



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**  
**CENTRO INTERDISCIPLINARIO**  
**DE**  
**CIENCIAS MARINAS**



**RELACIÓN TRÓFICA ENTRE EL CACHALOTE (*Physeter macrocephalus*) Y EL CALAMAR GIGANTE (*Dosidicus gigas*) EN EL GOLFO DE CALIFORNIA MEDIANTE EL ANÁLISIS DE ISÓTOPOS ESTABLES DE CARBONO Y NITRÓGENO**



Fotografía de Phillip Colla

**T E S I S**

Que para obtener el grado de

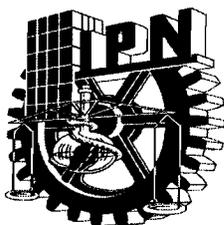
**MAESTRO EN CIENCIAS**

Con especialidad en

**MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

Presenta:

**BIOL. ROCÍO ILIANA RUIZ CASTRO**



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**  
**CENTRO INTERDISCIPLINARIO**  
**DE**  
**CIENCIAS MARINAS**



**RELACIÓN TRÓFICA ENTRE EL CACHALOTE (*Physeter macrocephalus*) Y EL CALAMAR GIGANTE (*Dosidicus gigas*) EN EL GOLFO DE CALIFORNIA MEDIANTE EL ANÁLISIS DE ISÓTOPOS ESTABLES DE CARBONO Y NITRÓGENO**

**T E S I S**

Que para obtener el grado de  
**MAESTRO EN CIENCIAS**

Con especialidad en  
**MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

Presenta:  
**BIOL. ROCÍO ILIANA RUIZ CASTRO**

*El presente trabajo se llevó a cabo con la colaboración de diversos investigadores. En los viajes de colecta de piel de cachalote se trabajó en colaboración con la Dra. Natalie Jaquet (Universidad de Otago, Nueva Zelanda); el apoyo del Dr. Carriquiry del Instituto de Investigaciones Oceanológicas (UABC) para el uso de las instalaciones y el equipo necesario para el procesamiento de muestras en el análisis de isótopos estables; la obtención de algunas muestras e identificación de calamares con el Dr. Unai Markaida (CICESE, Ensenada, B.C.); y para el análisis molecular de las muestras de cachalote con la Dra. Sara Mesnick (Southwest Fisheries Science Center, (SWFSC, NMFS-NOAA).*

*Este trabajo esta dedicado a la memoria  
de mi madre*

*Ma. Teresa Castro Montufar*

*(1943 –2001)*

*A mi padre*

*Y*

*Hermanos Luis y Alejandro,*

*por su comprensión y apoyo.*

# AGRADECIMIENTOS

*Al CICIMAR-IPN por permitirme realizar el postgrado, al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) Y al Programa Institucional de Formación de Investigadores (PIFI) por el apoyo económico que me otorgaron para realizar mi postgrado.*

*A la M. en C. Diane Gendron, por la dirección de mi tesis y por sus enseñanzas en el trabajo de campo.*

*Al Dr. Sergio Aguiniga, por su esfuerzo, constancia, entusiasmo y apoyo durante la realización de este trabajo, y por enseñarme ese mundo de isótopos estables.*

*Al Dr. Norman Silverberg, por su tiempo, asesoría y certeras correcciones de este trabajo y en especial al Dr. Felipe Galván y M. en C. Gustavo de la Cruz por su dedicación.*

*A la Dra. Nathalie Jaquet por su revisión y asesoría en la tesis y en el trabajo de campo con cachalote.*

*A la Dra. Sara Mesnik, Dr. John Hyde, Dr. José Carriquiry, Dra. Sharon Herska, M. en C. Julio Villaescusa y M. en C. Pedro Castro y muy en especial al Dr. Unai Markaida por su valiosa y necesaria participación en el avance y buen desarrollo de esta investigación.*

*A la Dra. Graciela Serrano Limón por su apoyo incondicional, sus consejos y su amistad.*

*A la familia Tovar Millán, quienes han estado conmigo en momentos difíciles, por su apoyo y su amistad.*

*A la familia Díaz Ramírez por su incondicional apoyo a cada momento y ante todo, por su sincera amistad. En especial, a la M. en C. Silvia Ramírez por su amistad incondicional.*

*A la Biol. Dora Ortiz, Biol. Mar. Juan Carlos Salinas y muy en especial al M. en C. Rubén Valles Jiménez, M en C. Antonio Luna y M. en C. Claudia Hernández por su sincera amistad, incondicional apoyo y todo este tiempo que hemos compartido juntos.*

*A mis sobrinos Luis y Leonardo, mi cuñada Gaby y mis tíos y primos que me brindaron su apoyo y sus consejos.*

*Al Capitán José Lozano, Mishuru y Yuki Ogino por su apoyo, confianza y amistad.*

*A mis profesores del CICIMAR, por sus enseñanzas, en especial al Dr. Eugene Shumiline y M. en C. Gustavo de la Cruz.*

*Al Dr. Juan Sierra Madero por su confianza y apoyo en el momento mas difícil de mi vida.*

*A mis compañeros de trabajo en las salidas de campo y en el CICIMAR, en especial a Manuel Zamarrón y Ciro Arista: en el deporte, en especial a M. en C. Martha Aguilera, a mis compañeros del Laboratorio de Mamíferos Marinos.*

*A todas las personas que me han apoyado y compartido momentos muy especiales conmigo, que son muchas, y de quienes he aprendido mucho.*

**¡GRACIAS!**

# CONTENIDO

	Página
<b>I. Resumen</b>	
<b>II. Introducción</b> .....	1
Antecedentes.....	3
Justificación.....	7
<b>III. Objetivos</b> .....	8
<b>IV. Material y método</b>	
<b>Diseño de trabajo</b> .....	9
<b>Área de estudio</b> .....	10
<b>Colecta</b>	
Cachalote.....	11
Contenido estomacal de un cachalote varado.....	13
Calamar.....	13
Mictófido, <i>Benthosema panamense</i> .....	15
Tratamiento del material para su uso en el análisis isotópico.....	15
Metodología para el análisis isotópico.....	15
<b>V. Resultados</b>	
Cachalote.....	17
Contenido estomacal del cachalote varado.....	20
Calamar.....	21
Interacciones tróficas.....	22
Relación entre músculo y pico del calamar, <i>D. gigas</i> .....	23
<b>VI. Discusión</b>	
Cachalote.....	26
Calamar, <i>D. gigas</i> .....	32
Competencia interespecífica.....	35
Pico de calamar.....	36
<b>VII. Conclusiones</b> .....	37
<b>VII. Recomendaciones</b> .....	38
<b>VIII. Referencias</b> .....	40

## INDICE DE FIGURAS

	<b>página</b>
<b>Figura 1</b>	División topográfica del Golfo de California (Norte, Central y Sur) y sus cuencas. Modificado de Rusnak <i>et al.</i> , 1964.....11
<b>Figura 2</b>	a) Longitud del manto de calamar (LM). Medida que va desde la punta del manto hasta su parte terminal. b) Región bucal de los cefalópodos donde se encuentra la mandíbula o pico del calamar, la cual esta rodeada de tejido muscular. ....14
<b>Figura 3</b>	Mandíbula o pico de calamar. a) Pico inferior. b) Pico superior.....14
<b>Figura 4</b>	Colecta de piel descamada de cachalote de 1996 a 1999 en el Golfo de California. Los círculos indican la posición de los cachalotes .....18
<b>Figura 5</b>	Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de piel de cachalote. Se puede observar las diferencias en la posición trófica entre el grupo de los machos grandes (piel colectada en 1996 y 1999), el macho grande varado en 1993 y el grupo de las hembras y machos inmaduros.....19
<b>Figura 6</b>	Espectro trófico isotópico del cachalote, calamar gigante y mictófidios en el Golfo de California ( Pm: <i>Physeter macrocephalus</i> ; Dg: <i>Dosidicus gigas</i> talla grande (38.2 a 84 cm LM) y talla pequeña (20 a 28cm LM); Bp: <i>Benthosema panamense</i> ; Nd: <i>Nematoscelis difficilis</i> . Los datos de esta última especie fueron tomados de Gendron <i>et al.</i> (2001).....22

<b>Figura 7</b>	Análisis de correlación entre pico y músculo de calamar <i>Dosidicus gigas</i> . A ) Valor de $\delta^{13}\text{C}$ para ambos tejidos, B) valores de $\delta^{15}\text{N}$ de ambos tejidos.....	24
<b>Figura 8</b>	Modelos para estimar el $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de músculo de calamar gigante, <i>Dosidicus gigas</i> a partir del pico.....	24

## INDICE DE TABLAS

	<b>página</b>
<b>Tabla 1</b>	Muestras de piel de cachalote colectadas y analizadas.....17
<b>Tabla 2</b>	Valores $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de la piel de cachalote (agrupados por categorías).. .....19
<b>Tabla 3</b>	Análisis de varianza ( $P < .05$ ) entre los valores $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de piel de cachalote (entre los grupos de machos adultos, hembras, machos inmaduros y no diferenciados).....19
<b>Tabla 4</b>	Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por año del grupo de cachalotes hembras y machos juveniles (Grupo H-J).....20
<b>Tabla 5</b>	Datos de colecta de las muestras de <i>Dosidicus gigas</i> y <i>Benthoosema panamense</i> .....21
<b>Tabla 6</b>	Valores $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en músculo del calamar gigante agrupados por rango de tamaño (grandes o chicos).....21
<b>Tabla 7</b>	Análisis de varianza entre el grupo de tallas grandes y pequeñas del calamar gigante.....21
<b>Tabla 8.</b>	Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del pico y músculo de calamar <i>Dosidicus gigas</i> .....23
<b>Tabla 9</b>	Análisis de varianza entre el tejido muscular y pico de <i>Dosidicus gigas</i> .....24

**Tabla 10** Valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  del pico de calamar *Dosidicus gigas*.....25

**Tabla 11** Valores estimados de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  para músculo de *Dosidicus gigas* con el uso de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de cuatro picos inferiores recolectados del cachalote varado y las ecuaciones generadas.....25

## ANEXOS

**Anexo A.1.** Tabla de valores de  $\delta^{13}\text{C}$  Y  $\delta^{15}\text{N}$  en piel e cachalote. Un total de 44 muestras de piel de cachalote fueron analizadas mediante el análisis de isótopos estables. Del grupo de los machos adultos (MA) se identificó una recaptura (Pm 51 y Pm 53) por lo que en el análisis estadístico ( ANOVA ) sólo se considero el valor de uno de ellos, siendo en total 43 muestras consideradas.

**ANEXO A.2.** Resumen de muestras de cachalote por categoría.

**Anexo B.** Tabla de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  del calamar *Dosidicus gigas* ( tejido muscular y pico).

**Anexo C.** Longitud total y peso de los mictófidos *Benthosema panamense*. Sólo se eligieron los tres primeros individuos para el análisis de isótopos estables.

## G L O S A R I O

**Avistamiento:** Son indicadores visuales de la presencia del organismo como en el caso del cachalote son los soplos, aleta caudal y los propios individuos.

**Cetáceos:** Mamíferos del orden cetáceo que se divide en misticetos (cetáceos con barbas) y odontocetos (cetáceos con dientes)

**Coexistencia:** La presencia de dos o más especies en la misma área o hábitat.

**δ:** Delta. Son las pequeñas diferencias que se dan en las abundancias naturales de  $^{15}\text{N}$  u otro isótopo. El valor de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  es una medida de la abundancia relativa de  $^{15}\text{N}$  y  $^{13}\text{C}$  respectivamente, a un material referenciado.  $\delta$  es expresada en unidades de ‰, per mil (latin *per mille*).

**Dimorfismo sexual:** Diferencias fenotípicas marcadas entre machos y hembras de una misma especie.

**Disminuído isotópicamente:** un término usado para describir la cantidad de  $^{15}\text{N}$  y / o  $^{13}\text{C}$  relativo a otra cantidad. Por lo tanto, una sustancia disminuida en los valores de  $^{15}\text{N}$  y  $^{13}\text{C}$  contiene relativamente menor  $^{15}\text{N}$  y  $^{13}\text{C}$ .

**Enriquecimiento isotópico:** Opuesto a disminuido isotópicamente.

**Fraccionamiento:** La partición desigual de los isótopos entre el substrato de una reacción y los productos formados durante la reacción.

**Hábitat:** Intervalo con determinadas características ambientales o comunitarias en las que se presentan las especies.

**Migración:** Movimiento direccional de periodicidad regular en el cual los animales regresan al punto de origen.

## Resumen

Los estudios de alimentación de cachalote se han basado principalmente en el análisis de contenido estomacal de individuos cazados y varados. Los picos de calamar constituyen una parte importante de estos contenidos por lo que su identificación ha permitido inferir la importancia relativa en su dieta. El calamar *Dosidicus gigas*, fué considerada la presa principal de este odontoceto en el Pacífico Sureste. Sin embargo esta relación trófica no ha sido evaluada en el Golfo de California donde ambas especies coexisten. Los objetivos de este estudio fueron: 1) Comparar las posiciones tróficas de cachalotes por sexo y madurez, 2) Evaluar las relaciones depredador/ presa entre cachalote y *D. gigas* y, 3) Evaluar el uso de mandíbulas de calamar para estimar su posición trófica. Se colectaron muestras de piel descamada de cachalote ( $n = 43$ ) entre 1996 y 1999, músculo y pico de *D. gigas* ( $n = 19$ ) de diferente tamaño ( $65.6 \pm 16.6$  cm longitud de manto (LM) y  $25.4 \pm 3.3$ cm LM). Se cuantificaron las abundancias isotópicas de C y N para evaluar las relaciones tróficas. Se determinó el sexo de los individuos mediante el análisis molecular e identificaciones en el campo y se diferenciaron a machos adultos ( $n = 7$ ), hembras ( $n = 15$ ) y machos juveniles ( $n = 10$ ). Los resultados de isótopos estables muestran una diferencia significativa en la posición trófica entre cachalotes machos adultos, hembras y machos juveniles ( $P < 0.05$ ), pero no entre éstas dos últimas ( $P > 0.05$ ). La posición trófica inferior de machos adultos ( $\delta^{13}\text{C} = -16.6 \pm 0.6$  y  $\delta^{15}\text{N} = 16.8 \pm 1$ ) con respecto a las hembras y machos juveniles ( $\delta^{13}\text{C} = -13.8 \pm 0.3$  y  $\delta^{15}\text{N} = 19.6 \pm 0.5$ ) indica una fuente dietética significativamente diferente que probablemente provienen de otro ecosistema o área oceánica. Los resultados sugieren que las hembras y machos juveniles consumen *D. gigas* probablemente de 38 a 84 cm LM. Por otro lado, se generó un modelo para estimar el  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  del músculo de calamar *D. gigas* a partir de las mandíbulas del calamar con base en el fraccionamiento isotópico entre el músculo y mandíbulas del calamar. Este estudio muestra el uso de isótopos estables en piel descamada de cachalotes y en mandíbulas y músculo de calamares para evaluar sus relaciones tróficas.

## Summary

Studies on sperm whale feeding habits are mostly based on examination of stomach contents of stranded and hunted animals and squid beak have been used to evaluate their relative importance in their diet. The squid, *Dosidicus gigas*, was considered the main prey item of sperm whales in the Southeast Pacific, but this has not been evaluated in the Gulf of California where both species also occur. The goals of this research were: 1) to compare sperm whale trophic position by sex and maturation, 2) to evaluate their predator-prey relationship between sperm whale and *D. gigas*, and 3) to evaluate beaks squid to estimate its trophic position. Sloughed skin samples of sperm whales ( $n = 43$ ) were collected in the Gulf of California between 1996 and 1999 as well as muscle tissue and beaks samples of *D. gigas* ( $n = 19$ ) of different size ( $65.6 \pm 16.6$  cm mantle length (ML) and  $25.4 \pm 3.3$ cm ML). The stable isotopes ratios of C and N were quantified to evaluate trophic relationships. Gender determination through molecular analysis and field identifications were used to identify adult males ( $n = 7$ ), females ( $n = 15$ ) and juvenile males ( $n = 10$ ). The results showed a significant difference between adult male sperm whales, and female and juvenile males ( $P < 0.05$ ), but not between the last two ( $P > 0.05$ ). b) The lower trophic position of adult male sperm whale ( $\delta^{13}\text{C} = -16.6 \pm 0.6$  y  $\delta^{15}\text{N} = 16.8 \pm 1$ ) Compared with female and juvenile male ( $\delta^{13}\text{C} = -13.8 \pm 0.3$  &  $\delta^{15}\text{N} = 19.6 \pm 0.5$ ), suggest that they feed on different food source in other ecosystem or oceanic area. The results suggest that female and juvenile male sperm whales may do feed on *D. gigas* of 38 to 84 cm ML. In the other hand, a model was generated to estimate  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  of muscle using the squid beak base on the fractionation between muscle and beak. This study shows the use of stable isotopes on sloughed skin samples from live sperm whales and on squid beak to evaluated their trophic relationships.

## II. INTRODUCCION

En el siglo XIX y XX, las poblaciones de cachalote, *Physeter macrocephalus*, estuvieron sujetas a grandes cacerías por industrias balleneras en diversas áreas oceánicas (Rice, 1989). En el Océano Pacífico, Chile y Perú fueron las últimas naciones que cesaron la cacería de cachalote en 1985 (Rice, 1989). Sin embargo, la población de cachalote en algunas áreas oceánicas del Pacífico no se ha recuperado por efectos de las cacerías (Whitehead, 1995).

El cachalote se distribuye en todos los océanos y presenta un dimorfismo sexual muy marcado. Las hembras miden 11m mientras que los machos pueden alcanzar hasta 18 m de largo. Esta especie está caracterizado por presentar una segregación sexual en la distribución y organización social (Rice,1989). Los machos se dispersan de sus grupos natales, y regresan a las zonas tropicales donde habitan las hembras y animales inmaduros para reproducirse (Whitehead *et al.*, 1991). Las hembras y machos inmaduros, los cuales pueden permanecen unidos por años en unidades permanentes o asociados a grupos temporales (Whitehead *et al.*, 1991), se distribuyen entre los 40°N y 40°S. Mientras que los machos alcanzan latitudes más amplias (entre los 60°N y 65°S) con una tendencia a ser solitarios o formar pequeñas agregaciones (Rice, 1989).

En general, la dieta del cachalote se conoce casi exclusivamente del análisis del contenido estomacal de animales cazados (Ej. Tomilin, 1957; Okutani & Nemoto, 1964; Okutani *et al.*, 1976; Clarke *et al.*, 1976; Clarke 1980 y 1986; Clarke & MacLeod, 1974 y 1982; Clarke *et al.*, 1988) y de individuos varados (Ej. Pascoe *et al.*, 1990; González *et al.*, 1994; Santos *et al.*, 1999). Se sabe que es una especie principalmente macroteutófaga mesopelágica y que se alimenta activamente durante la noche y el día todo el año (Okutani & Nemoto, 1964; Clarke, 1980). Es un depredador que ocupa los niveles tróficos más altos del ecosistema pelágico (Rice, 1989) y la composición de su dieta varía según el área oceánica, estación del año, madurez, sexo y tamaño del cuerpo (Kawakami, 1980). Los cefalópodos más importantes en su dieta por su abundancia pertenecen a la familia Onychoteuthidae, Histioteuthidae, Gonatidae y Octopoteuthidae. Aunque también los Cranchiidae, Architeuthidae y Ommastrephidae son de gran importancia alimenticia en ciertas zonas oceánicas (Berzin, 1971; Kawakami, 1980; Rice, 1989).

En el Océano Pacífico Sureste, el análisis de los restos alimenticios mostraron que el calamar gigante, *Dosidicus gigas*, es una presa importante en la dieta del cachalote (Clarke, 1966; Clarke *et al.*, 1976; Clarke *et al.*, 1988). Durante las cacerías de 1958 a 1962 en Perú, Chile y Ecuador, se encontró que el calamar gigante contribuyó al 99% en los restos alimenticios de 1,123 machos y 784 hembras (Clarke *et al.*, 1988). Se propuso que la dieta del cachalote en esa zona es monoespecífica y que la presencia de este odontoceto se debe a la gran abundancia del calamar gigante en la corriente de Humboldt (Clarke *et al.*, 1968 y 1988). No obstante, se ha generado una gran polémica al respecto debido a que en las otras áreas oceánicas donde se ha evaluado la dieta del cachalote se reporta una gran variedad de presas que dependen de la composición y abundancia de las fuentes de alimento de cada zona como lo resumen los trabajos de Berzin (1971) y Kawakami (1980). Asimismo, el estudio más reciente sobre la dieta del cachalote, el cual se basó en el análisis de muestras fecales colectadas en las Galápagos, no señalan al calamar *D. gigas* como presa del cachalote durante los años de estudio (Smith y Whitehead, 2000). Estos investigadores reportan que el calamar *Histioteuthis* sp. fue la presa principal de cachalote y explican que se debe principalmente por la abundancia de esta especie de calamar en esos años y por los hábitos oportunistas de alimentación del odontoceto. Sin embargo, la ausencia o poca abundancia de *D. gigas* en esa zona podría explicar el bajo consumo de cachalote sobre esa especie de calamar en esos años.

Pocos estudios muestran diferencias en la dieta entre machos grandes y hembras y machos juveniles en la misma área oceánica y temporada. Con base en evidencias indirectas, Matthews (1938, citado en Kawakami, 1980) infiere que los machos consumen calamares de tamaño más grande que las hembras, ya que las cicatrices y marcas grandes de calamares se encuentran frecuentemente en la cabeza de los machos. En Durban, Africa del Sur, el análisis de contenido estomacal de cachalotes cazados de 1926 a 1969, muestran que las hembras y machos juveniles generalmente consumen especies de cefalópodos más pequeños que los machos grandes (>12.2m) (Clarke, 1980). En el Pacífico Sureste, Clarke *et al.* (1988) encontraron que las hembras y machos juveniles (6 a 11.9m) consumieron *D. gigas* de  $1.19 \pm 0.15$  m y  $1.16 \pm 0.30$  m respectivamente, mientras que los machos grandes (12-17.9m) consumieron calamares de tallas relativamente mayores ( $1.48 \pm 0.08$  m). Asimismo, en los estómagos de los cachalotes machos adultos se han encontrado restos de organismos de grandes profundidades como cangrejos: *Lithodes antarcticus*, *Paralomis verrucosus*, peces como *Centroscyllium nigrum*, *Ceratias holbolli*, entre otros, que no han sido reportado para hembras y machos juveniles (Clarke *et al.*,

1988; Kawakami, 1980), lo que sugiere una diferencia en la dieta entre machos adultos y hembras y machos juveniles.

En el Golfo de California existe poca información sobre el cachalote. El estado del conocimiento actual está basado en avistamientos (Gendron, 1993 y 2000) y varamientos de esta especie realizados desde mediados de este siglo (Cockrum, 1956; Rice, 1974; Vidal & Findley, 1984;), hasta la actualidad que muestran individuos de ambos sexos en diferentes estados de maduración (crías y fetos, hembras, machos adultos y juveniles) (Cockrum, 1956; Vidal & Findley, 1984; Vidal *et al.*, 1993), lo cual sugiere la utilización sistemática de los recursos naturales del ecosistema del Golfo de California. Estas evidencias y la coexistencia espacial de *D. gigas* en el Golfo, ha permitido hipotetizar que *D. gigas* es una fuente dietética importante para el cachalote (Patten, 1979; Vidal & Findley, 1984). Por ello, la propuesta de este trabajo es contribuir al conocimiento del papel ecológico del cachalote dentro del Golfo y evaluar al calamar *D. gigas* como la presa potencial.

## **A N T E C E D E N T E S**

Los estudios de alimentación de cachalote han estado limitados principalmente por las dificultades asociadas al hábitat de esta especie así como la metodología de los estudios convencionales. Diversos investigadores (e. j. Clarke, 1980 y 1985a; Clarke *et al.*, 1988; Pascoe *et al.*, 1990; Smith & Whitehead, 2000 y 2001; Clarke & Paliza, 2001) han señalado algunos factores relacionados a la metodología para evaluar la dieta del cachalote, que pueden sesgar la interpretación de la dieta.

En relación al análisis de contenido estomacal, se ha mencionado que esta metodología solamente reporta el consumo reciente bajo las condiciones ambientales en las que se realiza el muestreo, por lo que se desconoce la dieta en otras condiciones y sus variaciones en escala espacio-temporal. El tiempo de recolecta post-mortem del estómago del cachalote (28 o 36 horas aproximadamente), la influencia de los ácidos gástricos sobre los restos alimenticios y las diferentes tasas de digestión de los diferentes tejidos influyen en la condición del contenido estomacal (Clarke, 1980 y 1985a). Estos factores tienden a favorecer la identificación de presas más grandes y con partes duras como las mandíbulas de cefalópodos (Clarke, 1980 y 1985a). Clarke *et al.* (1988) sugieren que algunas veces, la cabeza de cefalópodos grandes no se ingiere, por lo que las mandíbulas de estos cefalópodos están subestimados en el análisis de contenido estomacal. Por otro lado,

previo a la cacería o varamiento del cachalote, se ha reportado pérdida de contenido estomacal por regurgitación (Clarke, 1980; Pascoe *et al.*, 1990) sesgando los resultados. En referencia a los animales varados, se desconoce la causa de este acontecimiento, el estado de salud del individuo y por lo tanto, es dudoso que el contenido estomacal represente el consumo completo del odontoceto.

En relación al análisis de heces fecales, Smith & Whitehead (2000) han mencionado que durante el muestreo, una porción de las heces se hunden antes de ser colectadas, señalando que las mandíbulas o picos grandes de cefalópodos se hunden más rápido que los pequeños. La reexaminación de picos de calamares en muestras fecales subestima la abundancia de calamares grandes en la dieta del cachalote (Smith & Whitehead, 2001), como probablemente suceda con el calamar *D. gigas*. Asimismo, Clarke & Paliza (2001) señalan que los picos grandes de calamares como los de *D. gigas* no se encuentran en las heces porque son regurgitados por el cachalote.

Por otro lado, los cefalópodos constituyen una fuente de alimento importante para diversos depredadores como peces, aves y mamíferos marinos (Clarke, 1977, 1985a y 1985b). Los cefalópodos se distribuyen en todos los océanos del mundo desde las regiones polares hasta los trópicos, los cuales soportan una gran cantidad de pesquerías industriales y artesanales (Rodhouse & Nigmatullin, 1996). El estudio de la dieta y relaciones tróficas de los cefalópodos se ha limitado principalmente al análisis de contenido estomacal de las especies capturadas por la pesquería y de sus depredadores. Sin embargo, algunas especies no son capturadas por las artes de pesca y su alimento o el material encontrado en los estómagos de cefalópodos no se puede identificar debido a su rápida digestión (Rodhouse & Nigmatullin, 1996). La principal fuente de información sobre cefalópodos de grandes profundidades proviene principalmente del análisis del contenido estomacal de cachalote (Clarke, 1980 & 1985b).

Las relaciones tróficas de los cefalópodos son muy complejas, por lo que es difícil examinar su posición trófica únicamente con métodos convencionales. Recientemente, el análisis de isótopos estables en músculo de cefalópodos se ha integrado para estimar las relaciones tróficas con algunos de sus depredadores como lo muestran los trabajos de Ostrom *et al.* (1993), Gould *et al.* (1997) y Hobson *et al.* (1997). Sin embargo, el número de trabajos es reducido. Por otro lado, en los restos del contenido estomacal de los depredadores se encuentran mandíbulas o picos de cefalópodos, los cuales son resistentes a los procesos digestivos por la composición quitinosa de esta estructura. Esta condición

favorece la acumulación de estas mandíbulas en los estómagos de sus depredadores hasta que son eventualmente regurgitados (Clarke, 1980 y 1985). A partir de estas estructuras, Clarke (1986) y Wolff (1984), han elaborado claves taxonómicas para identificar cefalópodos a nivel de género y hasta especie. Asimismo, han construido modelos para estimar la talla y peso de los mismos, lo que ha permitido evaluar la importancia relativa de éstas especies para sus depredadores (Clarke, 1962).

El calamar gigante, *Dosidicus gigas*, también llamado “jumbo” en el Golfo de California, pertenece a la familia Ommastrephidae y a la subfamilia Ommastrephinae. Es una especie oceánica y nerítica, la cual se distribuye en el Pacífico Este, desde Monterey, California (E. U) hasta Chile en América del Sur (Ernhardt *et al.*, 1983). En el Golfo de California su abundancia y movimientos han sido variables a través del tiempo, presentándose en algunos años una disminución considerable en su abundancia y provocando el colapso en la pesquería, como sucedió en 1982 (Klett, 1996). Las causas de estos fenómenos todavía son discutidas. Se cree que la sobre-explotación de calamares juveniles y las condiciones ambientales desfavorables como el incremento en la temperatura ocasionó tales colapsos (Ernhardt *et al.*, 1983; Klett, 1996; Hernández *et al.*, 1998).

El calamar gigante presenta tasas muy elevadas de crecimiento y mortalidad que le confieren una compleja dinámica poblacional a lo largo de su periodo de vida, el cual se estima de 18 a 24 meses (Klett, 1981). Las tallas promedios son de 50 a 80 cm de longitud de manto y alcanza tallas máximas de 1.5 m en Chile y de 1 m en la población del Noreste del Pacífico. Son organismos carnívoros en su totalidad y catalogados como consumidores secundarios (Klett, 1981). Su alimentación es más activa durante la noche y puede alcanzar profundidades de 1000 m o más, con una tendencia a aparecer a 100m por debajo de la superficie del mar durante la noche (Klett, 1981; Yatsu *et al.*, 1999). Los estudios de alimentación de esta especie se han basado casi exclusivamente en las observaciones de contenido estomacal. Diversos investigadores reportan una gran variabilidad de presas para *D. gigas* en diferente estado de maduración y área oceánica, los cuales están resumidas por Clarke & Paliza (2000) para el Golfo de California y la Corriente de Humboldt. Se ha mostrado que el calamar gigante en estado adulto colectados frente a Perú y Ecuador se alimenta principalmente de mictófidios nictoeipelágicos que migran junto a él a la superficie y varían específicamente por área (Schetinnikov, 1989). El trabajo más reciente de contenido estomacal de calamar gigante en el Golfo de California, reporta a los mictófidios *Benthosema*

*panamense* como presa principal (Markaida, 2001). Esta especie de mictóforo en estado adulto forma agregaciones compactas (Moser & Ahlstron, 1970)

El uso de isótopos estables de carbono y nitrógeno se ha utilizado para estimar el flujo de energía a través de las cadenas alimenticias marinas (e. j. Miyake & Wada, 1967; Rau *et al.*, 1983). El análisis de isótopos estables implica cuantificar el enriquecimiento del isótopo más pesado sobre el más ligero de C y N a través de su dieta (Peterson & Fry, 1987). El enriquecimiento de los isótopos estables en el organismo depende de las tasas anabólicas y catabólicas diferenciales propias del individuo y del tejido que se está utilizando (De Niro & Epstein, 1978; Owen, 1987). Existe un fraccionamiento dado por las transformaciones biológicas del organismo y de las diferencias en el peso atómico del isótopo más pesado con respecto al ligero. El resultado de éstas diferencias generan señales que son incorporadas dentro de los consumidores al asimilar la materia orgánica (Peterson and Fry, 1987; Fry, 1988). De esta manera, el tejido de los consumidores está enriquecidos de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  comparado con la composición de su dieta (Owens, 1997; Peterson & Fry, 1987). Estas diferencias se reflejan entre cada paso de la cadena trófica, y se calcula de 3 a 4‰ para  $^{15}\text{N}$  y de 1.5 ‰ para  $^{13}\text{C}$  (De Niro & Epstein, 1978 y 1981; Minawaga & Wada, 1984; Wada *et al.*, 1987; Fry, 1988; Hobson *et al.*, 1994). En general, en los sistemas marinos, los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  del fitoplancton presentan un intervalo de 3‰ a 12‰ (Owens, 1987), y para el  $\delta^{13}\text{C}$  presenta un intervalo de -19‰ a -24 ‰ (Peterson & Fry, 1987).

El uso de isótopos estables en tejidos de mamíferos marinos ha mostrado ser una herramienta que disminuye el sesgo de los estudios convencionales de alimentación. El análisis de isótopos estables provee información cuantitativa relativa a la dieta asimilada y no solamente la ingerida (Hobson & Clark, 1992; Walker & Macko, 1999). No obstante, la mayoría de los estudios utilizan tejido muscular de individuos cazados, varados o en cautiverio, lo que limita la evaluación de estos individuos en vida y/ o en su hábitat natural. Ames *et al.* (1996) utilizó piel descamada de manantí, *Trichechus manatus latirostris*, en cautiverio mostrando la alternativa de utilizar ese tejido para evaluar la dieta de esta especie mediante el análisis de isótopos estables. Asimismo, Todd *et al.* (1997) y Gendron *et al.* (2001) muestran el análisis de isótopos estables en piel de cetáceos como un tejido alternativo al músculo, para estimar las relaciones tróficas de cetáceos en vida libre. Las tasas de recambio de isótopos estables en tejidos varían de acuerdo a la tasa metabólica del tejido y del individuo (Hobson & Clark, 1992). Por lo tanto, las abundancias isotópicas de C y N entre piel y músculo pueden variar entre especies. Por ejemplo, la composición isotópica de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  entre piel y el músculo de la ballena jorobada, *Megaptera novaengliae*,

del Atlántico Norte fueron similares (Todd *et al.*,1997), lo que sugiere que no hubo un cambio dietético significativo para esa especie durante un periodo similar a la tasa de recambio de estos tejidos. En contraste, para la ballena piloto, *Globicephala melas*, los valores  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  cambiaron significativamente entre piel y músculo (Abend & Smith,1997). En relación al cachalote, sólo existe un trabajo sobre una muestra de músculo de un individuo varado analizado con isótopos estables de C y N en el Atlántico Norte (Ostrom *et al.*, 1993).

## JUSTIFICACIÓN

La obtención de información sobre la dieta del cachalote ha estado limitada principalmente por el hábitat donde se desarrollan estos individuos y los sesgos relacionados a la metodología del análisis de contenido estomacal y heces fecales. Por otro lado, los eventos de varamiento de cachalote como fuente potencial de datos son impredecibles. En el Golfo de California no existe ningún trabajo sobre la alimentación del cachalote, pero se sabe que el cachalote se distribuye en esta zona por diversos reportes de varamientos (Cockrum, 1956; Vidal & Findley, 1984; Vidal *et al.*, 1993) y avistamientos (Gendron, 2000) que señalan machos grandes, hembras y crías. Es por ello, que el presente trabajo pretende contribuir al conocimiento sobre el papel ecológico del cachalote en el Golfo de California aplicando el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno en piel descamada. De esta manera, es posible obtener información sobre la ecología alimenticia de estos odontocetos en su medio ambiente y con poca perturbación. Es necesario evaluar las diferencias en su dieta entre el cachalote hembras y machos adultos, las cuales probablemente se den en función a las estrategias diferenciales relacionadas a su buceo y distribución geográfica. Asimismo, y debido a la similitud morfológica, estrategias de buceo y distribución geográfica entre cachalotes hembras y machos inmaduros, es probable que éstos presenten una similitud en su dieta.

Por otro lado, el calamar, *Dosidicus gigas*, se distribuye y es un recurso pesquero importante en el Golfo de California. Se ha reportado que esta especie de calamar es una presa importante del cachalote en otras áreas oceánicas (Clarke, 1966; Clarke *et al.*, 1976; Clarke *et al.*, 1988). Por ello, en este estudio también se pretende evaluar las relaciones tróficas entre el cachalote y el calamar *D. gigas* en el Golfo de California mediante el uso de isótopos estables.

Por otra parte, las mandíbulas de cefalópodos frecuentemente se encuentran en los restos alimenticios de sus depredadores, siendo una fuente importante de información para evaluar la dieta de su consumidor y obtener datos de manera indirecta de los mismos cefalópodos (Clarke, 1977 y 1985). Por ello, el presente estudio también evalúa las diferencias entre los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  entre mandíbulas y músculo de calamar *D. gigas* con la finalidad de presentar una alternativa para estimar su posición trófica y evaluar las interacciones tróficas con sus depredadores o sus presas a partir de la cuantificación de isótopos estables en mandíbulas de calamar.

### III. OBJETIVO GENERAL

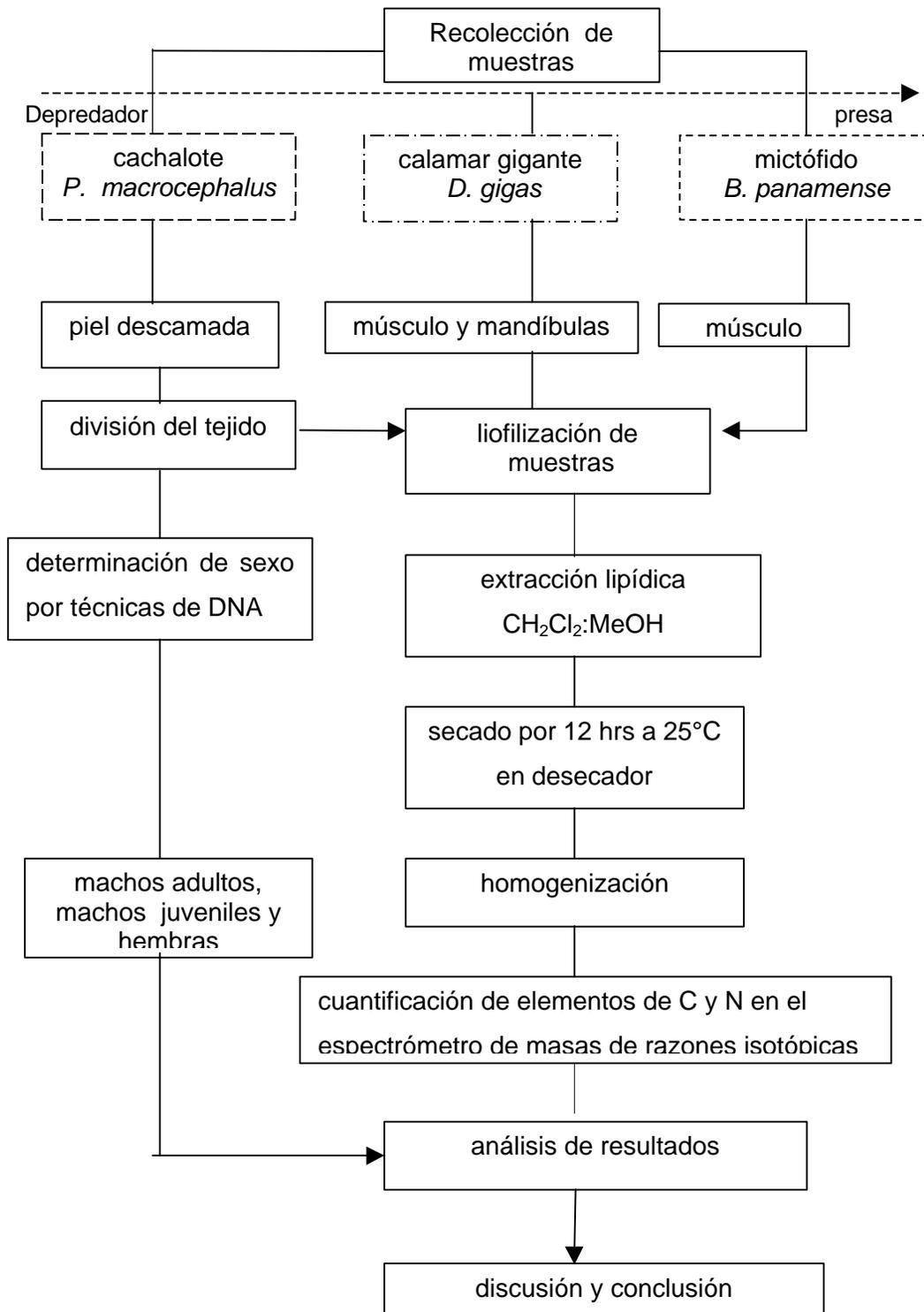
- Analizar la relación depredador - presa entre el cachalote y calamar *Dosidicus gigas*, en el Golfo de California para evaluar su papel ecológico en el ecosistema mediante el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno.

#### OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar si existen diferencias en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en piel descamada de cachalote en función del sexo y estado de madurez.
- Evaluar la importancia relativa del calamar gigante, *D. gigas*, como presa del cachalote hembras, machos juveniles y adultos.
- Determinar las diferencias en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  entre el pico y músculo del calamar *Dosidicus gigas* para estimar su posición trófica relativa.
- Comparar los resultados del análisis de contenido estomacal con los de isótopos estables del calamar *D. gigas*.

# IV. MATERIAL Y MÉTODOS

## DISEÑO DE TRABAJO



## AREA DE ESTUDIO

El Golfo de California es el único mar marginal evaporativo del Pacífico que abarca 1000 x 100 km de largo y ancho (Bray & Robles, 1991) y presenta características hidrográficas que favorecen una alta productividad primaria (Santamaría-del-Angel & Alvarez-Borrego, 1994). Los eventos de surgencia han sido descritos con base a las distribuciones de temperatura a la costa este durante el invierno y primavera, y a la costa oeste durante el verano (Santamaría-del-Angel & Alvarez-Borrego, 1994). La estructura del agua bajo la termoclina y la distribución vertical de nutrientes en los dos tercios al sur del Golfo son similares a las del Océano Pacífico tropical oriental (Roden, 1964).

La Batimetría del Golfo de California consiste de una serie de cuencas profundas separadas por cordilleras transversales de varias profundidades (Shepard, 1950). Por las características morfológicas de las cuencas, el Golfo de California puede ser subdividido en tres regiones: norte, central y sur. En la región norte se localiza una depresión profunda y dos cuencas. En las porciones sur y central del Golfo, existen cuatro cuencas axiales alongadas (Pescadero, Farallón, Carmen y Guaymas), más la cuenca de San Pedro Martir y de La Paz (Figura 1). Las profundidades de las cuencas de la boca del Golfo alcanzan 3000 m de profundidad y están separados por umbrales transversos de hasta 1500m de profundidad que tiene un contacto abierto con el Pacífico adyacente (Rusnak *et al.*, 1964).

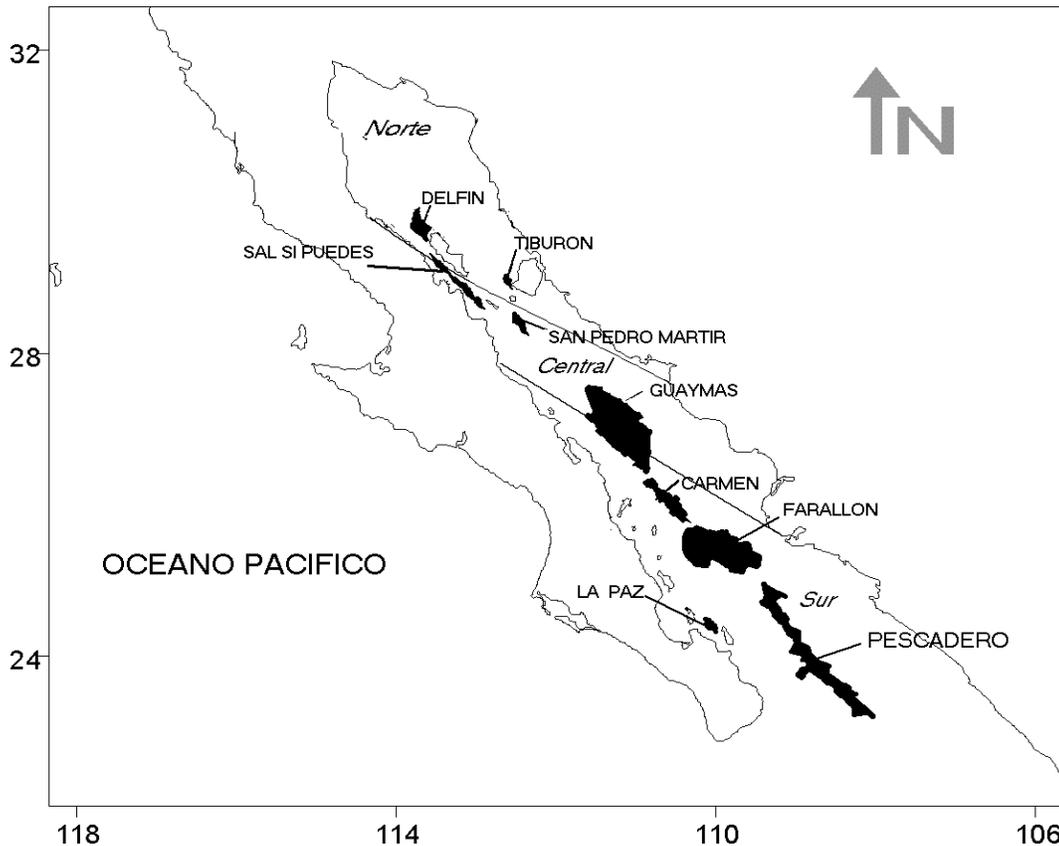


FIG. 1. División topográfica del Golfo de California (Norte, Central y Sur) y sus cuencas. Modificado de Rusnak *et al.*, 1964.

## COLECTA

### CACHALOTE

Las muestras de piel de cachalote fueron colectadas de individuos varados e individuos en vida libre. En enero de 1993 y en noviembre de 1999 se colectaron piel de un cachalote macho adulto varado en la playa del Mogote (La Paz) y de un individuo de 9.3 m de longitud total (Isla Espíritu Santo) respectivamente. En 1996 y 1999, durante las salidas de observación de varios proyectos del Laboratorio de Ecología de Mamíferos Marinos, se observaron cachalotes machos adultos que se siguieron hasta su inmersión. Se tomaron fotografías (película blanco y negro, ISO 400) de aleta caudal y se colectaron muestras de piel descamada con una red de mano (30 X 20cm) con malla (500µm) y mango de 2.5m. En cada avistamiento, se anotó la posición y hora inicial con GPS. En 1997, durante un crucero de la NOAA-PESCA se colectaron piel

descamada y biopsia de cachalote (proporcionadas por el Dr. Lorenzo Rojas). Todas las muestras fueron almacenadas en dimetilsulfóxido (DMSO) al 20% (Amos & Hoelzel, 1991).

En primavera y verano de 1998 y 1999 (proyecto de CONABIO con clave L073, "Migración, movimiento y distribución estacional e cachalotes en el Golfo de California"), se realizaron 5 viajes continuos de 15 a 20 días a bordo de un velero de 13 m en colaboración con la Dra. Nathalie Jaquet (Universidad de Otago, Nueva Zelanda). Se navegó durante el día y la noche cerca y fuera de la costa. Se utilizó un hidrófono omnidireccional (intervalo de detección de 10 km aproximadamente), el cual se sumergió cada hora hasta detectar los sonidos (clicks) del odontoceto. Posteriormente, se estimó la dirección de los individuos con un hidrófono direccional (rango de detección de 7 a 8 km aproximadamente) y una brújula. Durante el día, de 3 a 5 observadores revisaban el área de navegación para el registro visual de los individuos. En cada avistamiento, se anotó el número de individuos que navegaban juntos (cluster) de acuerdo con Whitehead & Arborn (1987). La toma de datos, colecta de piel descamada y su almacenamiento se realizó como se describió anteriormente. De las muestras colectadas durante estos viajes, se seleccionó una muestra de diferentes clusters teniendo preferencia aquellos que tuviera fotografía de aleta caudal.

Cada muestra de piel fue dividida en dos partes: una para el análisis de isótopos estables y la otra, para determinar el sexo mediante técnicas de biología molecular, realizados en colaboración con la Dr. Sara Mesnick en el Laboratorio de Biología Molecular, SWFSC, San Diego, U.S.A. El principal método que se utilizó para determinar el sexo en piel de cachalote fue el método de amplificación de la región SRY (Richard *et al.*, 1994) que permite diferenciar el cromosoma Y de los machos. Para la amplificación de los segmentos SRY se utilizó la reacción en cadena de la polimerasa (PCR). Asimismo, se utilizaron métodos adicionales para confirmar los resultados, los cuales fueron el método que examina la variación en las regiones de los dedos de zinc de los cromosomas X y Y (Bérubé & Palsboll, 1996) y el método de restricción basado en la región del dedo de zinc.

## CONTENIDO ESTOMACAL DE UN CACHALOTE VARADO

El 14 de mayo del 2000, se realizó la necropsia de un cachalote en Los Barriles, B. C. S. (23°42' 43" N y 109°42' 3" W). El animal se encontró en la orilla del mar y presentaba un estado de descomposición estimada de más de dos semanas de muerto. No se le pudo determinar el sexo debido a que el área genital estaba muy degradada. La longitud total del individuo fue de 9.90m.

Se realizaron disecciones en la porción ventral del cachalote para llegar al estómago y revisar el contenido estomacal e intestino. Se extrajeron del estómago algunos picos de calamar de diferentes tamaños. El intestino contenía material digerido no identificable. Posteriormente, se utilizaron las claves taxonómicas de Wolff (1984) y Clarke (1986) para identificar las especies de calamares y estimar las tallas (realizados por Unai Markaida, CICESE).

## CALAMAR

Se recolectaron *Dosidicus gigas* adultos de tallas grandes ( $n = 9$ ) (27°17 N y 112°09-113°09 W) durante las temporadas pesqueras de 1996 y 1997 en la parte central del Golfo. Las muestras fueron proporcionadas por el Dr. Unai Markaida del CICESE. En marzo de 1999, se obtuvieron *D. gigas* adultos de tallas pequeñas ( $n = 8$ ) (25°12 N y 110°49 W), los cuales fueron recolectados en la superficie durante el día con un robador con anzuelo de 1 pulgada de 3 puntas. Por otro lado, en la playa de San Juan de la Costa, en la Bahía de la Paz se extrajo la región bucal de un individuo varado que posteriormente fue identificado como *D. gigas*. Se midió la longitud de manto (Fig. 2) a todos los individuos previo a la extracción de la región bucal (figura 2) y se almacenó a -4° C. A cada calamar se le extrajo el estómago (a excepción del individuo varado) y se revisó su contenido estomacal. Posteriormente, se cortó una porción del tejido muscular y del pico inferior (Fig. 3) de cada individuo y se preservaron en frascos viales libres de fuentes de carbono o nitrógeno en congelación a -50° C.

También se incluyeron picos de *D. gigas* ( $n = 4$ ), recolectados del contenido estomacal del cachalote varado en mayo del 2000 (descrito anteriormente), para medir sus abundancias isotópicas de C y N.

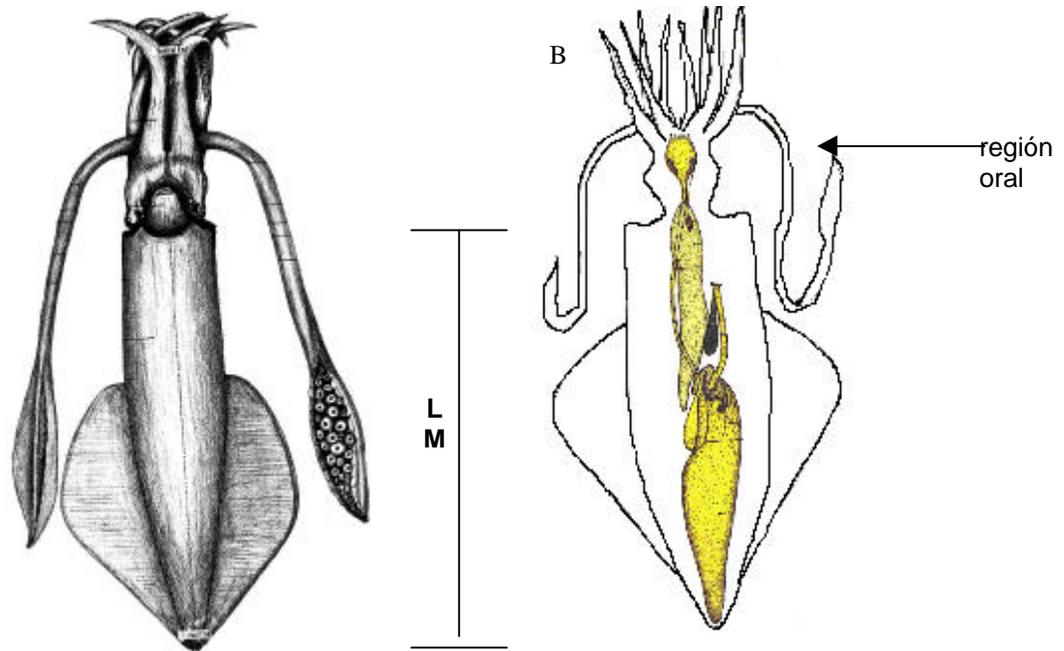


Fig. 2 a) Longitud del manto de calamar (LM). b) Región oral de los cefalópodos donde se encuentra la mandíbula o pico del calamar, la cual está rodeada de tejido muscular. Modificado de

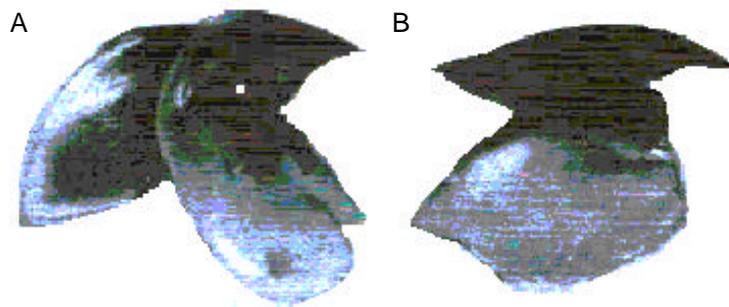


Fig. 3 Mandíbulas o pico de cefalópodos. A) Pico inferior. B) Pico superior.

### **PRESA POTENCIAL DOMINANTE DE *Dosidicus gigas*.**

En marzo de 1999, de manera oportunista, se observaron mictófidios en la superficie del mar y se colectaron un total de 9 individuos con una red de mano en el Golfo de California (25°5' 58 N y 110°48.76 W). Se midió la longitud total de cada individuo con un vernier, y se pesaron en una balanza analítica (Anexo C). Posteriormente, se cortó el músculo de la porción dorsal para el análisis de isótopos estables.

## TRATAMIENTO DEL MATERIAL DE LABORATORIO

Para evitar contaminación de las muestras, se trató previamente el material de laboratorio, al cual se le agregó diclorometano ( $\text{CH}_2\text{Cl}_2$ ) al 99.8%; posteriormente, se colocó en el equipo de ultrasonido por 30 minutos a temperatura ambiente. Este procedimiento se repitió con solvente nuevo por otros 15 minutos. Al terminar, se enjuagó el material dos veces con agua y se le agregó mezcla crómica. El material se dejó en estas condiciones por 24 hrs y luego se enjuagó el material con agua y con agua destilada. Para finalizar, el material se colocó en el horno a  $60^\circ\text{C}$  hasta su secado y posteriormente en la mufla a  $400^\circ\text{C}$  por 4 horas.

## METODOLOGÍA PARA EL ANÁLISIS ISOTÓPICO

El tejido se liofilizó a una temperatura de  $-46^\circ\text{C}$  y una presión de 24 a  $27 \times 10^{-3}\text{MBAR}$  (LABCONCO). Se ha demostrado que los lípidos están disminuidos de  $^{13}\text{C}$  (Tieszen *et al.*, 1983), por lo que fueron extraídos de los tejidos con una mezcla cloroformo-metanol (1:1) en viales previamente tratados, y se colocaron en equipo de ultrasonido (5210 BRANSON) por 20 minutos a temperatura ambiente. Este procedimiento se repitió cuatro veces para asegurar la eliminación de residuos de DMSO y todos los lípidos posibles. Posteriormente, la muestra se colocó en un desecador a temperatura ambiente y se homogenizó con un mortero de ágata bajo campana de flujo laminar, evitando cualquier contaminación de carbono.

En una micro-cápsula de estaño, se pesó 3 mg de la muestra pulverizada en balanza analítica (precisión de 0.0001g). Posteriormente, se inyectó en el espectrómetro de masas de razones isotópicas (Optima) y el Analizador Elemental (NA 1500 Carlo Erba), el cual permite cuantificar los isótopos de carbono y nitrógeno con la misma muestra. El equipo fue previamente calibrado. El sulfato de amonio ( $\text{IAEA-N}_2$ ), proporcionado por el Instituto de Tecnología (NIST), fue utilizado como estándar primario para la calibración de la señal isotópica de nitrógeno, y para el carbono se utilizó NBS22-OIL. Asimismo, el Vienna PeeDee Belemnite (VPDB) y el nitrógeno atmosférico ( $\text{N}_2$ ) fueron utilizados como estándares internacionales para el C y N, respectivamente. El análisis se realizó en las instalaciones del Instituto de Investigaciones Oceanológicas de la Universidad Autónoma de Baja California (IIO-

UABC). Las diferencias relativas ( $\delta$ ) expresadas en partes por mil (‰) en las razones isotópicas de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  de las muestras se calcularon con la expresión:  $\delta^{15}\text{N}$  o  $\delta^{13}\text{C}$  =  $[(R_{\text{muestra}}/R_{\text{estandar}})-1] \times 1000$ , donde  $R_{\text{muestra}}$  y  $R_{\text{estandar}}$  son las razones de  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  ó  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  de la muestra y el estándar, respectivamente.

Las muestras de piel descamada de cachalote fueron analizadas por duplicado en el espectrómetro de masas de razones isotópicas, por lo que se obtuvo un promedio de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  para cada individuo. El error analítico de referencia con el que se trabajó fue de  $\pm 0.3$ . Las muestras de calamares y mictófidos sólo fueron procesadas una sola vez.

El análisis de isótopos estables se basó en el supuesto donde cada dato de isótopos estables es representativo de la alimentación del organismo integrada sobre un tiempo de intercambio (turnover) del tejido elegido, y que la variabilidad entre organismos representa las diferencias de su historia alimenticia (Monteiro, 1991). El término de posición trófica se definirá como la intersección de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de cada organismo. De acuerdo con las diferencias entre depredador y presa promedio (1-1.5 ‰ para  $^{13}\text{C}$  y de 3 a 4 ‰ para  $^{15}\text{N}$ ) de otros sistemas marinos (De Niro & Epstein, 1978 y 1981; Wada *et al.*, 1987; Minagawa & Wada, 1984; Fry, 1988; Hobson *et al.*, 1994), se estimarán las interacciones tróficas entre cachalote para cada categoría y el calamar gigante, *D. gigas* (talla grande y pequeña). Asimismo, se estimarán la relación de los calamares de talla grande y pequeña con las presas potenciales que son mictófidos *B. panamense* y eufáusidos respectivamente.

Para comparar los valores  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  entre sexo y estado de madurez de cachalote se utilizó el análisis de ANOVA de un factor. Se utilizó la prueba de Tukey en todas sus comparaciones para cada variable ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) para identificar la media del grupo significativamente diferente. Para comparar los grupos de cachalote por año, se utilizó el análisis de ANOVA de un factor. Este mismo análisis estadístico se aplicó para probar las diferencias en el nivel trófico relativo entre las tallas pequeñas y grandes del calamar, *D. gigas* y entre sus respectivos tejidos (músculo y pico).

## V. RESULTADOS

### CACHALOTE

Se colectaron 101 muestras de piel descamada de cachalote en la porción central y sur del Golfo de California (figura 4 y tabla 1), de las cuales 44 fueron analizadas para isótopos estables y determinación del sexo (Anexo A). Las muestras fueron colectadas en 1993 ( $n=1$ ), 1996 ( $n=1$ ), 1997 ( $n=9$ ), 1998 ( $n=9$ ) y 1999 ( $n=24$ ) (Tabla 1, figura 4). Durante los viajes de colecta, se pudo diferenciar a cachalotes machos adultos de las hembras y /o machos inmaduros debido al dimorfismo sexual marcado de esta especie. Se midió la composición isotópica de ocho muestras de piel de machos adultos identificados en el campo, pero se identificó una recaptura de un macho adulto (Anexo A). Por lo tanto, en el análisis estadístico sólo se considero un total de 43 muestras que incluyen siete machos adultos y 36 muestras de individuos no diferenciados visualmente (considerados como grupo de hembras y machos juveniles (grupo H -J)).

Tabla 1. Muestras de piel de cachalote colectadas y analizadas.

Tejido	muestras colectadas ( $n$ )	# de muestras analizadas ( sexo )	Año	Mes
piel *	1	1 (MA)	1993	enero
piel descamada	1	1 (MA)	1996	marzo
piel de biopsia	9	9 (H)	1997	agosto
piel descamada	13	2 ( MA), 1 (H) y 6 (nd)	1998	junio-julio
piel descamada	3	3 (MA)	1999	mayo
piel descamada	72	2 (MA), 5 (H), 8 (m), 4(nd)	1999	junio-julio
Piel *	1	1 (nd)	1999	noviembre

Nota: (\*): piel de cachalote varado  
 (MA): machos adultos  
 (H) : hembras  
 (m): machos juveniles  
 (nd): no diferenciados

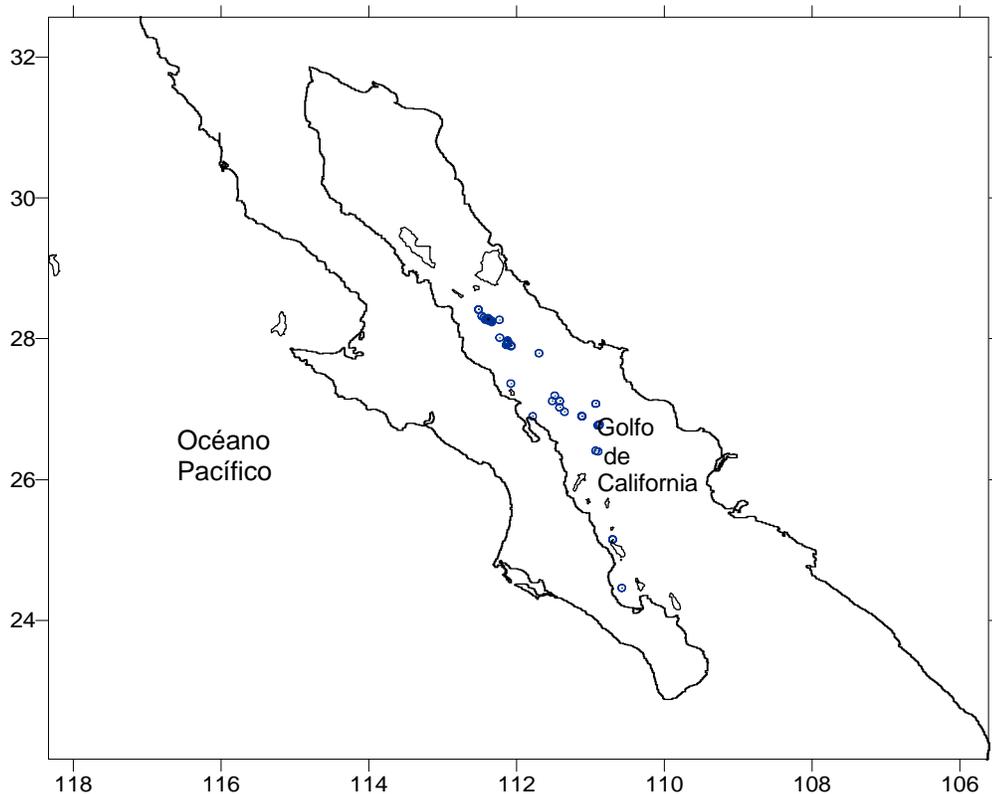


Figura 4. Localidad de colecta de piel descamada de cachalote de 1996 a 1999 en el Golfo de California. Los círculos indican la posición de los cachalotes.

El error analítico con el que se trabajó en el espectrómetro de masas de razones isotópicas fue de  $\pm 0.09$  para  $^{15}\text{N}$  y  $\pm 0.18$  para  $^{13}\text{C}$ , menor al mínimo aceptado de referencia ( $\pm 0.03$ ). Los valores  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de la piel de cachalote (tabla 2) separa principalmente dos grupos (figura 5). Los valores  $\delta^{13}\text{C}$  ( $-16.60\text{‰} \pm 0.69$ ) y  $\delta^{15}\text{N}$  ( $16.82\text{‰} \pm 1$ ) de los machos adultos ( $n = 7$ ) y los del grupo H-J ( $n = 36$ ) ( $\delta^{13}\text{C} = -13.83\text{‰} \pm 0.38$  y  $\delta^{15}\text{N} = 19.64\text{‰} \pm 0.59$ ) presentaron diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) (tabla 3). Por otro lado, los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  no presentaron diferencias significativas ( $P > 0.05$ ) entre el grupo H-J por año (1997, 1998 y 1999) (tabla 4). Sin embargo, se encontraron diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  entre el grupo H-J de 1997 y 1998.

Tabla 2. Valores  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de la piel de cachalote (agrupados por categorías).

Grupo	n	$\delta^{13}\text{C}$	SD	Suma	$\delta^{15}\text{N}$	SD	Suma
M Adultos	7	-16.60	0.69	-116.25	16.82	1	117.77
Hembras	15	-13.73	0.41	-206.05	19.5	0.49	292.57
m Inmaduros	10	-13.87	0.45	-138.77	19.93	0.79	199.33
No diferenciados	11	-13.92	0.27	-153.23	19.58	0.45	215.39
Todos los grupos	43	-14.28	1.12	-614.29	19.18	1.24	825.06

Tabla 3. Análisis de varianza ( $P < .05$ ) entre los valores  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de piel de cachalote (entre los grupos de machos adultos, hembras, machos inmaduros y no diferenciados).

	SS	Df	MS	Error SS	Error Df	Error MS	F	p
$\delta^{13}\text{C}$	45.320	3	15.10683	7.9766	39	0.2	73.861	3.9E-16
$\delta^{15}\text{N}$	47.865	3	15.95525	17.225	39	0.44	36.125	2.4E-11

Nota: SS : suma de cuadrados; MS: media de cuadrados; Df: grados de libertad

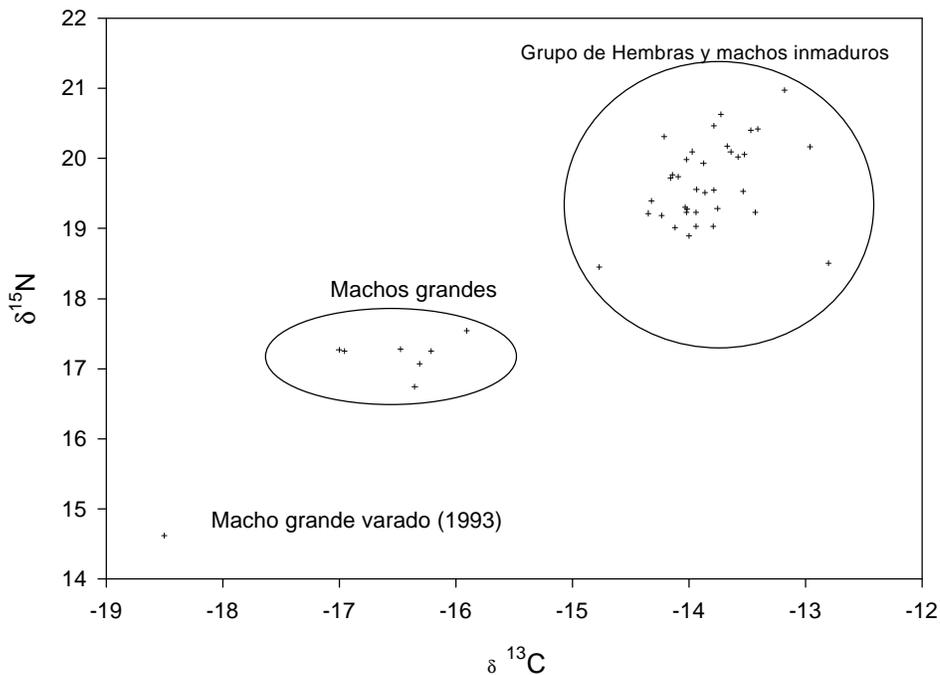


Fig. 5. Valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de piel de cachalote. Se puede observar las diferencias en la posición trófica entre el grupo de los machos grandes (piel colectada en 1996 y 1999), el macho grande varado en 1993 y el grupo de las hembras y machos inmaduros.

Tabla 4. Valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  por año del grupo de cachalotes hembras y machos juveniles (Grupo H-J).

Año	$\delta^{13}\text{C}$	$\pm$ SD	$\delta^{15}\text{N}$	$\pm$ SD
1997	-13.76	0.52	19.3	0.44
1998	-13.77	0.24	19.77	0.45
1999	-13.91	0.37	19.75	0.67

En referencia a los resultados con técnicas de biología molecular, se tuvo un 77% de éxito para determinar el sexo de las muestras, más un 12% de fracaso y un 12% con determinaciones inciertas. La determinación de sexo por técnicas de biología molecular permitió confirmar el sexo de los siete machos adultos identificados en el campo. Asimismo, estos resultados y las identificaciones de los machos adultos en el campo permitieron discriminar 4 categorías de las muestras de cachalote: hembras ( $n = 15$ ), machos juveniles ( $n = 10$ ), machos adultos ( $n = 7$ ) e individuos no diferenciados (11) (Tabla 2) presentándose diferencias significativas entre éstos ( $P < 0.05$  para  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) (Tabla 3). La prueba de Tukey en todas su comparaciones, señalo que los valores  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de los machos adultos presentan diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) respectó a los valores isotópicos de las otras categorías. Por lo contrario, no se encontró diferencias entre las hembras, machos juveniles e individuos no diferenciados. Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de los machos adultos (tabla 2), los ubicaron en una posición isotópica inferior al grupo de hembras y machos juveniles (Figura 5).

## CONTENIDO ESTOMACAL DEL CACHALOTE VARADO

Se identificaron mandíbulas inferiores y superiores del estómago del cachalote macho inmaduro. Los picos de tamaño grande (2 mandíbulas inferiores y 5 superiores) fueron identificados como *D. gigas* y los de tamaño pequeño (2 mandíbulas superior y 3 inferiores) como *Ancistrocheirus lesueurii*. El rango de la longitud de manto estimada presentó un mínimo de 48 cm y un máximo de 78 cm. El sexo del cachalote varado fue determinado por técnicas de biología molecular (realizado por Biól. Mar. Adrián Munguía, CIBNOR, B.C.S., México).

## CALAMAR

El promedio de la longitud del manto de *D. gigas* fue de  $63.24 \pm 15.13$  cm para los calamares de talla grande que incluye los calamares colectados en el Golfo de California en agosto (1996), febrero (1997) y el calamar varado de junio (1999). Los *D. gigas* de talla pequeña presentaron una longitud de manto promedio de  $23.87 \pm 2.82$  cm, los cuales incluyen los calamares muestreados en marzo de 1999 (Tabla 5). Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de músculo entre los individuos de tallas grandes y tallas pequeñas presentan diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) (Tabla 7), ubicando a los calamares de talla grande en una posición trófica superior que los de talla pequeña (Figura 6).

Tabla 5. Datos de colecta de las muestras de *Dosidicus gigas* y *Benthoosema panamense*.

<i>n</i>	Especie	Tejido	Año	Mes
1 y 1	<i>Dosidicus gigas</i> 84 cm (LM) *	músculo y pico	1999	junio
5 y 5	57 a 83.5 cm (LM)	músculo y pico	1996	agosto
5 y 5	38.2 a 67 cm (LM)	músculo y pico	1997	febrero
8 y 8	20 a 28 cm (LM)	músculo y pico	1999	marzo
3	<i>Benthoosema panamense</i> 5.6 cm $\pm$ 0.24 LT	Músculo	1999	marzo

Nota : (G. C): Golfo de California

( \* ) : Calamar varado

( LT ) : Longitud total

Tabla 6. Valores  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en músculo del calamar gigante agrupados por rango de tamaño (grandes o chicos).

Talla	$\delta^{13}\text{C}$	<i>n</i>	Suma	SD	$\delta^{15}\text{N}$	<i>n</i>	Suma	SD
Grandes	-14.9	10	-149.08	0.6	16.92	10	169.27	0.69
Chicos	-16.19	8	-129.53	0.28	14.7	8	117.61	0.45
Todos	-15.47	18	-278.61	0.81	15.93	18	286.88	1.27

Tabla 7. Análisis de varianza entre el grupo de tallas grandes y pequeñas del calamar gigante.

	SS	df	Effect	SS error	df error	MS error	F	p
$\delta^{13}\text{C}$	7.31	1	7.31	3.87	16	0.24	30.19	5E-05
$\delta^{15}\text{N}$	22.01	1	22.01	5.75	16	0.35	61.19	7E-07

Nota: SS : suma de cuadrados; MS: media de cuadrados; Df: grados de libertad

## INTERACCIONES TRÓFICAS

El enriquecimiento promedio de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  entre el grupo de cachalote hembras y machos respecto al calamar *Dosidicus gigas* de tallas grandes (38.2 a 84 cm LM) juveniles fue de 1.06 ‰ para  $\delta^{13}\text{C}$  y de 2.72 ‰ para  $\delta^{15}\text{N}$  (figura 3). De acuerdo a las proporciones de referencia ya mencionadas entre depredador-presa para el análisis isotópico, se muestra relación depredador-presa entre estos. Por lo contrario, los valores  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de los cachalotes machos adultos no muestran alguna relación trófica con las tallas de *D. gigas* analizadas (Figura 6).

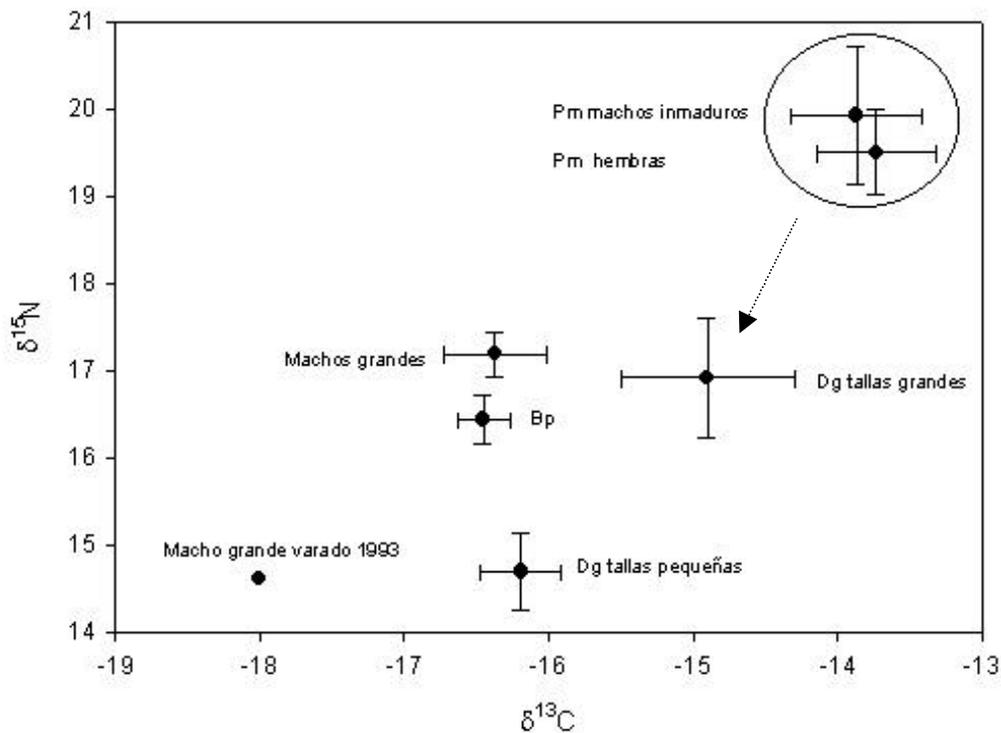


Figura 6. Espectro trófico isotópico del cachalote, calamar gigante y mictófidos en el Golfo de California ( Pm: *Physeter macrocephalus*; Dg: *Dosidicus gigas* talla grande (38.2 a 84 cm LM) y talla pequeña (20 a 28cm LM); Bp: *Benthoosema panamense*. Los datos de esta última especie fueron tomados de Gendron *et al.* (2001).

Por otro lado, el contenido estomacal de *D. gigas* de talla pequeñas estuvieron constituidos totalmente por eufáusidos *Nyctiphanex simplex*. El análisis de contenido estomacal de los calamares de talla grande (analizados por el Dr. Markaida) muestra principalmente mictófidios *B. panamense* y algunos restos de calamar *Gonatus berry* y *D. gigas*, así como restos del pez *Leachia spp.*, materia inorgánica no identificada y un estómago vacío. Para evaluar las relaciones tróficas entre *D. gigas* de talla pequeña y eufáusidos, se tomó como referencia los valores de isótopos estables ( $\delta^{13}\text{C} = -19.5 \pm 0.3$  y  $\delta^{15}\text{N} = 11 \pm 1.2$ ) de *N. difficilis* ( $n = 3$ ) del Golfo de California (Gendron *et al.*, 2001). Las diferencias promedio entre estos organismos es de 3.05‰ para  $\delta^{13}\text{C}$  y 5.44‰ para  $\delta^{15}\text{N}$ .

La longitud total promedio de los mictófidios *B. panamense* ( $n = 9$ ) colectados fue de  $5.06 \pm 0.51$  (Anexo C), de los cuales los valores promedio de los tres individuos seleccionados al azar fueron de  $\delta^{13}\text{C} = -16.45 \text{‰} \pm 0.18$  y  $\delta^{15}\text{N} = 16.44 \text{‰} \pm 0.28$ . El enriquecimiento promedio del calamar *D. gigas* de tallas grandes (38.2 a 84 cm LM) respecto a *B. panamense* fué de 1.55‰ para  $\delta^{13}\text{C}$  y 0.48‰ para  $\delta^{15}\text{N}$ .

## Relación entre músculo y pico del calamar *D. gigas*.

Las comparaciones en las señales isotópicas entre pico y músculo de *D. gigas* muestra diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre ambos tejidos (tabla 8 y 9). La fraccionación promedio entre éstos es de 4‰ para el isótopo de nitrógeno, y 1‰ para el isótopo de carbono. Ambos tejidos presentan correlación significativa ( $r = 0.94$  y  $r = 0.85$  para  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  respectivamente) (Fig. 7).

Tabla 8. Valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  del pico y músculo de calamar *Dosidicus gigas*.

	$\delta^{13}\text{C}$	n	Suma	SD	$\delta^{15}\text{N}$	n	Suma	SD
músculo	-15.47	18	-278.61	0.81	15.93	18	286.88	1.27
Pico	-16.4	18	-295.37	0.92	12.43	18	223.77	2
Todo	-15.94	36	-573.98	0.97	14.18	36	510.65	2.42

Tabla 9. Análisis de varianza entre el tejido muscular y pico de *Dosidicus gigas*.

	SS	df	MS	SS error	Df error	MS error	F	p
$\delta^{13}\text{C}$	7.80271	1	7.80	25.66	34	0.75	10.33	0.0029
$\delta^{15}\text{N}$	110.635	1	110.63	95.99	34	2.82	39.18	4E-07

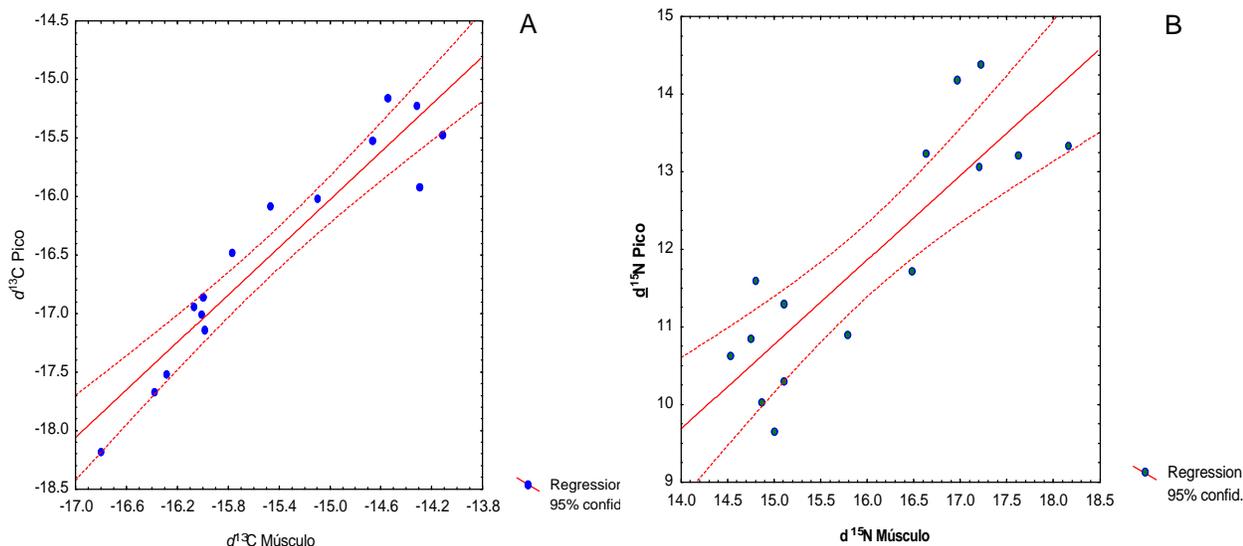


Figura 7. Análisis de correlación entre pico y músculo de calamar *Dosidicus gigas*. A) Valor de  $\delta^{13}\text{C}$  para ambos tejidos, B) valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de ambos tejidos.

Este resultado permitió generar un modelo para estimar los valores isotópicos de C y N del músculo a partir del análisis isotópico del pico. Para esto, se tiene las siguientes ecuaciones: a)  $y = 0.7581x - 6.9276$  ( $R^2=0.76$ ), donde  $y$  es el  $\delta^{15}\text{N}$  estimado del músculo y b)  $y = 0.8012x - 2.33$  ( $R^2=0.81$ ), donde  $y$  es el  $\delta^{13}\text{C}$  del músculo (Fig. 8).

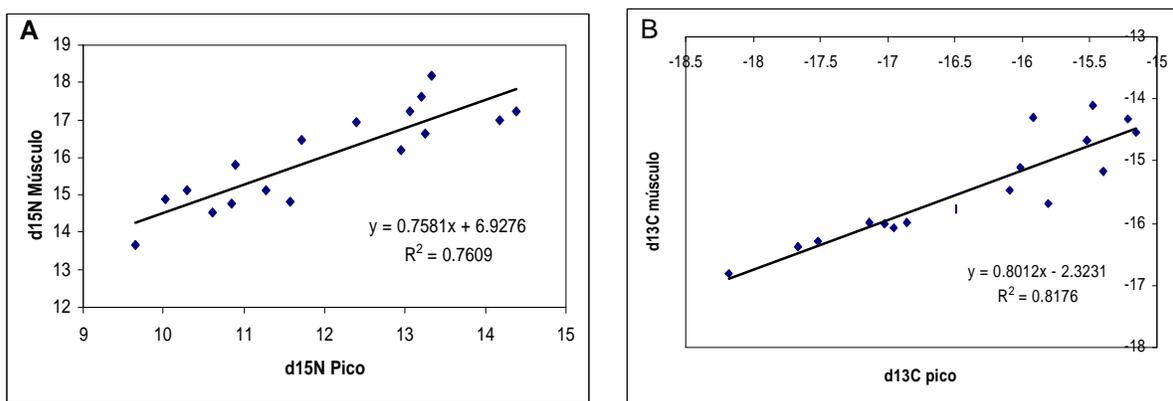


Figura 8. Modelos para estimar el  $\delta^{15}\text{N}$  (A) y el  $\delta^{13}\text{C}$  (B) de músculo de calamar gigante, *Dosidicus gigas*, a partir del pico.

Con el uso de estos modelos de regresión, se estimaron los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  del músculo de *D. gigas*, utilizando los valores isotópicos de los picos de esta especie de calamar recolectados del contenido estomacal del cachalote varado en mayo del 2000 (tabla 10). Estos valores estimados (Tabla 11) coinciden con el intervalo de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  cuantificados del músculo de *D. gigas* de las tallas grandes (Tabla 8).

Tabla 10. Valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  del pico de calamar *Dosidicus gigas*.

Grupo	<i>n</i>	$\delta^{13}\text{C}$	SD	$\delta^{15}\text{N}$	SD
<i>D. gigas</i> (grandes)	10	-15.71	0.42	12.95	1.06
<i>D. gigas</i> (pequeño)	8	-17.33	0.47	10.61	0.68
<i>D. gigas</i> (1) *	1	-15.53		13.26	
<i>D. gigas</i> (2) *	1	-15.59		12.86	
<i>D. gigas</i> (3) *	1	-16.74		11.84	
<i>D. gigas</i> (4) *	1	-18.12		11.64	

Nota: (\*) señalan a los picos recolectados de contenido estomacal del cachalote varado en Golfo de California del 2000 (ver apéndice).

Tabla 11. Valores estimados de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  para músculo de *Dosidicus gigas* con el uso de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de cuatro picos inferiores recolectados del cachalote varado y las ecuaciones generadas.

Individuo	LM estimado ( cm )	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
1	78.84	-14.76	16.98
2	70.69	-14.81	16.67
3	58.90	-15.73	15.9
4	53.35	-16.84	15.75

## IX. DISCUSION

### CACHALOTE

Los estudios de alimentación de cachalote están limitados principalmente por las dificultades asociadas al hábitat de esta especie y a la metodología de los estudios convencionales. La información sobre isótopos estables de carbono y nitrógeno en cachalote y su presa potencial, el calamar *D. gigas*, era casi nula, hasta el presente trabajo. Este estudio evaluó la composición isotópica de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  en piel de cachalote para obtener información indirecta sobre la dieta de esta especie en su hábitat natural y estimar su relación trófica con *D. gigas*, recurso pesquero importante en el Golfo de California.

Actualmente, se desconoce el tiempo del recambio metabólico en piel de cachalote. Sin embargo, el tiempo que tarda las células epidérmicas de este odontoceto en alcanzar la superficie de la piel, indica el tiempo inicial en que se formó este tejido hasta su descamación. Se determinó que para *Tursiops truncatus* (Hicks *et al.*, 1985) y *Delphinapterus leucas* (St. Aubin *et al.*, 1990), el tiempo de recambio de la piel fue de 70 a 75 días. Esto indica que los componentes de carbono y nitrógeno de piel se formaron durante ese rango de tiempo, lo cual depende de los requerimientos energéticos y la tasa metabólica del tejido. Considerando lo anterior, supongo que el  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  medido en la piel descamada de cachalote quizá refleja los componentes de C y N integrados desde aproximadamente dos meses en función de su dieta y el ecosistema. Por lo que es importante considerarlo en relación a los hábitos migratorios del cachalote.

El incremento de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  versus  $\delta^{15}\text{N}$  de las especies analizadas, coincide con el incremento en la posición trófica de los depredadores en la cadena alimenticia, a excepción de los cachalotes machos adultos (figura 5 y 6). El enriquecimiento promedio de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  entre el grupo de cachalote hembras y machos juveniles fue de 1.06 ‰ para  $\delta^{13}\text{C}$  y de 2.72 ‰ para  $\delta^{15}\text{N}$  respecto al calamar *D. gigas* de tallas grandes (38.2 a 84cm LM) (figura 6). Estas proporciones son similares al enriquecimiento promedio relativo de referencia, 1- 1.5 ‰ para  $\delta^{13}\text{C}$  y 3–

4 ‰ para  $\delta^{15}\text{N}$ , entre depredador y su dieta en otros sistemas marinos (De Niro & Epstein, 1978 y 1981; Wada *et al.*, 1987; Minawaga & Wada, 1984; Fry, 1988; Hobson *et al.*, 1994). Por lo tanto, los resultados señalan que los cachalotes hembras y machos juveniles presentaron señales isotópicas consistentes durante su muestreo de 1997 a 1999 y sugiere un consumo sobre *D. gigas* de tallas grandes. En adición, la similitud entre el enriquecimiento promedio relativo de referencia y del tejido de cachalote respecto al de *D. gigas* sugiere que esta especie de calamar constituye una gran proporción en la dieta de estos odontocetos coincidiendo con el trabajo de Clarke *et al.* (1988) por el consumo sobre *D. gigas*. Sin embargo, el presente estudio no evaluó alguna otra presa potencial del cachalote que permitiera visualizar sus relaciones tróficas.

La posición trófica isotópica de las hembras ( $\delta^{13}\text{C} = -13.73 \pm 0.41$  y  $\delta^{15}\text{N} = 19.5 \pm 0.49$ ) y machos juveniles ( $\delta^{13}\text{C} = -13.87 \pm 0.45$  y  $\delta^{15}\text{N} = 19.93 \pm 0.79$ ) no muestran diferencias significativas lo que indica una similitud en su dieta. Este resultado coincide con lo reportado por Clarke *et al.* (1968 y 1988) en el Pacífico Sureste donde se encontró que las hembras y machos de 6 a 11 m tuvieron una dieta similar sobre *D. gigas* de  $1.19 \pm 0.15$  m y  $1.16 \pm 0.30$  m de longitud estándar respectivamente. Clarke (1980) también reporta que las hembras y machos menores a 12 m tuvieron una dieta similar de acuerdo con el análisis de la composición de los picos de calamares recolectados de los estómagos de cachalote cazados en África del Sur.

Por otro lado, las tallas estimadas a partir de los picos de *D. gigas* recolectados del cachalote macho juvenil varado en el Golfo de California, tuvieron tallas estimadas de 48 a 78 cm LM, lo cual coincide con el rango de las tallas grandes de *D. gigas* evaluadas (38.2 a 84 cm LM) en el análisis isotópico, y consideradas como presas de los cachalotes hembras y machos juveniles. En adición, los valores estimados de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  del músculo (tabla 11) a partir de estos picos de *D. gigas* (tabla 10) también coinciden con los valores de las tallas evaluadas isotópicamente (tabla 6).

Los resultados mostraron diferencias significativas en las señales isotópicas de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  entre cachalotes machos adultos, y hembras - machos juveniles (tabla 3), lo que señalan un consumo sobre distintas presas en escala espacio-temporal que probablemente se relacionaron con sus diferencias en su alimentación como consecuencia de la migración, distribución y buceo.

Clarke (1980) menciona que las diferencias en la composición de cefalópodos en la dieta del cachalote por sexo y tamaño es un reflejo de sus distintos hábitos de migración. Los intervalos de distribución geográfica entre hembras y machos adultos difieren: para las hembras su intervalo es más estrecho y no exceden los límites de la zona tropical y subtropical. En el Hemisferio Norte, los machos alcanzan los mares de Bering y Barents durante el verano mientras que en el Hemisferio Sur llegan hasta los témpanos del Antártico (Tomilin, 1957). En las zonas tropicales, las hembras y machos juveniles permanecen por periodos más largos para protección de las crías, alimentación (Rice, 1989) y algunos otros factores que favorecen su supervivencia; mientras que los machos adultos permanecen por corto tiempo y para fines reproductivos (Martin, 1990).

Una fuente de variación de los valores  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  dependen de los hábitos selectivos de alimentación de la especie en relación a la estacionalidad y biogeografía (Monteiro *et al.*, 1991). Rau *et al.* (1982 y 1991) encontró una discrepancia latitudinal en el contenido de  $^{13}\text{C}$  del plancton y  $^{15}\text{N}$ , y señaló que las abundancias isotópicas en latitudes altas son menores comparadas a las de zonas tropicales, lo cual se refleja a lo largo de las cadenas tróficas. En adición, los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  del fitoplancton varían de 3‰ a 12‰ (Owens, 1987) dependiendo del sistema marino. Esta condición y las diferencias de migración y distribución del cachalote en función del sexo y madurez, sugieren que las señales isotópicas de las hembras y machos juveniles reflejan sus hábitos alimenticios dentro de una cadena trófica en zonas subtropicales o tropicales como el Golfo de California, mientras que la posición trófica de los machos adultos podrían reflejan su dieta en otras zonas de alimentación de altas latitudes.

La posición trófica inferior de los machos adultos ( $\delta^{13}\text{C} = -16.6 \pm 0.69$  y  $\delta^{15}\text{N} = 16.82 \pm 1$ ) en comparación con los valores del grupo de hembras y machos juveniles ( $\delta^{13}\text{C} = -13.83 \pm 0.38$  y  $\delta^{15}\text{N} = 19.64 \pm 0.59$ ) fue inesperada (figura 5). Diversos trabajos de contenido estomacal de cachalote reportan que los machos adultos consumen cefalópodos de tamaño más grande que las hembras y machos juveniles (Tarasevich, 1968 citado en Clarke, 1980; Clarke, 1980 y Clarke *et al.*, 1988), por lo que se esperaban valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  superiores al de hembras y machos inmaduros. No obstante, Walker & Macko (1999) también muestran una disminución

en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  (rango:  $-12.8\text{‰}$  a  $-13.8\text{‰}$ ) y en menor proporción en  $\delta^{15}\text{N}$  ( $-17.7\text{‰}$  a  $17.1\text{‰}$ ) en las capas progresivas de dentina depositadas en diente ( $n = 1$ ) de un cachalote, lo cual refuerza nuestros resultados. Por otro lado, el único dato de músculo de un cachalote del Atlántico Norte (Ostrom *et al.*, 1993), presenta valores de  $\delta^{13}\text{C} = -22.8$  y  $\delta^{15}\text{N} = 11.1$ , los cuales son menores que los obtenidos de machos adultos en este estudio (tabla 2 y figura 5). Pauly *et al.* (1998) menciona que el nivel trófico que Ostrom *et al.* (1993) proponen utilizando  $\delta^{15}\text{N}$  para el cachalote es muy bajo e incompatible con la dieta de esta especie de acuerdo con los niveles tróficos estimados en base a la información que reporta los estudios convencionales.

La discrepancia entre isótopos estables y contenido estomacal puede indicar alguna ruta migratoria y hábitos de alimentación diferente (Fry, 1981). Los animales que se mueven a través de distintas localidades y cadenas alimenticias pueden retener la información isotópica de su alimentación ingerida en otras localidades durante su movimiento por periodos de tiempo que dependen de las tasas de intercambio metabólico del tejido (Hobson & Clark, 1992).

Una estrategia fundamental de las ballenas para vivir en ambientes con cambios extremos en abundancia de alimento y temperatura debido a cambios estacionales y latitudinales, es el almacenamiento de energía (en forma de capas de grasa) (Lockyer, 1987). El cachalote tiene el potencial de ayunar por largos periodos de tiempo y también se enfrenta a una variabilidad en su suplemento alimenticio. Se calcula que una hembra puede sobrevivir alrededor de tres meses con los lípidos almacenados en su grasa (Whitehead, 1996) y se ha demostrado que los lípidos están disminuidos en  $^{13}\text{C}$  (Tieszen *et al.*, 1983). Asumiendo que un macho adulto migra en condiciones de ayuno, únicamente aprovecharía la energía almacenada y como consecuencia reflejaría los hábitos alimenticios durante el tiempo en que se almacenó esa energía en sus tejidos. En latitudes altas y zonas polares, los ecosistemas son más estables con cadenas tróficas más cortas con una menor diversidad que en las zonas tropicales. Es probable que los valores bajos de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  obtenidos en piel de machos adultos, sean el resultado de una asimilación energética adquirida en altas latitudes. Apoyando lo anterior, Clarke (1980), Fiscus *et al.* (1989) y Pascoe *et al.* (1990) han reportado picos de cefalópodos recolectados de estómagos de cachalotes machos adultos que no pertenecen al área donde se capturó o varó el individuo, sugiriendo que fueron retenidos durante su migración y

que las consumieron en zonas polares. En adición, Kawakami (1980) resumió la dieta de cachalote de varias áreas oceánicas y menciona que los machos adultos tienen un mayor consumo de peces que de cefalópodos en zonas polares que en otras zonas. Este cambio de dieta y la integración de las señales isotópicas de las presas de los machos adultos en zonas polares podrían explicar los bajos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  obtenidos. Asimismo, Polischuk *et al.* (2001) mostraron que durante el ayuno en hembras de osos polares se da una disminución del  $^{15}\text{N}$  y  $^{13}\text{C}$  en plasma, lo que sugiere que los animales que dejan de alimentarse, utilizan estas reservas adiposas como fuente primaria de carbono.

Asimismo, las diferencias en tiempo y profundidad de buceo en función de la madurez y sexo de esta especie probablemente influye en la disponibilidad y captura de presas en la columna de agua. Clarke (1980) resume el buceo de los cachalotes y menciona que los machos juveniles y hembras bucean a 500 m aproximadamente, mientras que los machos adultos bucean de 1000 m y quizá hasta 3000m de profundidad. Por otro lado, Lockyer (1977) reporta que la mayoría de los cachalotes bucean a profundidades menores de 400m y que los machos grandes bucearon a 1100m. Se sabe que los cachalotes mayores a 13m consumen calamares más grandes que los individuos menores de 13m en el Golfo de Alaska y se cree que se debe a la tendencia de los calamares jóvenes a vivir en profundidades más someras que los calamares adultos (Tarasevich, 1968 citado en Clarke, 1980). Se supone que la duración y la profundidad de los buceos aumentan con el crecimiento del odontoceto (Lockyer, 1977) y que el tamaño de su presa es mayor conforme van creciendo (Clarke, 1980). Por lo general, muchos cefalópodos descienden a mayores profundidades conforme son más grandes y aumentan el consumo de presas con niveles tróficos más altos durante su desarrollo ontogénico (Schetinnikov, 1989; Rodhouse & Nigmatullin, 1996).

Actualmente no existen datos de isótopos estables de cefalópodos de grandes profundidades. Asimismo, existe poca información sobre las especies de cefalópodos que habitan el Golfo de California. Por otro lado, se observaron algunas defecaciones de cachalotes machos adultos durante el trabajo de campo (*Obsv. Pers.*). Estas evidencias sugieren que los machos adultos se alimentan dentro del Golfo, aunque no se sabe si se alimentan de forma ocasional o frecuente. Actualmente, se desconoce el tiempo que los machos adultos permanecen en estas aguas.

Asumiendo al cachalote como un depredador activo durante su migración en diferentes áreas oceánicas incluyendo su alimentación en el Golfo de California, entonces se esperaría una gran variabilidad en las señales isotópicas de carbono y nitrógeno de los machos adultos. Aunque el número de muestras de piel descamada de los machos adultos es bajo ( $n = 6$ ) y fueron colectados en diferentes años (1996 y 1999; figura 5 y 6), los resultados muestran una baja variación en  $\delta^{13}\text{C}$  ( $-16.37 \pm 0.36$ ) y  $\delta^{15}\text{N}$  ( $17.19 \pm 0.26$ ). Esto sugiere en particular para  $\delta^{15}\text{N}$ , que los machos estuvieron depredando de manera dominante sobre las mismas presas con un nivel trófico similar a través de los años.

Las masas de agua profundas del Golfo de California tienen las mismas características fisicoquímicas que las del Pacífico adyacente (Roden, 1964), por lo que la ictiofauna de esos sistemas presenta semejanzas entre esas zonas oceánicas (Castro-Aguirre & Balart, 1996). En general, los ambientes profundos tienen propiedades físicas relativamente estables que tienen cierta analogía con los de las zonas ártica y antártica (Marshall, 1971 citado en Castro Aguirre & Barlar, 1996). Es probable que las cadenas alimenticias de esos sistemas, que incluyen peces y cefalópodos presas de cachalotes machos adultos, permanezcan estables a través de los años. Asumiendo que las abundancias isotópicas de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  en sus tejidos sean muy bajas en comparación con organismos que habitan masas de agua superficiales, entonces se explicaría la poca variación y bajos valores en la composición isotópica de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  en piel de los cachalotes machos adultos.

En adición, la utilización biológica de diferentes fuentes de N influye en las abundancias isotópicas, lo cual es importante considerar ya que el cachalote, en general, consume del 53 a 78% de cefalópodos amoniacales y dicho porcentaje varía de región a región (Clarke, 1977). Se sabe que una forma para eliminar o reducir la acumulación de N en un individuo es forzando al animal a consumir alimento deficiente en N (White, 1993 citado en Adams & Sterner, 2000). De esta manera, los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  se incrementan en el organismo cuando se tienen una disminución en el contenido de N. Por lo tanto, se presenta un mayor enriquecimiento isotópico cuando los organismos consumieron alimentos deficientes en N (Adams & Sterner, 2000). De acuerdo con lo anterior, si el cachalote macho adulto consume alimento con alto contenido de N ello implicaría valores bajos de  $\delta^{15}\text{N}$ .

Por otro lado, las diferencias en los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  entre el grupo H-J de 1997 y 1998 podrían indicar un cambio de dieta (Tabla 4). Smith & Whitehead (2000) sugieren que el fenómeno El Niño al cambiar la estructura termal de la columna de agua afecta la abundancia, distribución y composición de especies de cefalópodos y como consecuencia, provocan un cambio en la disponibilidad de presas para el cachalote. El ENSO se presentó en 1997 y 1998, y se generó una disminución considerable en la pesquería de *D. gigas* en el Golfo de California (Morales-Borjórquez, *in press Fisheries Research*), que pudo haber provocado un cambio en la composición de presas y/o un cambio en el consumo de tallas de *D. gigas* para el cachalote hembras y machos juveniles. Por otro lado, se han encontrado algunas recapturas de cachalote entre las Galápagos y el Golfo de California (Gendron, *Conv. Pers*). Es probable que las hembras y machos juveniles que se observan en el Golfo de California sean grupos residentes o grupos que migran hacia el Golfo persiguiendo a sus presas desde otras áreas oceánicas. Considerando lo anterior, la variación que se encontró entre 1997 y 1998 para estas categorías de cachalote, podría ser efecto de un muestreo sobre diferentes grupos residentes y/o migratorios.

### **Calamar, *Dosidicus gigas***

Los calamares cambian su espectro alimenticio conforme aumentan de tamaño y pasan a un nivel trófico superior (Fitch, 1976; Schetinnikov, 1989). Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  de las diferentes tallas de *D. gigas* ( figura 6) coincide con el aumento en los niveles tróficos de los individuos reportados por contenido estomacal (Fitch, 1976; Schetinnikov, 1989) y van aumentando conforme aumenta el tamaño del individuo (figura 6) lo cual coincide con lo reportado para otra especie del Atlántico Norte (*Illex illecebrosus*) (Ostrom *et al.*, 1993).

Los resultados del contenido estomacal de *D. gigas* de 38.2 a 83.5 cm LM muestran que consume principalmente al mictófidio *B. panamense*, mientras que los de 20 a 28 cm LM depredaron sobre eufáusidos (*N. simplex*). Shchetinnikov (1989) menciona que *D. gigas* de tamaño mediano (15 a 33 cm LM) se alimentan de mictófidios epipelágicos y secundariamente de otros calamares y crustáceos, teniendo seis a doce presas de 3 a 7 cm. En calamares de 33 a 40-42cm LM, la importancia de los mictófidios en su dieta disminuye teniendo nueve a diez presas de 6.5 a 7 cm; para

los calamares mayores de 40 a 42cm LM, sus presas se componen de calamares, mictófidos y peces voladores y en aguas costeras incluye peces neríticos como sardina, macarela y anchoveta. En el Golfo de California, Sato (1976) encontró que el calamar gigante de tallas menores a 40 cm LM se alimenta de mictófidos, anchovetas, macarelas, larvas y de langostilla pelágica, *Pleuoncodes planipes*. Enrhardt *et al.* (1986) reporta que *D. gigas* se alimenta principalmente de las familias Engraulidae, Myctophyidae, Scorpaenidae y Embiotocidae. El trabajo más reciente sobre alimentación de esta especie en el Golfo de California pertenece a Markaida (2001), quien reporta que las presas del calamar gigante recolectados de 1995 a 1997 incluyen al menos 20 familias de peces, 10 especies de cefalópodos (incluyendo *D. gigas*), gasterópodos tecosomatos (2 géneros y crustáceos como la langostilla pelágica, camarones (2 géneros), cangrejos, entre otros. La presa dominante corresponde al mictófido *B. panamense* y en forma secundaria a sardinas y anchovetas y al mictófido *Triphoturus mexicanus*.

En este trabajo, los resultados del análisis de isótopos estables de *D. gigas* difiere del análisis de su contenido estomacal. El enriquecimiento promedio de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  del *D. gigas* de 38.2 a 84 cm LM respecto a los mictófidos *B. panamense* fue de 1.55‰ para  $\delta^{13}\text{C}$  y 0.48‰ para  $\delta^{15}\text{N}$ . Asimismo, los calamares de 20 a 28 cm LM presentaron un enriquecimiento promedio de 3 ‰ para  $\delta^{13}\text{C}$  y 5.5‰ para  $\delta^{15}\text{N}$  sobre los eufáusidos, *N. difficilis*. Estos resultados varían mucho de la relación isotópica promedio entre depredador y presa (1-1.5 ‰ para  $^{13}\text{C}$  y de 3 a 4 ‰ para  $^{15}\text{N}$ ) de otros sistemas marinos (De Niro & Epstein, 1978 y 1981; Minawaga & Wada, 1984; Wada *et al.*, 1987; Fry, 1988; Hobson *et al.*, 1994), por lo que no se identifica una clara relación entre *D. gigas* y éstos.

Es probable que las discrepancias entre los resultados del análisis de contenido estomacal y de isótopos estables es consecuencia de las escalas espacio-temporales que cada método implica. Los estudios de contenido estomacal no considera otros periodos y aspectos de alimentación de los calamares a grandes profundidades debido a la dificultad para obtenerlos. Se sabe que la actividad de alimentación de *D. gigas* depende de factores bióticos, como la abundancia de presas y tamaño del individuo y abióticos, como el oleaje del mar y la fase lunar; presentan un pico de actividad alimenticia en la noche y otra antes del amanecer (Bazanov, 1986). Sin embargo, otros investigadores reportan que se alimenta a cualquier hora

entre la superficie y los 500m (Fitch, 1976), y que se alimenta de cualquier presa en movimiento que sea abundante y de tamaño conveniente (Nesis, 1970). Algunas presas son más grandes que ellos, por lo que muerden el tejido en piezas pequeñas para tragarlos; las partes duras como esqueletos de peces o exoesqueleto de crustáceos son generalmente desechados (Rodhouse & Nigmatullin, 1996). El tiempo de digestión es muy rápida. Para *D. gigas* de tallas grandes, se estima de 4 hasta 8 horas (Bazanov, 1986), por lo que los restos alimenticios que se extraen de los estómagos, sólo nos muestran un rango muy limitado de alimentación. El comportamiento de alimentación voraz del calamar gigante y su migración vertical que coincide con la de los mictófidios (Clarke & Paliza, 2000) favorecen su depredación, por lo que es común encontrar mictófidios en el contenido estomacal de los calamares muestreados en la superficie. Esto indica que las otras presas reportadas como secundarias en los estudios convencionales, quizá tengan un papel más importante dentro de su dieta.

Un cambio de alimentación como consecuencia de un cambio de hábitat abrupto, puede provocar una diferente composición isotópica ( $\delta_{\text{inicial}}$  y  $\delta_{\text{final}}$ ). Los factores que pueden determinar la tasa de cambio en el  $\delta$  de un organismo que cambió de dieta son el crecimiento y el intercambio metabólico. En un individuo con una tasa de crecimiento muy rápida, como la del calamar *D. gigas*, el incremento en biomasa va a dominar la tasa de recambio. Asumiendo que la tasa de recambio metabólico no contribuye significativamente a la tasa de cambio en  $\delta$ , entonces sólo el crecimiento podría contribuir (Herzka, *com. pers.*, 2001, CICESE). Enrhardt *et al.* (1982) mencionan que las tasa de crecimiento de *D. gigas* son rápidas y se deben a las altas temperaturas y disponibilidad de alimento en el Golfo de California casi durante todo el año y estima que la tasa de crecimiento varían en cada cohorte desde 7.3 a 11 cm/mes en los primeros tres meses de vida a 2-2.5cm/mes en edades de 9-11 meses con una longevidad máxima no mayor a 20-24 meses. Aunque posteriormente, los mismos autores discriminan cinco cohortes para *D. gigas* con tasa de crecimiento que van desde 5-9 cm/mes en los primeros meses hasta 1-2 cm/mes y 5 cm/mes a los 7-10 meses con una longevidad máxima de 16 a 20 meses (Enrhardt *et al.*, 1983). De acuerdo a lo anterior, se sugiere que las tasas rápidas de crecimiento en *D. gigas* también requieren una tasa rápida de recambio metabólico en estos calamares, por lo que para estimar el tiempo en que se integra la composición isotópica en el músculo de *D. gigas* se tiene que considerar el incremento de biomasa

de los individuos en condiciones de migración con los cambios de alimentación y su tasa de crecimiento rápida. Las tasas rápidas de intercambio en individuos que crecen y cambian de dieta, permite el rápido reflejo de la composición isotópica de su nueva dieta (Fry & Arnold, 1982). Por lo contrario, en casos de un crecimiento lento, los cambios de isótopos estables pueden ser muy lentos, obteniendo su nuevo equilibrio en cuestión de años (Hesslein *et al.*, 1993).

### **Competencia Inter-específica**

El papel de los cefalópodos como depredadores de peces y crustáceos implica un factor que influye en la mortalidad natural y reclutamiento en los stock de especies explotadas comercialmente (Rodhouse & Nigmatullin, 1996). La naturaleza altamente dinámica de *D. gigas*, hace que este recurso tenga gran importancia para el equilibrio ecológico de los sistemas de aguas medias y profundas, ya que constituye un eficiente vehículo de transporte de energía, de las aguas superficiales a las más profundas, por medio de la migración vertical diurna que realizan (Klett, 1981). La abundancia, distribución y disponibilidad de *D. gigas* parece variar en escalas de tiempo y espacio aún no determinadas en el Golfo de California. Así también, los sucesos de alimentación del cachalote presentan variaciones por año en áreas oceánicas como en las Galápagos, los cuales se le han atribuido principalmente a los cambios oceanográficos locales generados por eventos de gran escalas como el fenómeno ENSO (Whitehead *et al.*, 1989; Smith & Whitehead, 1993). Estos sucesos de alimentación, tampoco han sido evaluados en el Golfo de California.

Clarke & Paliza (2001) mencionan que los cachalotes no compiten con la pesquería de esta especie de calamar en el Pacífico Sureste debido a que consumen tallas más grandes que las capturadas en las artes de pesca. Se estimó que el cachalote presentó un consumo anual de *D. gigas* de 8.69 a 13.67 millones de toneladas, basados en la población explotada de 1959 a 1961 (Clarke *et al.*, 1993). En el Golfo de California, generalmente se pescan *D. gigas* de 30 a 80cm LM y coincide con el intervalo de tallas consumidas por cachalotes hembras y machos juveniles tal y como lo muestran los resultados de este trabajo. Esto sugiere que existe una competencia potencial entre el cachalote y la pesquería del calamar en esta zona. Sin embargo, es necesario evaluar la residencia o movimientos de las hembras y machos juveniles de cachalote en el Golfo de California para reforzar estos resultados.

El calamar gigante tiene otros depredadores, los cuales están resumidos en los trabajos de Clarke *et al.* (1988) y Clarke & Paliza (2000). Algunos de éstos incluyen al pez espada, marlin, atún, delfín, diversas especies de tiburones, marsopas y otros mamíferos marinos. Estos autores han hecho diversas publicaciones sobre el riesgo que corre el stock de cachalote en el Pacífico Sureste en su reestablecimiento debido a la gran pesquería de *D. gigas* en esa zona (Clarke *et al.*, 1993; Clarke & Paliza, 2000) y mencionan que factores tales como: la tendencia del progresivo aumento de las cuotas en el Pacífico Sureste, la sobre-explotación de cachalote en Chile y Perú y la pesca sobre *D. gigas* de tallas menores a las consumidas por cachalote que abarca individuos inmaduros (el 25.6% de 43,256 *D. gigas* pescados entre 1989 y 1992 fueron inmaduros) intervienen en la recuperación de este odontoceto. Por lo anterior y con los resultados de este trabajo, se sugiere una evaluación continua sobre las cadenas tróficas que dependen de *D. gigas* en el Golfo de California.

## **Pico de calamar**

Las tasas de intercambio de isótopos estables varían de acuerdo a la tasa metabólica de cada tejido (Tieszen *et al.*, 1983; Hobson & Clark, 1992). Los tejidos metabólicamente activos (como hígado y grasa) tienen tasas metabólicas más rápidas que los tejidos menos activos en su metabolismo (como cabello, piel, bigote, uñas y plumas). Estos últimos reflejan la dieta del individuo durante su periodo de crecimiento (Tieszen *et al.*, 1983; Hobson *et al.*, 1996; Hobson *et al.*, 1997), reflejando el registro isotópico de la localidad donde el tejido fue sintetizado (Schell *et al.*, 1989). Si se asume al pico del calamar como un tejido inerte, entonces el intercambio metabólico no perturbaría su composición isotópica, por lo que la composición en el pico de calamar sólo reflejaría lo que el animal asimiló durante la síntesis de este tejido en una localidad determinada. Sin embargo si el pico de calamar continúa creciendo pero el incremento relativo en biomasa es mayor cuando el pico es más grande, entonces la composición isotópica va a estar sesgada hacia la composición isotópica de la dieta reciente y aún más si el calamar realiza migraciones horizontales y verticales como es el caso de *D. gigas*, por lo que se enfrenta a cambios en la composición isotópica de las cadenas alimenticias de las que depende.

Los resultados indican un enriquecimiento de 1‰ para el isótopo de C y 4‰ para el isótopo de N del músculo respecto al pico de *D. gigas*. Este fraccionamiento fue constante en todas las tallas evaluadas, por lo que asumimos que así sea durante el crecimiento de esta especie. Esta condición permitió generar los modelos para estimar el valor de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  de músculo de *D. gigas* a través del pico (figura 7 y 8), metodología que podría ser aplicable en otros cefalópodos, considerando los de grandes profundidades. Sin embargo, se recomienda que estos modelos sólo sean aplicables para *D. gigas* hasta posteriores evaluaciones con otros calamares, debido a que es importante reconocer el patrón diferencial entre ambos tejidos en otras especies de cefalópodos. Clarke (1986) distinguió diferentes tipos de cefalópodos en función a su flotabilidad, mencionando especies con tejidos musculosos, gelatinosos ('amoniacaes' y 'pulpos de bajo sulfato') y aceitosos. Es probable que el fraccionamiento de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  entre pico y músculo por género o especies de calamar cambien debido a las distintas adaptaciones fisiológicas, metabólicas y alimenticias, lo cual influiría en las abundancias isotópicas en los tejidos. Algunos depredadores de cefalópodos, como el cachalote, regurgitan los picos y asimilan el tejido muscular, lo que implica que para evaluar las relaciones tróficas entre depredadores y presas de cefalópodos, la composición isotópica del pico de calamar no puede ser utilizada para éste fin, a menos que se apliquen los modelos correspondientes para estimar los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  del músculo.

## X. CONCLUSIONES

Este es el primer trabajo de alimentación de cachalote que utiliza el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno en piel para determinar sus diferencias en la posición trófica entre sexo y estado de madurez de esta especie y evalúa la relación trófica con una presa potencial. Esta metodología disminuye los sesgos de los estudios convencionales y permite obtener información indirecta de su alimentación sin necesidad de utilizar métodos letales. Por lo tanto, se considera una técnica complementaria a las técnicas convencionales.

Los resultados indicaron diferencias significativas en la posición trófica entre el grupo de cachalote machos adultos con respecto al grupo de hembras y machos juveniles. Por el contrario, las hembras y machos juveniles no presentaron diferencias en su posición trófica.

La posición trófica entre calamares *D. gigas* de 20 a 28 cm LM y los de tallas grandes de 38 a 84cm LM presentaron diferencias significativas ubicando a los de tallas menores en una posición trófica inferior seguida de los más grandes.

Se identificó que los cachalotes hembras y machos inmaduros consumieron *D. gigas* de 40 a 80cm LM durante los años de estudio de acuerdo con el enriquecimiento isotópico del carbono y nitrógeno.

La evaluación de las señales isotópicas entre pico y músculo de *D. gigas*, permitió generar modelos para estimar los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  del calamar a partir de las abundancias isotópicas en el pico. Se espera que esta nueva aportación, permita evaluar las relaciones tróficas entre estos calamares y sus depredadores y presas.

Este trabajo, muestra la discrepancia entre los el análisis de isótopos estables y de contenido estomacal para evaluar la dieta de *D. gigas*. El análisis de isótopos estables no reconoce al mictófido *B. panamense* y los eufáusidos como presas principales de *D. gigas* de 40 a 80cm LM y de 20 a 28cm LM, respectivamente, como lo señala su análisis de contenido estomacal.

## RECOMENDACIONES

En el Golfo de California se desconoce el estado de la población de cachalote. Sin embargo, las cacerías pasadas de esta especie en diversas zonas oceánicas y los efectos negativos de éstas, pueden persistir por más de una década después de que la cacería ha cesado y afecta muchas áreas distantes, como lo ilustra el estado de la población de cachalotes que visitan las Galápagos (Whitehead *et al.*, 1997). El análisis de isótopos estables indudablemente puede ser usado para generar información sobre la ecología alimentaria de mamíferos marinos, especialmente aquellos que están declinando o aquellos susceptibles de las actividades de pesquería comercial (Hobson *et al.*, 1996). El análisis isotópico de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  en piel descamada de cachalote, es un método no invasivo que proporciona información indirecta sobre la dieta de esta especie en su hábitat natural. Por lo tanto, si se quiere evaluar las relaciones tróficas de cetáceos en vida libre, recomiendo estudiar o identificar el fraccionamiento más aproximado entre la piel de cetáceos y el músculo de sus presas.

Asimismo, comparto las recomendaciones de Clarke *et al.* (1993) y Clarke & Paliza (2000), y sugiero una continua evaluación sobre la relación depredador- presa entre el cachalote y el calamar *D. gigas*; e implementar el espectro trófico entre éstos y otros depredadores del calamar. Se necesita evaluar la distribución, abundancia y residencia de la población de cachalote en el Golfo de California, entre otros estudios, así como la evaluación de las pesquerías de calamares en este ecosistema para mantener un buen manejo y conservación de los recursos.

En el Golfo de California se desconoce la abundancia de la población de *D. gigas* (Morales *et al.*, 1997) y la pesquería de esta especie se considera inestable debido a su patrón de migración asociado a una alta mortalidad natural (Ehrhardt *et al.*, 1986). Actualmente, se desconoce la influencia de varios factores naturales (como el Fenómeno 'El Niño', la disponibilidad de sus presas y la abundancia de diversos depredadores) y/o factores antropogénicos (como la explotación pesquera inadecuada) sobre el reclutamiento y mortalidad de *D. gigas*. Por ello, es necesario

estudiar y reconocer los factores que afectan más las poblaciones de *D. gigas* y reconocer su variabilidad a escala espacio-temporal.

Es necesario implementar técnicas que permitan visualizar las interacciones tróficas de especies que coexisten en un ecosistema sin provocar efectos negativos sobre su población, con mayor énfasis para especies en riesgo, amenazadas, en peligro de extinción y/ o sin la información suficiente para su explotación comercial.

## X. REFERENCIAS

- Abend, A. G. & T. D. Smith. 1997. Differences in stable isotope ratios of carbon and nitrogen between long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) and their primary prey in the western north Atlantic. *J. Mar. Sci.* 54: 500-503.
- Adams, R. S. & R. W. Sterner. 2000. The effect of dietary nitrogen content on trophic level <sup>15</sup>N enrichment. *Limnol. Oceanogr.* 45: 601-607.
- Ames, A. L., E. S. Van Vleet & W. M. Sackett. 1996. The use of stable carbon isotope analysis for determining the dietary habits of the Florida manatee, *Trichechus manatus latirostris*. *Mar. Mamm. Sci.* 12:555-563.
- Amos, W. & A. R. Hoelzel. 1991. Long-term preservation of whale skin for DNA analysis. *Rep. Int. Whal. Commn* (special issue) 13:99-103.
- Bazanov, S. I. 1986. Feeding behavior of *Dosidicus gigas* and some quantitative aspects of its feeding. Pp.,124-131. In: Recursy i perspektivy ispol'zovaniia kal'marov mirovogo okeana: sbornik nauchnykh trudov/ [redaktsuibbaia kollegiia: B. G. Ivanov (otv. red.) (i. dr.)] Moskva; (VNIRO).
- Bérubé, M. & P. Palsboll. 1996. Identification of sex in cetaceans by multiplexing with three ZFX and ZFY specific primers. *Mol. Ecol.* 5: 283-287.
- Berzin, A. A. 1971. Kashalet. Izdatel'stvo "Pishchevaya Promyshlennost" Mosckwa. Pp.,189-209. In: Consulted in English traslation: The Sperm Whale. A. V. Yablokov (Ed.). Israel Program for Scientific Translations Jerusalem, 1972.
- Bray, N. A. & J. M. Robles. 1991. Physical oceanography of the Gulf of California. Pp., 511-553. In: The Gulf and Peninsular Province of the California. *Am. Ass. Petrol. Geol.*
- Castro-Aguirre, J. L. & E. F. Balart. 1996. Contribución al conocimiento del origen y relaciones de la ictiofauna de aguas profundas del Golfo de California, México. *Hidrobiología.* 6:67-76.
- Clarke, M. R. 1962. Significance of cephalopod beaks. *Nature, Lond.* 193:560-561.
- Clarke, M. R. 1966. A review of the systematics and ecology of oceanic squid. *Adv. Mar. Biol.* 4:91-300.
- Clarke, M. R. 1977. Beaks, nets and numbers. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 38:89-126.
- Clarke, M. R. 1980. Cephalopoda in the diet of sperm whales of the Southern Hemisphere and their bearing on sperm whale biology. *Discovery Rep.* 37:1-324.

- Clarke, M. R. 1985a. Cephalopods in the diet of Cetacean and seals. *Rapp. Comm. Int. Mer. Médit.* 29:211–218.
- Clarke, M. R. 1985b. Cephalopod biomass-estimation from predation. Pp., 221-237. In: Cephalopod life cycles. P. R. Boyle (Eds.). Academic Press.
- Clarke, M. R. 1986. Cephalopods in the diet of odontocetes. Pp., 281-321. In: Research on Dolphins. M.M. Bryden y R. Harrison (Eds.). Clarendon Press, Oxford.
- Clarke, M. R. & N. MacLeod. 1974. Cephalopod remains from a sperm whale caught off Vigo, Spain. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 54:959-68.
- Clarke, M. R. & N. MacLeod. 1982. Cephalopod remains from the stomachs of sperm whales caught in the Tasman Sea. *Mem. Natl. Mus. Vict.* 43:25-42.
- Clarke, M. R., N. MacLeod & O. Paliza. 1976. Cephalopod remains from the stomachs of sperm whales caught off Peru and Chile. *J. Zool. Lond.* 180: 477- 493.
- Clarke, R. & O. Paliza. 2000. The Humboldt Current squid *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835). *Rev. Biol. Mar. Oceanog.* 35:1-39.
- Clarke, R. & O. Paliza. 2001. The food of sperm whale in the southeast Pacific. *Mar. Mamm. Sci.* 17:427- 429.
- Clarke, R., A. Aguayo & O. Paliza. 1968. Sperm whales of the southeast Pacific. Part 1. *Hualrad. Skr.* 51:1-80.
- Clarke, R., O. Paliza & A. Aguayo. 1988. Sperm whales of the Southeast Pacific. Part IV. Fatness and feeding. *Invest. Cetacea.* 21:54-195.
- Clarke, R., O. Paliza & A. Aguayo. 1993. Riesgo para la recuperación de la existencia de cachalotes en el Pacífico sureste debido al desarrollo de la Pesca de la Pota. *Bol. Lima.* 35:73-78.
- Cockrum, E. L. 1956. Sperm whales stranded on the beaches of the Gulf of California. *J. Mammal.* 37:288.
- DeNiro, M. J. & S. Epstein. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta.* 42: 495-506.
- DeNiro, M. J. & S. Epstein. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta.* 45:341-351.
- Ehrhardt, N. M., S. Jacquemin, G. González., P. A. Ulloa, F. García., J. G. Ortiz & A. Solís. 1982. Descripción de la pesquería de calamar gigante *Dosidicus gigas* durante 1980 en el Golfo de California Flota y poder de Pesca. *Ciencia Pesquera Inst. Nal. Pesca Sría. Pesca. México.* 3:41-60.

- Ehrhardt, N. M., S. Jacquemin, B. F. García, D. G. Gonzalez, B. J. López, C. J. Ortiz & N. A. Solís. 1983. On the fishery and biology of the giant squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, Mexico. Pp., 306-340. In: Advances in assessment of world cephalopod resources. J. F. Caddy (Ed.). FAO. Fish. Tech. Pap. 231.
- Enhardt, N. M., S. N. Agustín, S. Jacquemin, J. Ortiz, P. Ulloa, G. Gonzalez & F. García. 1986. Análisis de la biología y condiciones del Stock del calamar gigante *Dosidicus gigas* en el Golfo de California, México, durante 1980. *Ciencia Pesquera. Inst. Nac. Pesca Sría. Pesca. México.* 65:63-16.
- Fiscus, H. C., D. W. Rice & A. A. Wolman. 1989. Cephalopods from the stomachs of sperm whales taken off California. *NOAA. Technical Report. NMFS.* 90:12.
- Fitch, J. E. 1976. Food Habits of the squid, *Dosidicus gigas*. Pp 21. In: *CALCOFI. Conference [Abstract]*.
- Fry, B. 1981. Natural stable carbon isotope tag traces Texas shrimp migrations. *Fish. Bull. U.S.* 79:337-345.
- Fry, B. 1988. Food web structure on Georges Bank from stable C, N and S isotopic composition. *Limnol. Oceanogr.* 33:1182-1190.
- Fry, B. & C. Arnold. 1982. Rapid  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  turnover during growth of brown shrimp (*Penaeus aztecus*). *Oecologia (Berl).* 54:200-204.
- Gendron, D. 1993. (*Physeter macrocephalus*) en el Golfo de California: avistamientos recientes. Pp., 34. In: *XVIII Reunión Internacional para el estudio de los Mamíferos Marinos [Abstract]*.
- Gendron, D. 2000. Family Physeteridae. Pp., 635-637. In: Mamíferos del noreste de México. S. T. Alvarez-Castañeda & J. L. Patton (Eds.). Centro de Investigaciones Biológicas del Noreste, S.C.
- Gendron, D., S. Aguíñiga & J. D. Carriquiry. 2001.  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  in skin biopsy samples: a note on their applicability for examining the relative trophic level in three rorqual species. *J. Cetacean Res. Manage.* 3:41-44.
- González, A. F., A. López, A. Guerra & A. Barreiro. 1994. Diets of marine mammals stranded on the northwestern Spanish Atlantic coast with special reference to Cephalopoda. *Fish. Res.* 21:179-191.
- Gould, P., P. Ostrom & W. Walker. 1997. Trophic relationships of albatrosses associated with squid and large-mesh drift-net fisheries in the North Pacific Ocean. *Can. J. Zool.* 75:549-562.

- Hernández, H. A., E. Morales B., M. A. Cisneros M., M. O Nevárez & G. I. Rivera. 1998. Management strategy for the giant squid (*Dosidicus gigas*) fishery in the Gulf of California, México. *CALCOFI Rep.* 39: 212-218.
- Hesslein, R. H., K. A. Hallard & P. Ramlal. 1993. Replacement of sulfur, carbon and nitrogen in tissue of growing broad whitefish (*Coregonus nasus*) in response to a change in diet traced by  $\delta^{34}\text{S}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ . *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50:2071-2076.
- Hicks, B. D., D. J. St. Aubin, J. R. Geraci & W. R. Brown. 1985. Epidermal growth in the bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*. *J. Invest. Dermatol.* 85:60-63.
- Hobson, K. A. & R. G. Clark. 1992. Assessing avian diets using stable isotope analysis and turnover of  $^{13}\text{C}$  in tissues. *Condor.* 94:181-188.
- Hobson, K. A. & H. E. Welch. 1992. Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 84:9-18.
- Hobson, K. A., J. F. Piatt & J. Pitocchelli. 1994. Using stable isotopes to determine seabird trophic relationships. *J. Anim. Ecol.* 63:786-798.
- Hobson, D. A., D. M. Schell, D. Renouf & E. Noseworthy. 1996. Stable carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissues of captive seals: Implications for dietary reconstructions involving marine mammals. *J. Fish. Aquat. Sci.* 53:528-533.
- Hobson, K. A., J. L. Sease & J. F. Piatt. 1997. Investigating trophic relationships of pinnipeds in Alaska and Washington using stable isotope ratios of nitrogen and carbon. *Mar. Mamm. Sci.* 13:114-132.
- Kawakami, T. 1980. A review of sperm whale food. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.* 32:199-218.
- Klett, T. A. 1981. Estado actual de la pesquería del calamar gigante en el estado de Baja California Sur. *Depto. Pesca, México, Ser. Cient.* 21:1-28.
- Klett, A. 1996. Pesquería del calamar gigante *Dosidicus gigas*. Pp., 127-149. In: Estudio del potencial pesquero y acuícola de Baja California Sur. M. Casas-Valdez, & G. Poce-Díaz (Eds.). CIB-CICIMAR-UABCS.
- Lockyer, C. 1977. Observation on diving behavior of the sperm whale *Physeter catodon*. Pp., 591-609. In: A voyage of discovery: George Deacon 70<sup>th</sup> Anniversary volume. M. Angel (Ed.). Pergamon Press, Oxford.

- Lockyer, C. 1987. Evaluation of the role of fat reserves in relation to the ecology of North Atlantic fin and sei whales. Pp, 183-203. In: Marine mammals energetics. A. C. Huntley, D. P. Costa G. A. J. Worthy & M. A. Castellini (Eds.). Society for Marine mammalogy, Lawrence, Kansas, USA.
- Markaida, U. 2001. Biología del calamar gigante *Dosidicus gigas* D'Orbigny, 1835 (Cephalopoda, Ommastrephidae) en el Golfo de California, México. Tesis de doctorado, CICESE, Ensenada, B.C. 411, pp.
- Marshall, N. B. 1964. Aspects of deep-sea biology. London: Hutchinson. 380, pp.
- Martin, R. A. 1990. Whales and Dolphins. Pp. 86-89. *Portlan House, New York*.
- Mathews, L. H. 1938. The sperm whales, *Physeter catodon*. *Discovery Rep.* 17: 93-168.
- Minagawa, M. & E. Wada. 1984. Stepwise enrichment of  $^{15}\text{N}$  along food chains: Further evidence and the relation between  $\text{d}^{15}\text{N}$  and animal age. *Geochim. Cosmochim. Acta.* 48:1135-1140.
- Monteiro, P. M. S., A. G. James., A. D. Sholto-Douglas. & J. G. Field. 1991. The  $\delta^{13}\text{C}$  trophic position isotope spectrum as a tool to define and quantify carbon pathways in marine food webs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 78:33-40.
- Morales-Bojórquez, E., A. Hernández-Herrera, M. O. Nevárez-Martínez, A. J. Díaz de León, G. I. Rivera-Parra & A. Ramos-Montiel. 1997. Abundancia poblacional del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en las costas de Sonora, México. *Oceánides.* 12:89-95.
- Morales-Bojórquez, E., M. A. Cisneros-Mata, M. O. Nevárez-Martínez, & A. Hernández-Herrera. In Press. Review of stock assessment and fishery research for *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, Mexico. *Fisheries Research*.
- Moser, H. G. & Ahlstrom E. H. 1974. Role of larval stages in systematic investigations of marine teleosts: The Myctophidae, a case study. *Fish. Bull.* 72: 391-413.
- Nesis, K. N. 1970. The biology of the giant squid of Peru and Chile, *Dosidicus gigas*. *Oceanology.* 10:108-118.
- Nesis, K. N. 1972. Oceanic cephalopods of the Peru current: Horizontal and vertical distribution. *Oceanology* 12:426-437.
- Okutani, T. & T. Nemoto. 1964. Squids as the food of sperm whales in the Bering Sea and Alaskan Gulf. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.* 18:111-122.

- Okutani, T., Y. Satake, S. Ohsumi & T. Kawakami. 1976. Squids eaten by sperm whales caught off Joban District, Japan, during January-February, 1976. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.* 87:67–96.
- Okutani, T. & Y. Satake. 1978. Squids in the diet of 38 sperm whales caught in the Pacific waters off Northeastern Honshu, Japan, February 1977. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.* 93:13-26.
- Ostrom, P. H., J. Lien & S. A. Macko. 1993. Evaluation of the diet of Sowerby's beaked whale, *Mesoplodon bidens*, based on isotopic comparisons among Northwestern Atlantic cetaceans. *Can. J. Zool.* 71: 858-861.
- Owens, N.J.P. 1987. Natural variation in  $^{15}\text{N}$  in the marine environment. *Adv. Mar. Biol.* 24:390-451.
- Pascoe, P. L., M. C. Michkiewicz & H. P. Castello. 1990. Cephalopod remains from the stomach of a sperm whale stranded off Patagonia. *Mar. Biol.* 104:1-4.
- Patten D. R. 1979. Sperm whale stranding in Baja California. *Terra. Nat. Hist. Mus.* 17:28-29.
- Pauly, D., A. W. Trites, E. Capuli & V. Christensen. 1998. Diet composition and trophic levels of marine mammals. *ICES Journal of Marine Science.* 55: 467-481.
- Peterson B. J. & B. Fry. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annu Rev. Ecol. Syst.* 18:293-320.
- Polischuk S. C., K. A. Hobson & M. A. Ramsay. 2001. Use of stable-carbon and nitrogen isotopes to assess weaning and fasting in female polar bears and their cubs. *Can. J. Zool.* 79:499-511.
- Rau, J., R. H. Sweeney & I. R. Kaplan. 1982. Plankton  $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$  ratio changes with latitude: differences between northern and southern ocean. *Deep-Sea Res.* 29:1035-1039.
- Rau, G. H., A. J. Mearns, D. R. Young, R. J. Olson, H. A. Schafer, & I. R. Kaplan. 1983.  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  correlates with trophic level in pelagic food webs. *Ecology.* 64:1314-1318.
- Rau, G. H., T. L. Hopkins & J. J. Torres. 1991.  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  and  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  in Weddell Sea invertebrates: implications for feeding diversity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 77:1-6.
- Rice, D. W. 1974. Whales and whale research in the eastern North Pacific. Pp, 170-195. In: The Whale problem, a status report. W. E. Schevill (Ed.). *Harvard Univ. Press, Cambridge.*

- Rice, D. W. 1989. Sperm whales (*Physeter macrocephalus*) Linnaeus, 1758. Pp., 177-233. In: Handbook of Marine Mammals. S.H. Ridgway & R.J. Harrison (Eds.). Academic Press, London.
- Richard, K. R., S. W. McCarrey & J. M. Wright. 1994. DNA sequence from the SRY gene of the sperm whale (*Physeter macrocephalus*) for use in molecular sexing. *Can. J. Zool.* 72: 873-877.
- Roden, G. I. 1964. Oceanographic aspects of the Gulf of California. In: Marine geology of the Gulf of California symposium. T. H. van Andel & G. G. Short Jr. (eds.). *Mem. Am. Assoc. Pet. Geol.* 3:30-58.
- Rodhouse, P. G. & Ch. M. Nigmatullin. 1996. Role as consumers. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 351:1003-1022.
- Rusnak G. A., R. L. Fisher & F. P. Shepard. 1964. Bathymetry and Faults of Gulf of California. Pp. 59–75. In: Marine Geology of the Gulf of California. *Am. Assoc. Pet. Geol.* Tulsa, Oklahoma, U. S. A.
- Santamaría-del-Angel, E. & S. Alvarez-Borrego. 1994. Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. *J. Geophys. Res.* 99: 7411-7421.
- Santos M. B., G. J. Pierce, P. R. Boyle, R. J. Reid, H. M. Ross, I. A. P. Patterson, C. C. Kinze, S. Tougaard, R. Lick, U. Piatkowski, V. Hernández-García. 1999. Stomach contents of sperm whales *Physeter macrocephalus* stranded in the North Sea 1990-1996. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 183:281-294.
- Sato, T. 1976. Resultados de la pesca exploratoria para *Dosidicus gigas* (D'Orbigny) frente a California y México. *FAO. Inf. Pesca.* 170. Suppl. 1:61-67.
- Schell, D. M., S. M. Saube & N. Haubenstock. 1989. Bowhead whale (*Balaena mysticetus*) growth and feeding as estimated by  $\delta^{13}\text{C}$  techniques. *Mar. Biol.* 103:433-443.
- Schetinnikov, A, S. 1989. Food spectrum of the squid *Dosidicus gigas* (Oegopsida) in the ontogenesis. *Zool. Z.* 68:28-39.
- Shepard, F. P. 1950. Submarine topography of the Gulf of California. *Pacific Sci. Cong. Proc.*3:161-166.
- Smith, S. & H. Whitehead. 1993. Variation in the feeding success and behaviour of Galápagos sperm whales (*Physeter macrocephalus*) as they relate to oceanographic conditions. *Can. J. Zool.* 71:1991-1996.

- Smith, S. & H. Whitehead. 2000. The diet of Galápagos sperm whales *Physeter macrocephalus* as indicated by fecal sample analysis. *Mar. Mamm. Sci.* 16:315-325.
- Smith, S. & H. Whitehead. 2001. Reply to R. Clarke and Paliza's comment: "The food of sperm whales in the Southeast Pacific. *Mar. Mamm. Sci.* 17:430-431.
- St. Aubin, D. J., T. G. Smith & J. R. Geraci. 1990. Seasonal epidermal molt in beluga, *Delphinapterus leucas*. *Can. J. Zool.* 68:359-367.
- Tarasevich, M. N. 1968. Dependence of distribution of the sperm whale males upon the character of feeding. *Zool. Zh.* 47:1683-1688.
- Tieszen, L. L., T. W. Boutton, K. G. Tesdahl & N. A. Slade. 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implication for  $\delta^{13}\text{C}$  analysis of diet. *Oecologia.* 57:32-37.
- Todd, S. K., P. Ostrom., J. Lien. & J. Abrajano. 1997. Use of biopsy samples of humpback whale (*Megaptera novaengliae*) skin for stable isotope ( $\delta^{13}\text{C}$ ) determination. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 22:71-76.
- Tomilin, A. G. 1957. Zveri SSSR i prilozhashchikh stran. Tom IX. Kitoobraznye [Mammals of the USSR and adjacent countries. Vol. IX. Cetacea]" V.G. Geptner (Ed.). Izdat. Akad. Nauk SSSR, Moscow. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.
- Vidal, O. & L. T. Findley. 1984. Los cachalotes, *Physeter macrocephalus*, en el Golfo de California, con reporte sobre un varamiento múltiple. Pp., 29-31. In: IX Reunion Internacional para el estudio de los Mamíferos Marinos. *SOMEMMA*.
- Vidal, O., L. T. Findley & S. Leatherwood. 1993. Annotated checklist of the marine mammals of the Gulf of California. *Proc. San Diego Soc. Nat. Hist.* 28:1-11.
- Walker, J. L. & S. A. Macko. 1999. Dietary studies of marine mammals using stable carbon and nitrogen isotopic ratio of teeth. *Mar. Mamm. Sci.* 15: 314-334.
- Wada, E., M. Terazaki., Y. Kabaya & T. Nemoto. 1987.  $^{15}\text{N}$  and  $^{13}\text{C}$  abundances in the Antarctic Ocean with emphasis on the biogeochemical structure of the food web. *Deep-Sea Res.* 34: 829-841.
- White, T. C. R. 1993. The inadequate environment: Nitrogen and the abundance of animals. Springer-Verlag.
- Whitehead, H. 1995. Status of pacific sperm whale stocks before modern whaling. *Rep. Int. Whal. Commn.* 45: 407-412.

- Whitehead, H. 1996. Variation in the feeding success of sperm whales: temporal scale, spatial scale and relationship to migrations. *Jour. Anim. Ecol.* 65: 429-438.
- Whitehead, H. & T. Arnborn. 1987. Social organization of sperm whales off the Galapagos Islands, February- April 1985. *Can J. Zool.* 65: 913-919.
- Whitehead, H., V. Papastavrou & S. Smith. 1989. Feeding success of sperm whales and sea-surface temperature off the Galápagos Islands. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 53:201-203.
- Whitehead, H., S. Waters & T. Lyrholm. 1991. Social organization of female sperm whale and their offspring: constant companions and casual acquaintances. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 29: 285-289.
- Whitehead, H., J. Christal & S. Dufault. 1997. Past and distant whaling and the rapid decline of sperm whales off the Galápagos Islands. *Conserv. Biol.* 11:1387-1396.
- Wolff, C. A. 1984. Identification and estimation of size from the beaks of 18 species of cephalopods from the Pacific Ocean. U. S. *Dep. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS.* 17:1-50.
- Yatsu, A., K. Yamanaka & C. Yamashiro. 1999. Tracking experiments of the jumbo flying squid, *Dosidicus gigas*, with an ultrasonic telemetry system in the Eastern Pacific Ocean. *Bull. Nat. Res. Inst. Far. Seas Fish.* 36: 55-60.

**ANEXO A.1.** Tabla de valores de  $\delta^{13}\text{C}$  Y  $\delta^{15}\text{N}$  en piel e cachalote. Un total de 44 muestras de piel de cachalote fueron analizadas mediante el análisis de isótopos estables. Del grupo de los machos adultos (MA) se identificó una recaptura (Pm 51 y Pm 53) por lo que en el análisis estadístico ( ANOVA ) sólo se considero el valor de uno de ellos, siendo en total 43 muestras consideradas.

MARCA	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	SEXO	Año Colecta
pm0	-18	14.62	MA	1993
pm1	-14.35	19.215	H	Agosto 1997
pm2	-14.03	19.3	H	Agosto 1997
pm3	-12.8	18.5	H	Agosto 1997
pm4	-13.755	19.28	H	Agosto 1997
pm5	-12.96	20.165	H	Agosto 1997
pm6	-14.12	19.01	H	Agosto 1997
Pm7	-13.935	19.555	H	Agosto 1997
Pm8	-13.86	19.51	H	Agosto 1997
Pm9	-14.02	19.23	H	Agosto 1997
pm10	-16.31	17.07	MA	Marzo 1996
pm13	-13.785	20.465	M	Julio 1998
pm14	-13.64	20.09	nd	Julio 1998
pm15	-13.525	20.055	M	Julio 1998
pm17	-13.94	19.03	nd	Julio 1998
pm18	-13.785	19.545	H	Julio 1998
pm19	-13.58	20.02	nd	Julio 1998
pm20	-13.43	19.23	nd	Julio 1998
pm21	-14.14	19.76	nd	Julio 1998
pm23	-14.09	19.74	nd	Julio 1998
pm24	-16.35	16.74	MA	Abril 1999
pm25	-16.21	17.25	MA	Abril 1999
pm26	-15.905	17.54	MA	Abril 1999
pm28	-16.475	17.28	MA	Junio 1999
pm30	-14.77	18.45	M	Junio 1999
pm33	-14.32	19.39	M	Junio 1999
pm34	-14.015	19.275	nd	Junio 1999
pm35	-13.79	19.03	nd	Junio 1999

TABLA DE VALORES  $\delta^{13}\text{C}$  Y  $\delta^{15}\text{N}$  EN PIEL DE CACHALOTE (Continuación)

MARCA	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	SEXO	Año colecta
Pm37	-13.725	20.63	M	Junio 1999
Pm38	-13.47	20.4	M	Junio 1999
Pm40	-13.41	20.415	H	Junio 1999
Pm41	-13.535	19.525	H	Junio 1999
Pm42	-13.18	20.97	M	Junio 1999
Pm44	-13.94	19.23	H	Junio 1999
Pm45	-14.21	20.31	nd	Junio 1999
Pm46	-13.67	20.17	H	Junio 1999
Pm47	-13.97	20.095	M	Junio 1999
Pm48	-13.875	19.925	H	Junio 1999
Pm50	-14.02	19.985	M	Junio 1999
Pm51*	-17	17.27	MA*	Junio 1999
Pm52	-14.155	19.72	nd	Junio 1999
Pm53*	-16.955	17.25	MA*	Junio 1999
Pm54	-14	18.89	M	Junio 1999
Pm55	-14.235	19.185	varado nd	Nov-99

Nota: \*recaptura (mismo macho adulto)  
(nd) : individuo no diferenciado

**ANEXO A.2.** Resumen de muestras de cachalote por categoría.

GRUPO	<i>n</i>	observaciones
Machos adultos	8	7 diferentes +1 recaptura
Machos inmaduros	10	
Hembras	15	
No diferenciados	11	
TOTAL	44	43 considerados

**ANEXO B.** Tabla de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  del calamar *Dosidicus gigas* (tejido muscular y pico).

tejido:	LM(cm)	pico		músculo		Año colecta
		$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	
1	84*	-15.37	16.5	-14.11	17.62	1999
2	83.5	-15.22	15.55	-14.32	18.17	1996
3	67	-15.81	12.94	-15.68	16.19	1997
4	67	-15.4	12.39	-15.16	16.96	1997
5	67.3	-15.52	14.18	-14.66	16.98	1996
6	64.6	-15.16	13.05	-14.54	17.21	1997
7	63.1	-15.92	13.24	-14.29	16.64	1996
8	57	-16.02	14.38	-15.09	17.22	1996
9	40.7	-16.49	10.89	-15.77	15.8	1997
10	38.2	-16.09	11.72	-15.46	16.48	1997
12	28	-17.52	10.29	-16.28	15.11	1999
13	26.5	-17.02	10.84	-16	14.75	1999
14	26.5	-16.86	11.28	-15.99	15.11	1999
15	23.5	-17.67	10.61	-16.38	14.65	1999
16	23	-17.03	14.65	-16.03	14.65	1999
18	22	-17.14	11.58	-15.98	14.81	1999
19	21.5	-16.95	10.03	-16.07	14.87	1999
20	20	-18.18	9.65	-16.8	13.66	1999

(\*) calamar varado.

**ANEXO C.** Longitud total y peso de los mictófidios *Benthosema panamense*. Sólo se eligieron los tres primeros individuos para el análisis de isótopos estables.

No.	tamaño (cm)	Peso (g)
1*	5.6	1.91
2*	5.7	1.48
3*	5.5	1.5
4	4.1	0.93
5	4.5	0.94
6	5	1.42
7	5.2	1.67
8	5	1.3
9	5	1.38
promedio	5.06	1.39
± SD	0.51	0.31