoplancton (Laws *et al.*, 1995; Bidigare *et al.*, 1997) y un aumento de CO_2 (el cual se encuentra enriquecido en ^{12}C) en el ecosistema debido a un decremento de la productividad primaria (Freeland *et al.*, 1997; Schell, 2001). Este es un fenómeno que se ha vinculado con el régimen climático cálido que se hizo presente en el Pacífico Norte a mediados de los años setenta (Hare y Mantua, 2000).

Otro estudio es el de Newsome *et al.* (2008), quienes también analizaron colágeno dental de juveniles de lobos finos del Norte, *Callorhinus ursinus*, de la colonia St. Paul, Alaska. Estos autores también encontraron un declive de $\delta^{13}\text{C}$ (~1.1‰) a largo del periodo 1948-2000, que vincularon tanto con una disminución gradual en la productividad primaria del ecosistema como con una modificación antropogénica de los reservorios de carbono en la superficie. Lo anterior se refiere al aumento de CO_2 disuelto ($[\text{CO}_2]_{\text{aq}}$), resultado de la emisión de C antropogénico (Louanchi y Hoppema, 2000), que es independiente de la productividad primaria.

Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ también se han utilizado para rastrear cambios en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas. Christensen y Richardson (2008) encontraron un declive en esta razón de $\delta^{15}\text{N}$ (4-5‰) al analizar colágeno óseo de Marsopa común, *Phocoena phocoena*, a lo largo del periodo (1848-2002) dentro de la región sur del Mar del Norte en el Océano Atlántico. El fenómeno se explicó de dos maneras: 1) como función de cambios en la estructura trófica del ecosistema como resultado de la remoción de peces de alto nivel trófico por la sobre-pesca y 2) con cambios en el N entrante en la base de la red trófica. Un estudio paralelo que podría clarificar cual de estas dos explicaciones es la más plausible es el análisis que llevaron a cabo Lee *et al.* (2005) sobre barbas de ballena franca, *Balaena Mysticetus*. Estos autores también encontraron un declive de $\delta^{15}\text{N}$ a lo largo del periodo 1950-2000. Debido a que estos mysticetos se alimentan en el nivel trófico más bajo dentro de la red, se asume que estos cambios de $\delta^{15}\text{N}$ estaban vinculados a variaciones temporales en el N en la base de la red trófica y no a cambios de dieta. El hecho de que se presenten cambios notables en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ a nivel de la base trófica (por ejemplo en la MOP), no son desconocidos cuando se analizan series de tiempo de corta (Aguíñiga *et al.*, datos no publicados) o larga duración (Deutsche *et al.*, 2004).

El colágeno dental en el lobo marino de Isla Santa Margarita mostró un declive decadal tanto para $\delta^{13}\text{C}$ como para $\delta^{15}\text{N}$. Para el caso del, $\delta^{13}\text{C}$ del mismo modo que para el lobo marino de Steller y el lobo fino del Norte, las variaciones se podrían explicar a partir de cambios en los patrones de productividad primaria o bien un

incremento de $[\text{CO}_2]_{\text{aq}}$ (^{12}C -enriquecido) antropogénico en el medio (Efecto Suess-Cullen *et al.*, 2001). Es importante mencionar que los trabajos relacionados con otras especies de otáridos se llevaron a cabo en el Pacífico Norte. La latitud de Isla Santa Margarita se encuentra en una región de transición templado-tropical con características muy diferentes a las zonas de estudio del lobo marino de Steller, especialmente por la presencia de una importante influencia tropical en la región (Lluch *et al.*, 2000).

Las diferencias al analizar esta condición local podrían verse manifiestas al observar el comportamiento del $\delta^{13}\text{C}$ entrando a la parte final de los años noventa. Cuando se comparan los trabajos en el Pacífico Norte con las descripciones que se han hecho acerca de la ODP (Chávez *et al.*, 2003), se vincula el inicio del régimen cálido en 1975 que perdura hasta 1999 (Hare y Mantua, 2000), cuando inicia un régimen frío. Al observar la variación del $\delta^{13}\text{C}$ en el colágeno dental del lobo marino de Isla Santa Margarita se nota un incremento de los valores, posible indicativo del retorno al periodo frío, existente antes de 1975. Es un hecho que la influencia tropical en Bahía Magdalena (Lluch-Belda *et al.*, 2000) juega un papel aunque poco estudiado en la región de Bahía Magdalena. Esta influencia podría complicar el uso de proxies como el colágeno dental para detectar cambios a mayor escala temporal en bajas latitudes como la del presente estudio.

Del mismo modo que para el $\delta^{13}\text{C}$ también se observa un declive de $\delta^{15}\text{N}$ a partir de mediados de los años setenta (Fig. 21b). Sin embargo en este caso se aprecia una recuperación de los valores al final de los años noventa.

Es difícil pensar que los lobos marinos estén cambiando de nivel trófico, pues los cambios no son mayores a 1‰. Por otro lado se conoce la variabilidad temporal de $\delta^{15}\text{N}$ que se presenta no solo en la base de la red trófica en sitios como el Golfo de California y diferentes sitios de la costa de California (Altabet *et al.*, 1999). También se conoce la variabilidad isotópica que puede presentarse cuando se contrastan diferentes colonias de lobo marino por ejemplo dentro del Golfo de California (Porrás-Peters *et al.*, 2008).

Los resultados de este trabajo sobre el lobo marino de California y estudios anteriores como el de Christensen y Richardson (2008) en marsopa común y de Lee *et al.* (2005) en ballena franca, permiten generar dos hipótesis:

1) Los cambios en el colágeno dental del lobo marino de California a lo largo de las últimas tres décadas tienen que ver con cambios en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en la base de la red trófica, los cuales han tenido que ver con cambios ambientales que pudieran estar modificando patrones de corrientes, intrusiones de aguas cálidas, procesos de producción de regenerada, etc., los cuales regulan las concentraciones en la base de $\delta^{15}\text{N}$ en las bases de las redes tróficas (Takai *et al.*, 2000). En la misma línea y fortaleciendo esta hipótesis hay evidencia acerca del aumento en los últimos 50 años, del espesor de la capa mínima de oxígeno (CMO) en el Pacífico Ecuatorial y diferentes zonas del Atlántico (Stramma *et al.*, 2008), asumiendo la posibilidad de que ocurra el mismo fenómeno en otras latitudes, debido al dinamismo que esta capa parece presentar. Es importante mencionar nuevamente que en la CMO se dan importantes eventos de desnitrificación asociados a niveles de altos de $\delta^{15}\text{N}$, los cuales ascienden hacia la zona fótica, enriqueciendo la red trófica desde su base hasta los depredadores tope (Wada y Hattori, 1991; Altabet *et al.*, 1995; 2001; Takai *et al.*, 2000).

2) Cambios en la dieta hacia presas de menor posición trófica y una incorporación de presas de mayor posición a partir de mediados de los noventa. Esta posibilidad no se descarta totalmente. Esta hipótesis es la más débil, en especial debido a la ya mencionada variabilidad temporal de $\delta^{15}\text{N}$ que se presenta a nivel de la base de la red trófica (Altabet *et al.*, 1999; 2001; Lee *et al.*, 2005; Stramma *et al.*, 2008; Aguíñiga *et al.*, datos no publicados).

DISCUSIÓN GENERAL

La técnica de isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) fue útil para llevar a cabo distintos objetivos dentro del estudio de la ecología alimentaria de dos especies de otáridos, *Zalophus californianus* y *Zalophus wollebaeki*. Estos objetivos se enfocaron en entender los hábitos alimentarios dentro de una población -Isla Santa Margarita-, donde fue posible separar las distintas categorías de sexo y edad de acuerdo a las propiedades de cada una, en función de lactancia, cuidado materno, migraciones y segregación alimentaria intersexual. Estos hallazgos fueron respaldados por otros trabajos no solo basados en isótopos estables (Newsome *et al.*, 2006; Lewis *et al.*, 2006; Porras-Peters *et al.*, 2008) sino también en ecología poblacional y conductual (Odell, 1975; Mate, 1975; Aurióles *et al.*, 1983; Aurióles, 1988; Hernández-Camacho *et al.*, 2008; García-Aguilar y Aurióles, 2003). También fue posible encontrar diferencias dentro de una misma categoría, lo cual apoya la premisa ecológica de la repartición del nicho alimentario a nivel individual (Van Valen, 1965), no solo dependiente del fenotipo sino también independiente de el (Estes *et al.*, 2003). Al comparar distintas poblaciones también fue posible hallar diferencias importantes las cuales coincidieron con lo que se conoce sobre la importancia de la base de las redes tróficas (Farrell *et al.*, 1995; Altabet *et al.*, 1999) y los patrones latitudinales que se han definido en otras especies de pinnípedos como el elefante marino del Norte (Aurióles *et al.*, 2006). El $\delta^{13}\text{C}$, que define aspectos relacionados con el ecosistema que utilizan los consumidores fue crítico para definir lo que podrían ser conductas de migración/segregación alimentaria intersexual en Santa Margarita o bien la posible ausencia de esta en el Golfo de California (centro y norte) y las Islas Galápagos. El análisis isotópico enfocado al cuidado materno, ya había probado ser efectivo para cuantificar la inversión materna (Newsome *et al.*, 2006), en este caso fue posible retomar esta posibilidad a gran escala espacial, fortaleciendo antiguas hipótesis como la generada por Gentry y Kooyman (1986) quienes manejan una relación lineal negativa entre la latitud y la duración de la lactancia para varias especies de otáridos, la cual también probó ser ligeramente más prolongada en machos, algo que Lindenfors *et al.* (2002) argumenta en términos de una mayor oportunidad hacia este

sexo para desarrollarse, dentro de un esquema dimórfico sexual de alta demanda para ellos. El análisis ambiental con base en firmas isotópicas resultó ser parcialmente exitoso, ya que mientras El Niño fue quizás enmascarado por la alta variabilidad isotópica intra-individual, resultado de una dieta costera, otro tipo de fenómenos de mayor escala como la decadal, mostraron una tendencia que en los últimos 35 años podría indicar cambios en los patrones de productividad primaria del ecosistema, escenario que ya ha sido descrito del mismo modo en el Pacífico Norte utilizando indicadores como el lobo marino de Steller (Hobson *et al.*, 2004) y el lobo fino del Norte (Newsome *et al.*, 2008).

Este trabajo representa una pieza mas dentro del estudio de la ecología alimentaria, a través de una técnica ya empleada en el pasado, pero con la posibilidad de utilizar tejidos que almacenan una gran cantidad de información validada en términos de temporalidad (casi 4 décadas), y propia de depredadores tope con una importante fidelidad regional, siendo capaces reiterar su papel como centinelas del ecosistema, moldeando y reflejando cuantitativamente (valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) su conducta tanto a nivel individual como poblacional, en términos de las propiedades del ecosistema que habitan.

Este tipo de investigación presenta un gran potencial. Una ventaja consiste en la constante compilación de nuevas muestras pertenecientes a distintos sitios no analizados hasta el momento, por ejemplo correspondientes a California, lo cual nos permitirá, en el caso de *Zalophus californianus*, crear un esquema completo a lo largo de toda la distribución del género (California, Baja California, Golfo de California y Galápagos), generando conocimiento acerca de patrones alimentarios influenciados no solo por las presas regionales sino también por las propiedades geoquímicas de su ambiente y en este caso a una gran escala latitudinal no analizada anteriormente, donde también será posible completar y fortalecer el conocimiento acerca del cuidado materno (lactancia) y patrones geográficos descritos parcialmente en el pasado (Gentry y Kooyman, 1986). El ser capaces de analizar un tejido que alberga información decadal, cuando se tiene un alto número de muestras, aunado al estudio de un importante indicador ambiental como el lobo marino, ha sido posible y lo seguirá siendo, analizar cambios ambientales a gran

escala temporal en áreas como Bahía Magdalena, especialmente por la existencia de una importante colección de material que data desde inicios los años setenta hasta el presente y que continúa en crecimiento. Esto nos está permitiendo englobar series de tiempo que abarcan al menos dos cambios de régimen climático (transición hacia uno cálido y hacia uno frío- Hare y Mantua, 2000), que en el caso del Pacífico Norte han sido bien estudiados y que ahora para Bahía Magdalena (importante influencia tropical, en comparación con el Pacífico Norte- Lluch *et al.*, 2000), se presenta la oportunidad de crear un escenario local de este tipo de variaciones ambientales, utilizando como indicador al lobo marino de California.

CONCLUSIONES

- Hay una diferenciación isotópica significativa entre los lobos marinos de Isla Santa Margarita, San Benito, Golfo de California y de modo notorio, Islas Galápagos ($\delta^{15}\text{N}$). Estas diferencias se atribuyen a los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en la MOP que predominan dentro de cada región, estableciendo propiedades geoquímicas inherentes para cada región.
- En todos los casos las crías se diferenciaron isotópicamente de las demás clases por su condición lactante, la cual implica un consumo de leche con la misma firma de $\delta^{15}\text{N}$ de la madre (enriqueciéndose al ser adicionada con la señal de la cría) y un elevado consumo de lípidos enriquecidos en ^{12}C .
- Para todos los casos hay una diferencia en $\delta^{15}\text{N}$ entre hembras y machos al alcanzar la etapa adulta, lo cual refleja una variación en sus estrategias alimentarias, posiblemente por el consumo de presas con mayor enriquecimiento en ^{15}N por parte de los machos adultos.
- Una alta variación en los valores $\delta^{15}\text{N}$ dentro de las distintas categorías de sexo y edad, podrían estar reflejando amplio espectro alimentario y este a su vez una diversificación de dietas con distintas señales isotópicas.
- La variación intersexual en $\delta^{13}\text{C}$ para Isla Santa Margarita podría deberse a la segregación a alimentaria que se presenta, donde los machos adultos se desplazan hacia áreas alejadas de las zonas de reproducción. En el caso del Golfo de California (centro y norte) y Galápagos donde no se hallaron estas variaciones podría apoyarse la hipótesis de que los machos no se alejan demasiado de estas zonas una vez que termina el periodo reproductivo. Especialmente para el

Golfo de California se aporta información dentro de un tema (migración) que en términos generales es desconocido.

- El rastreo isotópico del cuidado materno indica que la localidad de más baja latitud (Galápagos-*Zalophus wolfebaeki*) presenta la lactancia más prolongada, generando cierta evidencia acerca del gradiente latitudinal que se ha propuesto para la duración de la lactancia en otáridos.
- La inversión materna (duración de la lactancia) fue ligeramente mayor en machos, quizás resultado del temprano dimorfismo sexual en el género *Zalophus*, apoyando la Teoría de la inversión materna.
- La técnica isotópica en colágeno dental de los lobos marinos de Isla Santa Margarita no fue adecuada para rastrear eventos de alta frecuencia como El Niño, quizás por la alta variabilidad alimentaria intra-individual que se presenta en los lobos marinos y por la posible incorporación equivalentes ecológicos (posición trófica similar a la de especies remplazadas) a la dieta.
- Los eventos de baja frecuencia (decadales) fueron rastreados eficientemente por la técnica isotópica, encontrando una reducción de $\delta^{13}\text{C}$ en colágeno dental de lobos marinos de Santa Margarita a lo largo de los últimos 35 años, indicando cambios en el ecosistema en términos de concentración de CO_2 /productividad primaria, así como también modificaciones decadales en el $\delta^{15}\text{N}$ indicando posiblemente cambios a nivel de la base de las redes tróficas (CMO) del ecosistema de Bahía Magdalena.

BIBLIOGRAFÍA

Abrams, P. A. 1980. Some comments on measuring niche overlap. *Ecology*. 61: 44–49.

Aguñiga-García S. 1999. Geoquímica de la cuenca estuarina del Río Colorado: $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$ y biomarcadores lipídicos en sedimentos superficiales. Tesis de Doctorado. UABC, Ensenada, B. C. México. 155 p.

Altabet, M. A. 2001. Nitrogen isotopic evidence for micronutrient control of fractional NO_3 utilization in the equatorial Pacific. *Limnology and Oceanography*. 46(2): 368-380.

Altabet, M. A., Francois, R., Murray, D. W. y Prell, W. R. 1995. Climate-related variations in denitrification in the Arabian Sea from sediment $15\text{N}/14\text{N}$ ratios. *Nature*, Londres. 373: 506-509.

Altabet, M. A., Pilska, C., Thunell, R., Pride, C., Sigman, D., Chavez, F. y Francois, R. 1999. The nitrogen isotope biogeochemistry of sinking particles from the margin of the Eastern North Pacific. *Deep-sea research*. 46: 655-679.

Álvarez-Borrego, S. 1983. The Gulf of California. En: *Ecosystems of the world: Estuaries and enclosed seas*. Ed. Ketchum, B.H. Elsevier Scientific Publishing Company. Amsterdam. 427-449.

Annett, C.A. y Pierotti, R. 1999. Long-term reproductive output in western gulls: consequences of alternate tactics in diet choice. *Ecology*. 80: 288–297.

Antonelis, G. A. y Fiscus, H. C. 1980. The Pinnipeds of the California Current. *CalCOFI Rep.* 21:68-78

Antonelis, G.A., Fiscus, C. H. y De Long, R. L. 1984. Spring and summer prey of the California sea lions, *Zalophus californianus*, at San Miguel Island, California, 1978-79. Fishery Bulletin. 82 (1): 67-75.

Arnbom, T. A., Lunn, N. J., Boyd, L. y Barton, T. 1992. Aging live Antarctic fur seals and elephant seals. Marine Mammal Science. 8 (1): 37-43.

Arntz, W., Pearcy, W. G., Trillmich, F. 1991. Biological consequences of the 1982–83 El Niño in the Eastern Pacific. En: Trillmich F, Ono, K. (eds) Pinnipeds and El Niño: responses to environmental stress. Springer Verlag, Berlin, p 22–44.

Aurioles, D. G., Sinsel, F., Fox, C. Alvarado, E. y Maravilla, O. 1983. Winter migration of subadult male California sea lions (*Zalophus californianus*) in the southern part of Baja California. Journal of Mammalogy. 64 (3): 513-518.

Aurioles, D. G. 1988. Behavioral ecology of California sea lion in the Gulf of California. Tesis de Doctorado. Universidad de California, Santa Cruz. 175 pp.

Aurioles, G. D. y Le Boeuf, B. J. 1991. Effects of the El Niño 1983 on the California sea lion population in Mexico. 112-118. En: Pinnipeds and El Niño. Responses to environmental stress. Trillmich F. y K. Ono. Ed. Springer-Verlag. 293 pp.

Aurioles, G. D., Balart, E. y Castro, J. L. 1995. Recomendaciones para la explotación y aprovechamiento de la langostilla. Capítulo 14: 221-233. IN. La Langostilla: Biología, Ecología y Aprovechamiento. Eds. Aurioles G. D. y E. Balart. Pub. Esp. CIBNOR, 233 p.

Aurioles, G. D. 1997. Ecología poblacional y alimentaria del lobo marino de California en la Bahía de La Paz, Baja California Sur. Informe final para CONABIO. Mayo, 1997. 123 p.p.

Aurioles, G. D., Koch, P. y Le Boeuf, B. J. 2004. Stable isotope change in sea lion teeth: Relationships to long-term changes in feeding habits and ecosystem perturbations in the Gulf of California. UC-MEXUS. Collaborative proposal 2004-2005 (Proyecto apoyado).

Aurioles, G. D., Koch, P., Le Boeuf, B. J. 2006. Differences in foraging ecology of Mexican and California elephant seals: Evidence from stable isotopes in pups. *Marine Mammal Science*. 22 (2): 1-13.

Aurioles, G. D., Newsome, S. D., Salazar-Pico, S. y Koch, P. En prensa. Stable isotope difference between sea lions of the genus *Zalophus* from the Gulf of California and Galápagos Islands. *Journal of Mammalogy*. 90: 6.

Badan-Dangon, A., Dorman, C.E., Merrifield, M.A., Winant, C.D. 1991. The lower atmosphere over the Gulf of California. *Journal of Geophysical Research*. 96: 877–896.

Banks, S. A. 2002. Ambiente físico. En: Reserva marina de Galápagos. Línea base de la biodiversidad. (Eds.) Danulat, E. y Edgar, G. J. 22-37. Fundación Charles Darwin y Servicio Parque Nacional Galápagos, Santa Cruz, Galápagos, Ecuador.

Bartholomew, G. A. y Boolootian, R. A. 1960. Numbers and population structure of the pinnipeds on the California Channel Islands. *Journal of Mammalogy*. 41: 366-375.

Bartholomew, G. A. 1970. A model for the evolution of pinniped polygyny. *Evolution*. 24: 546-559.

Bautista, A. V. 2002. Alimentación del lobo marino de California (*Zalophus californianus californianus*, Lesson 1828) y su relación con los pelágicos menores en Bahía Magdalena, B.C.S., México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). México, D.F. 77 pp.

Beck, C. A., Bowen, W. D., McMillan, J. I. y Iverson, S. J. 2003. Sex differences in the diving behaviour of a size-dimorphic capital breeder: the grey seal. *Animal Behavior*. 66: 777-789.

Beier, E., Lavín, M. F., Gómez, J., Godinez, V. y García, J. 2003. La Corriente Costera Mexicana in GEOS, Reunión anual de la Unión Geofísica Mexicana. 23: 152. Puerto Vallarta, México.

Bidigare, R. R., Fluegge, A., Freeman, K. H., Hanson, K. L., Hayes, J. M., Hollander, Jasper, J. D. King, L. L., Laws, E. A., Milder, J., Millero, F. J., Pancost, R., Popp, B. N., Steinbergand, P. A. y Wakeham, G. 1997. Consistent fractionation of ^{13}C in nature and in the laboratory: Growth-rare effects in some haptophyte algae. *Global Biogeochemical Cycles*. 11:279-292.

Bigg, M. A. 1973. Census of California sea lion on southern California, Vancouver Island, British Columbia. *Journal of Mammalogy*. 54: 285-287.

Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulseay, C. D. y Forister, M. L. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist*. 161 (1): 1-28.

Bon, R. y Campan, R. 1996. Unexplained sexual segregation in polygamous ungulates: a defense of an ontogenetic approach. *Behav Process*. 38:131–154.

Bonnell, M. L. y Ford, R. G. 1987. California sea lion distribution: A statistical analysis of aerial transect data. *J. Wildl. Manage*. 51(1):13-20.

Bonner, W. N. 1984. Lactation strategies in pinnipeds: Problems for a marine mammalian group. *Symp. Zool.Soc. Lond*. 51: 253–272.

Boness, D.J. y Bowen, W. D. 1996. Evolution of maternal care in pinnipeds. *Bioscience*. 46 (9): 645-654.

Boyd, I. L., Arnborn, T. A. y Fedak, M. A. 1994. Biomass and energy consumption of the south Georgia stock of southern elephant seals. En: *Elephant seals: population ecology, behavior, and physiology*. B. J. Le Boeuf and R. M. Laws (Eds.). University of California Press, Berkeley, California, USA. 91-117.

Bowen, W. D. 2000. Reconstruction of pinnipeds diets: Accounting for complete digestion of otoliths and cephalopod beaks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 57, 898–905.

Bowers, M. A., y Smith, H. D. 1979. Differential habitat utilization by sexes of the deer mouse, *Peromyscus maniculatus*. *Ecology*. 50:869–875.

Bowyer, R. T. y Kie, J. G. 2004. Effects of foraging activity on sexual segregation in mule deer. *J Mammal*. 85:498–504.

Bridcut, E. E., y Giller, P. S. 1995. Diet variability and foraging strategies in brown trout (*Salmo trutta*): an analysis from subpopulations to individuals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 52: 2543–2552.

Burns, J. M., Trumble, S. J., Castellini, M. A. y Testa, J. W. 1998. The diet of Weddell seals in McMurdo Sound, Antarctica as determined from scat collections and stable isotope analysis. *Polar biology*. 19: 1432-2056.

Burton, R. K. y Koch, P. L. 1999. Isotopic tracking of foraging and long-distance migration in northeastern Pacific pinnipeds. *Oecologia*. 119: 578-585.

Burton, R. K., Snodgrass, J. J., Gifford-Gonzalez, D., Guilderson, T., Brown, T. y Koch, P. 2001. Holocene changes in the ecology of northern fur seals: insights from stable isotopes and archaeofauna. *Oecologia*. 128 :107–115.

Camalich-Carpizo, J. En proceso. Variabilidad entre la base trófica y altos niveles tróficos en condiciones oceanográficas contrastantes en la ZTTT, Bahía Magdalena, B.C.S.: uso de $\delta^{13}\text{C}$; $\delta^{15}\text{N}$ y contenido estomacal. Tesis de Doctorado. CICIMAR-IPN.

Carretta, J. V., Forney, K. A., Muto, M. M., Barlow, J., Baker, J., Hanson, B., Lowry, M. S. 2007. U.S. Pacific marine mammal stock assessments: 2006. Tech. memo. NOAA-TM-NMFS-SWSC.

Casas-Valdez, M. y Ponce-Díaz, G. 1996. Estudio del potencial pesquero y acuícola de Baja California Sur. SEMARNAP, Gob. del Estado de Baja California Sur, FAO, UABCS, CIBNOR, CICIMAR, Inst. Nal. de la Pesca & CETMAR.

Castellini, M. A., Murphy, B. J., Fedak, M. A., Ronald, K., Gofton, N. y Hochachka, P. W. 1985. Potentially conflicting metabolic demands of diving and exercise in seals. *J. Appl. Physiol.* 58,392 -399.

Caudron, A. K. 1997. Pinnipeds social systems: A review. *Mammalia* 61: 153–160.

Clementz, M. T. y Koch, P. 2001. Differentiating aquatic mammal habitat and foraging ecology with stable isotopes in tooth enamel. *Oecologia*. 129: 461-472.

Clutton-Brock, T.H., Guinness, F.E. y Albon, S.D. 1982. Red deer: Behavior and ecology of two sexes. University of Chicago Press, Chicago, IL.

Clutton-Brock, T. H., Iason, G. R. y Guinness, F. E. 1987. Sexual segregation and density-related changes in habitat use in male and female deer (*Cervus elaphus*). *Journal of Zoology*, London. 211:275–289.

Clutton-Brock, T. H. 1991. The evolution of parental care. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

Colwell, R. K. y Futuyma, D. J. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52: 567–576.

Cohen, L. H., Condie, K. C., Kuest, L. J., MacKenzie, G. S., Meister, F.H., Pushkar, P. y Stueber, A. M. 1963. Geology of the San Benito Islands, Baja California, Mexico. *Geological Society of America Bulletin*. 74:1355-1370.

Crocker, D. E., Costa, D. P., LeBoeuf, B., Webb, P. M. y Houser, D. S. 2006. Impact of El Niño on the foraging behavior of female northern elephant seals, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 309: 1– 10.

Cullen, J. T., Rosenthal, Y., Falkowski, P. G. 2001. The effect of anthropogenic CO₂ on the carbon isotope composition of marine phytoplankton. *Limnol Oceanogr* 46: 996–998.

Cupa-Cedillo, L. 2007. Evaluación de los perfiles de ácidos grasos del lobo marino de California *Zalophus californianus* en estudios de alimentación. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. La Paz, Baja California Sur. 109 p.p.

Curiel, H. J. 2008. Alimentación de machos adultos y subadultos de lobo marino de California, *Zalophus californianus* (Lesson 1828) de Isla Magdalena, B.C.S., México. Tesis de Licenciatura. Centro Iniversitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. 50 p.p.

Christian, J. J. 1956. The natural history of summer aggregation of the big brown bat *Eptesicus fuscus fuscus*. *Am. Midl. Nat.* 55 (1): 1-66.

Chávez, F. P., Collins, C. A., Huyer, A., and Mackas, D. L., 2002. El Niño along the west coast of North America. *Prog. Oceanogr.*, 54(1-4), 1-5.

Chávez, F. P., Ryan, J., Lluch-Cota, S. E. y Niquen, M. 2003. From anchovies to sardines and back: Multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science*. 299, 217–221.

Christensen, J. T. y Richardson, K. 2008. Stable isotope evidence of long-term changes in the North sea food web structure. *Marine Ecology Progress Series*. 368: 1-8.

Daltry, J. C., Wuster, W. y Thorpe, R. S. 1998. Intraspecific variation in the feeding ecology of the crotaline snake *Calloselasma rhodostoma* in Southeast Asia. *Journal of Herpetology*. 32: 198–205.

Da Silva, J. y Neilson, J. D. 1985. Limitations of using otoliths recovered in scats to estimate prey consumption in seals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42: 1439-1442.

Dellinger, T. 1987. Das Nahrungsspektrum der Sympathiscen Galapagos Seebaren (*Arctocephalus galapagoensis*) und Galapagos- Seelowen (*Zalophus californianus wollebaeki*) mit versuchen zur methodic der kotanalse. Diplomarbeit. Univ. Konstanz, FRG. 71 p.p.

Dellinger, T. y Trillmich, F. 1988. Estimating diet composition from scat analysis in otariid seals (Otariidae): Is it reliable?. *Canadian Journal of Zoology*. 66: 1865–1870.

Dellinger, T. y Trillmich, F. 1999. Fish prey of the sympatric Galapagos fur seals and sea lions: Seasonal variation and niche separation. *Canadian Journal of Zoology*. 77: 1204-1216.

DeNiro, M. J. y Epstein, S. 1978. Influence of the diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica Cosmochimica Acta*. 42: 495-506.

Deutsch, C., Le Boeuf, B. J. y Costa, D. P. 1994. Sex differences in reproductive effort in northern elephant seals. En: *Elephant seals: population ecology, behavior, and physiology*. B. J. Le Boeuf and R. M. Laws (Eds.). University of California Press.

Deutsch, C., Sigman, D. M., Thunell, R. C., Meckler, A. N. y Haug, G. H. 2004. Isotopic constraints on glacial/interglacial changes in the oceanic nitrogen budget. *Global Biochemical Cycles*. 18:1-22.

Donlan, C. S., Tershy, B. R., Keit, B. S., Sánchez, J. A., Wood, B., Weinstein, A., Croll, D. A. y Hermosillo, M. A. 1999. Island conservation actions in Northwest Mexico. En: Browne, D. R., Mitchell, K. L. y Chaney, H. W. (Eds.). *Proceedings of the fifth California Islands Symposium*. Santa Barbara Museum of Natural History. Santa Barbara, CA.

Dunton, K. H., Saupe, S. M., Golikov, A. N., Schell, D. N., Schonberg, S. V. 1989. Trophic relationships and isotopic gradients among arctic and subarctic fauna. *Marine Ecology Progress Service*. 56: 89-97.

Eberhardt, L.L. y Sinnif, D. B. 1977. Population dynamics and marine mammal management policies. *J. Fish. Res. Board Can.* 34: 183-190.

Elorriaga-Verplancken, F. y Auriolles, G. D. 2008. Trace Metal Concentrations in the Hair of *Zalophus californianus* Pups and their Relation to Feeding Habits. *Biological Trace Elements Research*. 126 (1-3): 148-164.

Elsner, R. y Gooden, B. 1983. *Diving and asphyxia: A comparative study of animals and man*. Physiological Society Monograph 40. Cambridge University Press, Cambridge, 175 pp.

Estes, J. A., Riedman, M. L., Staedler, M. M., Tinker, M. T. y Lyon, B. E. 2003. Individual variation in prey selection by sea otters: Patterns, causes and implications. *Journal of Animal Ecology*. 72: 144-155.

Evans, K., Hindell, M., Robertson, K., Lockyer, C. y Rice, D. 2002. Factors affecting the precision of age determination of sperm whales, *Physeter macrocephalus*. *J Cet Res Man* 4, 193–202.

Farrell, J. W., Pedersen, T. F., Calvert, S. E. y Nielsen, B. 1995. Glacial-integrated changes in nutrient utilization in the equatorial Pacific Ocean. *Nature*. 377: 514-517.

Feinsinger, P., Spears, E. E. y Poole, R. W. 1981. A simple measure of niche breadth. *Ecology*. 62:27–32.

Ferguson, S. H. 2006. The influences of environment, mating habitat, and predation on Evolution of Pinniped Lactation Strategies. *Journal of Mammalian Evolution*. 13 (1):63-82.

Fiscus, C. H. 1961. Growth in the Steller sea lion. *Journal of Mammalogy*. 42 (2): 218-223.

Fiscus, C. H. y Baines, G. A. 1966. Food and feeding behavior of Steller and California sea lions. *Journal of mammalogy*. 47 (2): 195-200.

Fleming, T. H. y Heithaus, E. R. 1986. Seasonal foraging behavior of the frugivorous bat *Carolla perspicillata*. *Journal of Mammalogy*. 67: 660–671.

Ford, J. K. B., Ellis, G. M., Barrett-Lennard, L. G., Morton, A. B., Palm, R. S. y Balcomb III, K. C. 1998. Dietary specialization in two sympatric populations of killer whales (*Orcinus orca*) in coastal British Columbia and adjacent waters. *Canadian Journal of Zoology*. 76: 1456-1471.

France, R. L. 1995. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: Foodweb implications. *Marine Ecology Progress Series*. 124: 307-312.

Freeland, H., Denman, K., Wong, C. S., Whitney, F. y Jacques, R. 1997. Evidence of change in the winter mixed layer in the Northeast Pacific Ocean. *Deep-Sea Res.* 44: 2117–2129.

Froese R, Pauly D (eds). 2006. FishBase. www.fishbase.org

Fry, D. H. 1939. A winter influx of sea lions from lower California. *California Fish Game Bulletin*. 25: 245-250.

Fry, B. y Wainright, S. C. 1991. Diatom sources of ^{13}C -rich carbon in marine food webs. *Mar Ecology Progress Ser.* 76:149-157.

García-Aguilar, M. y Aurióles, G. D. 2003. Cuidado materno en el lobo marino de California (*Zalophus californianus*) de Los Islotes, Golfo de California, México. *Ciencias Marinas*. 29: 573-583.

García-Rodríguez, F. J. y Aurióles, G. D. 2004. Spatial and temporal variation in the diet of the California sea lion (*Zalophus californianus*) in the Gulf of California, Mexico. *Fishery Bulletin*. 102 (1): 47-62.

Gautier-Hion, A. 1980. Seasonal variations of diet related to species and sex in a community of *Cercopithecus* monkeys. *Journal of Animal Ecology*. 49:237–269.

Gentry, L. R. y Kooyman, G. L. 1986. Fur seals: Maternal strategies on land and at sea. Princeton University Press. Nueva Jersey, Estados Unidos.

Giraldeau, L. A., y Lefebvre, L. 1985. Individual feeding preferences in feral groups of rock doves. *Canadian Journal of Zoology*. 63:189–191.

Goericke, R. y Fry, B. 1994. Variations of marine $\delta^{13}\text{C}$ with latitude, temperature, and dissolved CO_2 in the world. *Ocean. Global Biogeochemical Cycles*. 8: 85-90.

González-Rodríguez, M. 2002. Historia trófica por edad y sexo del lobo marino de California *Zalophus californianus* utilizando las razones isotópicas $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ y $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ en colágeno de dientes. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, IPN. La Paz, B.C.S. 51 pp.

González-Suárez, M., Flatz, R., Aurióles, G. D., Hedrick, P. W. y Gerber, L. R. 2009. Isolation by distance among California sea lion populations in Mexico: redefining management stocks. *Molecular Ecology*. 18:1088-1099.

Grantham, O. K., Moorhead, D. L. y Willig, M. R. 1995. Foraging strategy of the giant rams-horn snail, *Marisa cornuarietis*: an interpretive model. *Oikos*. 72: 333–342.

Gruber, N. y Sarmiento, J. L. 1997. Global patterns of marine nitrogen fixation and denitrification. *Global Biogeochem. Cycles*, 11(2), 235-266.

Guinet, C., L. Dubroca, M. A. Lea, S. Goldsworthy, Y. Cherel, G. Duhamel, F. Bonadonna y J. P. Donnay. 2001. Spatial distribution of foraging in female Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella* in relation to oceanographic variables: A scale-dependent approach using geographic information systems, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 219, 251– 264.

Hare, S. R. y Mantua, N. J. 2000. Empirical evidence for North Pacific regime shifts in 1977 and 1989. *Prog Oceanogr*. 47: 103–146.

Hall-Aspland, S. A., Rogers, T. L. y Canfield, R. B. 2005. Stable carbon and nitrogen isotope analysis reveals seasonal variation in the diet of leopard seals. *Marine Ecology Progress Series*. 305: 249-259.

Hayward, T. L. 1993. Preliminary observations of the 1991 – 1992 El Niño in the California Current, *CalCOFI Rep.* 34, pp. 21– 29, Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest., La Jolla, Calif.

Heath, C. B. 2002. California, Galapagos, and Japanese sea lions *Zalophus californianus*, *Z. wolfebaeki*, and *Z. japonicus*. En: Perrin WF, Wursig B, Thiewissen JGM (eds) *Encyclopedia of marine mammals*. Academic Press, London, p 180–186.

Heath, C. y Francis, J. 1983. California sea lion population dynamics and feeding ecology, with application for management. Results of 1981-1982 Research on Santa Barbara and San Nicolas islands. Administrative Report. No. LJ-83-04C. Southwest Fisheries Center.

Hernández-Camacho C. J., Aurióles, G. D. y Gerber L. 2008. Age-specific birth rates of California sea lions (*Zalophus californianus californianus*) in the Gulf of California, Mexico. *Marine Mammal Science*. 24: 664–676.

Hinga, K. R., Arthur, M. A., Pilson, M. E. Q. y Whitaker, D. 1994. Carbon isotope fractionation by marine phytoplankton in culture: the effects of CO₂ concentration, pH, temperature and species. *Global Biogeochem Cycles*. 8: 91-102.

Hirons, A. C., Schell, D. M. y Finney, B. P. 2001. Temporal records of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in North Pacific pinnipeds: inferences regarding environmental change and diet. *Oecologia*. 129: 591–601.

Hobson, K. A. y Welch, H. E. 1992. Determination of trophic relationships within a high arctic marine food web using $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ analysis. *Marine Ecology Progress Series*. 84: 9-18.

Hobson, K. A., Alisauskas, R. T. y Clark, R. G. 1993. Stable-nitrogen isotope enrichment in avian tissue due to fasting and nutritional stress: Implications for isotopic analyses of diet. *The Condor*. 95: 388-394.

Hobson K. A., Sease, J. L., Merrick R. L y Piatt, J. F. 1997. Investigating trophic relationships of pinnipeds in Alaska and Washington using stable isotope ratios of nitrogen and carbon. *Marine Mammal Science*. 13:114-132.

Hobson K. A. y Sease, J. L. 1998. Stable isotope analysis of tooth annuli reveal temporal dietary records: An example using Steller Sea lions. *Marine Mammal Science*. 14(1): 116-129.

Hobson, K. A., Sinclair, E. H., York, A. E., Thomason, J. R. y Merrick, R. E. 2004. Retrospective isotopic analyses of Steller sea lion tooth annuli and seabird feathers: A cross-taxa approach to investigating regime and dietary shifts in the Gulf of Alaska. *Marine Mammal Science*. 20 (3): 621-638.

Husby, D. M. y Nelson, C. S. 1982. Turbulence and vertical stability in the California Current, *CalCOFI Rep.* 23, pp. 113– 129, Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest., La Jolla, Calif.

Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks: Cold Spring Harbor symposium. *Quantitative Biology*. 22: 415–427.

Jackson, M. 1997. *Galápagos, una historia natural*. University of Calgary Press. EUA. 197 p.

Jenness, R., y Sloan, R. E. 1970. The composition of milks of various species: A review. *Dairy Sci. Abst.* 32:599–612.

Jouventin, P. y Cornet, A. 1980. The sociobiology of pinnipeds. *Advances of study in behavior.* 2:121-141.

Junak, S. A. y Philbrick, R. 1999. Flowering plants of the San Benito Islands, Baja California, Mexico. *Proceedings of the fifth California Islands Symposium.* Santa Barbara Museum of Natural History. Santa Barbara, CA.

Kato, S. 1974. Development of the pelagic red crabs (*Galatheidae*, *Pleuroncodes planipes*) fishery in the eastern Pacific Ocean. *Mar. Fish. Rev. NOAA*, 36(10):1-9.

Kelly F. J. 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology* 78, 1-27.

Kenyon, K. W. 1969. The sea otter in the eastern Pacific Ocean. *North American Fauna* 68. Bureau of Sport Fisheries and Wildlife, United States Government Printing Office, Washington, D.C., USA.

King, J. E. 1983. *Seals of the world.* Cornell University Press. Nueva York, Estados Unidos. 240 p.

Kevezal, G A. 1996. Recording structures of mammals: Determination of age and reconstruction of life history. A. A. Balkema/Rotterdam/Brookfield (Eds.). Estados Unidos. 274 p.

Kooyman, G. L. 1985. Physiology without restraint in diving mammals. *Mar. mammal. Sci.* 1: 166–178.

Kooyman, G. L. 1989. *Diverse Divers.* Berlin: Springer Verlag. 200 p.

Kruuk, H. y Moorhouse, A. 1990. Seasonal and spatial differences in food selection by otters (*Lutra lutra*) in Shetland (Scotland, UK). *Journal of Zoology* (Londres). 221: 621–638.

Kuhn, C. E., Aurioles, G. D. y Costa, D. P. 2004. Habitat utilization, diving and foraging behavior of adult female California sea lions (*Zalophus californianus*). XXIX Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos. La Paz, México. 78 pp.

Kuhn, C. E., Aurioles, G. D., Weise, M. J. y Costa, D. P. 2006. Oxygen stores of California sea lion pups: Implications for diving ability. *Sea lions of the world*. En: *Sea Lions of the World*. Alaska Sea Grant College Program. AK-SG-06-01.

Kurle, C. M. y Worthy, G. A. J. 2001. Stable isotope assessment of temporal and geographic differences in feeding ecology of northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) and their prey. *Oecologia*. 126: 254–265.

Kurle, C. M. y Worthy, G. A. J. 2002. Stable nitrogen and carbon isotopes ratios in multiple tissues of the northern fur seal *Callorhinus ursinus*: Implications for dietary and migratory reconstructions. *Marine Ecology Progress Service*. 236: 289-300.

Laws, R. M. 1953. A new method of age determination with special reference to the elephant seal *Mirounga leonina*. *Falkland Islands, Depend. Surv. Sci. Rep.* 2.

Laws, R. M. 1962. Age determination of Pinnipedia with special reference to growth layers in the teeth. *Z. Saugetierk.* 27 (3): 129-146.

Laws, E. A., Popp, B. N., Bidigare, R. R., Kennicutt, M. C. y Macko, D. S. 1995. Dependence of phytoplankton carbon isotopic composition on growth rate and (CO₂)

aq: Theoretical considerations and experimental results. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 59: 1131-1138.

Lawson, J. W., Harrison, G. D. y Bowen, W. D. 1992. Factors affecting accuracy of age determination in harp seal, *Phoca groenlandica*. *Marine Mammal Science*. 8(2): 169-171.

Le Boeuf, B. J. y Crocker, D. E. 2005. Ocean climate and seal condition. *BMC Biology*. 3: 9.

Le Boeuf, B. J., Aurioles, G. D., Condit, R., Fox, C., Gisiner, R. Romero, S. y Sinsel, F. 1983. Size and distribution of the California sea lion (*Zalophus californianus*) population in México. *Proceedings of the California Academy of Sciences*. 43: 77-85.

Le Boeuf, B. J., Crocker, D. E., Blackwell, S. B., Morris, P. A. y Thorson, P. H. 1993. Sex differences in foraging in northern elephant seals. Pags. 149–178. En: *Marine mammals: advances in behavioral and population biology*. Ed. I. L. Boyd, Oxford University Press, Londres, Reino Unido.

Le Boeuf, B. J., Crocker, D. E., Costa, D. P., Blackwell, S. B., Webb, P. M. y Houser, D. S. 2000. Foraging ecology of Northern elephant seals. *Ecological Monograph*. 70(3): 353–382.

Le Boeuf, B. J., Gliesy, J. P., Kannan, K., Kajimura, N., Tanabe, S. y Debier, C. 2002. Organochloride pesticides in California sea lions revisited. *BMC Ecology*. 2 (11): 1-8.

Lee, S. H., Schell, D.M., McDonald, T. L., Richardson, W. J. 2005. Regional and seasonal feeding by bowhead whales *Balaena mysticetus* as indicated by stable isotope ratios. *Marine Ecology Progress Series*. 285:271–287.

Lindenfors, P., Tullberg, B. S., y Biuw, M. 2002. Phylogenetic analysis of sexual selection and sexual size dimorphism. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 52: 188–193.

Ling, J. K. y M. M. Bryden. 1981. Southern elephant seal, *Mirounga leonina*. En: *Handbook of marine mammals*. Vol. 2, seals. Ed. S. H. Ridgway y R. J. Harrison. 297-327. Londres: Academic Press.

Lewis, R., Connell, T. C. O., Lewis, M., Campagna, C. y Hoelzel, A. R. 2006. Sex-specific foraging strategies and resource partitioning in the southern elephant seal (*Mirounga leonina*). *Proceedings of the Royal Society B.* 273: 2901–2907.

López, M., Candela, J. & M. L. Argote. 2006. Why does the Ballenas Channel have the coldest SST in the Gulf of California?. *Geophysical Research Letters.* 33: 1-5.

Louanchi, F. y Hoppema, M. 2000. Interannual variations of the Antarctic Ocean CO₂ uptake from 1986 to 1994. *Marine Chemistry.* 72: 103-114.

Lowry, M. S. y Folk, R. 1990. Sex determination of the California sea lion, *Zalophus californianus* from the canine teeth. *Marine Mammal Science.* 6 (1): 25-31.

Lowry, M. S., Stewart, B. S., Heath, C. B., Yochem, P. K. y Francis, J. M. 1991. Seasonal and annual variability in the diet of the California sea lions *Zalophus californianus* at San Nicolas Island, California, 1981-1986. *Fishery Bulletin.* 89 (2): 331-336.

Lowry, M. S. y Maravilla, O. 2005. *Proceedings of the Sixth California Islands Symposium, Ventura, California, December 1 – 3, 2003.* National Park Service Technical Publication CHIS-05-01, Institute for Wildlife Studies, Arcata, California.

Luque, S. P. y Auriolés, G. D. 2001. Sex differences in body size and body condition of California sea lion (*Zalophus californianus*) pups from the Gulf of California. *Marine Mammal Science*. 17 (1): 147-160.

Lydersen, C. y Kovacs, K. M. 1999. Behaviour and energetics of ice-breeding, North Atlantic phocid seals during the lactation period. *Marine Ecology Progress Series* 187: 265–281.

Lluch-Belda, D. J., Elorduy-Garay, J., Lluch-Cota, E. y Ponce-Díaz, G. 2000. BAC. Centros de Actividad Biológica en el Pacífico Mexicano. CIBNOR-CICIMAR-CONACYT. 367 pp.

Lluch-Cota D., Aragón-Noriega, E. A., Arreguín-Sánchez, F., Auriolés, G. D., Bautista-Romero, J., Brusca, R. C., Cervantes-Duarte, R., Cortes-Altamirano, R., Del Monte-Luna, P., Esquivel-Herrera, A., Fernández, G., Hendricks, G., Hernández-Vázquez, S., Herrera-Cervantes, H., Kahuru, M., Lavin, M., Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, D., López-Martínez, J., Marinone, S. G., Nevarez-Martínez, M., Ortega-García, S., Palacios-Castro, E., Pares-Sierra, A., Ponce-Díaz, G., Ramírez-Rodríguez, M., Salinas-Zavala, C., Schwartzlose, R. A. y Sierra-Beltrán, A. 2007. The Gulf of California: review of ecosystem status and sustainability challenges. *Progress in Oceanography*. 73:1-26.

Maluf, L.Y. 1983. The Physical Oceanography, 26-45. En: Case, T. J. & M. L. Cody (Eds.) *Island Biogeography in the Sea of Cortez*. University of California Press, Berkeley.

Main, M. B., Weckerly, F. W., Bleich, V. C. 1996. Sexual segregation in ungulates: new directions for research. *Journal of Mammalogy*. 77: 449–461.

Mansfield, A. W. 1991. Accuracy of age determination in the grey seal (*Halichoerus grypus*) of Eastern Canada. *Marine Mammal Science*. 7(1): 44-49.

Manzanilla, S R. 1989. The 1982-83 El Niño event recorded In dentinal growth layers in teeth of Peruvian dusky dolphins (*Lagenorhynchus obscurus*). Can. J . Zool. 67: 2120-2125.

Marinone, S. G. 2003. A three-dimensional model of the mean and seasonal circulation of the Gulf of California. Journal of Geophysical Research. 108: 21-27.

Marinone, S. G. y Lavín, M. F. 1997. Mareas y corrientes residuales en el Golfo de California. Monografía No. 3, M. F. Lavín, Editor, Memorias de la Unión Geofísica Mexicana. 113-139. CEOFH9701.

Mate, B. R. 1975. Annual migrations of the sea lions *Eumetopias jubatus* and *Zalophus californianus* along the Oregon coast. Rapp. P.V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer. 169: 455-461.

Mathews, C. D. y Druck, G. J. 1975. Potencial pesquero y estudios ecológicos de Bahía Bagdalena III. La existencia de rayas con especial interés en las ya aprovechadas. Ciencias Marinas. 2 (1): 47-50.

Maynard-Smith, J. 1980. A new theory of sexual investment. Behav Ecol Sociobiol. 7: 247-251.

McLaren, I. A. 1958. The Biology of the ringed seal (*Phoca hispida*) in the Eastern Canadian Arctic. Vull. Fish. Res. Board, Canada. 118.

Mendes, S., Newton J., Reid, R. J., Frantziz, A. y Pierce, G. J. 2007. Stable isotope profiles in sperm whale teeth: variations between areas and sexes. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 87: 621-627.

Mercuri, M. 2007. Varamiento de mamíferos marinos en Isla Magdalena, B.C.S., México y su relación con factores físicos y biológicos. Tesis de Maestría, CICIMAR-IPN, 197 p.

Merrick, R. L., T. R. Loughlin y D.G. Calkins. 1997. Decline in abundance of the northern sea lion, *Eumetopias jubatus*, in Alaska, 1956-86. Fishery bulletin, U. S. 85: 351-365.

Merrick, R. y Loughlin, T. 1997. Foraging behavior of adult female and young-of-the-year Steller sea lions in Alaskan waters. Canadian Journal of Zoology. 75: 776–786.

Michener, R.H. y Schell, D.M. 1994. Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs. En: Stable isotopes in ecology and environmental science. Eds. Lajtha, K., Michener, R. H. Blackwell, Boston, pp 138-15.

Minagawa, M. y Wada, E. 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains. Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. Geochimica Cosmochimica Acta. 48: 1135-1140.

Millar, J. S. 1977. Adaptive features of mammalian reproduction. Evolution. 31: 370–386.

Mirick, A. 1980. Examination of layered tissues of odontocetes for age determination using polarized light microscopy. Report for the Whaling Commission. 3: 105-112.

Navarro-Olache, L. F., Lavín, M. F., Alvarez-Sánchez, L. G. y Zirino, A. 2004. Internal structure of SST features in the central Gulf of California. Deep Sea Research II, 51: 673-687.

Newsome, S. D., Koch, P., Etnier, M. A., Aurioles, G. D. 2006. Using carbon and nitrogen isotope values to investigate maternal strategies in Northeast Pacific Otariids. *Marine Mammal Science*. 22 (2): 1-18.

Newsome, S. D., Martínez-Del Río, C., Bearhop, S., Phillips, D. 2007. A niche for isotopic ecology. *Front Ecol Environm*. 5 (2): 429-436.

Newsome, S. D., Etnier, M. A., Kurle, C. M., Waldbauer, J. R., Chamberlain, C. P. y Koch, P. L. 2008. Historic decline in primary productivity in Western Gulf of Alaska and Eastern Bering Sea: isotopic analysis of northern fur seal teeth. *Marine Ecology Progress Series*. 332:211-224.

Newsome, S. D., Clementz, M. y Koch, P. En prensa. Using stable isotope biochemistry to study marine mammal ecology. *Marine Mammal Science*.

Newsome, S. D., Tinker, T., Monson, D. H., Oftedal, O. T., Ralls, K., Staedler, M. M., Fogel M. L. y Estes, J. A. En prensa. Using stable isotopes to investigate individual diet specialization in California sea otters (*Enhydra lutris nereis*). *Ecology*.

Odell, D. K. 1975. Breeding biology of the California sea lion, *Zalophus californianus*. *Rapp. P.-v Reun Cons. Int. Expl. Mer*. 169: 374-378.

Orr, R. T., J. Schonewald y Kenyon, K.W. 1970. The California sea lion: Skull growth and comparison of two populations. *Proceedings of the California Academy of Sciences*. 37 (11): 381-394.

Orr, A. J. y Harvey J. T. 2001. Quantifying errors associated with using fecal samples to determine the diet of the California sea lion (*Zalophus californianus*). *Canadian Journal of Zoology*. 79: 1080–1087.

Ostrom, P. H., Lien, J., Macko, S. A. 1993. Evaluation of the diet of Sowerby's beaked whale, *Mesoplodon bidens*, based on isotopic comparisons among northwestern Atlantic cetaceans. *Canadian Journal of Zoology*. 71:858-861.

Owens, P. J. N. 1987. Natural variations in ^{15}N in the marine environment. *Advances in Marine Biology*. 24: 389-451.

Páez-Rosas, D. 2008. Diversificación de dietas en tres colonias de lobo marino de Galápagos, *Zalophus worrebaeki*, evaluada con análisis de excretas e isótopos estables de C y N. Tesis de Maestría, CICIMAR-IPN, 81 p.

Page, B., McKenzie, J. y Goldsworthy, S. D. 2005. Inter-sexual differences in New Zealand fur seal diving behaviour. *Marine Ecology Progress. Ser.* 304: 249-264.

Palacios, D. 2002. Factors influencing the island-mass effect of the Galápagos Archipelago. *Geophysical Research Letters*. 29 (23), 2134.

Pancost, R. D., Freeman, K. H., Wakeham, S. G. y Robertson, C. Y. 1997. Controls on carbon isotope fractionation by diatoms in the Peru upwelling region. *Geochim Cosmochim Acta*. 61:4983-4991.

Peterson, R.S. y Bartholomew, G. A. 1967. The natural history and behavior of the California sea lion. *American Society of Mammalogy. Publicación especial*. 1:79 pp.

Peguero-Icaza, M., Sánchez-Velasco, L., Lavin, M. F., Marinone, S. G. 2004. Larval fish assemblages, environment and circulation in a semienclosed sea (Gulf of California, Mexico). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 79: 277–288.

Pielou, E. C. 1972. Niche width and niche overlap: a method for measuring them. *Ecology* 53:687–692

Porras-Peters, H., Aurióles, G. D., Cruz, V., Koch, P. 2008. Trophic level and overlap of California sea lions, *Zalophus californianus* in the Gulf of California. Marine Mammal Science. 24 (3): 554-576.

Post, D. M., 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position models methods, and assumptions. Ecology. Vol. 83 (3): 703-718 pp.

Ragg, J. R. 1998. Intraspecific and seasonal differences in the diet of feral ferrets (*Mustela furo*) in a pastoral habitat, East Otago, New Zealand. New Zealand. Journal of Ecology. 22: 113–119.

Rasmuson, E. M. 1984. El Niño: The ocean/atmosphere connection. Oceanus. 27: 5-12.

Rasmuson, E. M. 1985. El Niño and the variation in climate. Am. Sci.. 73: 168-177.

Rau, G. H., Mearns, A. J., Young, D. R., Olson, R. J., Schafer, H. A., Kaplan, I. R. 1983. Animal $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ correlates with trophic level in pelagic food webs. Ecology. 64: 1314-1318.

Rau G. H., Takahashi T., Des Marais D. J., Repeta, D. J. y Martin, J. H. 1992. The relationship between $\delta^{13}\text{C}$ of organic matter and CO_2 in ocean surface water: data from a JGOFS site in the northeast Atlantic Ocean and a model. Geochim Cosmochim Acta 56, 1413-1414.

Reynolds, J. y S. Rommel. 1999. Biology of marine mammals. Smithsonian. E.U.A. 578 p.

Rice, D.W. 1998. Marine Mammals of the World. Systematics and Distribution. Special Publication Number 4. The Society for Marine Mammalogy, Lawrence, Kansas.

Riedman, M. 1990. The pinnipeds: Seals, sea lions and walruses. Oxford University Press. Oxford. 440 p.p.

Ruckstuhl, K. E. y Neuhaus, P. 2000. Sexual segregation in ungulates: a new approach. Behaviour 137:361–377

Salazar, S. 1999. Dieta, tamaño poblacional e interacción con desechos costeros, con el lobo marino de Galápagos, *Zalophus wollebaeki*. Noticias de Galápagos, Puerto Ayora, Galápagos. 62: 40-45.

Salazar, S. 2005. Variación temporal y espacial del espectro trófico del lobo marino de Galápagos. *Zalophus wollebaeki*. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. México. 123 p.p.

Salazar, S. y Bustamante, R. H. 2003. Effects of the 1997-98 El Niño on population size and diet of the Galapagos sea lion (*Zalophus wollebaeki*). Noticias de Galápagos. 62: 40-45.

Samaniego-Herrera, A. 1999. El efecto de El Niño (1997-1998) sobre la población de lobo marino (*Zalophus californianus* Lesson, 1828), en la Bahía de La Paz, B. C. S. México. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia Michoacán, Marzo, 1999, 54 p.

Sánchez-Arias, M. 1992. Contribución al conocimiento de los hábitos alimentarios del lobo marino *Zalophus californianus* en las islas Ángel de la Guarda y Granito, Golfo de California, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). México, D. F. 63 pp.

Santamaría-del-Ángel, E., S. Álvarez-Borrego y F.E. Muller-Karger. 1994a. Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. Journal of Geophysical Research. 90 (4): 7411-7421

Santamaría-del-Angel, E., Álvarez-Borrego, S. y F.E. Muller-Karger. 1994b. The 1982-1984 El Niño in the Gulf of California as seen in coastal zone color scanner imagery. *Journal of Geophysical Research*. 99 C4: 7423-7431

Sargeant, B. L., Mann, J., Berggren, P. y Krutzen, M. 2005. Specializations and development of beach hunting, a rare foraging behavior, by wild bottlenose dolphins (*Tursiops sp.*) *Canadian Journal of Zoology*. 83: 1400-1410.

Scheffer, V. B. 1950. Growth layers on the teeth of Pinnipedia as an indication of age. *Science*. 112 (2907): 309-311.

Schell, D. M. 2001. Carbon isotope ratio variations in Bering Sea biota: The role of anthropogenic carbon dioxide. *Limnology and Oceanography*. 46:999-1000.

Schell, D. M., Barnett, B.A. y Vinette, K. A. 1998. Carbon and nitrogen isotope ratios in zooplankton of the Bering, Chukchi and Beaufort Seas. *Marine Ecology Progress Ser.* 162: 11-23.

Schell, D. M., Saupe, S. M., Haubenstock, N. 1989. Bowhead whale (*Balaena mysticetus*) growth and feeding as estimated by $\delta^{13}\text{C}$ techniques. *Mar. Biol.* 103:433–443.

Schiavini, A. C. M. 1992. Growth structures of maxillary canines of the southern fur seal, *Arctocephalus australis*. *Marine Mammal Science*. 8 (1): 89-93.

Schindler, D. E., Hodgson, J. R. y Kitchell, J. F. 1997. Density-dependent changes in individual foraging specialization of largemouth bass. *Oecologia (Berlin)* 110: 592–600.

Schramm, Y., S. L. Mesnick, J. de la Rosa, D. M. Palacios, Gamboa y Escorza-Trevino, S. En prensa. Population structure of California sea lions (*Zalophus*

californianus) from US-Mexican waters and phylogeography of California and Galapagos sea lions (*Zalophus wollebaeki*). Marine Biology.

Schoeninger, M. J., DeNiro M. J. 1984. Nitrogen and carbon isotopic composition of bone collagen from marine and terrestrial animals. Geochim Cosmochim Acta. 48: 625–639.

Scholto-Douglas, A. D., Field, J. G., James, A. G., Merwe, N. J. van der. 1991. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ y $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ isotope ratios in the Southern Benguela ecosystem: Indicators of web relationships among different size-classes of plankton and pelagic fish: Differences between fish muscle and bone collagen tissues. Marine Ecology Progress Service. 78:23-31.

Schour, I. 1960. Noyes 'Oral histology and embryology. 8nd edition. Philadelphia: Lea & Febiger.

Schreiber, R. W. y Schreiber, E. A. 1983. Reproductive failure of marine birds on Christmas. Trop. Ocean-Atmos. Newsl. 16: 10-12.

Sergeant, D. E. y Pimlott, D. H. 1959. Age determination in moose from sections of incisor teeth. J. Wildl. Mgmt. 23 (3): 315-321.

Sergeant, D. E. 1973. Feeding, growth and productivity of northwest Atlantic harp seal (*pagophilus groenlandica*). J. Fish. Res. Board Can. 30: 17-39.

Silvertsen, E. 1953. A new species of sea lion, (*Zalophus wollebaeki*), from Galapagos Islands. The norwegian zoological expedition to the Galapagos Islands 1925, conduced by Alf Wollebaek, XIV. Det Kongelige Norske Videnskabers Selskabs Forhandling. 599: 1-3.

Sinclair, E. H. y Zeppelin, T. K. 2002. Seasonal and spatial differences in diet in the western stock of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*). *Journal of Mammalogy*. 83(4): 973-990.

Sinisalo T., Jones R. I., Helle E. y Valtonen E. T. 2008. Changes in diets of individual Baltic ringed seals (*Phoca hispida botnica*) during their breeding season inferred from stable isotope analysis of multiple tissues. *Marine Mammal Science* 24, 159-170.

Slip, D. J., Hindell, M. A. y Burton, H. R. 1994. Diving behavior of southern elephant seals from Macquarie Island: an overview. En: *Elephant Seals: Population Ecology, Behavior, and Physiology* (Eds.) B. J. LeBoeuf and R. M. Laws. pp. 253-270. Berkeley: University of California Press.

Soto, K., Trites, AW. y M. Arias-Schreiber 2006. The effects of prey availability on pup mortality and the timing of birth of South American sea lions (*Otaria flavescens*) in Peru. *J. Zool. Lond.*, 264: 419-428.

Staniland, I. J. y Boyd, I. L. 2003. Variation in the foraging location of Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*) and the effects on diving behaviour. *Marine Mammal Science*. 19 (2): 331-343.

Stirling, I. 1975. Factors affecting the evolution of social behaviour in the pinnipedian. *Rapports et Proces-Verbaux des Reunions Conseil International Pour L'explora de la Mer* 169: 205–212.

Stirling, I. 1983. The evolution of mating systems in pinnipeds. En: *Advances in the Study of Mammalian Behaviour*, J. F. Eisenberg, ed., pp. 489–527, Am. Soc. Mammal., Special Publication No. 7.

Stramma, L., Johnson, G. C., Sprintall, J. y Mohrholz, V. 2008. Expanding Oxygen-Minimum Zones in the Tropical Oceans. *Science*. 320: 655-657.

Szteren, D. 2006. Regionalización ecológica de las colonias reproductivas de *Zalophus c. californianus* en el Golfo de California, México. Tesis de Doctorado. CICIMAR-IPN. 181 p.

Szteren, D., Aurióles, D. G. y Gerber, L. 2006. Population Status and Trends of the California Sea Lion (*Zalophus californianus californianus*) in the Gulf of California, Mexico. En: Sea lions of the world. Alaska sea grant college program, AK-SG-06-01. pp. 369-384.

Takai, N., Onaka, S., Ikeda, Y, Yatsu, A., Kidokoro, H. y Sakamoto, W. 2000. Geographical variations of Carbon and nitrógeno stable isotopes ratios in squid. Journal of Marine Biology Association of the UK. 80: 675-684.

Thomas, A. Latitudinal differences in chlorophyll variability in the California current. Pices XII. Octubre, 2003. Seoul.

Thomas, C. J. y Cahoon, L. B. 1993. Stable isotope analysis differentiates between different trophic pathways supporting rocky-reef fishes. Marine Ecology Progress Service. 95:19-24.

Trites, A. W., Calkins, D. G. y Winship, A. J. 2007. Diets of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Southeast Alaska, 1993-1999. Fishery Bulletin 105:234-248.

Trillmich, F. 1979. Noticias de Galápagos, Estación Científica Charles Darwin- Puerto Ayora, Ecuador. 29: 8-14.

Trillmich, F. 1986. Attendance behavior of Galapagos sea lions. En: Gentry RL, Kooyman GL (eds) Fur seals: maternal strategies on land and sea. Princeton University Press, Princeton, NJ, p 196–208

Trillmich, F. 1987. Seals under sun. Natural History. 10: 42-49.

Trillmich, F., Kooyman, G. L., Majluf, P. and Sanchez-Grinan, M. 1986. Attendance and diving behavior of South American fur seals during El Niño in 1983. En: Gentry, R. L., Kooyman, G. L. (eds.) *Fur seals: maternal strategies on land and at sea*. Princeton University Press, Princeton. p.153-167.

Trillmich, F. y Ono, K. A. 1991. Pinnipeds and El Niño: Responses to environmental stress. Trillmich F. y K. Ono. Ed. Springer-Verlag. 293 pp.

Trillmich, F. y Dellinger, T. 1991. The effect of El Niño in Galapagos Pinnipeds. En: *Pinnipeds and El Niño. Responses to environmental stress*. Trillmich F. y K. Ono. Ed. Springer-Verlag. 293 pp.

Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. En: *Sexual Selection and the Descent of Man*, (Ed.) B. Campbell. pp. 136–179. Aldine Press, Chicago, USA.

Trivers, R. L. y Willard, D. E. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, 179: 90-92.

Van Parijs, S. M. 2003. Aquatic mating in pinnipeds: A review. *Aquatic Mamm.* 29: 214–226.

Van Valen, L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *American Naturalist* 99:377–389.

Villegas-Amtmann, D. Costa, Y. Tremblay, D. Aurióles, G. D. y S. Salazar. 2008. Multiple foraging strategies in a marine apex predator, the Galapagos Sea Lion. *Marine Ecology Progress Series*. 363: 299–309.

Voss M., J.W. Dippner y J. P. Montoya. 2001. Nitrogen isotope patterns in the oxygen-deficient waters of the Eastern Tropical North Pacific Ocean. *Deep-Sea Research I* 48: 1905-1921.

Wada, E. y Hattori, A. 1991. Nitrogen in the sea: forms, abundances and rate processes. Boca Raton. CSC Press.

Wada, E., Terazaki, M., Kabaya, Y., Nemoto, T. 1987. ^{15}N and ^{13}C abundance in the Antarctic Ocean with emphasis on the biogeochemical structure of the food web. *Deep-Sea Res.* 34: 829–841.

Walker, J., y Macko, S. A. 1999. Dietary studies of marine mammals using stable carbon and nitrogen isotopic ratios of teeth. *Marine Mammal Science.* 15: 314–334.

Weise, M. J. 2006. Foraging ecology of male California sea lion (*Zalophus californianus*): Movement, diving and foraging behavior, and diving capacity, Ph.D. dissertation. University of California, Santa Cruz. 137 p.

Weise, M. J. y Costa, D. P. 2007. Total body oxygen stores and physiological diving capacity of California sea lions as a function of sex and age. *The Journal of Experimental Biology* 210: 278-289.

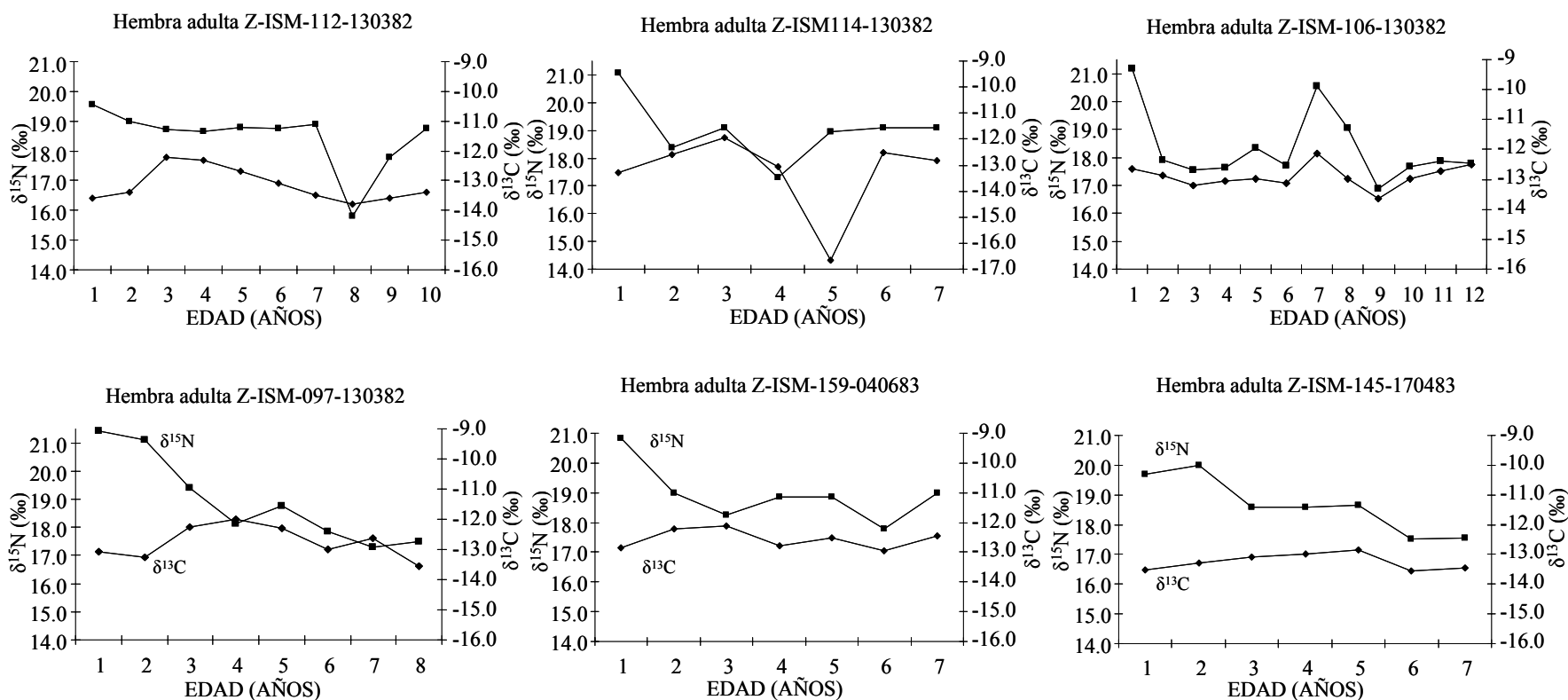
Wolf, J. B. W., Tautz, D. and Trillmich, F. 2007. Galápagos and Californian sea lions are separate species: Genetic analysis of the genus *Zalophus* and its implications for conservation management. *Frontiers in Zoology.* 4: 20.

York A. E., Thomason J. R., Sinclair E. H. y Hobson K. A. 2008. Stable carbon and nitrogen values in teeth of Steller sea lions: age of weaning and the impact of the 1975-1976 regime shift in the North Pacific Ocean. *Canadian Journal of Zoology* 86, 33-44.

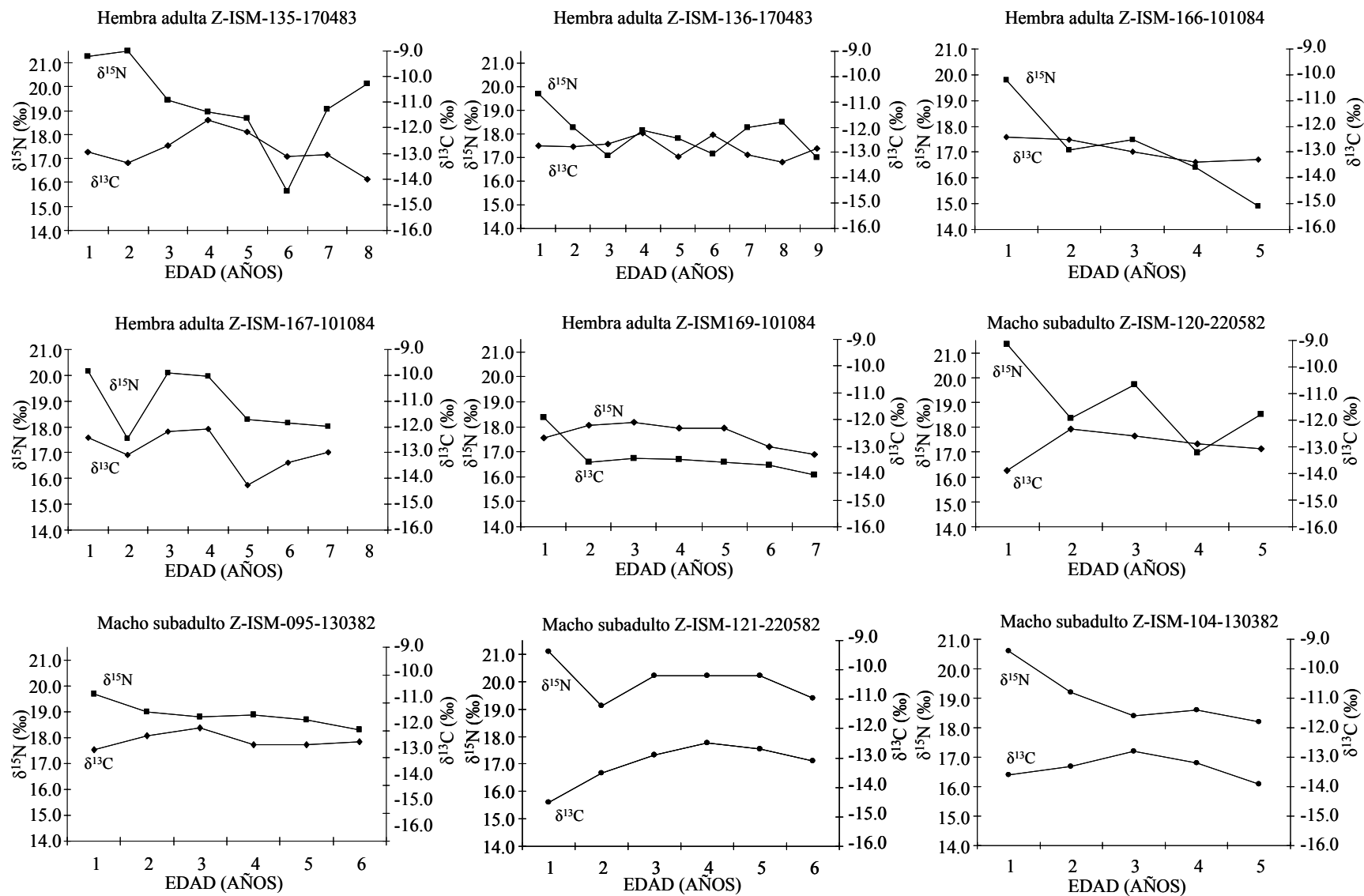
Zavaleta, L. L. 2003. Variaciones geográficas en morfometría craneal en machos adultos de lobo marino de California (*Zalophus californianus*) en México. Tesis de Maestría. CICIMAR, IPN. La Paz, México. 69 p.

ANEXOS

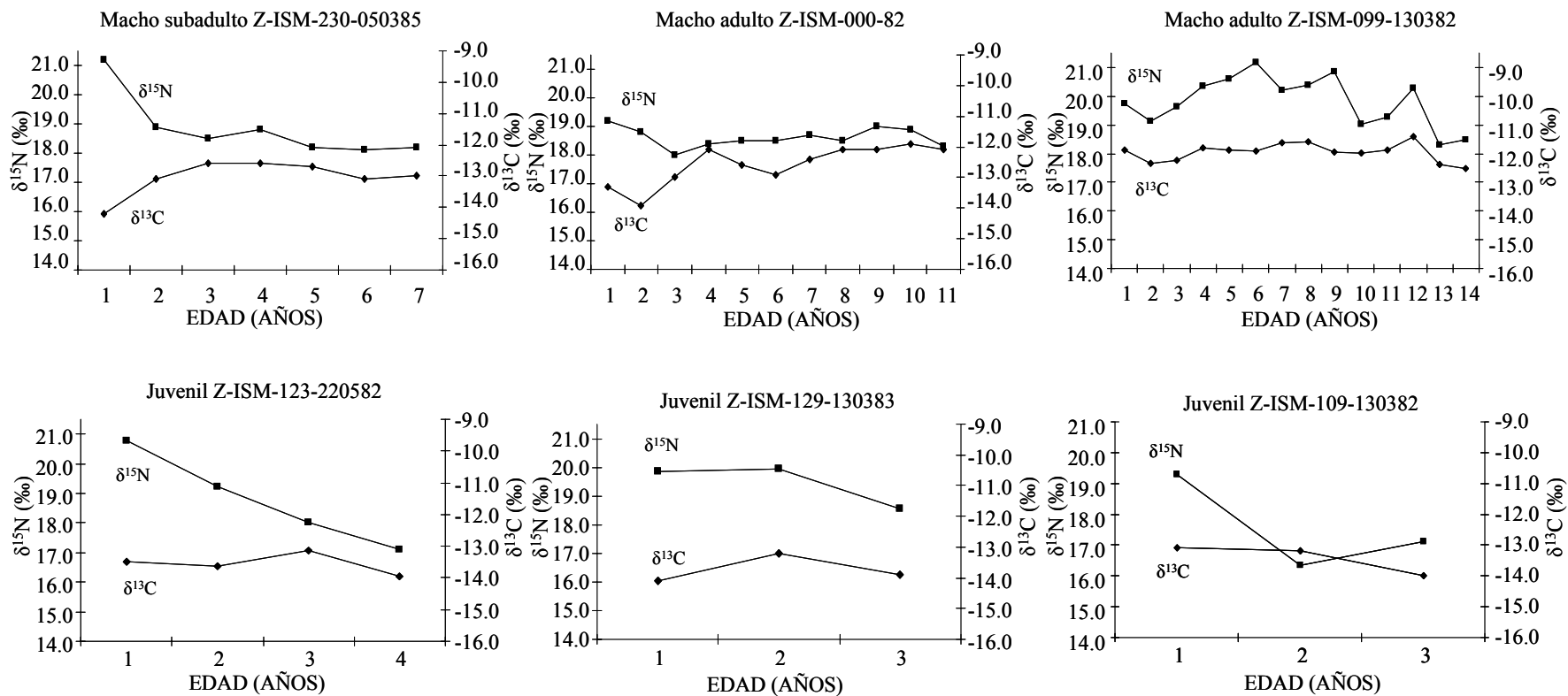
Anexo 1. Perfiles ontogénicos ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) de los lobos marinos de California, *Zalophus californianus*, de Isla Santa Margarita, Bahía Magdalena, correspondientes a los años setenta y ochenta (n=21). ISM= Isla Santa Margarita.



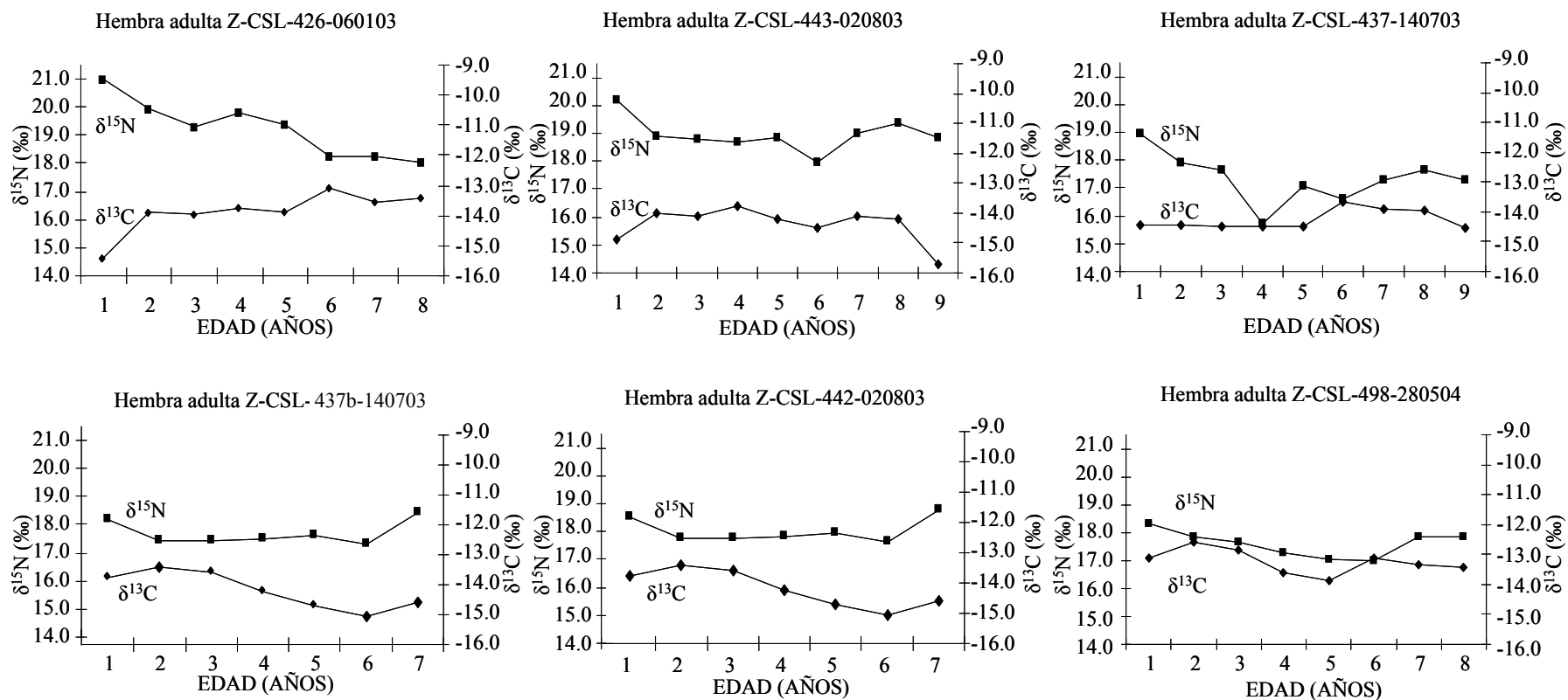
Continuación de Anexo 1.



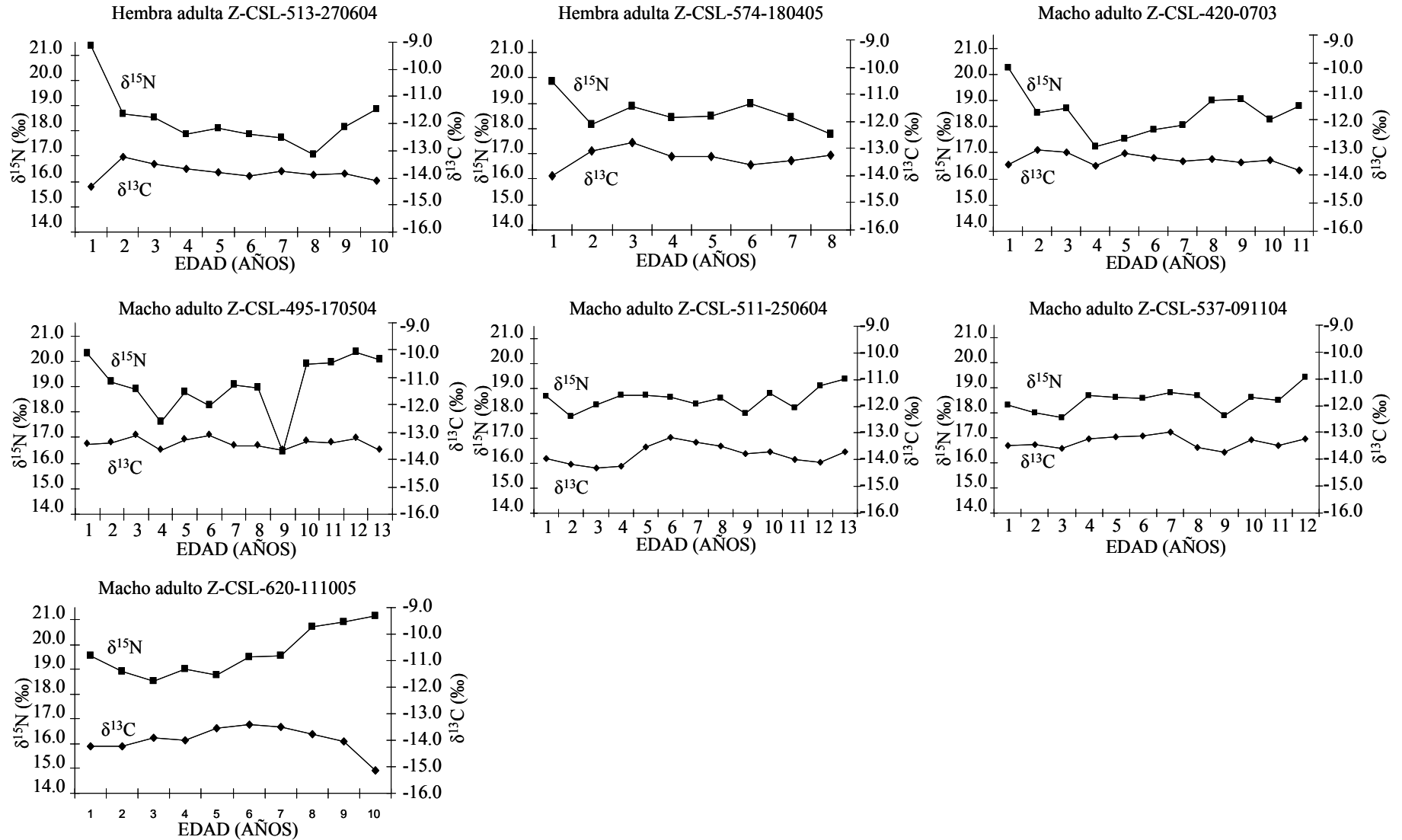
Continuación de Anexo 1.



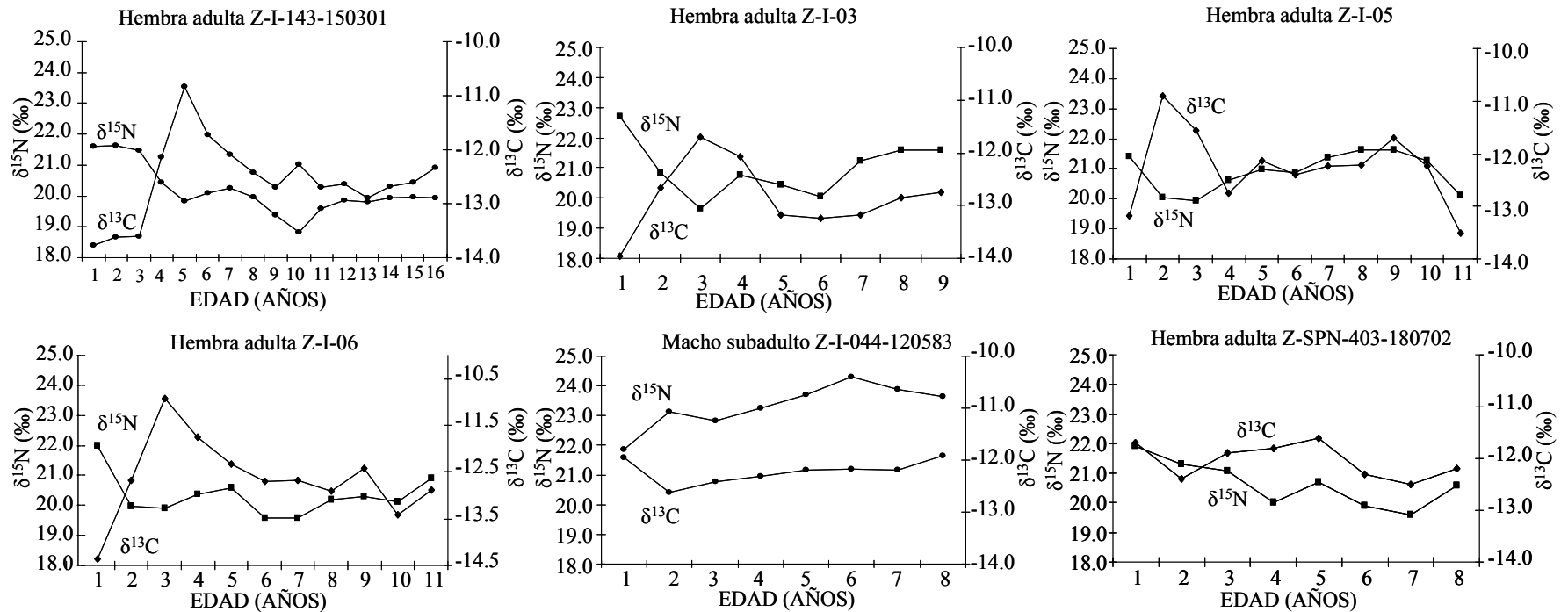
Anexo 2. Perfiles ontogénicos ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) de lobos marinos de California, *Zalophus californianus*, de Isla Santa Margarita, Bahía Magdalena, correspondientes a los años noventa y dos mil (n=13). CSL= Cabo San Lázaro, área cercana a Isla Santa Margarita.



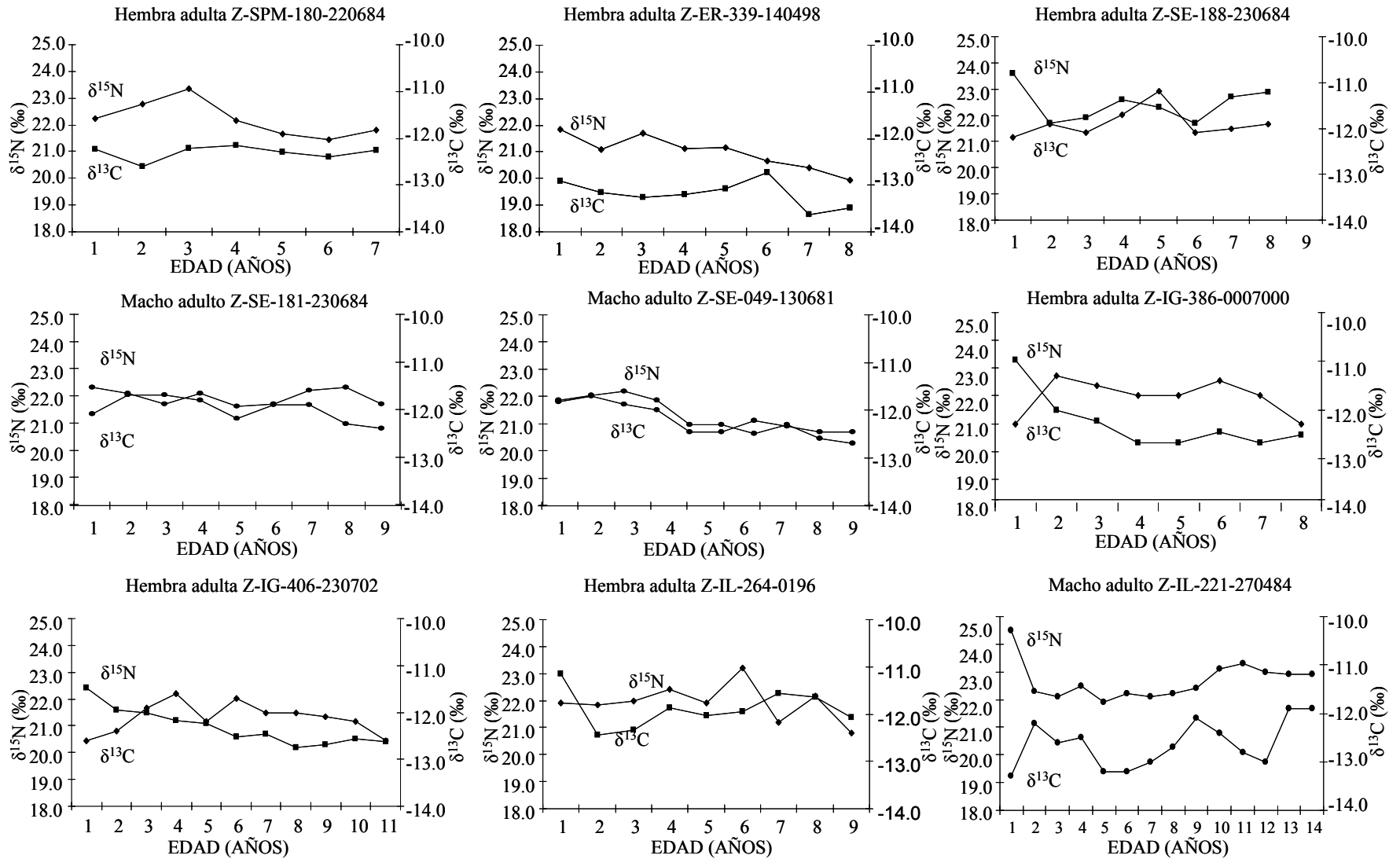
Continuación de Anexo 2.



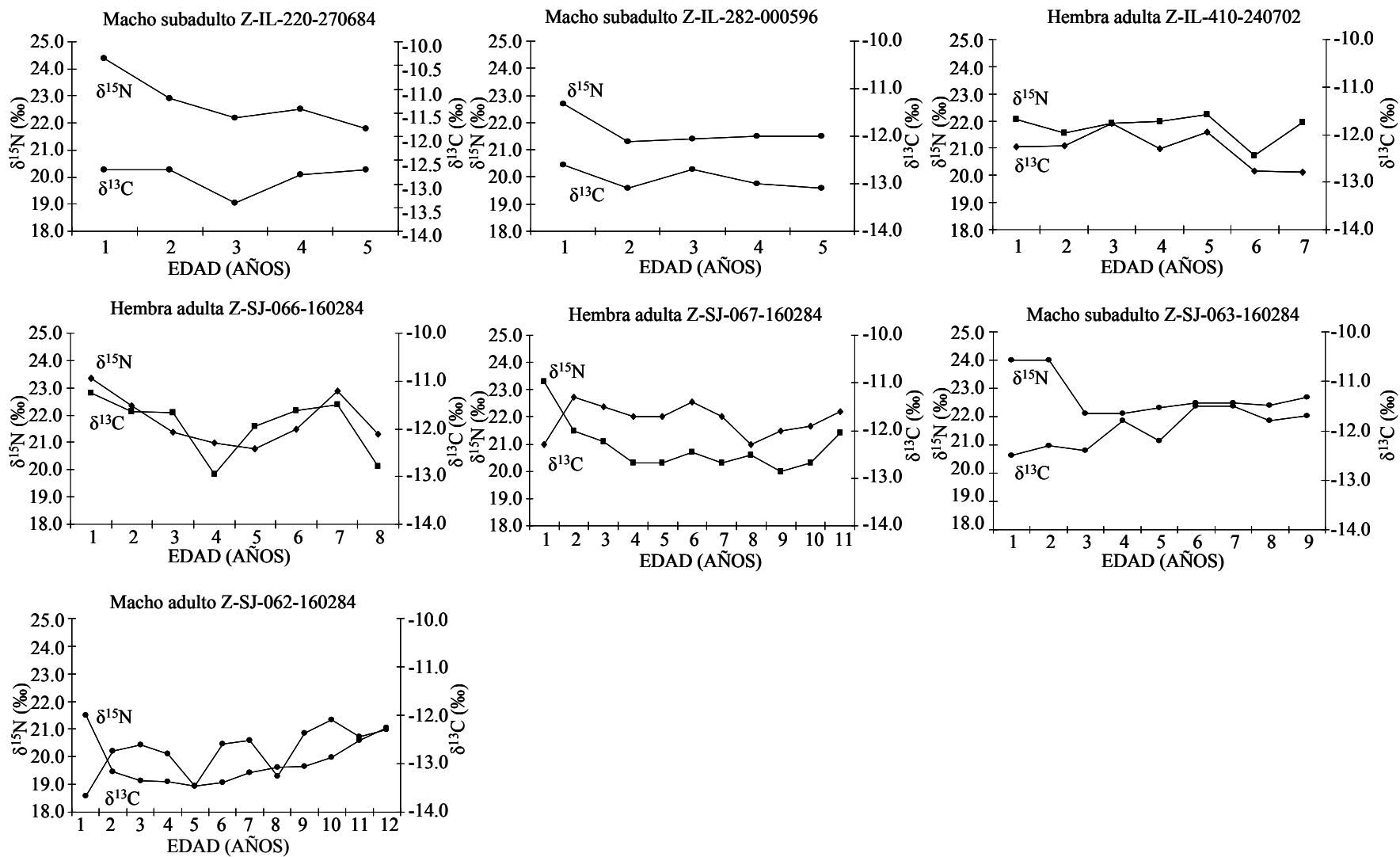
Anexo 3. Perfiles ontogénicos ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) de lobos marinos de California, *Zalophus californianus*, del Golfo de California (n=22). LI: Los Islotes; SPN: San Pedro Nolasco; SPM: San Pedro Mártir; ER: El Rasito; SE: San Esteban; IG: Granito; IL: Isla Lobos; SJ: San Jorge.



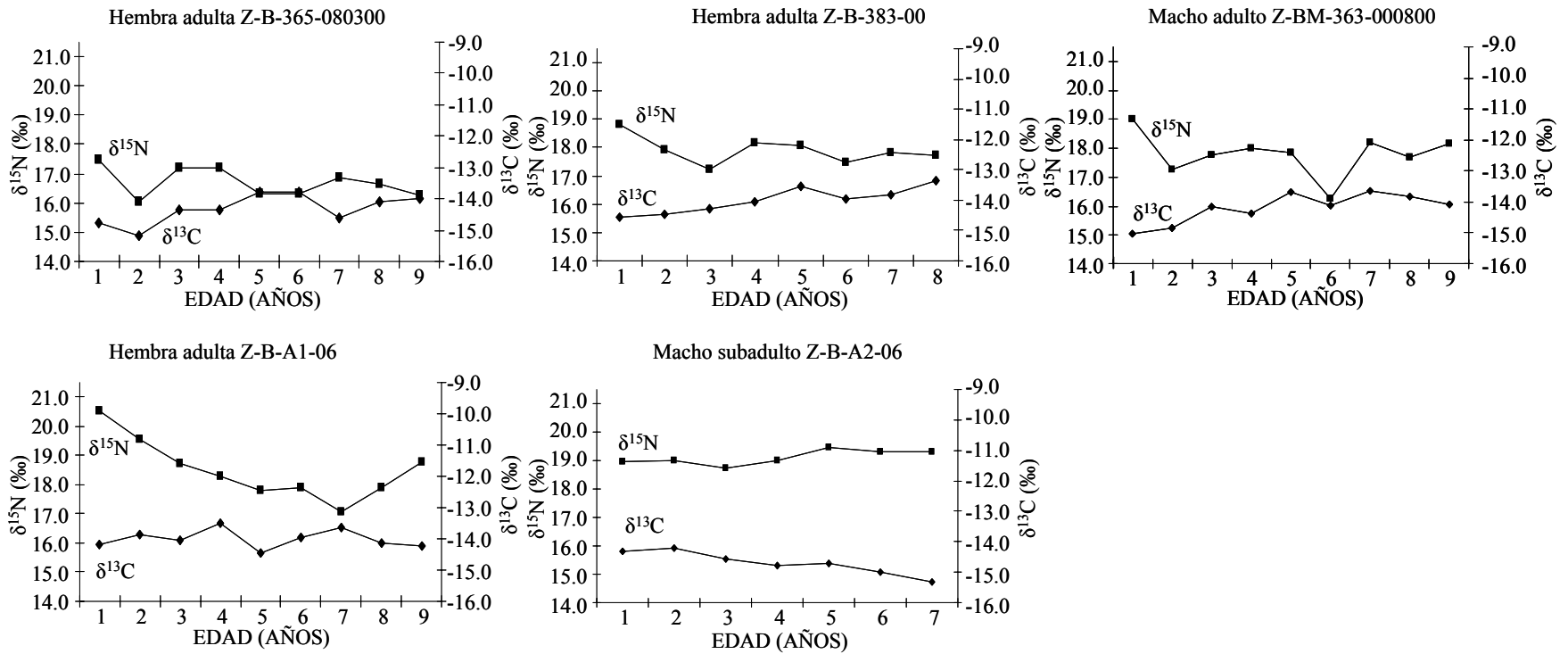
Continuación de Anexo 3.



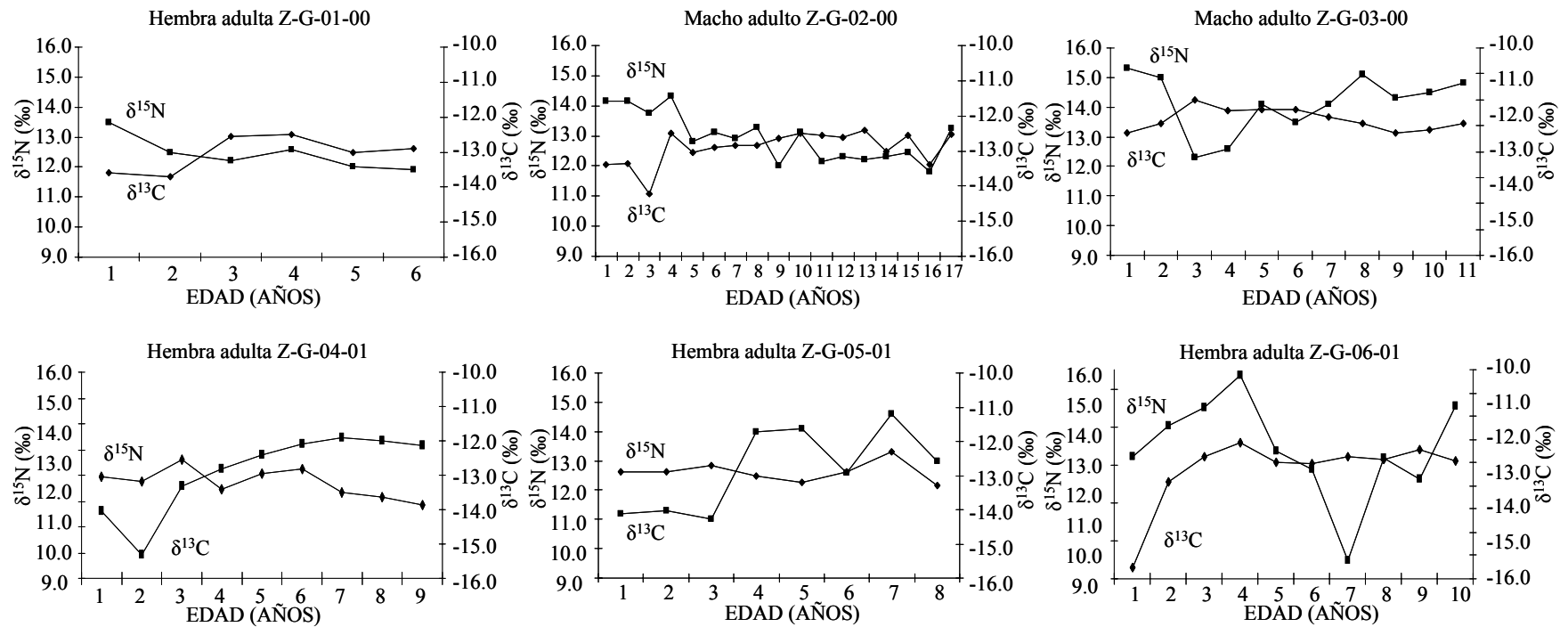
Continuación Anexo 3.



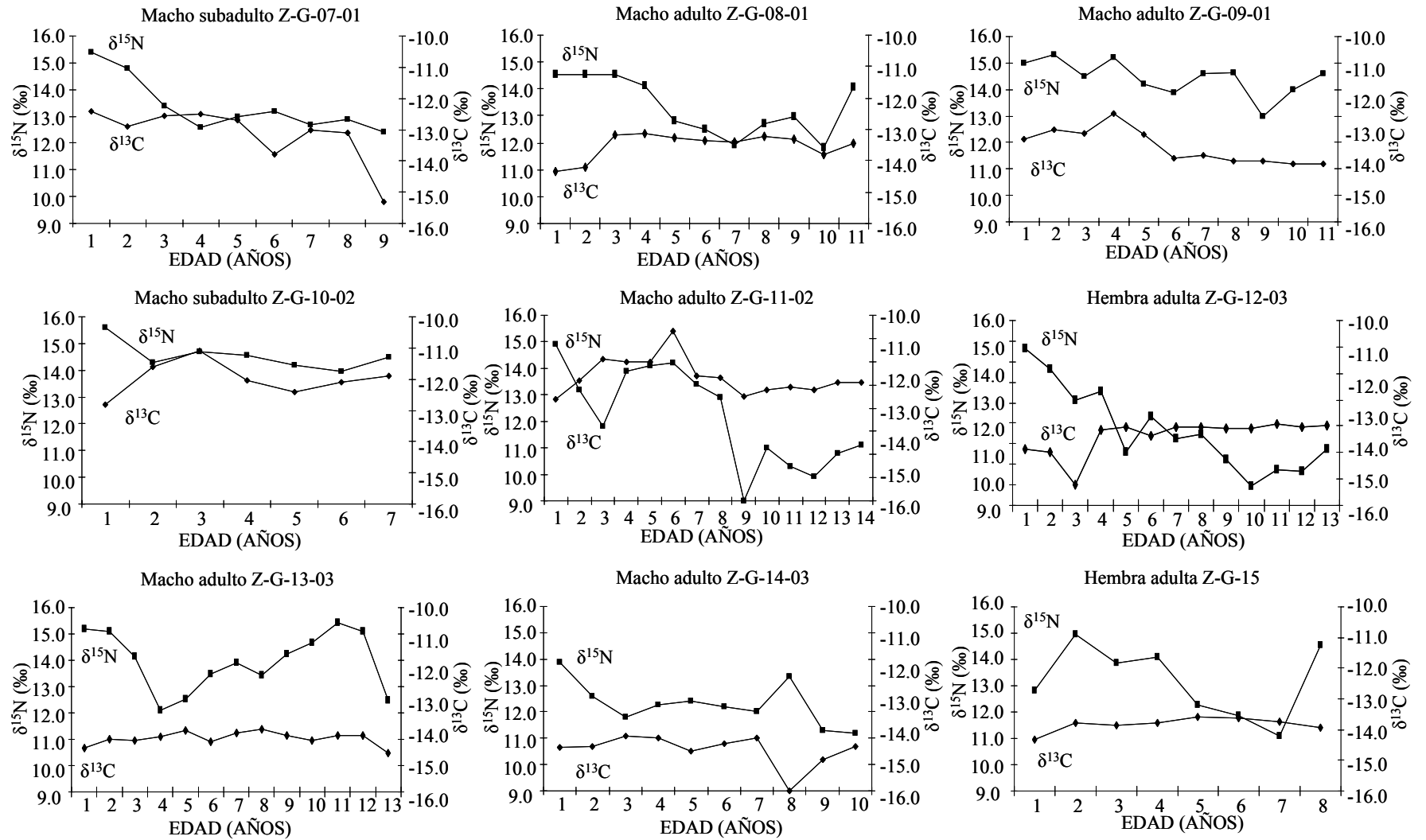
Anexo 4. Perfiles ontogénicos ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) de lobos marinos de California, *Zalophus californianus*, de Isla San Benito (n=5). B= San Benito.



Anexo 5. Perfiles ontogénicos ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) de lobos marinos de Galápagos, *Zalophus wollebaeki* (n=18). G= Galápagos.



Continuación Anexo 5.



Continuación Anexo 5.

