



**Instituto Politécnico Nacional
Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas**



**“Ecología trófica de los pinnípedos de las Islas Galápagos:
análisis espacial y temporal”.**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS MARINAS**

PRESENTA

M.C. DIEGO PÁEZ ROSAS

LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO

Junio 2011



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

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 01 del mes de Junio del 2011 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

"ECOLOGÍA TRÓFICA DE LOS PINNÍPEDOS DE LAS ISLAS GALÁPAGOS:

ANÁLISIS ESPACIAL Y TEMPORAL"

Presentada por el alumno:

PÁEZ

Apellido paterno

ROSAS

materno

DIEGO RODOLFO

nombre(s)

Con registro:

B	0	8	1	2	8	2
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

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

LA COMISION REVISORA

Director(a) de Tesis

DR. DAVID AURIOLÉS GAMBOA

DR. JOSÉ DE LA CRUZ AGÜERO

DR. SERGIO FRANCISCO MARTÍNEZ DÍAZ

DRA. AIDA MARTÍNEZ LÓPEZ

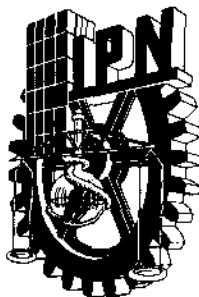
DR. VÍCTOR HUGO CRUZ ESCALONA

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE



IPN
CICIMAR
DIRECCION



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 06 del mes Junio del año 2011
el (la) que suscribe MC. DIEGO RODOLFO PÁEZ ROSAS alumno(a) del
Programa de DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS
con número de registro B081282 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:
DR. DAVID AURIOLES GAMBOA
y cede los derechos del trabajo titulado:

"ECOLOGÍA TRÓFICA DE LOS PINNÍPEDOS DE LAS ISLAS GALÁPAGOS:

ANÁLISIS ESPACIAL Y TEMPORAL"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: dpaezr@ipn.mx – dgamboaa@ipn.mx

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

MC. DIEGO RODOLFO PÁEZ ROSAS
nombre y firma

CONTENIDO

Lista de tablas y figuras	v
Glosario.....	xi
Resumen.....	xix
Abstract.....	xi
1. Introducción general.....	1
1.1 Los pinnípedos de las Islas Galápagos.....	1
1.2 Técnicas para definir los hábitos alimentarios en pinnípedos.....	4
2. Antecedentes.....	7
3. Justificación.....	10
4. Hipótesis.....	12
5. Objetivo general.....	12
5.1 Objetivos específicos.....	13
6. Área de estudio.....	13
7. Metodología general.....	14
7.1 Análisis de excretas.....	17
7.1.1 Análisis de datos.....	18
7.1.2 Índice de importancia de presa.....	19
7.1.3 Amplitud trófica.....	19
7.1.4 Nivel trófico.....	20
7.1.5 Superposición trófica.....	20
7.1.6 Análisis estadísticos.....	21
7.2 Isótopos estables.....	22
7.2.1 Procesamiento de muestras.....	23
7.2.2 Análisis de muestras.....	24
7.2.3 Análisis de datos.....	25
7.2.4 Índices ecológicos.....	25
7.3 Telemetría satelital.....	26
7.3.1 Análisis de datos.....	27
7.4 Sensores remotos.....	28

Capítulo 1	Variación temporal de los hábitos alimentarios del lobo marino de Galápagos <i>Zalophus wolfebaeki</i>	
1.	Introducción.....	30
2.	Metodología.....	32
2.1	Recolecta de muestras.....	32
2.1.1	Análisis de excretas.....	33
2.1.2	Isótopos estables.....	33
2.1.3	Telemetría satelital.....	33
2.1.4	Sensores remotos.....	33
3.	Resultados.....	34
3.1	Tamaño de muestra.....	34
3.2	Variación temporal en los hábitos alimentarios de <i>Z. wolfebaeki</i>	34
3.3	Nivel y amplitud trófica temporal.....	39
3.4	Variación isotópica temporal.....	39
3.5	Amplitud y nivel trófico.....	40
3.6	Estructura de la dieta.....	42
3.7	Utilización del hábitat y viajes de alimentación.....	44
4.	Discusión.....	49
4.1	Hábitos alimentarios de <i>Zalophus wolfebaeki</i>	49
4.2	Análisis temporal de los hábitos alimentarios.....	50
4.3	Amplitud y nivel trófico.....	52
4.4	Diversificación de la dieta.....	54
4.5	Estrategias de alimentación y comportamiento de buceo.....	55
5.	Conclusiones.....	56

Capítulo 2 Variación espacial en los patrones tróficos del lobo marino de Galápagos *Zalophus wolfebaeki*

1.	Introducción.....	59
2.	Metodología.....	62
2.1	Recolecta de muestras.....	62
2.1.1	Análisis de excretas.....	62

2.1.2	Isótopos estables.....	63
2.1.3	Sensores remotos.....	64
3.	Resultados.....	64
3.1	Tamaño de muestra.....	64
3.2	Variación espacial en los hábitos alimentarios de <i>Z. wollebaeki</i>	65
3.3	Nivel, amplitud y superposición trófica espacial.....	70
3.4	Variación isotópica espacial.....	71
3.4.1	Año 2002.....	72
3.4.2	Año 2003.....	73
3.4.3	Año 2008.....	77
3.5	Relación espacial entre $\delta^{13}\text{C}$ y Productividad Primaria Neta.....	80
4.	Discusión.....	80
4.1	Variación espacial de los hábitos alimentarios de <i>Z. wollebaeki</i>	80
4.2	Nivel, amplitud y superposición trófica.....	84
4.3	Variación isotópica espacial.....	86
4.4	Relación $\delta^{13}\text{C}$ y Productividad Primaria Neta.....	91
5.	Conclusiones.....	92

Capítulo 3 Comparación del hábitat de alimentación de las dos especies de pinnípedos simpátricos presentes en las Islas Galápagos

1.	Introducción.....	94
2.	Metodología.....	97
2.1	Recolecta de muestras.....	97
2.1.1	Isótopos estables.....	98
2.1.2	Ubicación de los animales en el mar.....	99
3.	Resultados.....	100
3.1	Variación isotópica y posibles estrategias de alimentación.....	100
3.2	Nivel trófico.....	103
3.3	Valores isotópicos de las presas.....	104
3.4	Avistamientos de animales en el mar.....	106

4. Discusión.....	107
4.1 Segregación en el uso de hábitat de alimentación.....	107
4.2 Nivel trófico.....	110
4.3 Variación isotópica de las presas.....	111
4.4 Ubicación de los animales en el mar.....	114
5. Conclusiones.....	115
Recomendaciones generales.....	117
Literatura citada.....	119
Anexos.....	143

LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

Tablas

Tabla I	Relación del número de muestras de excretas de <i>Z. wollebaeki</i> recolectadas en las diferentes colonias del Archipiélago de Galápagos durante los años 2006 y 2009.	17
Tabla II	Relación del número de muestras de pelo de crías de <i>Z. wollebaeki</i> recolectadas en las diferentes colonias del Archipiélago de Galápagos durante los años 2002 y 2009.	23
Tabla III	Relación del número de muestras de pelo de crías <i>A. galapagoensis</i> colectadas en las diferentes colonias del Archipiélago de Galápagos durante los años 2003 y 2009.	23
Tabla IV	Lista de especies encontradas en la dieta de las colonias de <i>Zalophus wollebaeki</i> en la Isla San Cristóbal durante la temporada reproductiva 2006.	36
Tabla V	Lista de especies encontradas en la dieta de las colonias de <i>Zalophus wollebaeki</i> en la Isla San Cristóbal durante la temporada reproductiva 2009.	36
Tabla VI	Nivel y Amplitud trófica presente en las colonias de <i>Z. wollebaeki</i> en la Isla San Cristóbal durante la temporada reproductiva 2006 y 2009.	39
Tabla VII	Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (promedio $\pm$ desviación estándar en ‰) en muestras de pelo de crías de <i>Z. wollebaeki</i> , de la Isla San Cristóbal durante las temporadas reproductivas 2002, 2003, 2006 y 2008.	40
Tabla VIII	Resultados promedio de los patrones de desplazamiento empleados por 10 hembras de lobo marino de Galápagos de la colonia Malecón en la Isla San Cristóbal durante noviembre del 2009.	45
Tabla IX	Parámetros de inmersión empleados por 10 hembras de lobo marino de Galápagos de la colonia Malecón en la Isla San Cristóbal durante noviembre del 2009.	47
Tabla X	Lista de especies encontradas en la dieta de <i>Zalophus wollebaeki</i> presentes en diferentes colonias del Archipiélago durante la temporada reproductiva 2009.	65

Tabla XI	Nivel y Amplitud trófica de <i>Z. wolfebaeki</i> en las diferentes colonias del Archipiélago durante la temporada reproductiva 2009.	70
Tabla XII	Grado de superposición trófica entre las colonias de lobo marino de Galápagos (arriba) presentes en las diferentes zonas biogeográficas del Archipiélago y la distancia expresada en km que hay entre estas (abajo).	71
Tabla XIII	Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ (promedio $\pm$ desviación estándar en ‰) en muestras de pelo de crías de <i>Z. wolfebaeki</i> , presentes las diferentes zonas biogeográficas del Archipiélago.	71
Tabla XIV	Valores promedio de Productividad Primaria Neta, presentes las diferentes zonas biogeográficas del Archipiélago durante diciembre y enero del 2002, 2003 y 2008. Datos tomados del satélite AQUA MODIS, a una escala de 4x4 km.noviembre del 2009.	77
Tabla XV	Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ (promedio $\pm$ desviación estándar en ‰) en muestras de pelo de crías de <i>Z. wolfebaeki</i> y <i>A. galapagoensis</i> presentes las colonias de la Isla Fernandina.	98
Tabla XVI	Valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (promedio $\pm$ desviación estándar en ‰) presentes en los diferentes componentes de la trama trófica de los otáridos de las Islas Galápagos.	99
Tabla XVII	Valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (promedio $\pm$ desviación estándar en ‰) presentes en categorías de presas de distintos taxones y ecosistemas, consideradas importantes dentro de la dieta de de <i>Z. wolfebaeki</i> y <i>A. galapagoensis</i> .	104

Figuras

Figura 1	Mapa de las Islas Galápagos, con sus principales corrientes oceánicas, círculos blancos colonias de <i>Z. wolfebaeki</i> , círculos rojos colonias de <i>A. galapagoensis</i> .	14
Figura 2	Ubicación de las principales colonias reproductivas de <i>Z. wolfebaeki</i> en la Isla San Cristóbal: Malecón (0°54'8''S, 89°36'44''O), La Lobería (0°55'41''S, 89°32'40''O), Isla Lobos (0°51'25''S, 89°33'52''O).	32

Figura 3	Curvas de diversidad de presas (media acumulada $\pm$ DE) presentes en la dieta del <i>Z. wolfebaeki</i> , basada en muestras de excretas recolectadas en marzo del 2006 y 2009 en las colonias de la Isla San Cristóbal. El valor del índice acumulado de diversidad está en base a Shannon-Wiener (H'). (n = tamaño de muestra óptimo).	35
Figura 4	Importancia (en IIMPi) de las principales presas encontradas en la dieta de <i>Zalophus wolfebaeki</i> en la Isla San Cristóbal durante la temporada reproductiva 2006 y 2009.	37
Figura 5	Imágenes satelitales de SST (PATHFINDER Ver. 5.0 Day & Night, 4x4 km), en el área potencial de alimentación del lobo marino de Galápagos durante marzo del 2006 y 2009.	38
Figura 6	Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (Kruskal-Wallis test, mediana $\pm$ max y min en ‰) en crías de <i>Z. wolfebaeki</i> , muestreadas en la Isla San Cristóbal durante los años 2002, 2003, 2006 y 2008.	41
Figura 7	A) Análisis de grupos y B) Análisis de Componentes Principales ACP; ambos con base en el índice de importancia (IIMPi) de las principales presas encontradas en la dieta de las colonias de <i>Z. wolfebaeki</i> en la Isla San Cristóbal durante la temporada reproductiva 2006.	43
Figura 8	A) Análisis de grupos y B) Análisis de Componentes Principales ACP; ambos con base en el índice de importancia (IIMPi) de las principales presas encontradas en la dieta de las colonias de <i>Z. wolfebaeki</i> en la Isla San Cristóbal durante la temporada reproductiva 2009.	44
Figura 9	Posiciones satelitales de los viajes de alimentación de 9 hembras de lobo marino de Galápagos de la colonia Malecón en la Isla San Cristóbal durante noviembre del 2009.	46
Figura 10	Perfiles de buceo, ubicación de viajes de alimentación y relación entre el número de inmersiones, profundidad y tiempo de dos hembras de lobo marino de Galápagos de la colonia Malecón en la Isla San Cristóbal monitoreadas durante noviembre del 2009.	48
Figura 11	Mapa de las Islas Galápagos resaltando las cinco áreas biogeográficas reportadas para la región: A) zona norte, B) zona este, C) zona sur, D) zona centro y E) zona oeste.	63

- Figura 12 Curvas de diversidad de presas (media acumulada $\pm$ DE) presentes en la dieta del *Z. wollebaeki*, basada en muestras de excretas recolectadas en marzo 2009 en colonias representantes de las diferentes zonas del Archipiélago. El valor del índice acumulado de diversidad está en base a Shannon-Wiener (H'). (n = tamaño de muestra óptimo). 66
- Figura 13 Importancia (en porcentaje) de las principales presas encontradas en la dieta de *Zalophus wollebaeki* presentes en diferentes colonias del Archipiélago durante la temporada reproductiva 2009: A) Cabo Douglas (zona oeste), B) Caamaño (zona centro), C) Post Office (zona sur), D) Malecón (zona este). 68
- Figura 14 Imágenes satelitales de SST (PATHFINDER Ver. 5.0 Day & Night, 4x4 km), en el área potencial de alimentación de las colonias de *Z. wollebaeki* presentes en diferentes colonias del Archipiélago durante la temporada reproductiva 2009. Puntos negros simbolizan las colonias estudiadas: A) Cabo Douglas, B) Caamaño, C) Post Office y D) Malecón. 69
- Figura 15 Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (Mann-Whitney U test, mediana $\pm$ max y min en ‰) en muestras de pelo de crías de *Z. wollebaeki*, presentes las diferentes zonas biogeográficas del Archipiélago durante la temporada reproductiva 2002. 73
- Figura 16 Imágenes satelitales de Productividad Primaria Neta, tomada en las Islas Galápagos y las Islas San Cristóbal y Santa Cruz durante Diciembre del 2001, por el satélite SeaWiFS and Pathfinder Global (Net Primary Productivity of C), con un poder de resolución de 9x9 km. Puntos azules simbolizan las colonias reproductivas: A) Isla Lobos, B) Malecón, C) Plazas y D) Caamaño. 74
- Figura 17 Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (Kruskal-Wallis test, mediana $\pm$ max y min en ‰) en muestras de pelo de crías de *Z. wollebaeki*, presentes las diferentes zonas biogeográficas del Archipiélago durante la temporada reproductiva del 2003. 75
- Figura 18 Imágenes satelitales de Productividad Primaria Neta, tomada en las Islas Galápagos y las Islas Fernandina, Santa Cruz, Floreana y San Cristóbal durante Diciembre del 2001, por el satélite Aqua MODIS and Pathfinder Global (Net Primary Productivity of C). Puntos azules simbolizan las colonias reproductivas: A) Punta Espinoza, B) Cabo Hammond, C) Plazas, D) Post Office, E) Malecón y F) Isla Lobos. 76

Figura 19	A) Imagen satelital de Productividad Primaria Neta, tomada en las Islas Galápagos durante Diciembre del 2002, por el satélite Aqua MODIS and Pathfinder Global (Net Primary Productivity of C), con un poder de resolución de 4x4 km. B) Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (promedio $\pm$ ES en ‰) en muestras de pelo de crías de <i>Z. wolfebaeki</i> durante la temporada 2003.	77
Figura 20	Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (ANOVA test, media $\pm$ ES en ‰) en muestras de pelo de crías de <i>Z. wolfebaeki</i> , presentes las diferentes zonas biogeográficas del Archipiélago durante la temporada reproductiva del 2008.	78
Figura 21	Imágenes satelitales de Productividad Primaria Neta, tomada en las Islas Galápagos y las Islas Isabela, Floreana y San Cristóbal durante Enero del 2008, por el satélite Aqua MODIS and Pathfinder Global (Net Primary Productivity of C), con un poder de resolución de 4x4 km. Puntos azules simbolizan las colonias reproductivas: A) Lobería Grande, B) Post Office y C) Malecón.	79
Figura 22	Correlación entre los valores de Productividad Primaria Neta ($\text{gCm}^{-2}/\text{día}^{-1}$) y los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) presentes en pelo de crías de <i>Z. wolfebaeki</i> de las diferentes zonas biogeográficas de las Islas Galápagos durante las temporadas reproductivas 2002 y 2008.	81
Figura 23	Ubicación de las principales colonias reproductivas de <i>Z. wolfebaeki</i> y <i>A. galapagoensis</i> (Cabo Hammond $0^{\circ}28'12''\text{S}$, $91^{\circ}36'59''\text{O}$ y Cabo Douglas $0^{\circ}18'12''\text{S}$, $91^{\circ}39'10''\text{O}$) presentes las colonias de la Isla Fernandina	97
Figura 24	Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (t-test, promedio $\pm$ error estándar en ‰) en muestras de pelo de crías de <i>Z. wolfebaeki</i> y <i>A. galapagoensis</i> presentes las colonias de la Isla Fernandina.	101
Figura 25	Valores de $\delta^{13}\text{C}$ (media $\pm$ desviación estándar) en pelo de crías de <i>Z. wolfebaeki</i> y <i>A. galapagoensis</i> de la Isla Fernandina, durante las temporadas reproductivas 2003, 2004, 2005, 2008 y 2009.	102
Figura 26	Valores de $\delta^{15}\text{N}$ (media $\pm$ desviación estándar) en pelo de crías de <i>Z. wolfebaeki</i> y <i>A. galapagoensis</i> de la Isla Fernandina, durante las temporadas reproductivas 2003, 2004, 2005, 2008 y 2009.	103

- Figura 27 Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (media $\pm$ desviación estándar) presentes en grupos de presas de distintos taxones, consideradas importantes dentro de la dieta de los otáridos de las Islas Galápagos. (Datos de Calamares provistos por Calle-Moran 2010 y citados de Ruíz-Cooley et al. 2010). 105
- Figura 28 Mapa batimétrico de las Islas Galápagos con el registro de posiciones geográficas del lobo fino y el lobo marino de Galápagos en el mar, durante los años 1993-1994 y 2000. Puntos rojos *A. galapagoensis*, puntos negros *Z. wolfebaeki*. 106
- Figura 29 Valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ presentes en las especies de los diferentes grupos que componen la trama trófica de los otáridos presentes en las Islas Galápagos: macroalgas (cruces), plancton (asteriscos), calamares (triángulos), peces planctívoros (cuadrados), peces carnívoros (diamantes) y hembras de lobos marinos (círculos). (Datos de calamares provistos por Calle-Moran 2010 y citados de Ruíz-Cooley et al. 2010). 112

GLOSARIO

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

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

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

Amplitud Trófica.- Variedad de presas que conforma la dieta de un consumidor.

Análisis multivariado. Métodos estadísticos que facilitan el análisis de datos de más de dos variables independientes y/o dependientes correlacionadas con otra con grados diferentes de variación.

Bentónico.- Ambiente formado por el fondo marino y la capa de agua que está en íntimo contacto con él.

Capa mínima de oxígeno. Capa profunda constituida por una masa de agua con concentraciones de oxígeno por debajo de los $10\mu \text{ mol l}^{-1}$.

Centinela. Especie que cuenta con atributos ecológicos que le permiten ser bio-monitores del ecosistema en términos de sus propiedades y variaciones.

Competencia. Interacción que se establece entre dos o más individuos (competencia intra-específica) o especies (competencia inter-específica) cuando un recurso es limitado. La explotación del recurso por parte de un individuo afecta negativamente al otro individuo y viceversa.

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

Dieta.- Conjunto de componentes alimentarios que se ingieren formando hábitos o comportamientos nutricionales en los animales, los cuales forman parte de su estilo de vida.

Diversidad trófica.- Medida de número de ítems alimenticios y su abundancia relativa en una muestra.

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

El Niño. Evento oceanográfico y atmosférico que tiene lugar en el Océano Pacífico tropical Oriental, donde ocurre un incremento de la temperatura de la capa superficial del agua de mar, debido al debilitamiento de los vientos alisios.

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

Epipelágico.- Estrato vertical entre 0 y 200 metros de profundidad en el área oceánica en donde los niveles de luz aún permiten una tasa neta positiva de fotosíntesis.

Especialista. Organismo que se alimenta de un número reducido de presas.

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

Especies simpátricas. Son especies cuya distribución poblacional se superpone, coexistiendo en una misma área geográfica.

Espectro trófico.- Lista de especies presa que conforma la dieta de una especie consumidora a lo largo de un periodo de tiempo.

Estrategias de alimentación.- Conjunto de tácticas con las que un depredador selecciona distintos tipos de presas o zonas de alimentación.

Excreta.- Desecho fecal de un animal.

Filopatría.- Tendencia de un individuo a regresar o permanecer en su localidad natal u otra localidad adoptada para reproducirse o mudar a lo largo de su vida.

Generalista.- Especies que no presentan selectividad en el alimento o por una presa en particular.

Forrajeo.- Comportamiento asociado con la búsqueda, captura y consumo de presas (Roger, 1998).

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

Hábitat: Espacio que reúne las características físicas y biológicas necesarias para la supervivencia y reproducción de una especie, o varias.

Imagen de satélite. Imágenes obtenidas mediante sensores instalados en plataformas satelitales. Las imágenes son matrices de celdas, formadas por un número variable de columnas y filas. Cada celda representa espacialmente un área geográfica indivisible, determinando así el detalle espacial mínimo discernible dentro de la imagen.

Índice de importancia.- Probabilidad de extraer de un conjunto de excretas un ítem determinado (medida de importancia).

Interespecífico.- Entre poblaciones, interacción entre o condiciones descritas para dos o más especies.

Intraespecífico.- Dentro de una población, interacción entre individuos conspecíficos o condiciones descritas para una sola especie.

Isótopo: Átomos de un mismo elemento con igual número de protones pero diferente número de neutrones.

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

Liofilización. Método de desecación en el que se elimina el agua por congelación del producto húmedo y posterior sublimación del hielo en condiciones de vacío. Al suministrar calor, el hielo sublima y se evita el por la fase líquida.

Materia orgánica particulada. Materia orgánica de diámetro mayor a 0.2 μm y menor a 1cm, en la que se incluyen principalmente secreciones, exudados celulares, material fecal de organismos vivos, restos de fitoplancton, zooplancton, y material detrítico parcialmente o totalmente degradado.

Nicho ecológico.- Posición estructural de un organismo dentro de un ecosistema, incluyendo su posición trófica, hábitat y su relación con el medio ambiente físico y biótico circundante.

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

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

Otolito: Estructura compuesta de cristales de carbonato de calcio en forma de aragonita y de una matriz orgánica constituida por una proteína llamada otolina que forma parte del oído interno de los peces.

Pelágico. División primaria del océano, que incluye prácticamente toda el agua oceánica, excepto la capa más cercana al fondo marino, la zona costera y la superficie del océano.

Pelágicos menores. Nombre genérico para algunos peces pequeños que se mueven en grandes bancos en la zona pelágica, como: sardinas, anchovetas, entre otros.

Pinnípedo.- Término que deriva del latín *pinna* (aleta) y *pedis* (pie), refiriéndose al grupo de mamíferos carnívoros acuáticos (focas, lobos marinos, lobos de pelo fino y morsas) los cuales presentan extremidades en forma de aleta.

Plasticidad.- Adaptabilidad que poseen ciertas especies a cambiar su tipo de alimentación como mecanismo de respuesta a posibles cambios en el medio.

Plataforma continental: Margen sumergido del continente que se extiende mar adentro hasta una profundidad aproximada de 200 m.

Población.- Conjunto de individuos de una misma especie, que coexisten entre ellos e interaccionan con el medio ambiente en un mismo territorio.

Productividad primaria. Esta se mide por el crecimiento y la reproducción de algas y otras plantas. Este desarrollo es el resultado de una combinación de recursos disponibles, luz y temperatura, los cuales forman parte de condiciones

locales. La producción primaria es solo la primera de las varias etapas por las que pasa la transformación de los nutrientes y el dióxido de carbono en los elementos constitutivos de células vivas. Este tipo de productividad se mide en gramos de carbono por unidad de área, por unidad de tiempo.

Sensores remotos. Permite adquirir datos o información de la superficie terrestre, desde sensores instalados en plataformas espaciales, existiendo entre la tierra y el sensor una interacción energética, ya sea por reflexión de la luz solar o emisión propia.

Superposición del nicho. Grado del uso compartido de recursos por dos especies. La superposición no implica competencia, pero no existe competencia si no hay superposición.

Tasa de recambio isotópico: Periodo en el que las razones isotópicas de un tejido reflejan la señal o firma isotópica de una dieta en particular. Los tejidos con una tasa de recambio isotópica rápida reflejarán una dieta reciente mientras que aquellos tejidos con una tasa de recambio lenta reflejarán la dieta promedio representativa de un periodo mucho más extenso.

Teutófago. Organismos que se alimentan de cefalópodos.

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

RESUMEN

Este estudio se enfoca al análisis comparativo de variables relacionadas con la plasticidad del nicho trófico del lobo marino (*Zalophus wolfebaeki*) y lobo fino de Galápagos (*Arctocephalus galapagoensis*), especies endémicas de este Archipiélago. Existe gran preocupación sobre el futuro de estos otáridos, debido a su alta vulnerabilidad trófica, por lo que el estudio de la dieta y el modo en como consiguen su alimento aporta información relevante para entender y predecir sus posibilidades de supervivencia a largo plazo. Existen varias técnicas para determinar la ecología trófica en pinnípedos como: análisis de excretas, 2) isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$), y 3) telemetría satelital, mismas que se complementan para determinar con mayor resolución los hábitos alimentarios de estas especies. Los objetivos de este estudio son: A) conocer los hábitos alimentarios de *Z. wolfebaeki* y su variación espacio-temporal, B) establecer si existen diferencias en las estrategias alimentarias de *Z. wolfebaeki* y *A. galapagoensis* en las colonias donde viven en simpatría. El análisis de excretas en *Z. wolfebaeki* (n=330) reflejó cambios espacio-temporales en la composición de su espectro alimentario; acompañado de una diversificación intra-poblacional de la dieta durante las temporadas 2006 y 2009; mientras que su amplitud trófica lo ubicó como depredador especialista (Levin = 0.07). Se observó una conducta diferencial a nivel intra-poblacional en sus viajes de alimentación (n=10), lo cual estuvo acompañado de diferentes patrones de buceo (epipelágico y bentónico). A nivel espacial los valores isotópicos (n=321) mostraron diferencias en cuanto a sus áreas de alimentación ($\delta^{13}\text{C}$: Kruskal-Wallis test, p=0.015); sin embargo

mantuvieron un equilibrio respecto al nivel trófico del que se alimentan ($\delta^{15}\text{N}$: Kruskal-Wallis test, $p=0.152$). Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en ambas especies ($n=91$) definieron diferencias en las zonas de alimentación y el nivel trófico (t-test, $p\leq 0.001$ y $p=0.001$ respectivamente), donde *Z. wollebaeki* mostró una estrategia costera, enfocada a consumir pequeños peces epipelágicos, a diferencia de *A. galapagoensis* que resultó ser un depredador más oceánico con preferencias hacia calamares de tallas pequeñas. Estos resultados coincidieron con la ubicación de los animales en el mar, donde los registros geoposicionados ubicaron a ambas especies en los ambientes anteriormente mencionados. Los resultados de este trabajo mostraron un hallazgo relevante en el escenario de cómo especies que sobreviven en un ecosistema altamente exigente en términos de disponibilidad de recursos, han desarrollado una gran plasticidad en sus hábitos alimentarios para facilitar su subsistencia.

ABSTRACT

This study is focused on the comparative analysis of variables related to the trophic niche plasticity in the Galapagos sea lion (*Zalophus wolfebaeki*) and the Galapagos fur seal (*Arctocephalus galapagoensis*), which are endemic species of this Archipelago. There is a great concern regarding the future of these otariids because of their high trophic vulnerability so that the study not only the diet but also the way these animals obtain their food will be useful to understand and predict their survival possibilities in the long term. There exist several techniques to determine the trophic ecology in pinnipeds as: 1) scats analysis, 2) Stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) and 3) Satellite telemetry; that complement each other to determine foraging habits, with the aim of obtaining higher resolution. The objectives of this study are: A) To know the foraging habits of *Z. wolfebaeki* and its space-time variation, B) To establish if there exist differences in terms of foraging strategies, between *Z. wolfebaeki* and *A. galapagoensis* from rookeries where they coexist. The scat analysis (n=330) in *Z. wolfebaeki* gave as a result space-time changes in the foraging spectrum composition and also an intra-population diversification in diet during the 2006 and 2009 breeding seasons, while its trophic breadth corresponded to a specialist predator (Levin = 0.07). A differential behavior was observed in *Z. wolfebaeki* foraging trips (n=10), a result that was given by different diving behavior patterns (epipelagic and benthic). In spatial terms, isotopic values (n=321) showed differences regarding foraging grounds ($\delta^{13}\text{C}$: Kruskal-Wallis test, p=0.015); however an equilibrium was maintained in relation to the trophic level of their diet ($\delta^{15}\text{N}$: Kruskal-Wallis test, p=0.152). $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ for both species

(n=91) were associated to differences in foraging grounds and trophic level (t-test, $p \leq 0.001$ and $p = 0.001$ respectively), where *Z. wollebaeki* showed a coastal strategy, focused on the consumption of small epipelagic fishes, in contrast to *A. galapagoensis* that turned out to be a more oceanic predator, feeding on small size squids. These results were consistent with the location of animals at sea; geo-positioned registers indicated that these species were found in the environments previously mentioned. The results of this study showed a relevant finding in a scenario where species that manage to survive in a highly demanding ecosystem in terms of availability of resources, have developed a high degree of plasticity in their foraging habits that allows them to facilitate their survival.

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 *Los pinnípedos de las Islas Galápagos.*

En general los otáridos son de origen evolutivo de ambientes templado-frío (Gentry & Kooyman 1987), donde las aguas altamente productivas sostienen la gran demanda energética que requieren sus poblaciones (Costa *et al.* 2006). Sin embargo a pesar de no cumplir con estas características en las Islas Galápagos encontramos 2 especies endémicas de otáridos: el lobo marino de Galápagos *Zalophus wolfebaeki* que se distribuye a lo largo de todas las islas; y el lobo fino de Galápagos *Arctocephalus galapagoensis*, que habita el lado norte y oeste del Archipiélago.

Anteriormente tanto el lobo marino como el lobo fino de las Galápagos eran considerados como subespecies del lobo marino de California *Z. californianus* y el lobo fino austral *A. australis* respectivamente; sin embargo estudios de morfometría craneana y análisis genéticos han aportado evidencias suficientes para clasificar a ambos otáridos como especies únicas y endémicas de las Islas Galápagos (Sivertsen 1953, Reppening *et al.* 1971, King 1983, Wolf *et al.* 2007, Schramm *et al.* 2009).

De tal forma, ambas especies de pinnípedos representan uno de los pocos casos de adaptación a un entorno semi-tropical como el del Archipiélago, donde las altas fluctuaciones de productividad características de la zona y las frecuentes perturbaciones oceanográficas como el evento El Niño Oscilación Sur (ENOS) han provocado un decremento poblacional superior al 50% en los últimos 30 años (Trillmich *et al.* 1991, Heath 2002).

El tamaño poblacional actual del lobo marino es de ~16,000 individuos; mientras que para el lobo fino se estima que existen ~8,000 individuos (Salazar 2005), situación que llama la atención si los comparamos con tamaños poblacionales de especies similares como el lobo marino de California, que alcanza una población de ~110,000 individuos en las costas de México (Lowry & Maravilla-Chávez 2005) y de ~238,000 individuos en las costas de California EUA (Carretta *et al.* 2007). De tal forma que esta desestabilización en cuanto a la tendencia de su tamaño poblacional ha llevado a la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) ha catalogar a los pinnípedos de las Islas Galápagos como especies en peligro de extinción (Aurióles & Trillmich 2008).

Uno de los principales factores que ha beneficiado la presencia de estas especies en el Archipiélago es el marco oceanográfico presente en las Islas Galápagos, el cual genera niveles de productividad no característicos para la región. (Banks 2002, Palacios *et al.* 2006).

Ambas especies poseen una estrategia de reproducción poligínica (relación 1:10 aprox.), por lo que presentan un marcado dimorfismo sexual. Los machos de *Z. wolfebaeki* pesan en promedio 200 kg y miden alrededor de 2 m mientras que las hembras pesan un promedio de 90 kg y tienen una longitud de 1.5 m aproximadamente (Sivertsen 1953, Gentry & Kooyman 1987). Por su parte los machos adultos de *A. galapagoensis* alcanzan 70 kg en promedio y 1.5 m de largo, mientras que las hembras pesan alrededor de 40 kg y llegan a medir hasta 1.2 m (Trillmich 1986 b).

Las hembras de las dos especies paren una cría por año después de una gestación de 11 meses, sin embargo el éxito reproductivo se basa en nacimientos

cada dos años, ya que el juvenil de un año de edad, tiende a ser una competencia muy fuerte para el recién nacido (Trillmich 1986 a, Trillmich & Wolf 2008). A su vez presentan una estrategia de cuidado materno denominada “ciclo de alimentación” (Boness & Bowen 1996), que consiste en un periodo perinatal aproximado de 6.8 ± 2.1 días para *Z. wolfebaeki* y de 7.2 ± 1.2 días para *A. galapagoensis*, seguido por viajes de alimentación de aproximadamente 17.9 ± 10.6 horas, alternados con el amamantamiento de las crías (Trillmich 1986 b).

Mantienen un periodo de lactancia intenso hasta el primer año, que puede extenderse hasta los dos años en ambas especies (Trillmich & Wolf 2008), sin embargo existen casos en los que las madres alimentan a su progenie hasta por tres años continuos (Trillmich & Wolf 2008). Situación que podría deberse al estrés alimentario producto de un hábitat expuesto a drásticos cambios, el cual se ve afectado por diferentes procesos oceanográficos como el evento de El Niño que elevada la mortalidad de estas especies; principalmente en los primeros años de vida (Trillmich *et al.* 1991, Trillmich & Wolf 2008), por lo que es posible esperar una extensión de la inversión materna como mecanismo de respuesta para aumentar las posibilidades de supervivencia (Gentry & Kooyman 1987).

Por lo que entender como varía la dieta y su diversidad en términos espaciales y temporales es un problema que requiere de mayor investigación en este tipo de especies; ya que mediante esta aproximación es posible detectar signos de estrés nutricional que pueden llegar a provocar decrementos poblacionales considerables (Merrick *et al.* 1997).

1.2 Técnicas para definir los hábitos alimentarios en pinnípedos

El estudio de los hábitos alimentarios especialmente en otáridos, se ha basado en el análisis de contenidos estomacales y fecales. Ambas técnicas se enfocan en la recuperación e identificación de estructuras duras como los otolitos de peces y mandíbulas de cefalópodos, que sufren un deterioro moderado durante el proceso digestivo (Antonelis & Fiscus 1980, Auriolles *et al.* 1984).

Entre estas técnicas el análisis de excretas es un método de gran utilidad para el estudio de la dieta, debido a que se puede coleccionar una gran cantidad de muestras de manera rápida y sin dañar a los organismos, además de que la morfología distintiva de dichas estructuras permite identificar al más bajo taxón posible a las diferentes presas consumidas. Si bien esta metodología es útil para describir la identidad de las presas, no siempre es adecuada cuando se intenta dar importancia relativa a cada grupo de presas dentro de la dieta: ya que estas estructuras sufren un deterioro diferencial durante el proceso de digestión, el cual está asociado al tamaño y forma de los otolitos (Maldonado 1997, García-Rodríguez & Auriolles-Gamboa 2004); de forma que especies con estructuras delicadas (como sardinas o anchovetas) tienden a ser digeridas más fácilmente y por ende ser subestimadas en su importancia (Maldonado 1997, Salazar 2005).

El uso de isótopos estables de carbono y nitrógeno ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$), se ha convertido en una herramienta importante para estudiar los hábitos alimentarios. Esta aproximación permite inferir sobre el tipo de hábitat utilizado por un consumidor (usando $\delta^{13}\text{C}$) (DeNiro & Epstein 1978), y el nivel y amplitud trófica de una especie (usando $\delta^{15}\text{N}$) (Post 2002, Bearhop *et al.* 2004).

La variación en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en un organismo de origen acuático es producto del tipo de hábitat que utilizan sus presas: marino/agua dulce, costero/oceánico, pelágico/bentónico (France 1995, Hobson *et al.* 1996). Estas diferencias están determinadas por factores físico, químicos y biológicos, que influyen en la composición isotópica y la concentración de CO_2 disuelto en los consumidores primarios (Rau *et al.* 1992, Goericke & Fry 1994), lo cual está relacionado con la composición taxonómica y la tasa de crecimiento del fitoplancton (Fry & Wainright 1991, Pancost *et al.* 1997), ya que existe un fraccionamiento isotópico producto de la pérdida preferencial de CO_2 en la respiración de los productores primarios (Hobson 1990, Hobson *et al.* 1994, France 1995). Otro factor que influye en el fraccionamiento isotópico de $\delta^{13}\text{C}$ es la influencia de carbono derivada por las algas macrófitas bentónicas en ecosistemas costeros, las cuales están enriquecidas en ^{13}C en comparación con el fitoplancton presente en ecosistemas oceánicos (France 1995).

Mientras que en el caso de los valores de $\delta^{15}\text{N}$, existe una bio-acumulación en el contenido de ^{15}N entre un consumidor y su presa (DeNiro & Epstein 1981), provocando un enriquecimiento isotópico promedio de 3 a 5‰ entre los niveles tróficos. Efecto similar se produce en el $\delta^{13}\text{C}$, sin embargo el enriquecimiento promedio varía de 0.5 a 1‰ entre los niveles tróficos (Hobson *et al.* 1996).

Los patrones de alimentación en los vertebrados marinos pueden ser clasificados por el hábitat de forrajeo de cada especie, los cuales pueden ser epipelágico y mesopelágico cuando utilizan la columna de agua entre 0-200 y 200-1000 m, respectivamente; y una estrategia de alimentación bentónica cuando se alimenta cerca del fondo en zonas asociadas a la plataforma continental (Tremblay

& Cherel 2000, Costa & Gales 2003, Villegas-Amtmman *et al.* 2008). De tal forma que con base en la telemetría satelital se han identificado diversas estrategias alimentarias en especies de mamíferos marinos (LeBoeuf *et al.* 1986, Boyd & Croxall 1992, Thompson *et al.* 1998, Costa & Gales 2003).

En los últimos años se ha utilizado información procedente de microprocesadores electrónicos, radio-transmisores, transmisores acústicos y transmisores satelitales, para completar las técnicas anteriormente mencionadas. Este método genera información referente a las características de desplazamiento en el mar y patrones de buceo de depredadores marinos; tomando en cuenta variables importantes como: frecuencia, profundidad, duración, temperatura del agua y ubicación aproximada (DeLong *et al.* 1992). Permitiendo de esta manera tener una visión más amplia respecto a la conducta alimentaria de estas especies.

En este trabajo se consideró apropiado utilizar varias técnicas de análisis enfocadas a la ecología trófica: análisis de excretas, isótopos estables de carbono y nitrógeno, telemetría satelital y sensores remotos; con la finalidad de determinar los hábitos alimentarios de las especies de pinnípedos que se distribuyen a lo largo del Archipiélago. De tal forma que los resultados que se obtengan en este trabajo permitan entender variaciones en el comportamiento trófico de ambas especies y definir un posible cambio en sus estrategias alimentarias, producto de: características morfológicas, fisiológicas y las condiciones oceanográficas de los ambientes que explotan.

2. ANTECEDENTES

Estudios de alimentación basados en la identificación de estructuras duras (otolitos y mandíbulas de cefalópodos) mencionan que el lobo marino de Galápagos se alimenta casi en su totalidad de peces, enfocándose principalmente en especies pelágicas que tienden a formar grandes cardúmenes cerca y lejos de la costa como la sardina (*Sardinops sagax*), anchoveta (*Anchoa spp.*) y el ojón (*Selar crumenophthalmus*) (Dellinger & Trillmich 1999, Salazar 2005, Páez-Rosas 2008). A su vez la mayoría de estos autores sugieren que el lobo marino de Galápagos presenta una estrategia alimentaria de tipo oportunista-generalista, ya que cambia su dieta de acuerdo a la disponibilidad o abundancia de las presas en determinado tiempo (Dellinger & Trillmich 1999, Salazar & Bustamante 2003, Salazar 2005).

Sin embargo las últimas investigaciones han demostrado que esta especie enfoca su esfuerzo de alimentación en obtener la mayor parte de su energía a partir de pocas presas que consume en mayor abundancia; razón por la cual su estrategia alimentaria es considerada de tipo especialista (Páez-Rosas 2008, Páez-Rosas & Auriolles-Gamboa 2010). Sin embargo esta condición esta acompañada de una flexibilidad estacional, por lo que se podría catalogarlos como “especialista plástico” (Lowry *et al.* 1991); ya que se especializan en grupos determinados de presas, que alternan su frecuencia y/o abundancia en cada temporada.

El caso del lobo fino de Galápagos se ha definido como una especie con una dieta diversa, sin embargo dado que sus hábitos alimentarios son principalmente nocturnos, este depredador tiende a consumir principalmente

especies que realizan migraciones verticales nocturnas como los peces de las familias Myctophidae y Bathylagidae, a los que se suman varias especies de calamares que generalmente se encuentran asociadas a estos cardúmenes (Clarke & Trillmich 1980, Dellinger & Trillmich 1999).

Mediante la técnica de isótopos estables se ha logrado identificar al menos dos grupos isotópicos en el Archipiélago de Galápagos, situación que sugiere la presencia de diversas estrategias de alimentación en *Z. wollebaeki*. El primer grupo con una alimentación de tipo bentónico representado por individuos juveniles de la zona centro del Archipiélago y un segundo grupo con alimentación pelágica representado por individuos juveniles de la zona oeste (Wolf *et al.* 2008).

Posteriormente en un estudio realizado por Aurióles *et al.* (2009) se observó diferencias isotópicas entre las colonias de lobo marino presentes en las islas de las zonas sur y centro, las cuales fueron asociadas a un posible consumo diferencial de presas entre regiones (Abend & Smith 1997), o a la explotación de diferentes zonas de alimentación, ya que estos autores contaban con información de la dieta de los individuos de estas zonas.

Con base en el análisis de excretas e isótopos estables se logró identificar la presencia de dietas significativamente distintas entre distintas poblaciones y dentro de una misma población en el caso del lobo marino de Galápagos (Páez-Rosas 2008, Páez-Rosas & Aurióles-Gamboa 2010); hallazgo que tiene implicaciones importantes al explicar como poblaciones expuestas a una potencial competencia intra-específica, generan una respuesta de tipo conductual dirigida a la repartición de los recursos alimentarios con la finalidad de facilitar su subsistencia en un ambiente altamente demandante. Este tipo de adaptaciones

generalmente se presentan en especies expuestas un alto estrés alimentario, cuyas poblaciones están obligadas a desarrollar diferentes estrategias de alimentación para facilitar su subsistencia (Bolnick *et al.* 2003, Estes *et al.* 2003).

Existen pocos estudios enfocados al comportamiento de buceo y los patrones de desplazamiento del lobo marino de Galápagos, sin embargo se ha observado que las poblaciones presentes en la región central realizan viajes de alimentación de 41.8 ± 20.3 km en promedio, con buceos de alrededor de 91 ± 35.2 m (Villegas-Amtmann *et al.* 2008), mientras que las hembras que habitan el lado oeste tienen viajes de alimentación mas cortos (24 km aprox.) y bucean a una profundidad un promedio de 45 m (Kooyman & Trillmich 1986 a).

Con esta técnica se ha logrado también demostrar que los lobos marinos presentes en las colonias de la región central del Archipiélago tienen la capacidad de desarrollar diferentes estrategias de alimentación (Villegas-Amtmann *et al.* 2008). Estos autores colocaron marcas satelitales a nueve hembras de la colonia Caamaño ubicada cerca de la Isla Santa Cruz, obteniendo como resultado diferentes estrategias de alimentación (epipelágica, mesopelágica y béntica), las cuales sugieren la presencia de al menos tres dietas diferentes en individuos de una misma población.

No se conoce mucho respecto al comportamiento de buceo y desplazamiento del lobo fino de Galápagos; sin embargo existen referencias que mencionan que las hembras que habitan el lado oeste del archipiélago, realizan sus viajes de alimentación principalmente en las noches, viajando hasta 19 km en promedio, con buceos de alrededor de 26 ± 14.3 m (Kooyman & Trillmich 1986 b, Horning & Trillmich 1999).

3. JUSTIFICACIÓN

El estudio de la dinámica de ecosistemas es un tema complejo que requiere grandes inversiones de tiempo y recursos, pero es posible desarrollar algunas aproximaciones que permiten detectar diversos aspectos de su funcionamiento, enfocados generalmente al flujo de energía en el sistema y su estado de salud en periodos de tiempo cortos mediante el monitoreo de algunas variables biológicas y ecológicas (Fariña *et al.* 2003, Alava 2009).

Algunas especies de mamíferos marinos se convierten en excelentes indicadores o centinelas del ecosistema, debido a su abundancia, su papel ecológico y su fácil observación (Reddy *et al.* 2001, Bossart 2006). Entre estas se encuentran varias especies de pinnípedos como el lobo marino de Galápagos, especie que ha sido reconocida como un excelente bioindicador de los cambios de productividad y funcionamiento del ecosistema marino de las Islas Galápagos (Fariña *et al.* 2003, Páez-Rosas 2008, Alava *et al.* 2011).

En general los lobos marinos son especies gregarias, de talla corporal considerable y adaptados a ecosistemas costeros; atributos que los ubican como piezas importantes dentro de la dinámica del ecosistema, ya que en ellos termina el flujo de energía antes de retornar al detritus (LeBoeuf *et al.* 2002). Se ha comprobado que estas especies tienen la capacidad de responder rápida y claramente a perturbaciones ambientales y calentamientos de corta duración como el ENOS, evidenciando cambios notables en el uso de sus áreas de alimentación (Caddy & Garibaldi 2000, Salazar 2005; Weise *et al.* 2006).

Por esta razón estudiar los patrones alimentarios de los pinnípedos de las Islas Galápagos ayudará a comprender los efectos ecológicos que se producirán

durante largos períodos de calentamiento, tales como los previstos por el cambio climático en una región ecológicamente importante y altamente vulnerable como este Archipiélago.

El decremento poblacional de algunas especies de lobos marinos se ha relacionado con la disminución en abundancia de presas preferenciales, como sardinas y anchovetas (Soto *et al.* 2004, Trites *et al.* 2007). Generalmente los lobos marinos se alimentan de presas con alto contenido calórico que tienden a formar grandes cardúmenes, de tal forma que reducen su esfuerzo de alimentación y acumular más energía por cada gramo ingerido.

El desarrollo y valor adaptativo de hábitos alimentarios diferenciados dentro de una misma población, es una hipótesis que cobra relevancia al momento de explicar el modo en que ciertas especies de un nivel trófico elevado, se adaptan a los cambios de su entorno. Estas adaptaciones están en función del éxito reproductivo que a su vez depende directamente de la eficiente obtención del alimento, ya que cada presa consumida al tener su propio costo y beneficio, contribuye y se suma a un balance global en la diversidad de la dieta.

Se espera entonces que a mayor diversidad de presas con alto valor energético, el consumidor presente una mejor adaptación a los cambios del ambiente. En un caso extremo de mínima adaptabilidad a estos cambios, es posible esperar el colapso numérico de una especie hasta su extinción (Bolnick, *et al.*, 2003). De tal forma que esta adaptabilidad debiera ser muy alta en pinnípedos como los de las Islas Galápagos que deben encontrar alimento suficiente en una región poco favorable para este tipo de especies (Costa *et al.* 2006).

4. HIPÓTESIS

Dadas las diferencias ecológicas y fisiológicas (hábitos alimentarios, grado de dispersión, capacidad de buceo, etc.) presentes en el lobo marino de Galápagos (Clarke & Trillmich 1980, Kooyman & Trillmich 1986 a y b, Dellinger & Trillmich 1999, Trillmich & Wolf 2008, Wolf *et al.* 2008, Villegas-Amtmann *et al.* 2008), se espera encontrar variaciones inter-poblacionales e intra-poblacionales en su dieta, que se reflejen en una diversificación alimenticia (Bolnick *et al.* 2003, Estes *et al.* 2003, Jeager *et al.* 2009).

El uso de diferentes ecosistemas por estas especies dentro del archipiélago, se verá reflejado en sus firmas isotópicas a lo largo del tiempo, debido a que las concentraciones isotópicas en la base de trama trófica presentan variaciones temporales que están en función de ciertas propiedades físicas y oceanográficas (Fry & Wainright 1991, Goericke & Fry 1994, Pancost *et al.* 1997). Otros factores ambientales como la estacionalidad que afecta la disponibilidad de los recursos, tendrá un efecto significativo en los hábitos alimentarios y señal isotópica presente en estas especies (Hobson *et al.* 1996, Bearhop *et al.* 2004, Newsome *et al.* 2007).

5. OBJETIVO GENERAL

Conocer los patrones alimentarios regionales y la variación inter-anual de las colonias de pinnípedos de las Islas Galápagos, con base en una aproximación múltiple de técnicas: análisis de excretas, isótopos estables y telemetría satelital.

5.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

CAPITULO 1

- Determinar diferencias a nivel de estructura, amplitud y nivel tróficos en las colonias de lobo marino de Galápagos de la Isla San Cristóbal a lo largo del tiempo.
- Definir las estrategias de alimentación utilizadas por las hembras de lobo marino de Galápagos de la Isla San Cristóbal con base en el análisis de la dieta y la telemetría satelital.

CAPITULO 2

- Definir la posible existencia de un patrón geográfico en los hábitos alimentarios de los pinnípedos de las Islas Galápagos, con base en el análisis de excretas e isótopos estables.
- Analizar la relación entre la variación regional y temporal de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ y la productividad entre las islas estudiadas.

CAPITULO 3

- Estudiar las diferencias en las estrategias alimentarias del lobo marino y el lobo fino de Galápagos, en las colonias donde coexisten.

6. ÁREA DE ESTUDIO

Las Islas Galápagos se encuentran ubicadas en el Océano Pacífico Oriental aproximadamente a 950 km del Ecuador continental ($1^{\circ}40'$ N, $1^{\circ}30'$ S y los $89^{\circ}20'$ a $91^{\circ}70'$ O) (Fig. 1). Este complejo insular está conformado por 13 islas grandes, 6

islas pequeñas y más de 40 islotes, sumando un área terrestre de aproximadamente 8,000 km²; de los cuales más del 97% es considerado como área natural protegida. Consta de una reserva marina (Reserva Marina de Galápagos) que comprende toda el área marina dentro de una franja de 40 millas náuticas medidas a partir de una “Línea Base” que rodea el archipiélago y sus aguas interiores, lo que genera una superficie protegida de aproximadamente 138,000 km².

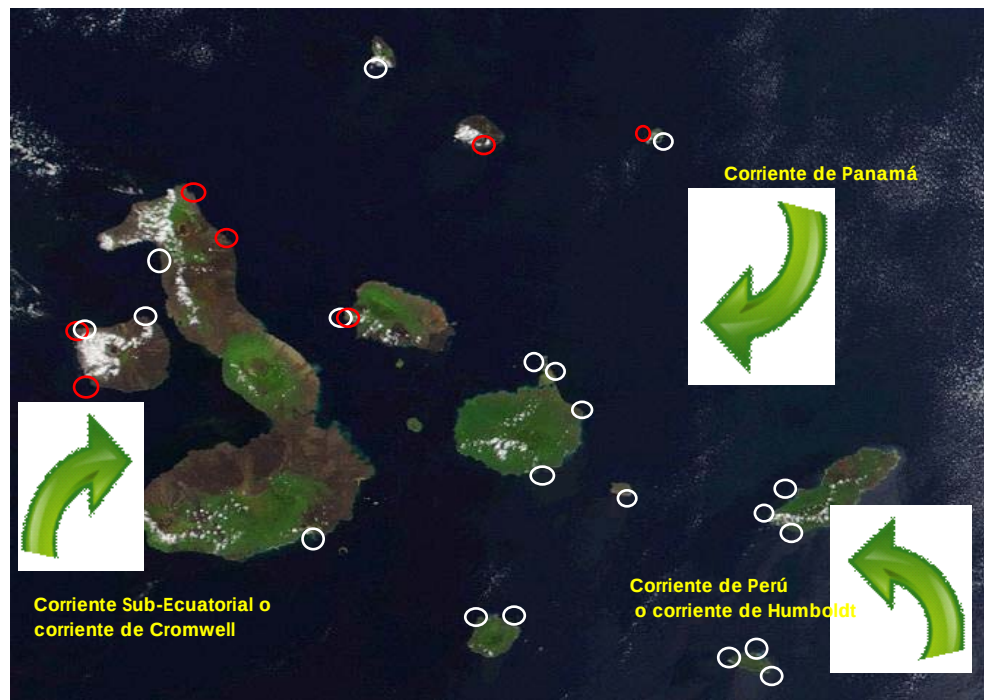


Figura 1. Mapa de las Islas Galápagos, con sus principales corrientes oceánicas, círculos blancos colonias de *Z. wolfebaeki*, círculos rojos colonias de *A. galapagoensis*.

Presenta un clima seco con características subtropicales influenciado por las diferentes corrientes marinas que circundan la zona durante todo el año, generando una marcada estacionalidad en todo el Archipiélago. Presenta una

estación fría-seca (junio-octubre) en la que la temperatura oscila entre los 18 y 24°C, situación que esta influenciada en gran parte por la presencia de la corriente oceanográfica de Humboldt (Wyrski 1974); y una estación cálida-húmeda (diciembre-abril) caracterizada por temperaturas elevadas que generalmente sobrepasan los 35°C, la cual se ve beneficiada principalmente por la convergencia intertropical de los vientos alisios del sureste y noreste (Banks 2002).

El marco oceanográfico del Archipiélago es único a nivel global y es considerado en gran medida responsable de la colonización esporádica de las Islas que condujo a la evolución y presencia de las especies divergentes que encontramos actualmente en este ecosistema (Okey *et al.* 2004, Ryan *et al.* 2006, Nims *et al.* 2008). En esta región convergen cuatro corrientes oceanográficas predominantes (Corriente de Panamá, Corriente Sur-Ecuatorial, Corriente de Humboldt y Corriente de Cromwell) (Fig. 1) que muestran una marcada estacionalidad en cuanto a su intensidad y dirección (Chávez & Bruzca 1991, Banks 2002).

La corriente que más nutrientes trae a la región es la corriente submarina ecuatorial (Corriente de Cromwell) que fluye hacia el este del Archipiélago, produciendo zonas de proliferación continuo en las costas occidentales de la mayoría de islas durante todo el año (Feldman 1985, Palacios 2002, Palacios *et al.* 2006). Los puntos de mayor productividad primaria en el Archipiélago están localizados principalmente en el lado oeste, en donde ocurre una producción elevada, esporádica e intensa (10–30 mg Chl-a m⁻³), producto del denominado “*Efecto isla*”, el cual genera importantes surgencias hacia la superficie; contribuyendo a la proliferación de fitoplancton y zooplancton.

Esta condición oceanográfica se produce por el choque de las corrientes marinas contra las paredes submarinas de las islas, generando de esta forma un hábitat altamente productivo (Palacios 2002). La productividad anual promedio refleja valores altos en las islas del oeste (Isabela y Fernandina) y una productividad promedio en el resto del archipiélago; sin embargo se debe destacar que existen zonas cercanas a las islas del sureste del archipiélago (San Cristóbal, Santa Fe y Santa cruz) donde se presenta una producción más alta de la esperada (Banks 2002).

7. METODOLOGÍA GENERAL

En el presente trabajo se caracterizó la ecología alimentaria de los pinnípedos presentes en las Islas Galápagos, utilizando un enfoque de análisis múltiple: análisis de excretas, isótopos estables, telemetría satelital y variables oceanográficas. Como caso de estudio se utilizó a las hembras adultas, ya que son la categoría predominante de edad y sexo en las colonias reproductivas de ambas especies durante todo el año (Trillmich 1986 a, b).

Las hembras adultas de la familia Otariidae presentan una fuerte filopatría, la cual está asociada a sus largos períodos de lactancia (~1 año), por lo que su alimentación está restringida a un área circundante al sitio de reproducción (radio promedio de 30 km) durante la mayor parte del año (Porrás-Peters *et al.* 2008, Hernández-Camacho *et al.* 2008).

Las muestras fueron recolectadas durante diferentes expediciones científicas realizadas en el Archipiélago en las cuales intervinieron personal del Parque Nacional Galápagos, Fundación Charles Darwin y el Laboratorio de

Ecología de Pinnípedos “Burney J. Le Boeuf” del CICIMAR entre los años 2002-2009; donde se visitaron las principales colonias reproductivas (>200 individuos) de ambas especies (Fig. 1).

7.1 Análisis de excretas

Se recolectaron muestras solo para el lobo marino de Galápagos, las muestras fueron recolectadas en áreas dominadas por hembras adultas, con la finalidad de disminuir el sesgo al momento de analizar la información. Se recolectó un total de 330 excretas en colonias específicas representantes de las diversas regiones del Archipiélago, entre los años 2006 y 2009 (Tabla I). Las muestras fueron guardadas en bolsas plásticas con cierre hermético etiquetadas con fecha y zona de recolecta; luego se colocaron en frascos de plástico cerrados con agua y detergente por un periodo de 12-36 horas (dependiendo de la dureza de la muestra) con el fin de eliminar el mal olor, evitar la proliferación de microorganismos infecciosos y facilitar el proceso de tamizado.

Tabla I. Relación del número de muestras de excretas de *Z. wolfebaeki* recolectadas en las diferentes colonias del Archipiélago de Galápagos durante los años 2006 y 2009.

Zona	Isla	Colonia	Marzo (2006)	Marzo (2009)	TOTAL
Este	San Cristóbal	Malecón	30	30	60
		Lobería	30	30	60
		Isla Lobos	30	30	60
Sur	Floreana	Post Office		50	50
Centro	Santa Cruz	Caamaño		50	50
Oeste	Fernandina	Cabo Douglas		50	50
TOTAL			90	240	330

Una vez completa esta fase se pasaron las muestras a través de un juego de tamices para sedimentología de diferente luz de malla (2.0, 1.19 y 0.71mm), para posteriormente separar las estructuras identificables de sus presas. Los otolitos y mandíbulas de cefalópodos recuperados se colocaron en viales con clave de recolecta. La identificación de estas estructuras se realizó en el Laboratorio de Ecología de Pinnípedos “Burney J. Le Boeuf” del CICIMAR con la ayuda de un estereoscopio, basándonos en literatura especializada (García-Godos 2001, Díaz-Murillo 2007, Salazar-Aldáz 2008, Páez-Rosas 2008).

7.1.1 Análisis de datos

Bajo la premisa de que cada excreta representa a un individuo y por lo tanto a una parte de la población, se evaluó el tamaño óptimo de muestras para describir el espectro de especies presas que conforman los hábitos alimentarios de cada población. Para esto se empleó el procedimiento sugerido por Ferry *et al.* (1997) y aplicado para la especie por Páez-Rosas & Aurióles-Gamboa (2010) que consiste en calcular el promedio acumulado y la desviación estándar de un grupo de curvas de diversidad de presas obtenidas mediante el Índice de Shannon-Wiener “H” (Krebs 1999). Estas curvas son generadas utilizando una rutina en el programa MATLAB creada por F. Turren & V. Cruz-Escalona¹, la cual realiza 500 permutaciones al azar usando los datos originales, manteniendo un margen de error de 0.05, que se deriva del coeficiente de variación de los datos y se mide cuando el promedio acumulado alcanza la asíntota, lo que permite determinar el tamaño de muestra adecuado para caracterizar la dieta de cada población.

¹ Dr. Victor Cruz-Escalona. Profesor Investigador CICIMAR-IPN, México

7.1.2 Índice de importancia de presa.- Este índice representa la importancia de un taxón presa (*i*) en la probabilidad de hallarlo en un conjunto de excretas, ya que considera cada excreta como independiente y se basa en la sumatoria de la importancia que cada presa presenta en la excreta, se calcula mediante el índice (IIMPi) propuesto por García-Rodríguez & De la Cruz-Agüero (2011).

$$IIMPi = \frac{1}{U} \sum_{j=1}^U \frac{x_{ij}}{X_j}$$

Donde:

x_{ij} número de observaciones del taxón (*i*) en el excreta (*j*)

X_j número de estructuras totales identificables en el excreta (*j*)

u número de apariciones o excretas en donde el taxón (*i*) se encontró

U número de excretas sobre los cuales se contabilizaron las apariciones

7.1.3 Amplitud trófica.- Esta propiedad ecológica determina el grado de especialización de la dieta calificando dos condiciones; especialista o generalista, y uno de sus posibles estimadores es el Índice de Levin (Krebs 1999).

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

Donde:

P_{ij} es la proporción de la presa (*j*) en la dieta del depredador (*i*)

n es el número de presas en la dieta

Los valores de B_i varían de cero a uno; cuando los valores son menores de 0.6, el depredador se considera especialista mientras que valores cercanos a uno (>0.6) indican una dieta generalista (Krebs 1999).

7.1.4 Nivel trófico.- Define un ordenamiento jerárquico de las relaciones alimenticias dentro de un ecosistema, donde los hábitos alimentarios determinan la posición de las especies dentro de las redes tróficas y por lo tanto definen su rol ecológico en el medio. Para determinar el nivel trófico a partir de tipo de presas encontradas en las muestras fecales se utilizará la ecuación propuesta por Christensen y Pauly (1992).

$$TL = 1 + \left(\sum_{j=1}^n DC_{ij} \right) (TL_j)$$

Donde:

DC_{ij} es la proporción de presas (j) en la dieta del depredador (i)

TL_j es el nivel trófico de las presas (j)

n es el número de grupos en el sistema

De acuerdo con estos autores, el detritus y los productores primarios presentan un nivel trófico igual a la unidad y a partir de ahí, el nivel trófico (TL) del depredador o grupo (i) se define como uno, más la suma de los niveles tróficos de las presas, multiplicado por la proporción de la presa en la dieta del depredador. El valor del nivel trófico (TL) de los peces se consultó en Fishbase (Froese & Pauly 2003).

7.1.5 Superposición trófica.- Define el uso compartido de recursos alimentarios por dos o más especies (Horn 1966); en este caso por los individuos de las diferentes colonias. Para establecer la existencia de superposición trófica entre loberías se utilizará el índice de Morisita-Horn, propuesto por Krebs (1999).

$$C\lambda = 2 \sum_{i=1}^n P_{ij} P_{ik} / \sum_{i=1}^n P_{ij}^2 + \sum_{i=1}^n P_{ik}^2$$

Donde:

P_{ij} es la proporción de la presa i que es utilizado por el depredador (j)

P_{ik} es la proporción de la presa i que es utilizado por el depredador (k)

n es el número total de presas.

Los valores de $C\lambda$ pueden variar de cero cuando las dietas son completamente distintas a uno cuando las dietas son idénticas (Horn 1966, Smith & Zaret 1982). De acuerdo a la escala propuesta por Langton (1982), se considera que no hay superposición, cuando los valores van de 0 a 0.29; de 0.30 a 0.65 hay una superposición baja y si el valor excede a 0.66 una superposición biológicamente significativa o alta.

7.1.6 Análisis estadístico

Se realizaron ensayos de clasificación o agrupación y ordenación (análisis de componentes principales, ACP) para observar la presencia de dietas diferentes dentro de cada colonia. Estos análisis se realizaron con base en la composición de la dieta, a través del índice de importancia de presa (IIMPi) calculado para cada una de las presas presentes en cada sitio. El uso de estos análisis, permite una aplicación directa sobre un conjunto de variables a las que se considera en bloque, sin necesidad de comprobar la normalidad de su distribución. Para los análisis de clasificación y ordenación de datos se utilizaron los paquetes de software: Statistica 7, CAP (Community Analysis Package).

7.2 Isótopos estables

Para esta fase del trabajo se midieron las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ presentes en muestras de pelo de crías de 2-3 meses de edad en ambas especies, como un monitor indirecto de los hábitos alimentarios de las hembras adultas en cada colonia; ya que se ha demostrado que estas presentan un ligero enriquecimiento con respecto a las firmas isotópicas de sus madres. Dado que las crías se alimentan solo de leche de sus madres, se espera que presenten una señal isotópica superior a la de sus madres (Fogel *et al.* 1989).

En el caso de los otáridos del género *Zalophus* se conoce que la tasa de fraccionamiento entre las crías y sus madres es de $\sim 0.9\text{‰}$ en el caso del $\delta^{13}\text{C}$ y $\sim 1.73\text{‰}$ en el caso de $\delta^{15}\text{N}$ (Porrás-Peters *et al.* 2008, Elorriaga-Verplancken 2009). El pelo de las crías del género *Zalophus* se forma durante el último mes de gestación y posteriormente muda entre el tercer y cuarto mes después de su nacimiento, por lo que este tejido integra información de los últimos tres meses de la alimentación de los individuos (Bauer *et al.* 1964).

Se recolectaron 321 muestras de pelo de crías de lobo marino y 48 de crías de lobo fino, (Tabla II y III). Con la finalidad de disminuir la variabilidad se seleccionaron crías de edades similares, tomando como criterio la longitud estándar de los individuos (medida que va desde la nariz hasta la punta de la cola), el intervalo de tallas de los especímenes seleccionados oscilo de los 70 a los 80 cm. Cada muestra se obtuvo a partir de un área aproximada de 5 x 5 cm ubicada en la región dorsal de las crías utilizando tijeras esterilizadas. Las

muestras fueron colocadas en bolsas de papel debidamente etiquetadas con fecha, sitio de colecta, nombre de la colonia, talla, peso y el sexo del animal.

Tabla II. Relación del número de muestras de pelo de crías de *Z. wolfebaeki* recolectadas en las diferentes colonias del Archipiélago de Galápagos durante los años 2002 y 2009.

Zona	Isla	Colonia	2002	2003	2004	2006	2008	2009	TOTAL
Este	San Cristóbal	Isla lobos	20	10		60	10		100
		Malecon	14	10		60			84
		Lobería	11			22			33
Sur	Floreana	Post Oficce		10			7		17
	Española	Gardner		10					10
		Punta Suarez			10				
Centro	Santa Cruz	Caamaño	11						11
		Plazas	11	10					21
Oeste	Isabela	Lobería					7		7
	Fernandina	Cabo Douglas						10	10
		Cabo Hammond	5	10	10		8		10
		Punta Espinoza		8					8
TOTAL			72	78	10	142	32	10	321

Tabla III. Relación del número de muestras de pelo de crías *A. galapagoensis* colectadas en las diferentes colonias del Archipiélago de Galápagos durante los años 2003 y 2009.

Zona	Isla	Colonia	2003	2004	2005	2008	2009	TOTAL
Oeste	Ferrnandina	Cabo Douglas					10	10
		Cabo Hammond	10	10	10	8		38
TOTAL			10	10	10	8	10	48

7.2.1 Procesamiento de muestras

Las muestras de pelo se procesaron en el Laboratorio de Química Marina del CICIMAR, siguiendo el protocolo de Extracción Asistida por Microondas (MAE) mediante el cual se extrajeron los lípidos en 25 ml de una solución cloroformo/metanol (1:1) en vasos de extracción y un microondas MARS-5 x CEM. Este proceso se aplica debido a que los lípidos tienen carbonos enriquecidos en

^{12}C , por lo que cantidades elevadas de lípidos influyen de manera negativa en la señal isotópica del ^{13}C (Tieszen, *et al.*, 1983).

Posteriormente, se homogenizó la muestra con ayuda de un mortero de ágata hasta obtener un polvo muy fino. Se pesó ~ 1 mg de muestra con ayuda de una micro-balanza analítica con precisión de 0.001 mg y se colocó en una micro-cápsula de estaño de 8 x 5 mm, para posteriormente enviarlas a los Laboratorios de Isótopos Estables de la Universidad de California en Davis, EUA y la Universidad de Drive en Columbia, Canadá.

7.2.2 Análisis de muestras

Las razones de isótopos estables de N y C fueron medidas por flujo continuo en un espectrómetro de masas de razones isotópicas (20-20 PDZ Europa). La proporción de isótopos estables de un elemento se representa a través de la notación delta (δ), con relación a un estándar, según la ecuación propuesta por DeNiro & Epstein (1981):

$$\delta^{15}\text{N} \text{ o } \delta^{13}\text{C} = 1000((\text{R muestra} / \text{R estándar}) - 1)$$

Donde R muestra y el R estándar son los cocientes molares de los isótopos pesados sobre los livianos presentes en la muestra y el estándar respectivamente. Las unidades de medida se expresan en partes por mil (‰), los estándares internacionalmente reconocidos para estos elementos son la Pee Dee Belemnite PDB para carbono cuyo valor es de 0.011 ‰ y el nitrógeno atmosférico N^2 para nitrógeno con valor de 0.004 ‰.

Los resultados se calibraron con estándares internacionales a través de mediciones repetidas de un estándar de acetanilida, el cual generó una desviación estándar (precisión) dentro de corridas de análisis de $<0.2\text{‰}$ para ambos isótopos.

7.2.3 Análisis de datos

Para probar diferencias significativas entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en pelo de crías de diferentes colonias, se utilizó análisis de variancia paramétrico y no paramétrico (ANOVA y Kruskal-Wallis); mientras que para comparar grupos se utilizó la prueba estadística de t-student. El análisis de los datos se reporta en términos de p indicando el nivel de significancia observado. Posteriormente en el caso de los análisis de varianza se realizó pruebas posteriores de Tukey o Fisher con el fin de determinar cuales eran las variables con mayores diferencias entre sí.

7.2.4 Índices ecológicos

La amplitud trófica se estimó con base en los criterios propuestos por Bearhop *et al.* (2004) y Newsome *et al.* (2007), donde la varianza de $\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$ es proporcional a la amplitud del nicho trófico de una especie. La presencia de un valor bajo en la varianza indica que una población es de tipo especialista, mientras que si los valores son altos refleja una estrategia de tipo generalista (Bearhop *et al.* 2004, Newsome *et al.* 2007). El límite para diferenciar los valores de varianza bajos de los valores altos es $\sim 1\text{‰}$; valor elevado en relación al error del análisis y que pueden ser confiable para interpretarse en términos de significados biológicos (Jaeger *et al.* 2009).

Ha sido ampliamente demostrado la utilidad del $\delta^{15}\text{N}$ para calcular el nivel trófico en varias especies de depredadores marinos (Hobson *et al.* 1997, Lesage *et al.* 2001, Pinnegar *et al.* 2002, Cherel *et al.* 2007), ya que permite inferir sobre la cantidad de energía transferida entre los productores primarios y los niveles tróficos superiores (Minagawa & Wada 1984, Vander-Zander & Rasmussen 1999, Post 2002). De manera que para determinar posibles diferencias en la posición trófica entre colonias, utilizamos el algoritmo propuesto por Post (2002), que asume que el valor del $\delta^{15}\text{N}$ presente en el consumidor y demás componentes de la trama trófica provee información sobre el nivel trófico de una especie.

$$PT = \lambda + \frac{(\delta^{15}N_{\text{depredador}} - \delta^{15}N_{\text{base}})}{\Delta_n}$$

Donde:

$\delta^{15}N_{\text{depredador}}$: Promedio de la señal de $\delta^{15}\text{N}$ del depredador

$\delta^{15}N_{\text{base}}$: Valor de $\delta^{15}\text{N}$ de un consumidor secundario

λ : Posición trófica del organismo utilizado como consumidor secundario

Δ_n : Valor de fraccionamiento promedio de $\delta^{15}\text{N}$ entre los niveles tróficos

7.3 Telemetría satelital

Se instrumentó a hembras lactantes de lobo marino de Galápagos en la Isla San Cristóbal con la finalidad de observar su comportamiento de alimentación. Estos animales fueron capturados con redes de aro, para luego anestesiarnos con ayuda de gas isoflurano (0.5 a 2.5%). Durante este proceso se les suministró oxígeno con ayuda de un vaporizador y un tubo endotraqueal (Gales & Mattlin 1997).

Una vez anestesiados los animales fueron equipados con marcas de rastreo satelital (MK 10 GPS, Wild Computers), las cuales son idóneas para determinar el comportamiento de alimentación de animales en vida silvestre, ya que brindan información referente a los registros de tiempo y profundidad de cada evento de buceo, así como de la posición geográfica donde se realizaron estos buceos. Adicionalmente fueron colocados radiotransmisores de alta frecuencia (KiwiSat 101 Sirtrack, Havelock North, New Zealand), con la finalidad de rastrear los animales en tierra y facilitar su recaptura.

Estos equipos fueron montados sobre una base de neopreno y una malla plástica, y luego pegados al dorso de las hembras a la altura de los hombros con un pegamento de secado rápido (Epoxi). Las hembras fueron rastreadas por satélite a través del sistema ARGOS durante aproximadamente 15 días. Pasado ese tiempo las hembras fueron recapturadas únicamente para retirar los equipos. Cabe mencionar que los restos de mallas y adhesivo que queden sobre el pelaje del animal se pierden en unos meses cuando estos empiecen su muda anual.

7.3.1 *Análisis de datos*

Para determinar el hábitat de alimentación de los lobos marinos se utilizó el paquete IKNOS², que filtra los datos de localización del satélite ARGOS para eliminar información poco probable. Una vez filtrados los datos se procedió a generar los mapas con la ubicación de los viajes de alimentación de todas las hembras con ayuda de una rutina empleada en el paquete MATLAB. Los datos de buceo fueron sometidos a una rutina creada en el programa MATLAB, la cual

² Dr. Yann Tremblay. Department of Ecology and Evolutionary Biology, Universidad de California, EUA.

permite correlacionar la profundidad con el tiempo de inmersión; con base en variables como: profundidad máxima (m), tiempo de buceo (s), tasa de descenso (ms^{-1}), tasa de buceo (inmersiones h^{-1}) y masa (kg).

7.4 Sensores remotos

Las características ambientales influyen el hábitat donde los mamíferos marinos mantienen sus colonias y se alimentan, por lo cual es importante considerarlas al momento de definir sus hábitos alimentarios (Call & Loughlin 2005). La percepción remota es una técnica de adquisición de información sobre la superficie de la tierra desde sensores satelitales. Se basa en el registro de energía emitida, su procesamiento, análisis y aplicación de la información.

Para el registro de la Temperatura Superficial de Mar TSM ($^{\circ}\text{C}$), así como de la Productividad Primaria Neta ($\text{gCm}^{-2}/\text{día}^{-1}$) se utilizó información puntual disponible en Internet (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>), proveniente de sensores pasivos, que se limitan a recibir la energía electromagnética (infrarroja o en el visible, respectivamente). Cabe mencionar que los datos de TSM y productividad primaria fueron descargados de imágenes satelitales mensuales con una resolución espacial de 4×4 km, suministradas por los sensores montados en los satélites AVHRR-Pathfinder Ver 5.0 (SST), SeaWiFS and Pathfinder Global (Net Primary Productivity of C) y Aqua MODIS and Pathfinder Global (Net Primary Productivity of C).

Los valores satelitales de productividad son estimados mediante un modelo creado por el programa: “NASA/NOAA Research and Operations Transition Program”, donde se toma en cuenta la concentración de clorofila a (Chla) en un

área y tiempo dado ($\text{gCm}^{-2}/\text{día}^{-1}$), más una aproximación de la radiación incidente fotosintéticamente activa absorbida por el fitoplancton (sin unidades), la cual se deriva de los valores de temperatura superficial del mar TSM y una función de radiación, que mide la cantidad de luz que penetra en la columna de agua. Para esto el modelo utiliza información de los siguientes sensores: MODIS sensor NASA Aqua satellite (Chla), NOAA Pathfinder Project (TSM) y Reynolds Optimally-Interpolated SST (radiación).

Para el manejo y procesamiento de los datos se utilizaron rutinas propias creadas en el programa R; las cuales sirven para descargar los sets de datos a un formato universal y posteriormente graficarlos en cada posición geográfica a una escala de colores dependiendo del rango de valores de cada variable.

CAPITULO 1

VARIACIÓN TEMPORAL DE LOS HáBITOS ALIMENTARIOS DEL LOBO

MARINO DE GALÁPAGOS *Zalophus wolfebaeki*.

1. INTRODUCCIÓN

Los depredadores marinos considerados “tope” presentan una alta heterogeneidad en sus hábitos alimentarios, relacionada a factores tanto extrínsecos como intrínsecos, entre los que se encuentran: tipo de hábitat, cambios estacionales, edad, sexo, tamaño corporal, cuidado materno, capacidades fisiológicas, etc. Producto de estas variaciones cada grupo puede presentar una dieta diversa, que puede estar conformada por diferentes grupos de especies como: moluscos, crustáceos, peces, y aves marinas (Riedman 1990).

En general los pinnípedos depredan sobre una amplia variedad de presas de diferentes ambientes, que pueden variar temporal y espacialmente. Estos cambios son más notorios en especies presentes en zonas tropicales, donde existe una mayor incertidumbre con relación a los niveles de productividad, lo cual pueda provocar cambios en la abundancia de sus principales presas (Gentry & Kooyman 1987, Riedman 1990).

Se ha observado que la composición de la dieta en otáridos está relacionada con las tendencias poblacionales y su capacidad de recuperación ante condiciones de estrés alimentario (Costa & Gales 2003). En este sentido estudiar las posibles diferencias en el nicho trófico de este tipo de poblaciones es un tema extremadamente complejo que requiere grandes inversiones de tiempo y recursos.

Durante años se consideró que todos los individuos de una población o especie ocupaban el mismo nicho trófico (Bolnick *et al.* 2003). Sin embargo la diversificación de los hábitos alimentarios a nivel inter e intra-poblacional se observa con más frecuencia en la naturaleza (Bolnick *et al.* 2003, Jeager *et al.* 2009 Newsome *et al.* 2009, Páez-Rosas & Auriol-Gamboa 2010).

Existen diversos factores que influyen en la diversificación de la dieta en una población: A) Generalmente se presenta en especies consideradas depredadores tope, debido que estos tienen a su disposición una mayor gama de opciones para su seleccionar su alimento (Bolnick *et al.* 2003). B) En especies que estén sujetas a una baja competencia inter-específica y una alta competencia intra-específica, lo que genera una respuesta de tipo conductual enfocada a la repartición de los recursos alimentarios (Estes *et al.* 2003). C) En especies que habitan áreas donde existe una alta diversidad de especies presa, lo que aumenta las opciones para escoger su alimento y facilita su coexistencia (Estes *et al.* 2003). D) En especies donde las diferencias fenotípicas entre sus poblaciones es notoria de modo que existen distintas capacidades fisiológicas y hasta de organización social, que contribuyen a una explotación diferencial de los recursos alimentarios (Estes *et al.* 2003).

Muchos de los estudios demuestran que este tipo de adaptaciones brindan a los individuos de una población una ventaja al momento de diversificar su conducta alimentaria, ya que disminuye los niveles de competencia intra-específica, permitiéndoles coexistir con mayor facilidad en lugares donde los recursos son limitados (Bolnick *et al.* 2003, Newsome *et al.* 2009).

2. METODOLOGÍA

Para revisar aspectos que tienen que ver con la metodología de: 1) Preparación de muestras para análisis de excretas e isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$), 2) Captura y marcaje satelital de animales, 3) Variables oceanográficas e imágenes, y 4) Análisis de datos; véase el apartado de Metodología general.

2.1 *Recolecta de muestras*

El esfuerzo de muestreo se concentró en la Isla San Cristóbal ubicada en el extremo este del Archipiélago; donde se encuentran 3 colonias reproductivas importantes de *Z. wolfebaeki*: Malecón, La Lobería e Isla Lobos (Fig. 2).



Figura 2. Ubicación de las principales colonias reproductivas de *Z. wolfebaeki* en la Isla San Cristóbal: Malecón (0°54'8''S, 89° 36'44''O), La Lobería (0°55'41''S, 89°32'40''O), Isla Lobos (0°51'25''S, 89°33'52''O).

2.1.1 Análisis de excretas

Se recolectaron 180 muestras (30 excretas por sitio) durante 2 fases de campo en las colonias reproductivas de la Isla San Cristóbal, durante Marzo del 2006 y Marzo del 2009 (Tabla I), con la finalidad de determinar diferencias interanuales. El tamaño de muestra se estimó con base en lo propuesto por Ferry *et al.* (1997), y ajustado para este género en trabajos anteriores (Porrás-Peters, *et al.*, 2008; Páez-Rosas 2008).

2.1.2 Isótopos estables

Se obtuvo pelo de crías de edad similar (2 meses) durante las temporadas reproductivas (mes de febrero) del 2002 (n=28), 2003 (n=20), 2006 (n=29) y 2008 (n=10) para un total de 87 muestras (Tabla II), con la finalidad de medir posibles cambios tróficos en sus madres a lo largo del tiempo.

2.1.3 Telemetría satelital

Se instrumentó a 10 hembras lactantes de lobo marino con marcas de tipo MK10 GPS (Wildlife Computers) durante el inicio de la temporada reproductiva del año 2009-2010 (noviembre 2009). Todos los animales fueron rastreados por satélite a través del sistema ARGOS durante aproximadamente 15 días, pasado este tiempo fueron recapturados y retirados las marcas.

2.1.4 Sensores remotos

Después de realizar un análisis exploratorio de todas las variables oceanográficas aplicables en este trabajo, en este capítulo se utilizó únicamente la

temperatura superficial del mar TSM. Esta decisión fue respalda con base bibliográfica, donde se menciona que esta variable afecta en gran medida la frecuencia de aparición de gran parte de los peces de esta región (Grove & Lavenberg 1997, Ruttenberg et al. 2005, Luzuriaga 2009). Únicamente se tomo en cuenta los datos presentes en el área potencial de alimentación de esta especie; cálculo que se realizó con base en la distancia promedio de sus viajes de alimentación (46.3 km) (Villegas-Amtmman *et al.* 2008).

3. RESULTADOS

3.1 *Tamaño de muestra*

El tamaño óptimo de muestra para definir la dieta de *Z. wollebaeki* en ambas temporadas fue calculado con base en lo propuesto por Ferry *et al.* (1997). Se determinó que el número de muestras elegido a priori fue suficiente para representar adecuadamente la dieta “promedio” de *Z. wollebaeki*, lo cual se muestra en la figura 3 en donde se observa que la variación en la diversidad de presas se mantiene constante a partir de un tamaño de muestra de 27.

3.2 *Variación temporal en los hábitos alimentarios de Z. wollebaeki*

Mediante el análisis de excretas se determinó la composición de la dieta de *Z. wollebaeki* en las colonias de la Isla San Cristóbal durante los años 2006 y 2009. El espectro trófico hallado en marzo del año 2006 fue más amplio en comparación al 2009; el cual estuvo compuesto por 19 presas (únicamente peces) (Tabla IV), 15 de estas se identificaron a nivel de especie (79%); cuatro a nivel de

género (16%) y una a nivel de familia (5%). Mientras que en el 2009 se observaron 12 presas (únicamente peces) (Tabla V), identificándose 10 a nivel de especie (84%), una a nivel de género (8%) y una a nivel de familia (8%).

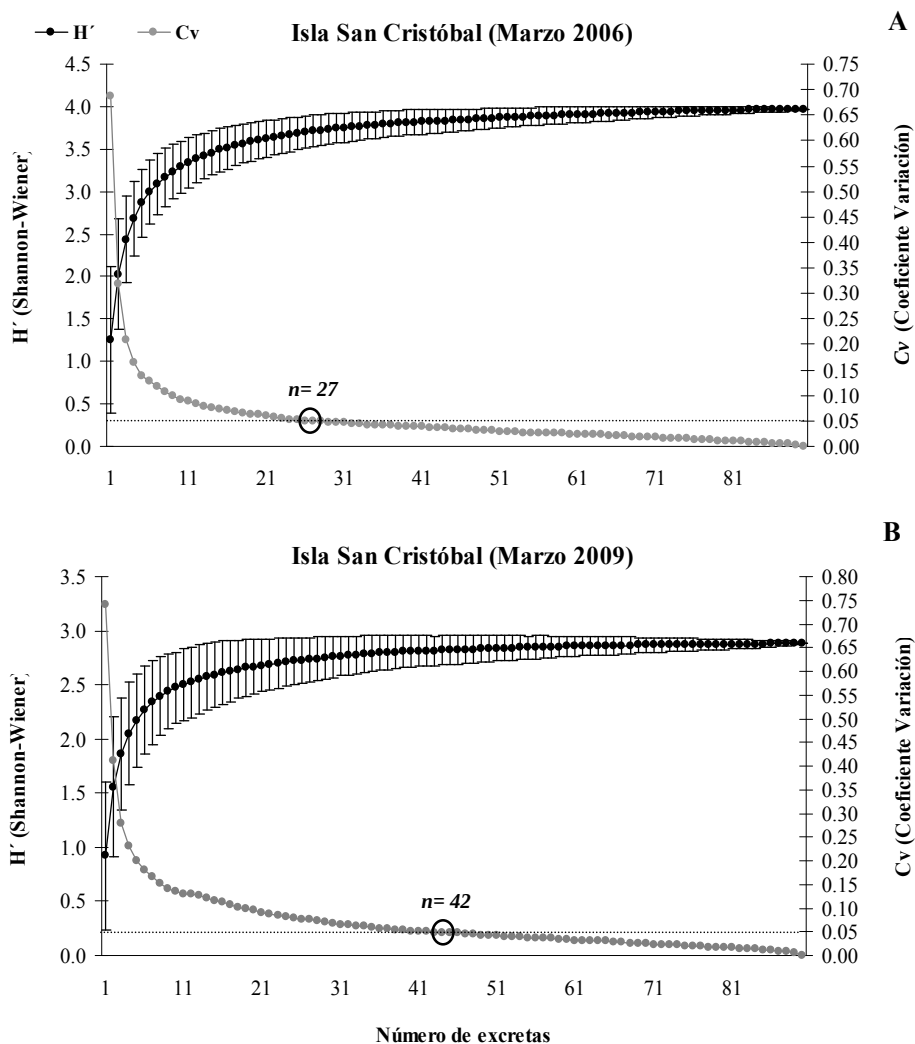


Figura 3. Curvas de diversidad de presas (media acumulada $\pm$ DE) presentes en la dieta del *Z. wolfebaeki*, basada en muestras de excretas recolectadas en marzo del 2006 y 2009 en las colonias de la Isla San Cristóbal. El valor del índice acumulado de diversidad está en base a Shannon-Wiener (H'). (n = tamaño de muestra óptimo).

Tabla IV. Lista de especies encontradas en la dieta de las colonias de *Zalophus wollebaeki* en la Isla San Cristóbal durante la temporada reproductiva 2006.

SAN CRISTOBAL (Región Este) 2006								
Nº	Familia	Especie	# Copros	# Otolitos	IIMPi	N Trófico		Habitat
1	Carangidae	<i>Trachinotus paitensis</i>	1	2	0.12	Planctívoro	3.57	Arrecifal
2	Carangidae	<i>Selar crumenophthalmus</i>	18	89	57.80	Carnívoro	3.45	Arrecifal
3	Cottidae	<i>Icelinus sp</i>	2	1	0.24	Planctívoro	2.90	Pelágico
4	Clupeidae	<i>Opisthonema berlangai</i>	1	6	0.12	Planctívoro	2.50	Pelágico
5	Engraulidae	<i>Anchoa spp</i>	7	28	17.05	Planctívoro	2.50	Pelágico
6	Engraulidae	<i>Cetengraulis mysticetus</i>	1	5	0.12	Planctívoro	2.47	Pelágico
7	Haemulidae	<i>Xenichthys agassizi</i>	1	1	0.36	Planctívoro	2.99	Arrecifal
8	Malacanthidae	<i>Caulolatilus affinis</i>	3	6	1.69	Carnívoro	3.62	Arrecifal
9	Mugilidae	<i>Xenomugil thoburni</i>	1	1	0.12	Planctívoro	2.29	Demersal
10	Myctophidae		5	12	2.90	Planctívoro	3	Meso Pelágico
11	Ophidiidae	<i>Otophidium indefatigable</i>	5	6	1.93	Carnívoro	3.50	Demersal
12	Ophisthognathidae	<i>Opisthognathus punctatus</i>	3	3	1.57	Carnívoro	3.84	Arrecifal
13	Sciaenidae	<i>Cynoscion albus</i>	2	20	0.73	Carnívoro	4.19	Demersal
14	Scorpaenidae	<i>Pontinus clemensi</i>	3	1	0.48	Carnívoro	3.5	Demersal
15	Serranidae	<i>Serranus aequidens</i>	7	5	5.32	Carnívoro	4	Demersal
16	Serranidae	<i>Paralabrax sp</i>	7	3	7.74	Carnívoro	4.00	Arrecifal
17	Serranidae	<i>Diplectrum pacificum</i>	1	17	0.12	Carnívoro	3.69	Arrecifal
18	Serranidae	<i>Hemanthias signifer</i>	2	13	0.24	Carnívoro	3.4	Arrecifal
19	Serranidae	<i>Paranthias colonus</i>	4	3	1.33	Carnívoro	4.01	Arrecifal

Tabla V. Lista de especies encontradas en la dieta de las colonias de *Zalophus wollebaeki* en la Isla San Cristóbal durante la temporada reproductiva 2009.

ISLA SAN CRISTÓBAL (Región Este) 2009								
Nº	Familia	Especie	# Copros	# Otolitos	IIMPi	N. Trófico		Habitat
1	Carangidae	<i>Selar crumenophthalmus</i>	5	15	16.86	Planctívoro	3.6	Arrecifal
2	Clupeidae	<i>Opisthonema berlangai</i>	10	17	15.70	Planctívoro	2.9	Pelágico
3	Moridae	<i>Physiculus nematopus</i>	2	2	3.49	Planctívoro	3.4	Demersal
4	Myctophidae		5	10	8.14	Planctívoro	3.0	Meso Pelágico
5	Ophidiidae	<i>Otophidium indefatigable</i>	7	11	7.56	Carnívoro	3.5	Demersal
6	Phosichthyidae	<i>Vinciguerria lucetia</i>	2	3	4.07	Planctívoro	3.1	Demersal
7	Scorpaenidae	<i>Pontinus clemensi</i>	5	11	6.98	Carnívoro	3.5	Demersal
8	Serranidae	<i>Alphestes immaculatus</i>	2	2	3.49	Carnívoro	3.5	Arrecifal
10	Serranidae	<i>Paralabrax sp</i>	11	17	25.00	Carnívoro	3.8	Arrecifal
11	Serranidae	<i>Pronotogrammus multifasciatus</i>	1	2	1.74	Carnívoro	3.1	Demersal
12	Serranidae	<i>Serranus aequidens</i>	2	3	1.74	Carnívoro	4.0	Demersal
13	Synodontidae	<i>Synodus sp</i>	2	4	3.49	Carnívoro	4.2	Arrecifal

La dieta de *Z. wollebaeki* se definió con base en aquellas presas que registraron valores de importancia de presa (IIMPi) mayores al dos por ciento (Páez-Rosas 2008). Basándonos en este criterio se detectaron 6 presas principales para la temporada del 2006; de las cuales el pez *Selar crumenophthalmus* fue la presa más importante (57.8%) seguido de los peces: *Anchoa* spp (17%), *Paralabrax* sp (7.7%). *Serranus aequidens* (5.3%), familia Myctophidae (2.9%) y *Otophidium indefatigable* (2%) (Fig. 4A).

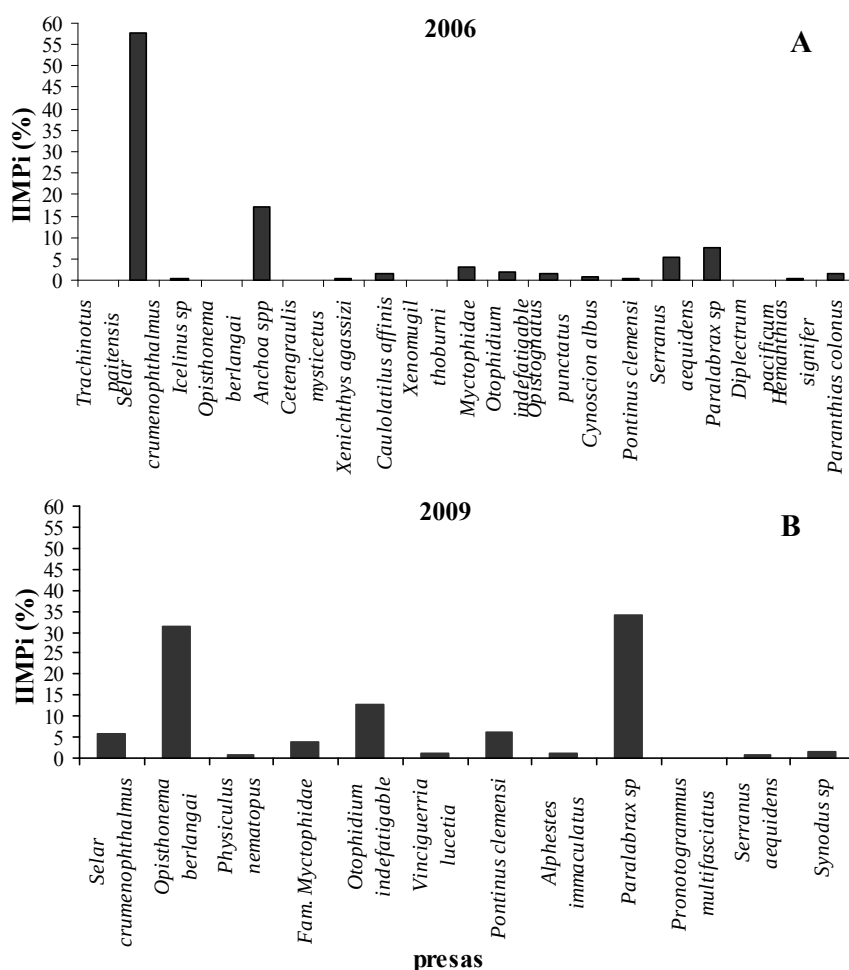


Figura 4. Importancia (en IIMPi) de las principales presas encontradas en la dieta de *Zalophus wollebaeki* en la Isla San Cristóbal durante la temporada reproductiva 2006 y 2009.

Para la temporada 2009 nuevamente se detectaron 6 presas principales: *Paralabrax* sp (34.2%), *Opisthonema berlangai* (31.3%), *Otophidium indefatigable* (12.6%), *Pontinus clemensi* (6%), familia Myctophidae (4%) y *Selar crumenophthalmus* (5.8%) (Fig. 4B).

Para entender que factor pudo influir en la variación interanual de la dieta de *Z. wolfebaeki* en las colonias de la Isla San Cristóbal, se analizaron los valores de temperatura superficial del mar TSM en su área potencial de alimentación. El mes de marzo del 2006 mostró una temperatura promedio de 26.6 °C, mientras que en marzo del 2009 se obtuvo un valor de 24.5 °C, evidenciando de esta forma diferencias en la TSM de ambas temporadas (Fig. 5), situación que pudo haber influido en la frecuencia de aparición de sus principales presas.

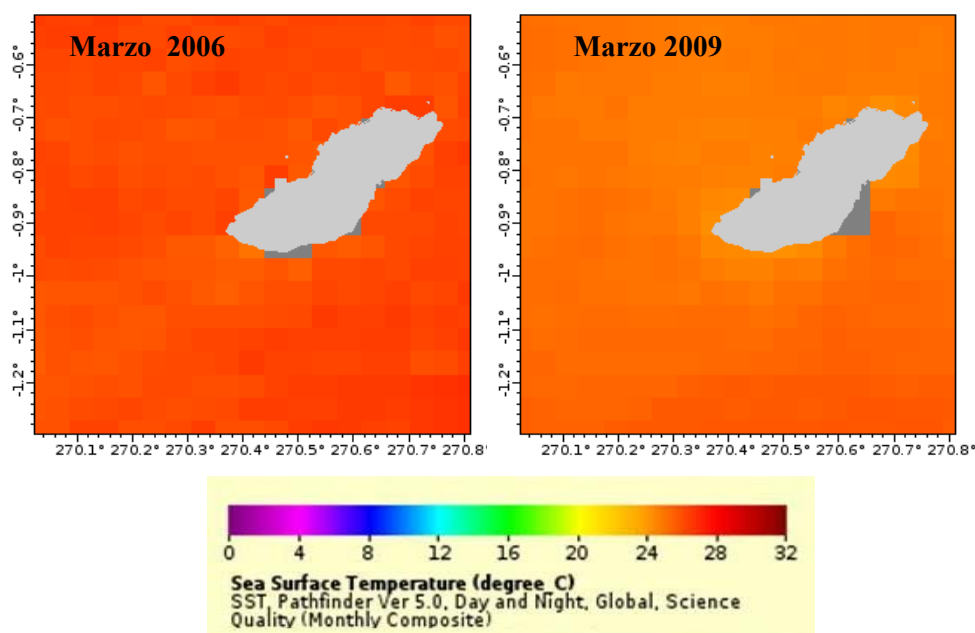


Figura 5. Imágenes satelitales de SST (PATHFINDER Ver. 5.0 Day & Night, 4x4 km), en el área potencial de alimentación del lobo marino de Galápagos durante marzo del 2006 y 2009.

3.3 Nivel y amplitud trófica temporal

El nivel trófico para ambas temporadas se determinó tomando en cuenta todas las presas que conformaron el espectro trófico de *Z. wolfebaeki*. Para esto se utilizó el índice propuesto por Christensen & Pauly (1992), obteniéndose muy semejantes para ambos años (Tabla VI), generando un valor promedio de NT= 4.5, lo que ubica a esta especie como un depredador carnívoro secundario terciario (Mearns *et al.* 1981). Mientras que para determinar su amplitud trófica se aplicó el Índice estandarizado de Levin, el cual también reflejó valores similares (Tabla VI); obteniendo un promedio de 0.07, mismo que ubica a esta especie como un depredador de tipo especialista (Tabla VI).

Tabla VI. Nivel y Amplitud trófica presente en las colonias de *Z. wolfebaeki* en la Isla San Cristóbal durante la temporada reproductiva 2006 y 2009.

Temporada	Nivel Trófico	Amplitud Trófica
	Índice de Christensen & Pauly	Índice de Levin
2006	4.61	0.05
2009	4.39	0.08
Promedio	4.5	0.07

3.4 Variación isotópica temporal

Con base en muestras de pelo de crías de 2 meses de las tres colonias de lobo marino de Isla San Cristóbal, se determinaron los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para 2002, 2003, 2006 y 2008, obteniendo los promedios de $-16.18 \pm 0.44\text{‰}$ para el $\delta^{13}\text{C}$ y de $13.10 \pm 0.65\text{‰}$ para el $\delta^{15}\text{N}$ (Tabla VII).

Tabla VII. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (promedio $\pm$ desviación estándar en ‰) en muestras de pelo de crías de *Z. wolfebaeki*, de la Isla San Cristóbal durante las temporadas reproductivas 2002, 2003, 2006 y 2008.

Temporada	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
2002	28	-15.78 ± 0.38	13.27 ± 0.59
2003	20	-16.24 ± 0.22	13.09 ± 0.48
2006	29	-16.35 ± 0.30	13.02 ± 0.46
2008	10	-16.70 ± 0.42	12.88 ± 0.58
PROMEDIO		-16.18 ± 0.44	13.10 ± 0.65

Las crías muestreadas durante el año 2002 presentaron señales isotópicas más positivas con respecto a las otras temporadas (Tabla VII); diferencias que resultaron ser significativas en el caso del $\delta^{13}\text{C}$ (Kruskal-Wallis test; $p < 0.001$) (Fig. 6 A), donde la temporada 2002 fue la única que presentó diferencias con respecto a los demás años. Sin embargo estas diferencias no se mantuvieron para los valores de $\delta^{15}\text{N}$ (Kruskal-Wallis test; $p = 0.348$) (Fig. 6 B), lo cual estaría reflejando que las hembras de estas colonias estuvieron explotando las mismas zonas de alimentación y consumiendo presas de similar nivel trófico a lo largo del tiempo.

3.5 Amplitud y nivel trófico

La amplitud trófica se calculó tomando en cuenta los criterios propuestos por Bearhop *et al.* (2004) y Newsome *et al.* (2007); para esto se calculó el valor de la varianza presente en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en cada una de las temporadas obteniendo un rango de valores de: $\sigma^2 = 0.21$ a 0.82 , los cuales ubican a *Z. wolfebaeki* como un depredador de tipo especialista; resultado que coincide con el obtenido del análisis de excretas.

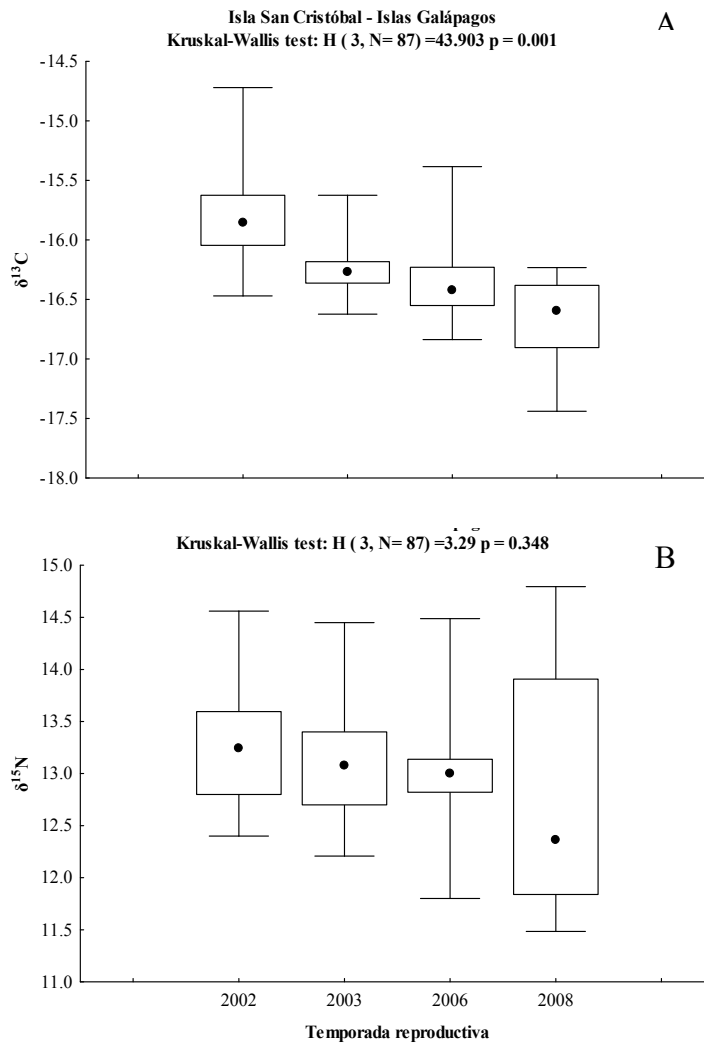


Figura 6. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (Kruskal-Wallis test, mediana $\pm$ max y min en ‰) en crías de *Z. wollebaeki*, muestreadas en la Isla San Cristóbal durante los años 2002, 2003, 2006 y 2008.

El nivel trófico se calculó siguiendo los criterios de Post (2002); para esto se estimó la señal isotópica promedio de $\delta^{15}\text{N}$ en hembras adultas de *Z. wollebaeki* para las cuatro temporadas. Este ajuste se logro restando la señal de $\delta^{15}\text{N}$ de las crías con el valor de fraccionamiento entre madre y cría calculado para la especie (1.69‰, Páez-Rosas *et al.* en proceso). Como consumidor secundario se utilizó la señal isotópica del zooplancton ($\delta^{15}\text{N} = 8.4\text{‰}$); mientras que el fraccionamiento de $\delta^{15}\text{N}$ ($\Delta_{(n)}$) calculado en la red trófica de esta especie fue de 1.51‰.

Con base en estos resultados se obtuvo un valor promedio de $NT = 4.01$ para las cuatro temporadas, valor que ratifica al lobo marino como un depredador carnívoro secundario terciario (Mearns *et al.* 1981).

3.6 Estructura de la dieta

Se realizaron análisis multivariados con los resultados obtenidos a partir del índice de importancia de presa (*IIMPI*) para ambas temporadas. Para marzo del 2006 el Análisis de Grupos mostró la presencia de tres grupos, los cuales sugieren la presencia de tres dietas distintas a nivel intra-poblacional; una principal representada por *S. crumenophthalmus*, seguida de una segunda representada por *Anchoa sp* y una tercera compuesta por el resto de presas que conformaron su espectro trófico (Fig. 7 A).

Durante marzo del 2009 se observó una tendencia similar, obteniendo nuevamente la presencia de tres dietas diferentes, una principal compuesta por *Paralabrax sp*, seguida de una segunda representada por *O. berlangai* y una tercera dieta compuesta por el resto de presas que conformaron su espectro trófico (Fig. 8 A).

El Análisis de Componentes Principales demostró que la distribución espacial de los grupos obtenida mediante el análisis de grupos para ambas temporadas era consistente; en el caso de la temporada 2006 generó cinco componentes, los dos primeros explicaron el 81.4% de la varianza total (Fig. 7 B). Mientras que para la temporada 2009 se identificó la presencia de cinco componentes principales de los cuales los componentes uno y dos explicaron el 68.25% de la varianza de los datos (Fig. 8 B). De tal forma que en ambas

temporadas se formaron tres dietas distintas a nivel intra-poblacional compuestas de las mismas presas pero en proporciones diferentes (Fig. 7 y 8)

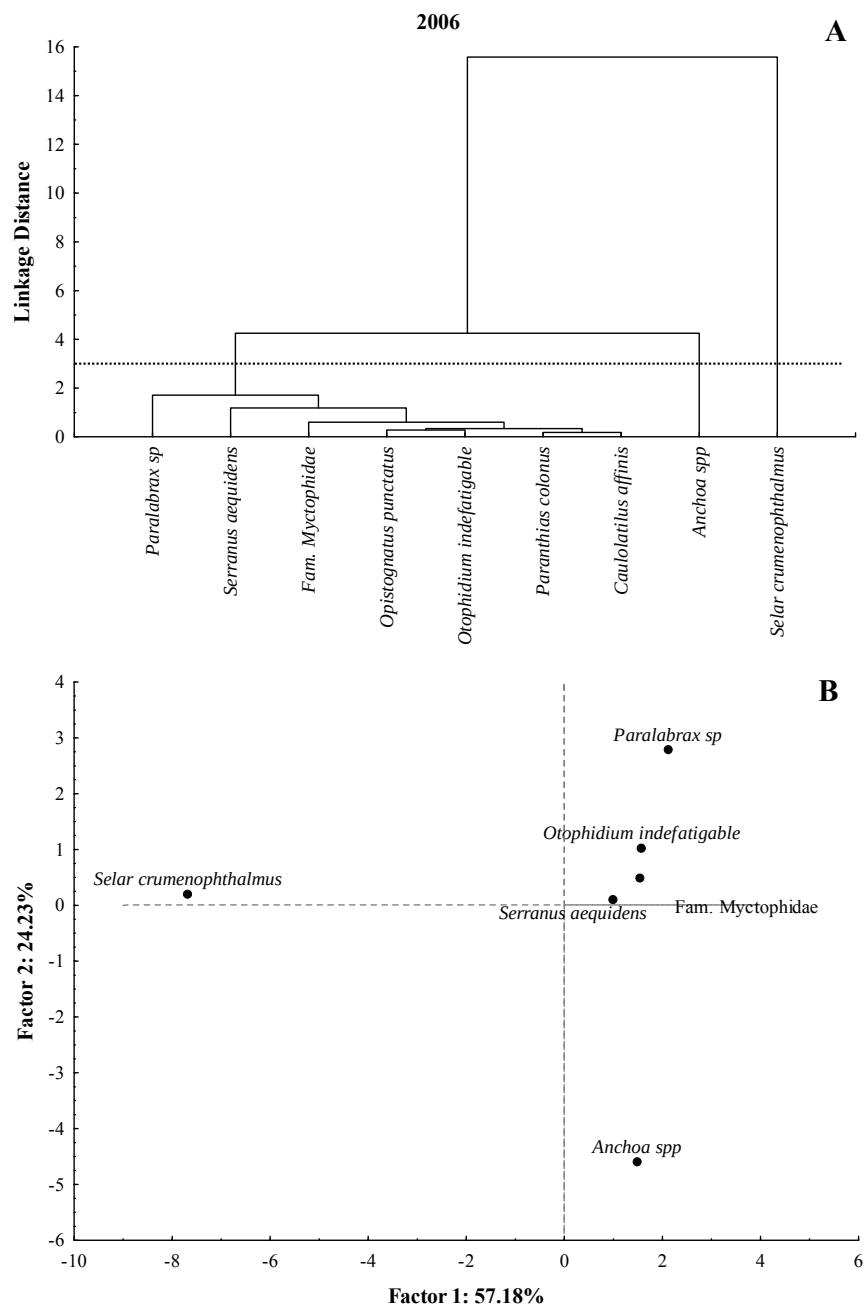


Figura 7. A) Análisis de grupos y B) Análisis de Componentes Principales ACP; ambos con base en el índice de importancia (IIMPi) de las principales presas encontradas en la dieta de las colonias de *Z. wolfebaeki* en la Isla San Cristóbal durante la temporada reproductiva 2006.

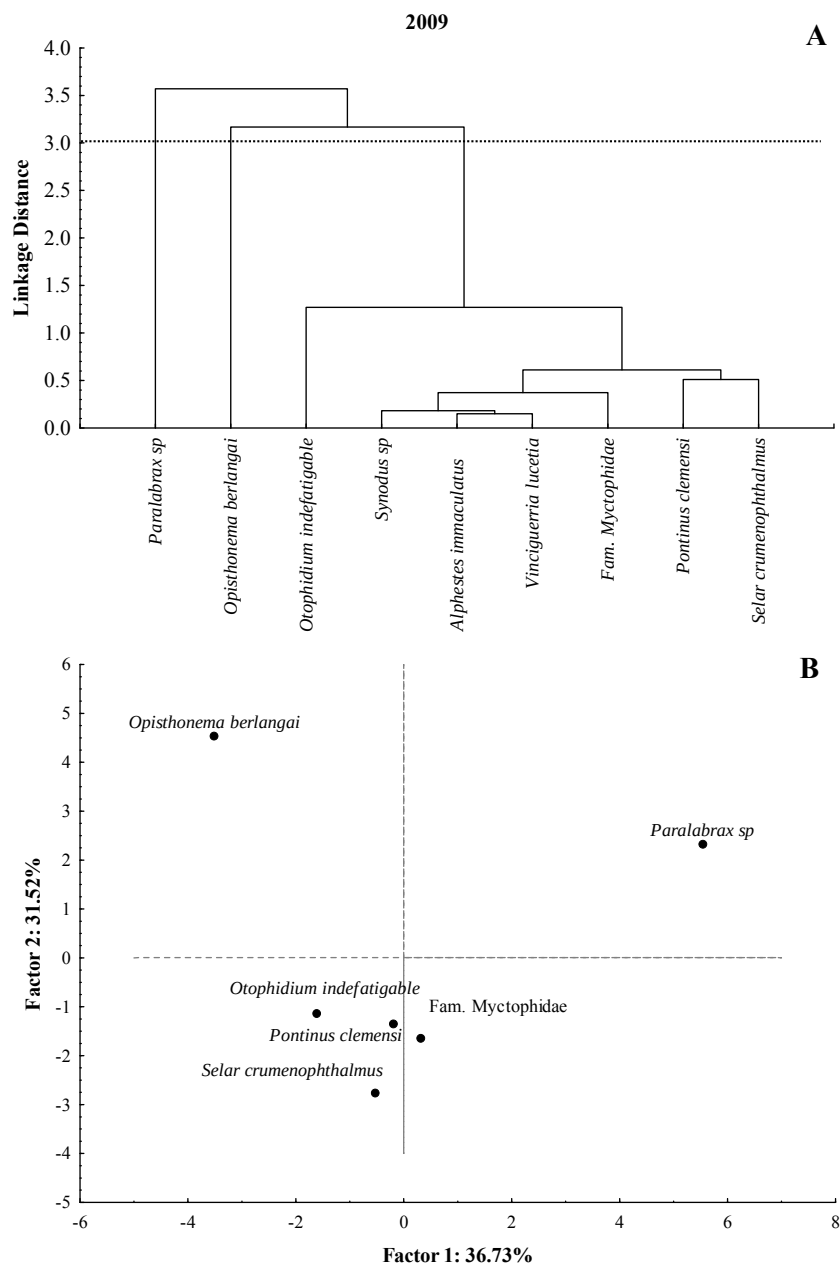


Figura 8. A) Análisis de grupos y B) Análisis de Componentes Principales ACP; ambos con base en el índice de importancia (IIMPi) de las principales presas encontradas en la dieta de las colonias de *Z. wolfebaeki* en la Isla San Cristóbal durante la temporada reproductiva 2009.

3.7 Utilización de hábitat y viajes de alimentación

Se instrumentó a 10 hembras de *Z. wolfebaeki* pertenecientes a una colonia específica de la Isla San Cristóbal (Malecón). El monitoreo de los animales tuvo

una duración que varió entre cinco y 13 días (media 7.44 ± 2.87 d), donde se registraron en promedio 23.2 posiciones geográficas reales para cada una de las hembras instrumentadas (rango 16 – 30, n= 10 hembras). En total se contabilizaron 4.6 ± 1.9 viajes de alimentación, empleando el 44.1 ± 18.6 % de su tiempo en el mar. La distancia máxima recorrida durante sus viajes de alimentación con respecto a la ubicación de la colonia fue de 46.3 ± 16.1 km (rango 20.3 – 57.3 km, n = 10 hembras) (Tabla VIII). Mientras que sus viajes de alimentación duraron 44.1 ± 18.6 horas (rango 23.8 – 55.4 h, n = 36 viajes), con períodos de descanso entre 7.18 – 48.33 horas (n= 16 períodos).

Tabla VIII. Resultados promedio de los patrones de desplazamiento empleados por 10 hembras de *Z. wolfebaeki* de la colonia Malecón en la Isla San Cristóbal durante noviembre del 2009.

Código de Hembra	Nº Viajes de alimentación	Duración promedio de viaje	Duración promedio del tiempo de descanso	Nº total de descansos entre viajes	Nº total de días registrados	Distancia máx. recorrida desde la colonia (km)
SCF01	2	23.83	24.6	1	3.74	38.68
SCF02	4	43.43	13.14	3	9.58	57.29
SCF03	1	84.35	NA	0	5.43	55.14
SCF04	2	30.76	48.33	1	5.43	23.39
SCF05	7	30.59	12.29	6	12.75	70.12
SCF06	1	63.10	NA	0	4.36	50.88
SCF07	1	55.42	NA	0	4.18	49.59
SCF08	4	30.92	7.18	3	7.61	51.09
SCF09	2	35.71	11	1	4.38	20.31
SCF10	2	42.90	45.58	1	6.92	NA

Se observaron zonas específicas de alimentación en las hembras de esta colonia, ubicadas en la zona norte y oeste de la isla (Fig. 9). Los viajes de alimentación se registraron con mayor frecuencia durante la noche, con menor frecuencia durante el día y pocas observaciones no mostraron un patrón definido.

Una vez filtrados los datos para el comportamiento de buceo se contabilizaron un total de 591.4 ± 230 registros (buceos), que representaron del

70.43 al 100 % del total de las inmersiones realizadas (Tabla IX). Las hembras pasaron el $45.71\% \pm 24.95$ de su tiempo buceando durante su viaje de alimentación; la profundidad promedio de buceo individual estuvo entre 83.02 – 249.24 m, con un promedio general de 146.04 ± 43.21 m ($n = 10$ hembras); el tiempo promedio de inmersión por individuo estuvo entre 3.07 – 5.77 min, con un promedio general de 4.24 ± 0.74 min ($n = 10$ hembras) (Tabla IX).

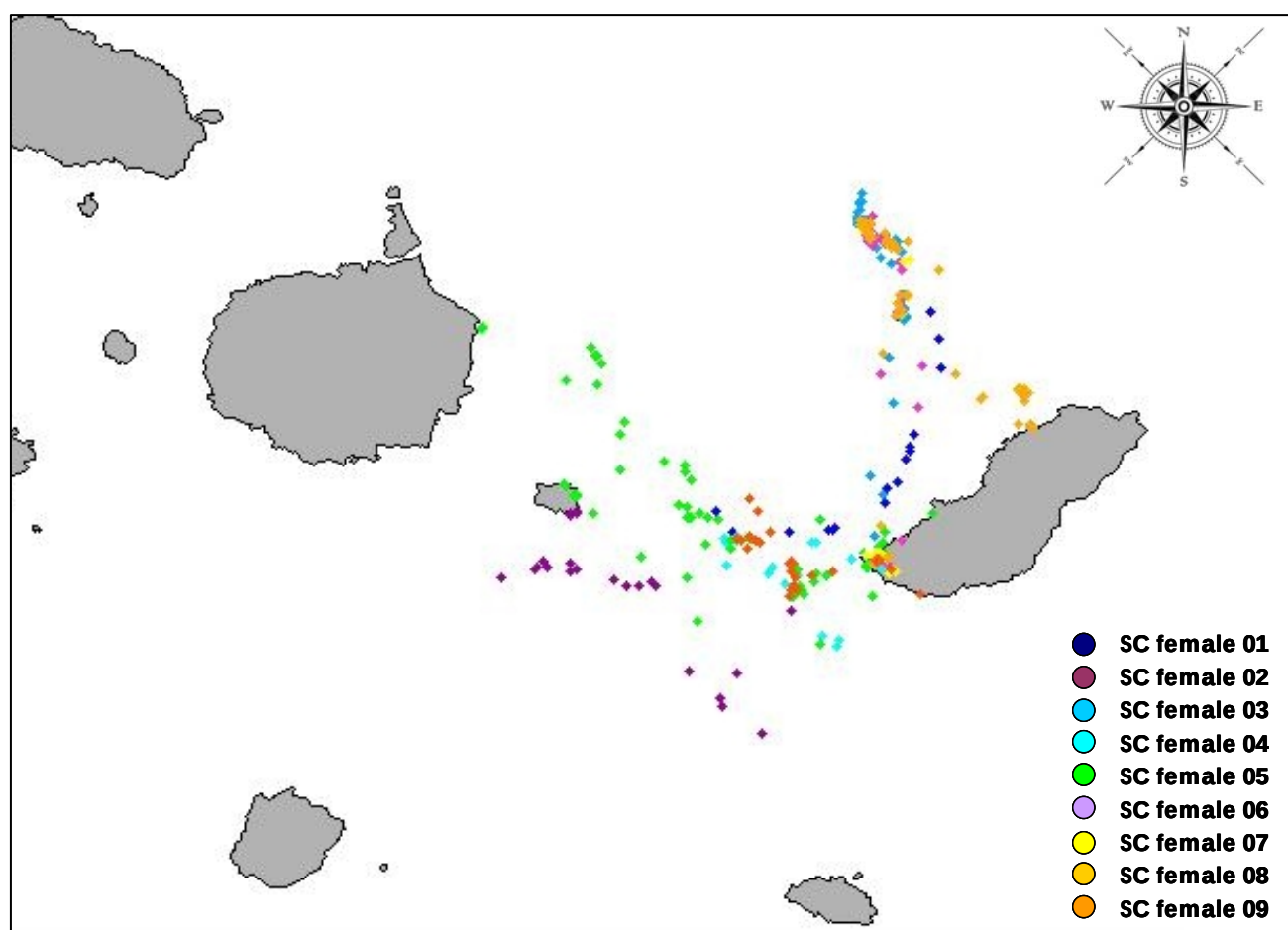


Figura 9. Posiciones satelitales de los viajes de alimentación de 9 hembras de lobo marino de Galápagos de la colonia Malecón en la Isla San Cristóbal durante noviembre del 2009.

Tabla IX. Parámetros de inmersión empleados por 10 hembras de lobo marino de Galápagos de la colonia Malecón en la Isla San Cristóbal durante noviembre del 2009.

Código de Hembra	Peso (kg)	Profundidad promedio de inmersión (m)	Tiempo promedio de inmersión (min)	Nº total de Inmersiones	Tasa de inmersión buceo/hr	Profundidad máxima (m)	Tiempo máximo (min)	Tiempo máximo en el fondo (min)
SCF01	76.2	83.02	3.07	546	10.47	421.5	10.73	5.23
SCF02	76.4	147.15	4.56	954	5.84	429.5	11.13	4.77
SCF03	94.8	249.24	5.77	375	4.73	548	12.4	4.57
SCF04	69	130.61	4.33	434	6.69	369	11.17	5.3
SCF05	63.2	133.28	4.29	1043	5.2	448	9.8	4.63
SCF06	73.8	119.79	3.34	476	8.03	520	11.53	3.43
SCF07	76.8	154.78	3.8	384	6.02	533	11.2	3.77
SCF08	82.6	170.88	4.6	652	5.7	570.5	12.37	4.63
SCF09	79.6	126.13	4.33	523	7.39	329.5	8.4	4.17
SCF10	74.8	145.6	4.37	527	5.8	516.5	12.17	4.17

A partir de los viajes de alimentación se identificaron dos posibles estrategias de alimentación, una de tipo epipelágico representada por hembras que realizan buceos a profundidades menores a los 200 m y de duración corta (~3min) (Fig. 10 B, Anexo 1) y otra de tipo bentónica representada por aquellas hembras que realizaron inmersiones profundas (más de 500 m) y con una duración promedio de 9 minutos (registrados principalmente en la zona norte de la Isla) (Fig. 10 A, Anexo 2).

De tal forma que estos resultados demuestran una explotación diferencial de las zonas de alimentación a nivel intra-poblacional; resultados que coinciden con la diversificación de la dieta observada con base en al análisis de excretas (Fig. 7 y 8).

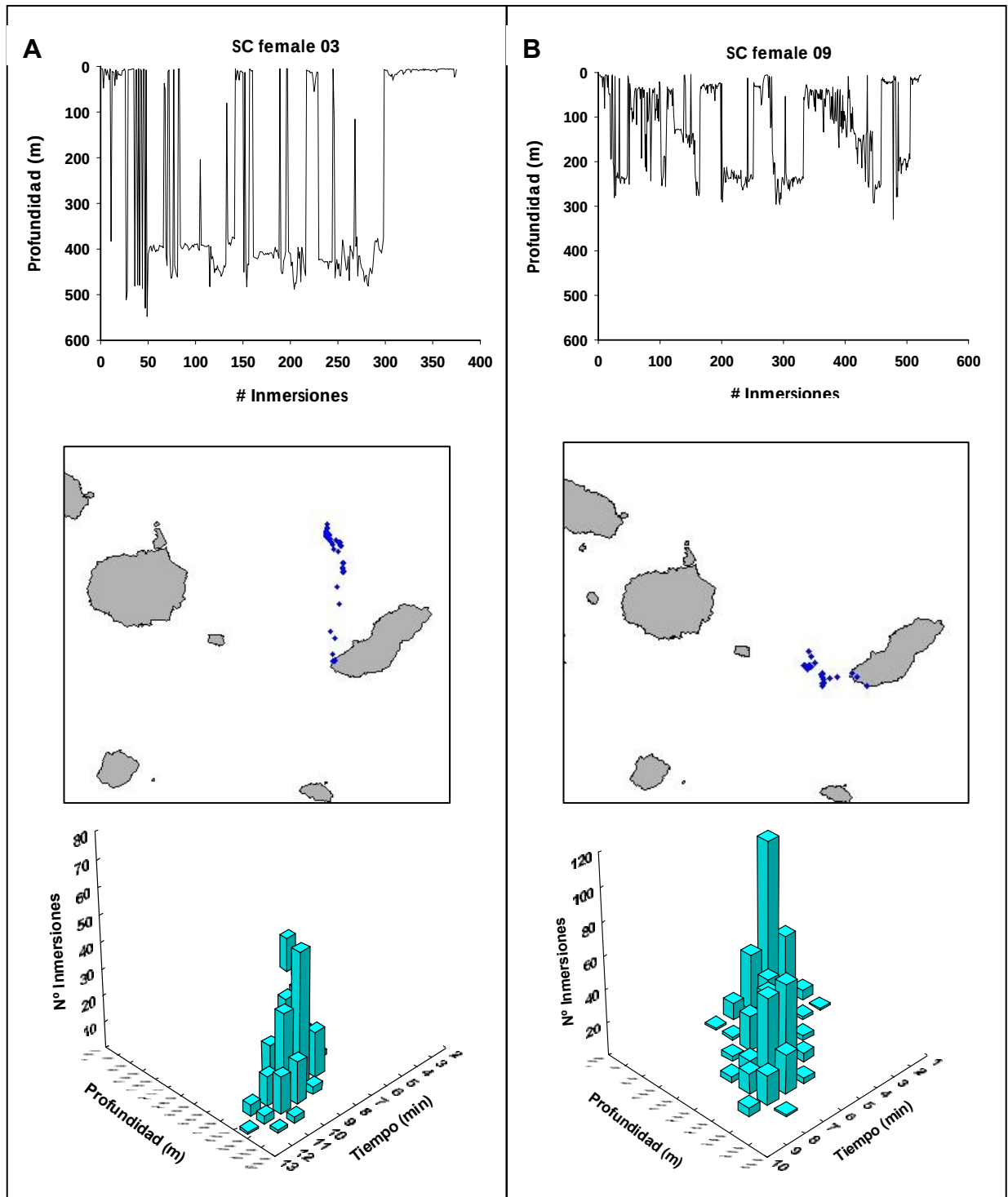


Figura 10. Perfiles de buceo, ubicación de viajes de alimentación y relación entre el número de inmersiones, profundidad y tiempo de dos hembras de lobo marino de Galápagos de la colonia Malecón en la Isla san Cristóbal monitoreadas durante noviembre del 2009.

4. DISCUSIÓN

4.1 Hábitos alimentarios de *Zalophus wollebaeki*

Generalmente los otáridos son especies que se caracterizan por presentar un espectro trófico muy diverso que incluye una amplia variedad de crustáceos, cefalópodos y peces (Antonelis & Fiscus 1980, García-Rodríguez & Auriolles-Gamboa 2004). Al lobo marino de Galápagos se le ha reportado como especie principalmente ictiófaga (Dellinger & Trillmich 1999, Páez-Rosas 2008), lo que se confirma en este estudio, donde el 99.9% fueron peces en ambas temporadas. Sin embargo existen referencias donde se menciona que estos otáridos complementan su alimentación con varias especies de cefalópodos, aunque en un porcentaje muy bajo (Salazar & Bustamante 2003, Salazar 2005).

El espectro trófico de *Z. wollebaeki* en ambas temporadas estaría compuesto por un número limitado de presas (2006 y 2009 = 19 y 13 especies respectivamente), si lo comparamos con el de su congénere, el lobo marino de California (*Z. californianus*), donde con base en muestreos similares en el Golfo de California se ha observado un espectro trófico mucho mayor, llegando a estar compuesto de hasta 80 presas (García-Rodríguez & Auriolles-Gamboa 2004).

Sin embargo estas diferencias son difíciles de interpretar ya que están estrechamente ligadas a la disponibilidad de presas en el medio. En este sentido se conoce que en el Golfo de California existe una diversidad de peces de aproximadamente 908 especies (Hastings *et al.* 2010), la cual es considerablemente mayor si lo comparamos con la reportada para las Islas Galápagos donde existen alrededor de 444 especies (Grove & Lavenberg 1997);

diferencias que estarían afectando directamente la diversidad de presas presentes en la dieta de ambas especies.

4.2 Análisis temporal de los hábitos alimentarios

Aunque existieron diferencias en la composición de la dieta de *Z. wollebaeki* durante ambas temporadas (2006-2009), la mayoría de las presas consideradas importantes en la dieta de esta especie (*S. crumenophthalmus*, *Paralabrax* sp, etc.) se mantuvieron a lo largo del tiempo pero en diferentes porcentajes de frecuencia de aparición (Tabla IV y V).

Esta situación probablemente estuvo ligada a los movimientos migratorios de sus principales presas, los cuales la mayoría de las veces están influenciados por variaciones medio ambientales como la temperatura, factor que puede llegar a alterar la estructura de la comunidad íctica de la región (Ruttemberg *et al.* 2005, Luzuriaga 2009).

De forma general las diferencias en términos de frecuencia de aparición de las principales presas que conforman la dieta de *Z. wollebaeki*, fue afectada por la temperatura superficial del mar durante en ambas temporadas. Durante la temporada 2006 la dieta de *Z. wollebaeki* estuvo principalmente compuesta por el “ojon” (*S. crumenophthalmus*), pez de la familia Carangidae, que presenta hábitos pelágico-costeros, con tendencia a formar pequeños o grandes cardúmenes que se distribuyen ampliamente en la zona costera de las islas (Grove & Lavenberg 1997), situación que se vio favorecida por las condiciones de temperatura en el mar (26.6°C); ya que esta especie presenta gran afinidad a aguas tropicales, por lo

que puede llegar a disminuir su abundancia en la zona a medida que baje la temperatura superficial del mar (Grove & Lavenberg 1997).

Situación que se contrastó durante la temporada 2009 donde hubo una disminución de aproximadamente 2°C en la temperatura superficial del mar (24.5°C), lo cual provocó que esta especie enfoque su alimentación en otra de sus principales presas, como el “camotillo” (*Paralabrax* sp), pez de la familia Serranidae que tiende aglomerarse en los sustratos rocosos de la región durante su ciclo reproductivo (Grove & Lavenberg 1997); mismo que esta íntimamente ligado a la temporada fría (octubre-noviembre), sin embargo puede extender a los primeros meses del año cuando existe un decremento en la temperatura del mar (Reck 1983, Nicolaides *et al.* 2002).

El análisis de isótopos estables no detectó diferencias significativas en los valores de $\delta^{15}\text{N}$, sugiriendo de esta forma que las hembras de *Z. wolfebaeki* de la Isla San Cristóbal se alimentaron de presas de nivel trófico similar a lo largo del tiempo. Este resultado coincide con lo observado por medio del análisis de excretas, donde la composición de la dieta de este depredador se mantuvo estable a lo largo del tiempo.

El año 2002 fue el único que presentó diferencia estadísticas en los valores de $\delta^{13}\text{C}$, situación que podría sugerir una explotación diferencial de las áreas de alimentación durante esta temporada. Sin embargo los resultados isotópicos de carbono sugieren una aparente estabilidad temporal (2003, 2006 y 2008) en cuanto a sus zonas de alimentación, la cual no permite marcar una diferencia isotópica suficiente a lo largo del tiempo.

Con base en un muestreo con características similares al empleado en este estudio, Porras-Peters *et al.* (2008) observaron una consistencia temporal en la señal isotópica de C y N presente en las colonias de su especie congénere, el lobo marino de California (*Z. californianus*); determinando de esta forma cierta estabilidad trófica por esta especie. Uno de los factores que utilizaron estos autores para explicar este patrón fue el nivel de filopatría que presentan las hembras de esta especie; el cual es alto debido a su período de gestación y lactancia (Francis & Heath 1991, Hernández-Camacho 2001).

De tal forma que es posible esperar que las hembras del género *Zalophus* (lobo marino de California y Galápagos), al permanecer de manera casi permanente en sus colonias (Hernández-Camacho 2001, Trillmich & Wolf 2008), limiten su área alimentación a zonas específicas, lo cual provocaría que su señal isotópica se mantenga estable a lo largo del tiempo.

4.3 Amplitud y nivel trófico

Durante mucho tiempo se catalogó a los lobos marinos del género *Zalophus* como especies oportunistas, significando con ello que estas especies depredan sobre los recursos disponibles en un lugar y momento dados (Antonelis & Fiscus 1980, Dellinger & Trillmich 1999, Salazar 2005). Sin embargo en trabajos recientes se ha observado que si bien su espectro alimentario incluye una gran variedad de presas, la mayor parte de su consumo se enfoca a tres o cuatro especies de forma principal, las cuales pueden llegar a cambiar estacionalmente. Por esta razón se los considera como un depredador “especialista plástico” (Lowry *et al.* 1991, García-Rodríguez & Aurióles-Gamboa 2004, Porras-Peters *et al.* 2008).

En este estudio el índice de Levin (B_i), mostró una estrategia alimentaria de tipo especialista ($B_i = 0.07$) para *Z. wolfebaeki* a lo largo del tiempo (Tabla VI), ratificando de esta forma su condición de depredador “especialista plástico”, ya que consume unos cuantos recursos con mayor intensidad y un número considerable de especies de manera incidental.

Varios autores consideran que la medida del nicho isotópico en varios depredadores puede llegar a ser una alternativa poderosa a los métodos convencionales de investigación respecto al tamaño del nicho trófico (Bearhop *et al.* 2004, Newsome *et al.* 2007, Jeager *et al.* 2009). Con base a los valores isotópicos se calculó el tamaño del nicho isotópico en las poblaciones de *Z. wolfebaeki* durante toda la temporada de estudio; obteniendo como resultado una estrategia de tipo especialista ($\sigma^2 = 0.35$), sugiriendo de esta forma la explotación de presas y ambientes específicos; resultado que coincide con el obtenido con base al análisis de excretas (Tabla VI).

Los niveles tróficos están asociados a un ordenamiento jerárquico de las relaciones alimenticias dentro de un ecosistema (Trites 2001), donde la posición trófica de un organismo dentro de la la cadena alimenticia esta definida por sus hábitos alimentarios (Pauly *et al.* 1998). De acuerdo al índice de Christensen & Pauly (1992), el valor de nivel trófico promedio para *Z. wolfebaeki* fue de NT= 4.5; resultado que coincide con lo observado por Páez-Rosas (2008) y Aurióles-Gamboa *et al.* (2009), quienes observaron un valor promedio de NT= 4.6 y 4.4 respectivamente.

Un método alternativo para estimar el nivel trófico es a través del fraccionamiento isotópico presente en la cadena alimenticia. En este estudio se

utilizó el algoritmo propuesto por Post (2002), obteniendo como resultado un valor promedio de NT= 4.01, consistente con el valor estimado por el análisis de excretas (NT= 4.5) e isótopos estables en estudios anteriores (NT= 4.1) (Páez-Rosas & Auriolles-Gamboa 2010).

4.4 Diversificación de la dieta

Poblaciones expuestas a un alto grado de competencia por la utilización de recursos y/o ocupación de hábitat, tienden alcanzar niveles de adaptabilidad que les permiten generar cierta plasticidad en sus hábitos alimentarios (Bolnick *et al.* 2003, Estes *et al.* 2003).

La diversificación de dietas a nivel intra-específico es un tema de gran interés por su significado adaptativo (Ford *et al.* 1998, Bolnick *et al.* 2003, Estes *et al.* 2003). Durante los últimos años varios autores han demostrado la presencia de esta adaptación conductual en especies de mamíferos marinos (Arnould *et al.* 2011, Cosolo *et al.* 2010, Fernández *et al.* 2011, Lewis *et al.* 2006, Pinela *et al.* 2010, Zeppelin & Orr 2010), situación que han asociado a un alto grado de competencia a nivel intra-poblacional.

En este estudio se observa claramente la presencia de una repartición intra-poblacional de los recursos alimentarios a lo largo del tiempo, situación que estaría definiendo una diversificación del nicho trófico en esta especie. Corroborando en un sentido temporal lo observado por Villegas-Amtmman *et al.* (2008) y Páez-Rosas & Auriolles-Gamboa (2010), quienes describieron la existencia de diferentes estrategias de alimentación, aduciendo estas diferencias a la dificultad que tienen estos animales en encontrar su alimento.

La diversificación de dietas podría ser particularmente ventajosa en poblaciones que habitan en un ambiente marginal ya que la reducción de este tipo de adaptación podría tener un efecto positivo en el incremento del éxito reproductivo (Bolnick *et al.*, 2003). Es evidente que la presencia de otáridos en el Archipiélago de Galápagos es atípica, ya que generalmente estas especies están adaptadas a ambientes fríos y templados, lo cual se refleja en el tamaño de sus poblaciones y su alta fluctuación numérica en el tiempo.

4.5 Estrategias de alimentación y comportamiento de buceo

Varias especies de depredadores marinos han logrado diversificar su comportamiento alimentario explotando distintos ambientes (pelágico, bentónico, etc.) (Costa *et al.* 2004, Villegas-Amtmman *et al.* 2008). Anteriormente no se consideraba común que una sola población pueda presentar dos o más estrategias, por lo que se consideraba que la mayoría de las especies presentaban un patrón único de alimentación.

Por ejemplo los lobos marinos de Australia y Nueva Zelanda presentan una estrategia de alimentación exclusivamente asociada al bentos (Costa & Gales 2000, 2003), mientras que los lobos marinos de California o los lobos finos antárticos generalmente presentan una estrategia alimentaria más de tipo epipelágica (Feldkamp *et al.* 1989, Boyd & Croxall 1992, Villegas-Amtmman & Costa 2010). Sin embargo también se ha logrado identificar la presencia de al menos dos estrategias de alimentación (béntica y pelágica) en especies como el lobo fino del Ártico y varias especies de pingüinos (Goebel *et al.* 1991, Tremblay & Cherel 2000, Williams *et al.* 1992).

En el caso específico de *Z. wollebaeki*, Villegas-Amtmman *et al.* (2008) estudiaron el comportamiento de desplazamiento y buceo de hembras adultas, catalogando a esta especie como el único pinnípedo con al menos tres estrategias de alimentación (epi-pelágica, meso-pelágica y bentónica). Resultados que sugirieron la presencia de al menos tres estrategias alimentarias o dietas a nivel intra-poblacional, lo cual fue confirmado posteriormente por Páez-Rosas & Auriol-Gamboa (2010), con base en el análisis de excretas e isótopos estables.

A pesar de observar diferencias en cuanto a la profundidad y tiempo de inmersión registrados en los de Villegas-Amtmman *et al.* 2008 y Villegas-Amtmman & Costa 2010, los patrones de alimentación observados (descritos) para los individuos de las colonias de la Isla San Cristóbal son semejantes a los observados en otras colonias del Archipiélago (islote Caamaño, Villegas-Amtmman *et al.* 2008). Sin embargo en este caso se observó la presencia de dos estrategias alimentarias una bentónica representada por los individuos que viajaron al extremo norte de la isla quienes se estuvieron alimentando sobre la isobata de 600m; y una estrategia epipelágica representada por los que viajaron específicamente al lado oeste, quienes no realizaron inmersiones muy profundas (~ 100m), lo cual indica que se estuvieron alimentando sobre los primeros metros de la columna de agua.

De tal forma que estos resultados más los obtenidos con base en las otras técnicas de análisis demuestran un nivel de especialización trófica por parte del lobo marino de Galápagos, la cual podría ser producto de una adaptación conductual en el comportamiento alimentario de la especie con la finalidad de reducir los niveles de competencia intra-específica.

5. CONCLUSIONES

- Los resultados de este capítulo muestran una plasticidad en los hábitos alimentarios de *Z. wolfebaeki* a lo largo del tiempo, adaptación que facilita a esta especie permanecer en un ambiente considerado altamente demandante para este tipo de depredadores.
- El lobo marino de Galápagos *Z. wolfebaeki* resultó ser un depredador netamente ictiófago (99.9%), sin embargo es posible llegar a observar cefalópodos en su dieta; presas que pueden llegar a ser consumidas de manera ocasional.
- Los valores de la amplitud trófica y la composición de la dieta de *Z. wolfebaeki* muestran que es un depredador “especialista plástico”, ya que consume un grupo específico de recursos en gran cantidad (3 a 4 presas) y un número considerable de especies en menor proporción.
- El nivel trófico calculado con base en el análisis de excretas e isótopos estables, ubican a *Z. wolfebaeki* como un depredador de alto nivel trófico (carnívoro secundario-terciario) dentro de la cadena alimenticia.
- La existencia de dietas distintas a nivel intra-poblacional y la presencia de una baja superposición trófica a lo largo del tiempo, sugiere un proceso de diversificación del nicho alimentario de *Z. wolfebaeki*.
- Los isótopos estables no detectaron diferencias considerables en los patrones de alimentación de *Z. wolfebaeki*, resultado que demuestra una aparente estabilidad en su conducta alimentaria a lo largo del tiempo.

- Las hembras de *Z. wolfebaeki* presentan una explotación diferencial con respecto al hábitat de alimentación (patrón de desplazamiento y buceo), capacidad que han logrado desarrollar con el objetivo de diversificar sus hábitos alimentarios y reducir los niveles de competencia intra-específica.

CAPITULO 2

VARIACIÓN ESPACIAL EN LOS PATRONES TRÓFICOS DEL LOBO MARINO DE GALÁPAGOS *Zalophus wolfebaeki*.

1. INTRODUCCIÓN

En este estudio se analizan las posibles diferencias espaciales en los patrones alimentarios de *Z. wolfebaeki* a lo largo del Archipiélago. La presencia de características oceanográficas contrastantes en la región provoca cambios en la dinámica del ecosistema los cuales afectan desde la base de red trófica hasta los niveles tróficos superiores (Palacios *et al.* 2006, Ryan *et al.* 2006, Schaeffer *et al.* 2008). Se ha comprobado que estos cambios influyen directamente en los hábitos alimentarios de los depredadores marinos considerados “tope”, provocando cambios en sus estrategias de alimentación (Riedman 1990, Costa *et al.* 2006, Villegas-Amtmman *et al.* 2008).

Esta variabilidad ambiental (cambios oceanográficos) provoca cambios en los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ que parten desde el inicio de las tramas tróficas y se ven reflejados en los diferentes depredadores, independientemente de su nivel trófico (Takai *et al.* 2000, Auriolles *et al.* 2006, Auriolles *et al.* 2009). De forma general ha sido ampliamente demostrado que la firma isotópica presente en un consumidor está relacionada con su tipo de alimento y ambiente de alimentación (Hobson *et al.* 1996, Burton & Koch 1999, Newsome *et al.* 2007).

En este sentido se han observado diferencias en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ presentes en varios depredadores marinos; un ejemplo de esto se presenta en los

calamares, donde se encontró una amplia variabilidad isotópica que estuvo en función de las zonas oceanográficas donde se estaban alimentando estas especies (Takai *et al.* 2000, Ruíz-Cooley *et al.* 2010). Resultados similares se han observado en varias especies de pinnípedos como el elefante marino del Norte (*Mirounga angustirostris*) y los otáridos del género *Zalophus* (lobo marino de California y Galápagos), donde se ha demostrado que existe una fuerte influencia latitudinal en sus valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (Aurioles *et al.* 2006, Porras-Peters *et al.* 2008, Aurioles *et al.* 2009).

De forma general los cambios isotópicos latitudinales en el caso del $\delta^{13}\text{C}$ se deben a la variación térmica, ya que en bajas temperaturas se disminuye la tasa de fijación del isótopo estable de C, lo cual provoca un aumento en la solubilidad del CO_2 , incrementando su concentración en el medio; este CO_2 está enriquecido en ^{12}C , reduciendo de esta manera los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (Goericke & Fry 1994, Schell *et al.* 1998). Mientras que los altos valores de $\delta^{15}\text{N}$ en bajas latitudes pueden estar asociados a la presencia de zonas de desnitrificación, donde los altos niveles de producción regenerada reducen considerablemente la fuente de nitratos NO_3 , provocando un aumento en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ (Altabet 2001, Takai *et al.* 2000).

Otros factores que influyen en la variación o enriquecimiento del $\delta^{13}\text{C}$ son la composición de las presas del consumidor (Hobson *et al.* 1997), la tasa de crecimiento del fitoplancton (Fry & Wainwright 1991, Pancost *et al.* 1997), la frecuencia de proliferación fitoplanctónica (Kurle 2002) y los niveles de productividad primaria en el ecosistema (Cullen *et al.* 2001, Kurle *et al.* 2002).

Valores bajos de $\delta^{13}\text{C}$, sugieren una reducción en la productividad primaria (gramos de C por unidad de área, por unidad de tiempo); situación que puede estar relacionada con dos factores: a) la relación lineal positiva entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y el crecimiento celular del fitoplancton (Laws *et al.* 1995) y b) diferencias en los niveles de productividad (involucrado en la reacción de fotosíntesis) en el medio (ambiente marino), producto de un incremento en la tasa de respiración del fitoplancton; lo cual aumenta la expulsión de CO_2 al medio externo (atmósfera), mismo que está enriquecido en ^{12}C , reduciendo de esta manera su tasa de fijación en el océano lo cual produce un enriquecimiento en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (Laws *et al.* 1995, Bidigare *et al.* 1997).

Valores bajos de $\delta^{15}\text{N}$ precedidos de valores significativamente más altos indican cambios de alimentación (de presas de mayor a menor nivel trófico). Situación que puede estar relacionada con un decremento en la productividad primaria en el medio, que provoca una reducción en cascada de la biomasa general de los recursos. Esto conlleva a que las principales especies presas de los depredadores se reduzcan, o cambien en mayor o menor grado dependiendo de la región. Este escenario ya se ha descrito en otras regiones como el Pacífico Norte, donde se utilizó como especies indicadoras al lobo marino de Steller (Hobson *et al.* 2004, Fritz & Hinckley 2005) y al lobo fino del Norte (Newsome *et al.* 2008).

Muchas de las especies preferenciales de los lobos marinos del género *Zalophus* son aquellas que forman grandes cardúmenes y que poseen un alto contenido calórico como las sardinas (*Sardinops sagax*), sin embargo también llegan a tener preferencias hacia peces de mayor tamaño/posición trófica (García-Rodríguez y Auriolas 2004, Porras-Peters *et al.* 2008); por lo que al disminuir la

biomasa de ciertas presas potenciales estas especies pueden optar por cambiar su dieta hacia otras presas disponibles con la finalidad de disminuir el gasto energético, producto de la búsqueda de alimento (Schoener 1971).

2. METODOLOGÍA

Para revisar aspectos que tienen que ver con: 1) Preparación de muestras para análisis de excretas e isótopos estables, 2) Variables oceanográficas e imágenes, 3) Análisis de datos; véase el apartado de Metodología general.

2.1 *Recolecta de muestras*

Para identificar una posible patrón espacial en los hábitos alimentarios de *Z. wollebaeki*, se tomó en cuenta la regionalización biogeográfica del archipiélago propuesta por Harris (1969) y Ruttenberg *et al.* (2005) (Fig. 11).

2.1.1 *Análisis de excretas*

Para evaluar cambios espaciales en la dieta de *Z. wollebaeki*, se recolectaron excretas en diferentes regiones del Archipiélago durante marzo de 2009 (50 excretas en las zonas este, centro y sur, 90 en la zona este). En esta sección se siguió el mismo criterio empleado en el Capítulo 1 con respecto a la selección del tamaño óptimo de muestras que representen el espectro alimentario de *Z. wollebaeki*.



Figura 11. Mapa de las Islas Galápagos resaltando las cinco áreas biogeográficas reportadas para la región: A) zona norte, B) zona este, C) zona sur, D) zona centro y E) zona oeste.

2.1.2 Isótopos estables

Para el análisis isotópico espacial se contó con una base de datos isotópicos producto de diferentes muestreos realizados en crías en los años 2002, 2003 y 2008, cuando se visitaron las principales colonias reproductivas de ambas especies generando un tamaño total de muestra de 182 (Tabla II), repartidas de la siguiente manera; 2002: 41 muestras (zona este $n = 19$, zona centro $n = 22$); 2003: 45 muestras (zona este $n = 20$, zona centro $n = 10$, zona sur $n = 10$, zona oeste $n = 5$) y 2008: 24 muestras (zona este $n = 10$, zona sur $n = 7$, zona oeste $n = 7$).

2.1.3 Sensores remotos

En este capítulo se utilizaron datos de Temperatura Superficial del Mar TSM (°C) y Productividad Primaria Neta ($\text{gCm}^{-2}/\text{día}^{-1}$) obtenidos de imágenes satelitales de las diferentes zonas biogeográficas del Archipiélago. En ambos casos únicamente se tomo en cuenta los datos presentes en el área potencial de alimentación definida para la especie (46.3 km) (Villegas-Amtmman *et al.* 2008).

Con base en imágenes satelitales mensuales de Productividad Primaria Neta se obtuvo información referente a la producción biológica presente en la zona de estudio durante estas temporadas. A pesar que los muestreos fueron realizados entre los meses de febrero y marzo (2002, 2003 = febrero, 2008 = marzo) se utilizaron los valores de productividad primaria registrados con 3 meses de anticipación; esto debido a: 1) la tasa de renovación isotópica en el pelo es de ~2 meses antes de su colecta (Porrás-Peters *et al.* 2008), y 2) existe un desfase de ~1 mes al momento en la energía pasa desde el fitoplancton hacia los peces (presas principales) (Mercuri 2007). Este ajuste se realizó con la finalidad de disminuir la variabilidad al momento de asociar esta información con los valores isotópicos presentes en los individuos de todo el Archipiélago.

3. RESULTADOS

3.1 Tamaño de muestra

Para caracterizar de manera adecuada la dieta en cada una de las zonas se estimo el tamaño óptimo de muestra para cada colonia, obteniendo como

resultado valores que variaron entre 38 y 48 excretas (Fig. 12); de tal forma que el número seleccionado “*a priori*” fue el adecuado.

3.2 Variación espacial en los hábitos alimentarios de *Z. wolfebaeki*

El espectro trófico caracterizado para los animales de la colonia Cabo Douglas fue el más amplio (Isla Fernandina, zona Oeste) mismo que estuvo representado por 16 presas (15 peces y un cefalópodo) (Tabla X), lográndose identificar nueve presas a nivel de especie (56.3%); seis a nivel de género (37.5%) y una a nivel de familia (6.3%); mientras que el espectro trófico de la colonia Malecón (Isla San Cristóbal, zona este) fue el más pequeño y estuvo compuesto por 12 presas (únicamente peces) (Tabla X), identificándose 10 a nivel de especie (84%), una a nivel de género (8%) y una a nivel de familia (8%).

Tabla X. Lista de especies encontradas en la dieta de *Zalophus wolfebaeki* presentes en diferentes colonias del Archipiélago durante la temporada reproductiva 2009.

Nº	ESPECIES	IIMPi (%)				Nivel Trófico		Hábitat
		Oeste	Centro	Sur	Este	Hábitos	Valor	
1	<i>Anisotremus caesius</i>			5.07		Carnívoro	3.78	Demersal
2	<i>Alphestes immaculatus</i>				1.17	Carnívoro	3.5	Demersal
3	<i>Caulolatilus sp</i>	0.56				Carnívoro	4.04	Arrecifal
4	<i>Chilara taylori</i>	0.97	23.85	6.63		Carnívoro	4.07	Béntico
5	<i>Diplectrum sp</i>	5.63		0.11		Carnívoro	3.69	Arrecifal
6	<i>Haemulon sp</i>		0.23			Carnívoro	3.52	Demersal
7	<i>Hemanthias sp</i>			0.78		Carnívoro	3.4	Arrecifal
8	<i>Mastigoteuthis dentata</i>	0.04				Carnívoro	3	Mesopelágico
9	<i>Maurolucus muelleri</i>	29.97				Planctívoro	3.01	Mesopelágico
10	<i>Merluccius sp</i>	0.29				Carnívoro	4.02	Epipelágico
11	<i>Myctophidae</i>	48.87	41.67	0.09	4.01	Planctívoro	3	Mesopelágico
12	<i>Octopus sp</i>		0.43			Carnívoro	3	Demersal
13	<i>Ophichthus triserialis</i>		1.21	0.30		Planctívoro	3.38	Demersal
14	<i>Opisthonema berlangai</i>	0.77	0.86		31.39	Planctívoro	2.90	Epipelágico
15	<i>Opistognathus punctatus</i>		0.86		12.69	Carnívoro	3.84	Arrecifal
16	<i>Otophidium indefatigable</i>	0.39	11.21	2.06		Carnívoro	3.50	Béntico
17	<i>Paralabrax sp</i>	0.18	1.84	15.17	34.22	Carnívoro	4.50	Arrecifal
18	<i>Paranthias colonus</i>	1.91	4.48	0.14		Carnívoro	4.01	Arrecifal
19	<i>Physiculus talarae</i>	6.04		1.65	0.67	Carnívoro	3.4	Béntico
20	<i>Pontinus clemensi</i>	4.24		21.55	6.01	Carnívoro	3.5	Béntico
21	<i>Pronotogrammus multifasciatus</i>	0.04	5.75	26.12	0.17	Carnívoro	3.1	Béntico
22	<i>Selar crumenophthalmus</i>		4.89	7.95	5.84	Carnívoro	3.57	Epipelágico
23	<i>Serranus aequidens</i>		0.43		0.83	Carnívoro	3.53	Béntico
24	<i>Synodus lacertinus</i>	0.03		9.10	1.67	Carnívoro	4.2	Arrecifal
25	<i>Vinciguerrria lucetia</i>	0.07		3.29	1.34	Planctívoro	3.05	Béntico
26	<i>Xenichthys agassizi</i>		2.30			Planctívoro	2.99	Arrecifal

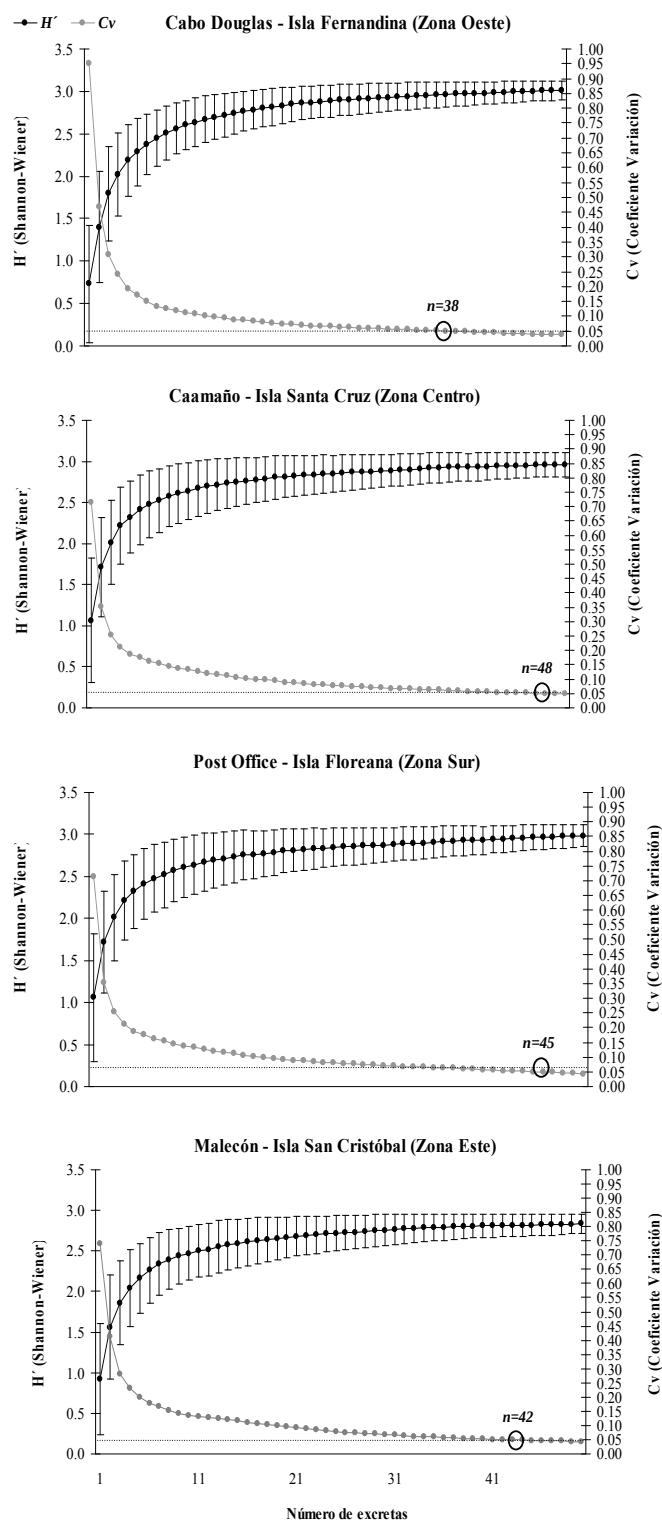


Figura 12. Curvas de diversidad de presas (media acumulada $\pm$ DE) presentes en la dieta del *Z. wolfebaeki*, basada en muestras de excretas recolectadas en marzo 2009 en colonias representantes de las diferentes zonas del Archipiélago. El valor del índice acumulado de diversidad está en base a Shannon-Wiener (H'). (n = tamaño de muestra óptimo).

Para determinar las principales presas que conformaron la dieta del lobo marino de Galápagos en las diferentes zonas, se consideró únicamente aquellas presas que rebasaron el 2 % del índice de importancia de presa (*IIMPI*). Basándonos en este criterio se detectaron cinco presas principales para la colonia de Cabo Douglas (Isla Fernandina, zona Oeste); de las cuales los peces de la familia Myctophidae fueron las presas más importantes (48.8%) seguidos del pez *Maurolicus muelleri* (29.9%) (Fig. 13 A). Ambas presas propias de ambientes mesopelágicos, que tienden a realizar migraciones verticales nocturnas hacia la superficie.

En la colonia de Caamaño (Isla Santa Cruz, zona centro) se observó la presencia de 7 presas principales, donde los peces de la familia Myctophidae nuevamente fue la más importante (41.67%), seguida del pez de hábitos bentónicos *Chilara taylori* (23.85%) (Fig. 13 B).

La colonia de Post Office (Isla Floreana, zona sur) presentó nueve presas principales, de las cuales el pez *Pronotogrammus multifasciatus* fue la presa principal (26.12%), seguido del pez *Pontinus clemensi* (21.55%) (Fig. 13 C), ambas especies con hábitos bentónicos asociados a fondos rocosos. Finalmente en la colonia Malecón (Isla San Cristóbal, zona este) se observaron seis presas principales, de las cuales el pez *Paralabrax* sp fue la presa principal (34.22%), seguido del pez *Opisthonema berlangai* (31.39%) (Fig. 13 D), especies que están asociadas a diferentes ambientes: bentónico y epi-pelágico respectivamente.

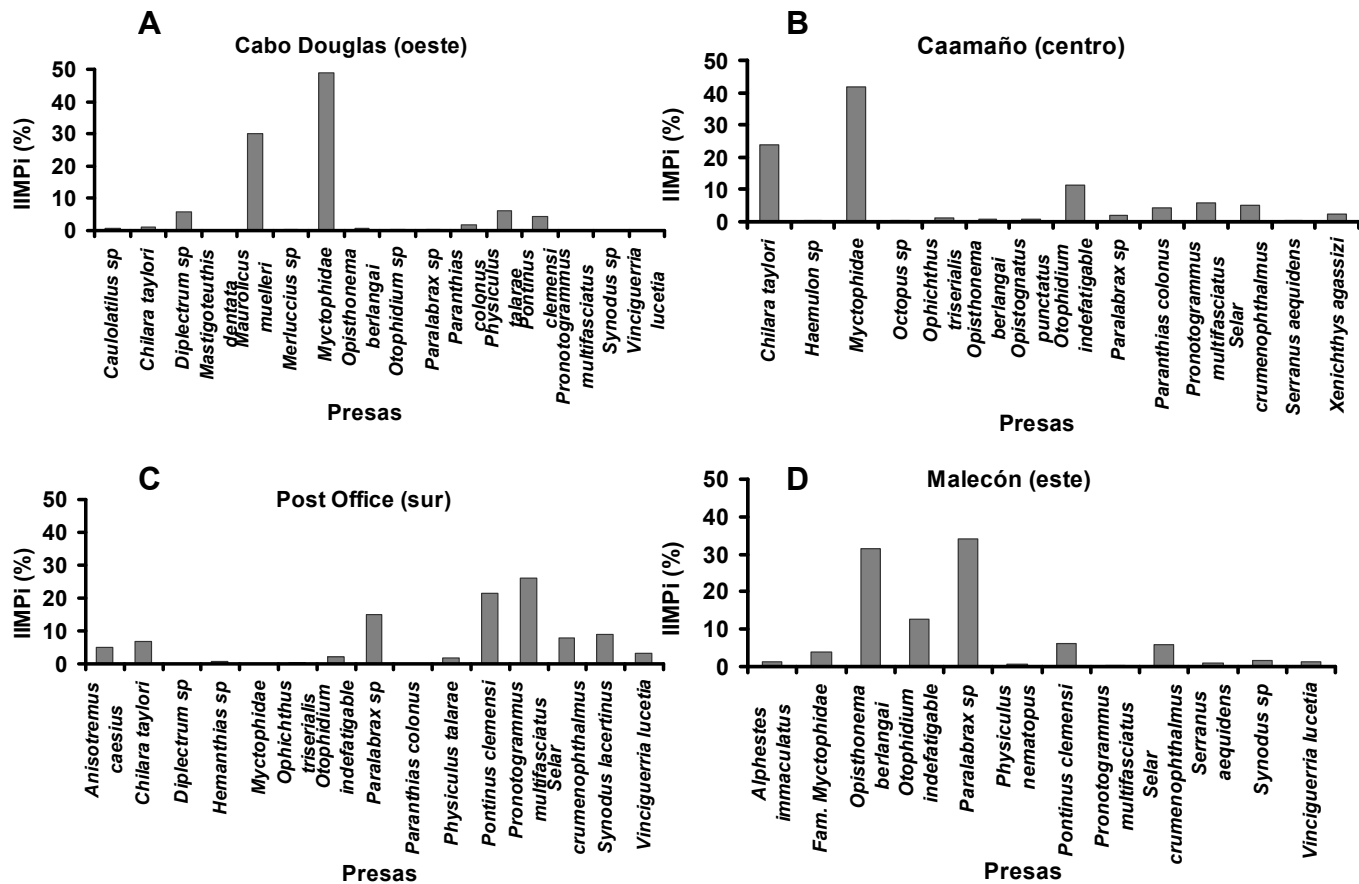


Figura 13. Importancia (en porcentaje) de las principales presas encontradas en la dieta de *Zalophus wolfebaeki* presentes en diferentes colonias del Archipiélago durante la temporada reproductiva 2009: A) Cabo Douglas (zona oeste), B) Caamaño (zona centro), C) Post Office (zona sur), D) Malecón (zona este).

Al igual que en el capítulo anterior se trató de relacionar los cambios espaciales en la dieta de *Z. wolfebaeki* con los valores de temperatura superficial del mar TSM en esta temporada (Marzo 2009).

No se observaron marcadas diferencias en la TSM presente en las zonas de estudio. Las colonias de las zonas oeste y este (Cabo Douglas y Malecón) presentaron valores similares (24.4 °C y 24.5 °C) sin embargo la composición de la

dieta en ambos lugares presento una marcada diferencia (Fig. 14). Mientras que en las colonias de las zonas centro y sur (Caamaño y Post Office) se registró un ligero incremento en la temperatura (25.1°C y 25.3°C), el cual no influyó en las diferencias de sus hábitos alimentarios (Fig. 14). De tal forma que este factor no pudo haber influido en la distribución de las principales presas presentes en la dieta de estas colonias.

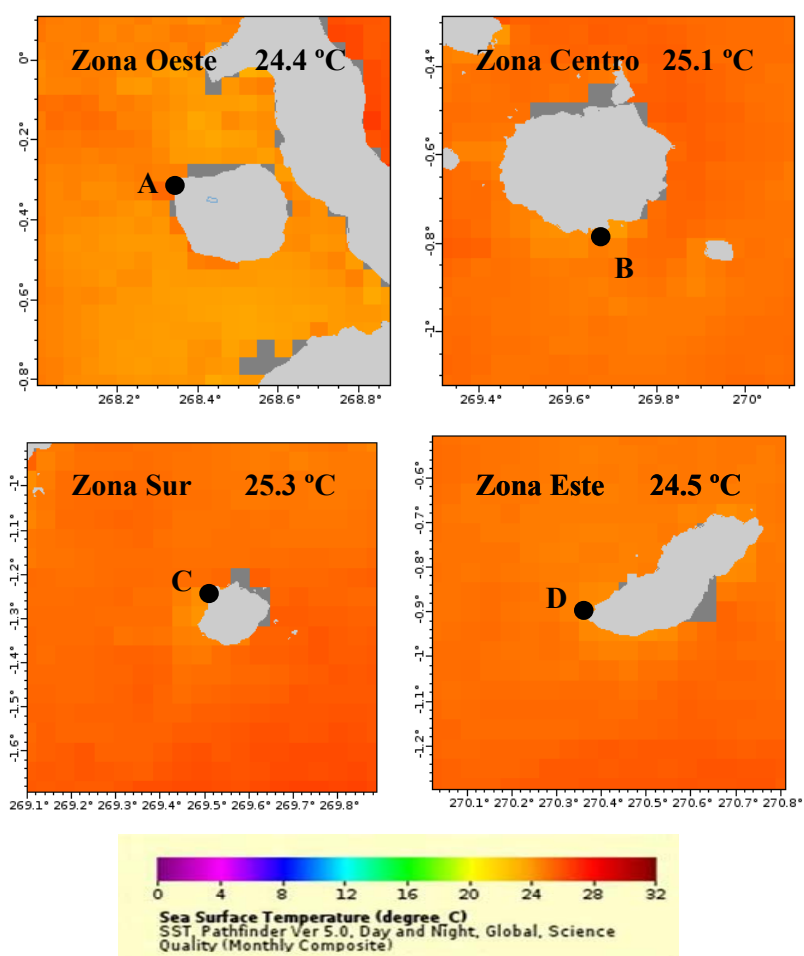


Figura 14. Imágenes satelitales de SST (PATHFINDER Ver. 5.0 Day & Night, 4x4 km), en el área potencial de alimentación de las colonias de *Z. wolfebaeki* presentes en diferentes colonias del Archipiélago durante la temporada reproductiva 2009. Puntos negros simbolizan las colonias estudiadas: A) Cabo Douglas, B) Caamaño, C) Post Office y D) Malecón.

3.3 Nivel trófico, amplitud y superposición trófica espacial

El nivel trófico promedio para las cuatro colonias se determinó con base en el Índice propuesto por Christensen & Pauly (1992), para lo cual se tomó en cuenta todas las presas que conformaron el espectro trófico del lobo marino en los diferentes sitios (Tabla XI). Como resultado se obtuvieron valores muy semejantes para todas las colonias generando un valor de $TL = 4.43$, el cual ratifica a esta especie como un depredador carnívoro secundario terciario (Tabla XI). Para determinar la amplitud trófica de *Z. wolfebaeki* a lo largo de toda la región se aplicó el Índice estandarizado de Levin, obteniendo un rango de valores de Bi que varió entre 0.03 y 0.30; generando un promedio de 0.16, resultado que ubica al lobo marino de Galápagos como un depredador de tipo especialista, con preferencia en un grupo específico de presas (Tabla XI).

Tabla XI. Nivel y Amplitud trófica de *Z. wolfebaeki* en las diferentes colonias del Archipiélago durante la temporada reproductiva 2009.

Zona	Nivel Trófico Índice Christensen & Pauly	Amplitud Trófica Índice de Levin
Oeste	4.13	0.03
Centro	4.49	0.3
Sur	4.71	0.23
Este	4.39	0.08
Promedio	4.43	0.16

Mediante el Índice de superposición trófica de Morisita-Horn se determinó si los hábitos alimentarios reportados para las cuatro colonias presentaban algún grado traslape, teniendo como resultado una baja superposición trófica entre todos los sitios (rango de valores, $C\lambda = 0.10$ a 0.26) (Tabla XII), lo cual sugiere

diferencias en los hábitos alimentarios en las diferentes colonias de *Z. wolfebaeki* alrededor del Archipiélago.

Tabla XII. Grado de superposición trófica entre las colonias de lobo marino de Galápagos (arriba) presentes en las diferentes zonas biogeográficas del Archipiélago y la distancia expresada en km que hay entre estas (abajo).

Colonia	Colonia			
	Cabo Douglas	Caamaño	Post Office	Malecón
Cabo Douglas (oeste)	X	0.13	0.09	0.1
Caamaño (centro)	162.2	X	0.16	0.16
Post Office (sur)	168.37	51.56	X	0.26
Malecón (este)	237.85	76.07	101.1	X

3.4 Variación isotópica espacial

Con base en el análisis isotópico se lograron establecer diferencias en el comportamiento alimentario de las colonias de *Z. wolfebaeki* a lo largo del Archipiélago durante los años 2002, 2003 y 2008; obteniendo valores isotópicos globales para la especie de, $-16.01 \pm 0.39\text{‰}$ para $\delta^{13}\text{C}$ y $12.91 \pm 0.74\text{‰}$ para $\delta^{15}\text{N}$ (Tabla XIII).

Tabla XIII. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ (promedio $\pm$ desviación estándar en ‰) en muestras de pelo de crías de *Z. wolfebaeki*, presentes las diferentes zonas biogeográficas del Archipiélago.

Año	Zona	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
2002	Este	19	-15.82 ± 0.39	13.30 ± 0.68
	Centro	22	-15.48 ± 0.60	13.58 ± 0.58
2003	Este	20	-16.24 ± 0.22	13.09 ± 0.49
	Sur	10	-16.22 ± 0.26	12.77 ± 0.40
	Centro	10	-16.23 ± 0.13	13.10 ± 0.50
	Oeste	5	-15.59 ± 0.60	12.71 ± 0.36
2008	Este	10	-16.70 ± 0.42	12.88 ± 1.28
	Sur	7	-16.60 ± 0.25	12.44 ± 1.34
	Oeste	7	-16.38 ± 0.62	12.34 ± 1.06
PROMEDIO			-16.01 ± 0.39	12.91 ± 0.74

3.4.1 Año 2002

Durante esta temporada se contó con información de las colonias: Malecón, Isla Lobos (Isla San Cristóbal, zona este); Caamaño y Plazas (Isla Santa Cruz, zona centro); obteniendo una señal isotópica promedio de $15.65 \pm 0.49\text{‰}$ para $\delta^{13}\text{C}$ y $13.44 \pm 0.63\text{‰}$ para $\delta^{15}\text{N}$ (Tabla XIII). Las crías muestreadas en la zona centro del Archipiélago presentaron valores más positivos de $\delta^{13}\text{C}$ con respecto a las de la zona este; diferencias que resultaron ser estadísticamente significativas (Mann-Whitney U test, $p = 0.031$) (Fig. 15 A). En el caso del $\delta^{15}\text{N}$ se observó un patrón inverso, sin embargo estos resultados no mostraron diferencias significativas (Mann-Whitney U test, $p = 0.086$) (Fig. 15 B).

Estos resultados sugieren la explotación de diferentes estrategias alimentarias espaciales durante esta temporada, las cuales podrían ser producto de una explotación diferencial de ambientes (DeNiro & Epstein 1978). Sin embargo otro factor que afecta los valores isotópicos principalmente de $\delta^{13}\text{C}$ son los niveles de productividad primaria presentes en los ecosistemas (Goericke & Fry 1994, Pancost *et al.* 1997, Laws *et al.* 1995).

Los valores de productividad primaria neta (promedio: Dic-2001 y Ene-2002) no mostraron diferencias estadísticas entre estos sitios (U Mann-Whitney test, $p = 0.153$) sin embargo se logró observar que la zona centro ($1017.9 \text{ gCm}^{-2}/\text{día}^{-1}$) presentó una mayor productividad que la zona este ($938.7 \text{ gCm}^{-2}/\text{día}^{-1}$) (Fig. 16). Resultados que sugieren la presencia de características oceanográficas aparentemente diferentes desde la base de la red trófica en términos de productividad primaria; lo cual estaría afectando a la señal isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ presente en estas zonas durante esta temporada.

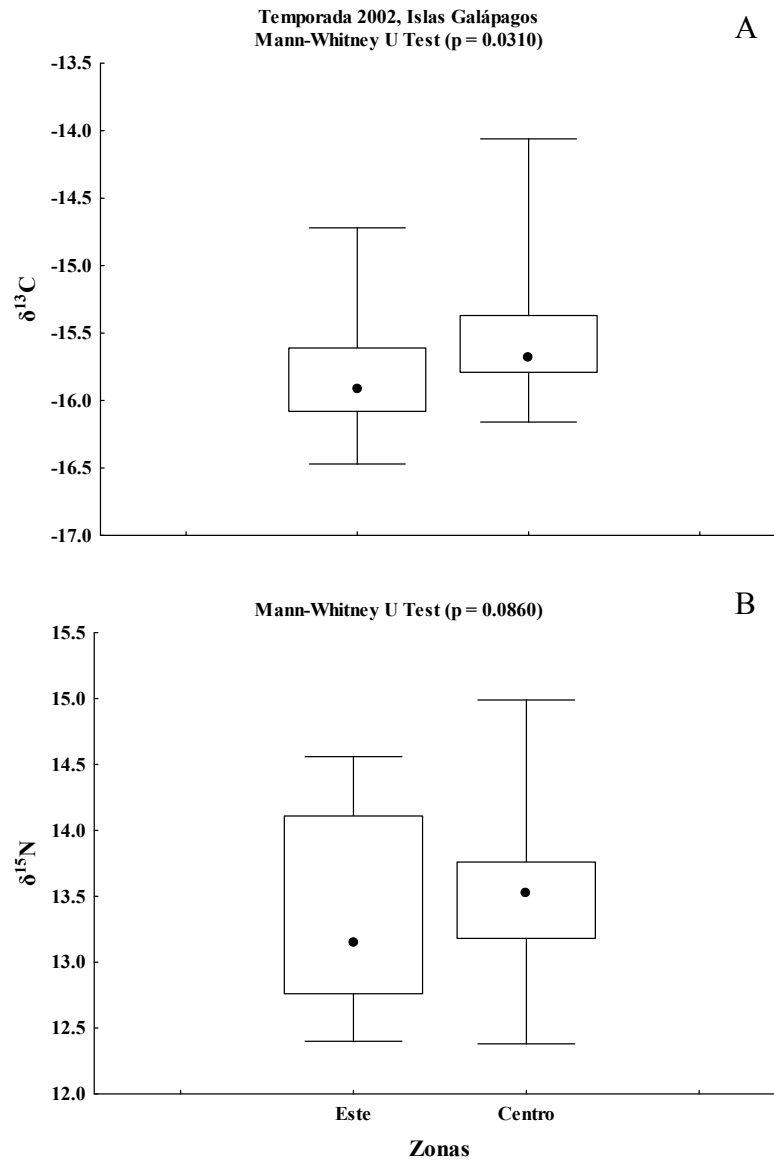


Figura 15. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (Mann-Whitney U test, mediana $\pm$ max y min en ‰) en muestras de pelo de crías de *Z. wolfebaeki*, presentes las diferentes zonas biogeográficas del Archipiélago durante la temporada reproductiva 2002.

3.4.2 Año 2003

Durante el año 2003 se logró muestrear la mayoría de zonas biogeográficas presentes en el Archipiélago. Para esta temporada se contó con información de las colonias: Malecón, Isla Lobos (Isla San Cristóbal, zona este), Plazas (Isla

Santa Cruz, zona centro), Post Office (Isla Floreana, zona sur), Punta Espinoza y Cabo Hammond (Isla Fernandina, zona oeste), obteniendo una señal isotópica promedio de $16.01 \pm 0.31\text{‰}$ para $\delta^{13}\text{C}$ y $12.91 \pm 0.43\text{‰}$ para $\delta^{15}\text{N}$ (Tabla XIII).

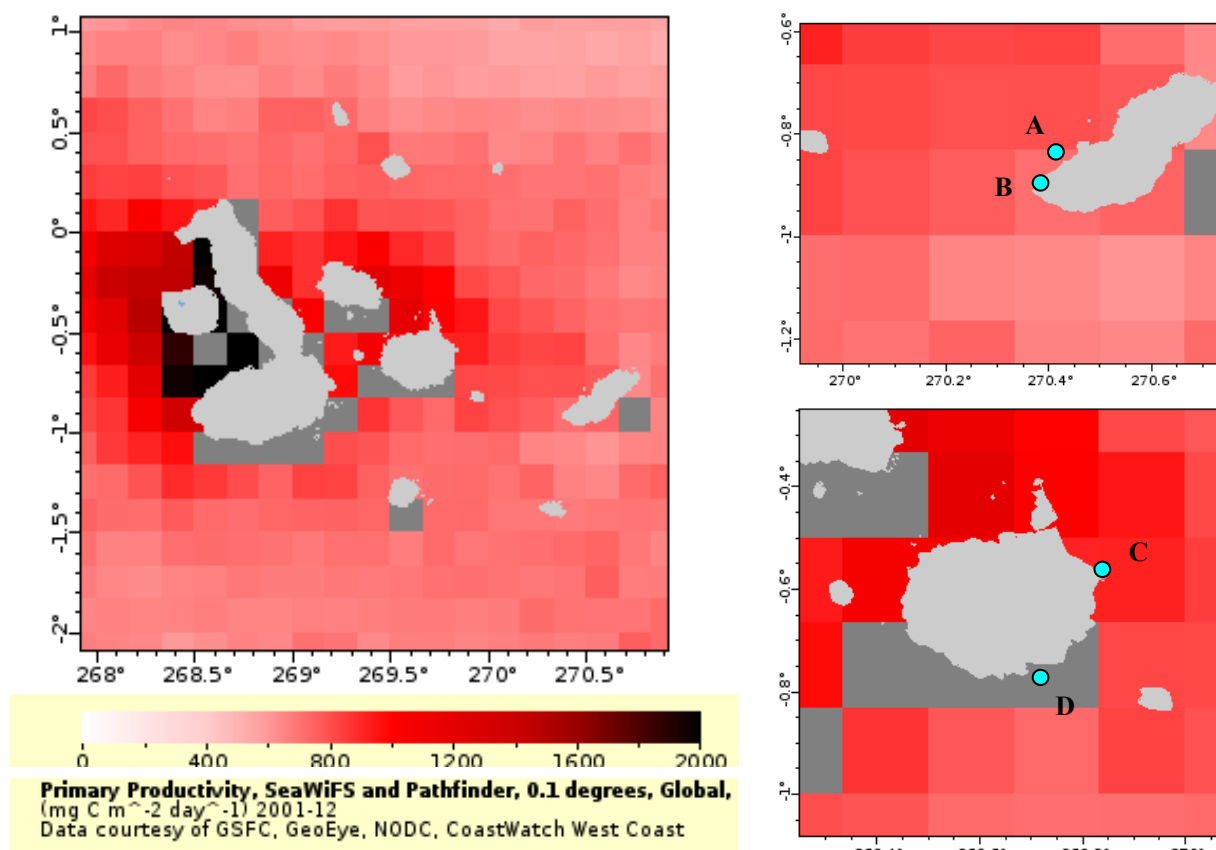


Figura 16. Imágenes satelitales de Productividad Primaria Neta, tomada en las Islas Galápagos y las Islas San Cristóbal y Santa Cruz durante Diciembre del 2001, por el satélite SeaWiFS and Pathfinder Global (Net Primary Productivity of C), con un poder de resolución de 9x9 km. Puntos azules simbolizan las colonias reproductivas: A) Isla Lobos, B) Malecón, C) Plazas y D) Caamaño.

Durante este año las crías muestreadas en la zona oeste del Archipiélago presentaron valores de $\delta^{13}\text{C}$ más positivos, que fueron estadísticamente diferentes con respecto a las otras zonas (Kruskal-Wallis test, $p = 0.015$) (Fig. 17 A). A su vez

se observaron diferencias entre la zona Sur y las dos zonas restantes (Centro y Este). En el caso del $\delta^{15}\text{N}$ no se observaron diferencias significativas entre las zonas (Kruskal-Wallis test, $p = 0.152$) (Fig. 17 B).

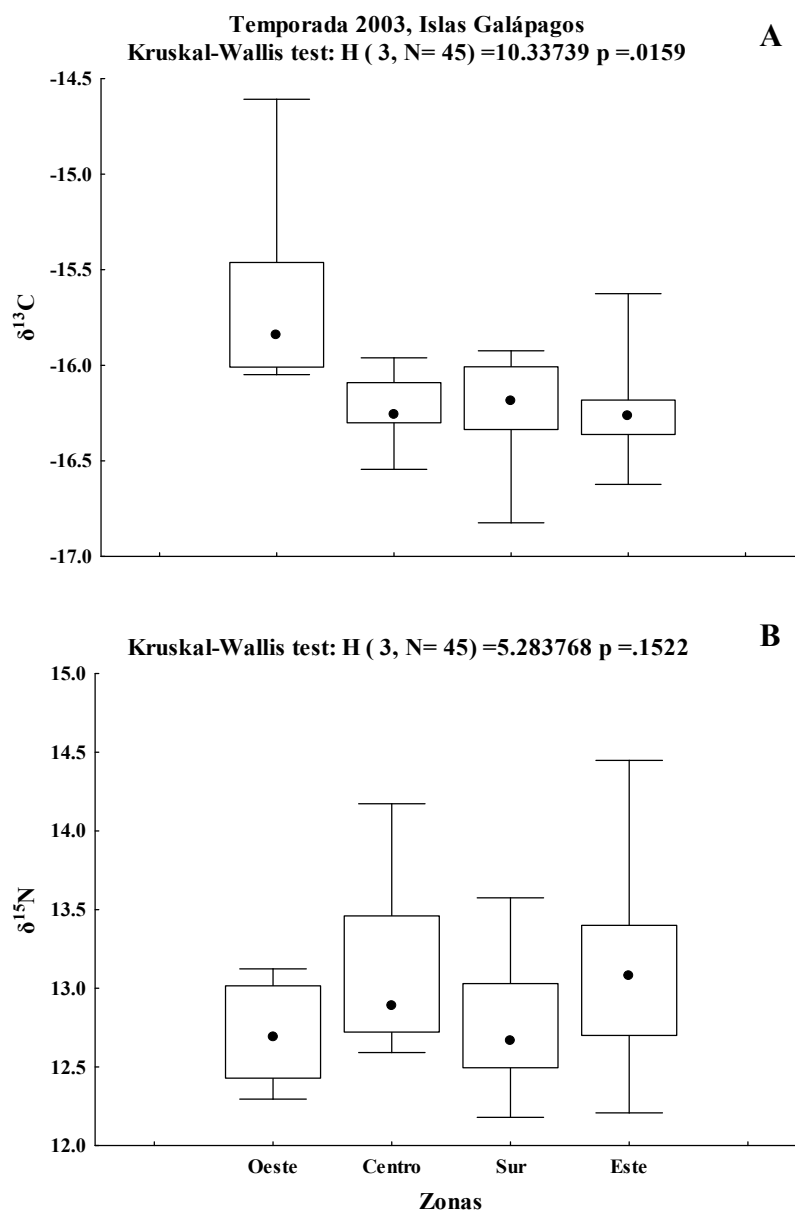


Figura 17. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (Kruskal-Wallis test, mediana $\pm$ max y min en ‰) en muestras de pelo de crías de *Z. wolfebaeki*, presentes las diferentes zonas biogeográficas del Archipiélago durante la temporada reproductiva del 2003.

Los valores de productividad primaria neta ($\text{gCm}^{-2}/\text{día}^{-1}$) presentes en las cuatro zonas del Archipiélago durante el mes de diciembre del 2002 y enero 2003, mostraron diferencias estadísticas entre todos los sitios (Kruskal-Wallis test, $p \leq 0.001$), sin embargo las diferencias más evidentes se presentaron entre la zona oeste y el resto de sitios (Fig. 18 Tabla XIV).

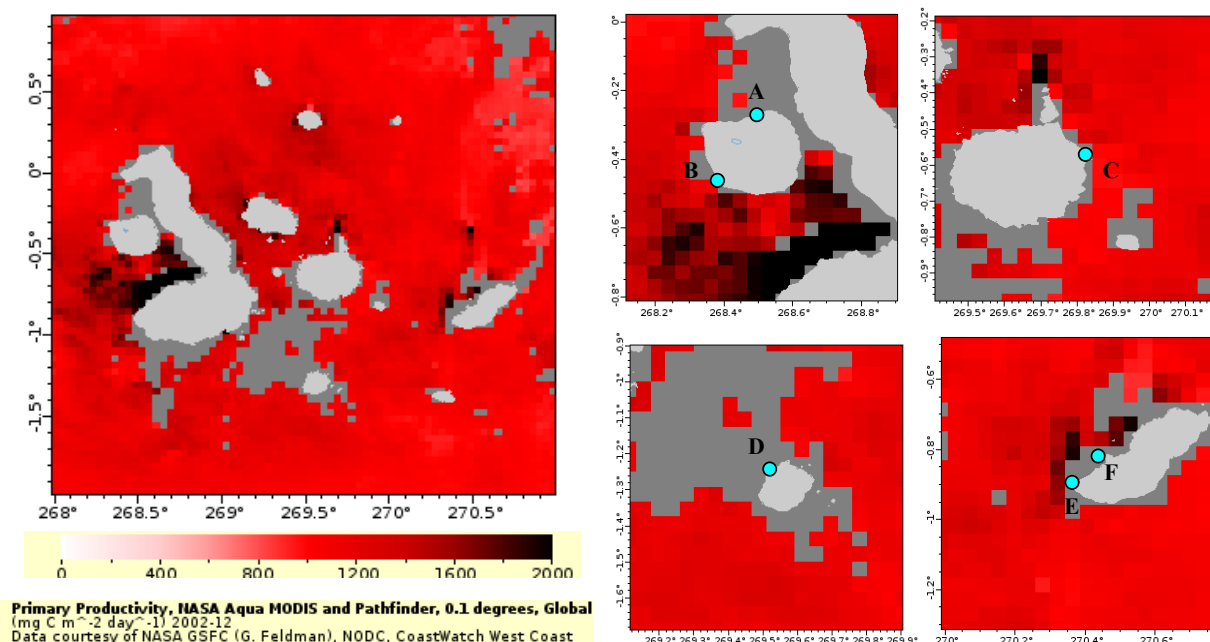


Figura 19. Imágenes satelitales de Productividad Primaria Neta, tomada en las Islas Galápagos y las Islas Fernandina, Santa Cruz, Floreana y San Cristóbal durante Diciembre del 2001, por el satélite Aqua MODIS and Pathfinder Global (Net Primary Productivity of C), con un poder de resolución de 4x4 km. Puntos azules simbolizan las colonias reproductivas: A) Punta Espinoza, B) Cabo Hammond, C) Plazas, D) Post Office, E) Malecón y F) Isla Lobos.

Estos resultados sugieren la presencia de dos regiones distintas (Fig. 19 A), que al asociarse con los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ presentes en las diferentes zonas de estudio muestran una gran concordancia (Fig. 19 B).

Tabla XIV. Valores promedio de Productividad Primaria Neta, presentes las diferentes zonas biogeográficas del Archipiélago durante diciembre y enero del 2002, 2003 y 2008. Datos tomados del satélite AQUA MODIS, a una escala de 4x4 km.

Meses	Productividad Primaria Neta ($\text{gCm}^{-2}/\text{día}^{-1}$)			
	Oeste	Centro	Sur	Este
Dic 2001- Ene 2002		938.70		1017.93
Dic 2002- Ene 2003	1679.49	1300.27	1374.31	1219.56
Ene/Feb 2008	1828.77		1665.80	1454.65
Promedio	1754.130	1119.485	1520.055	1230.713

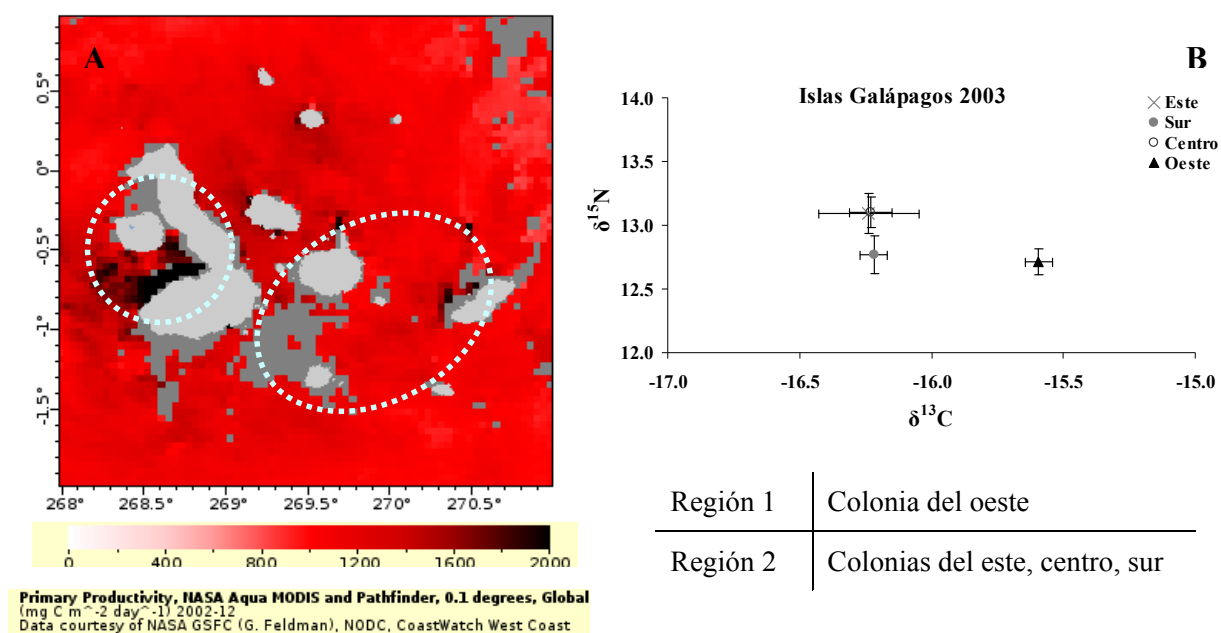


Figura 19. A) Imagen satelital de Productividad Primaria Neta, tomada en las Islas Galápagos durante Diciembre del 2002, por el satélite Aqua MODIS and Pathfinder Global (Net Primary Productivity of C), con un poder de resolución de 4x4 km. B) Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (promedio $\pm$ ES en ‰) en muestras de pelo de crías de *Z. wolfebaeki* durante la temporada 2003.

3.4.3 Año 2008

Finalmente para el año 2008 se logró obtener información de las colonias: Malecón (Isla San Cristóbal, zona este), Post Office (Isla Floreana, zona sur) y

Lobería grande (Isla Isabela, zona oeste), las cuales mostraron una señal isotópica promedio de $16.5 \pm 0.4\text{‰}$ para $\delta^{13}\text{C}$ y $12.5 \pm 1.2\text{‰}$ para $\delta^{15}\text{N}$ (Tabla XIII).

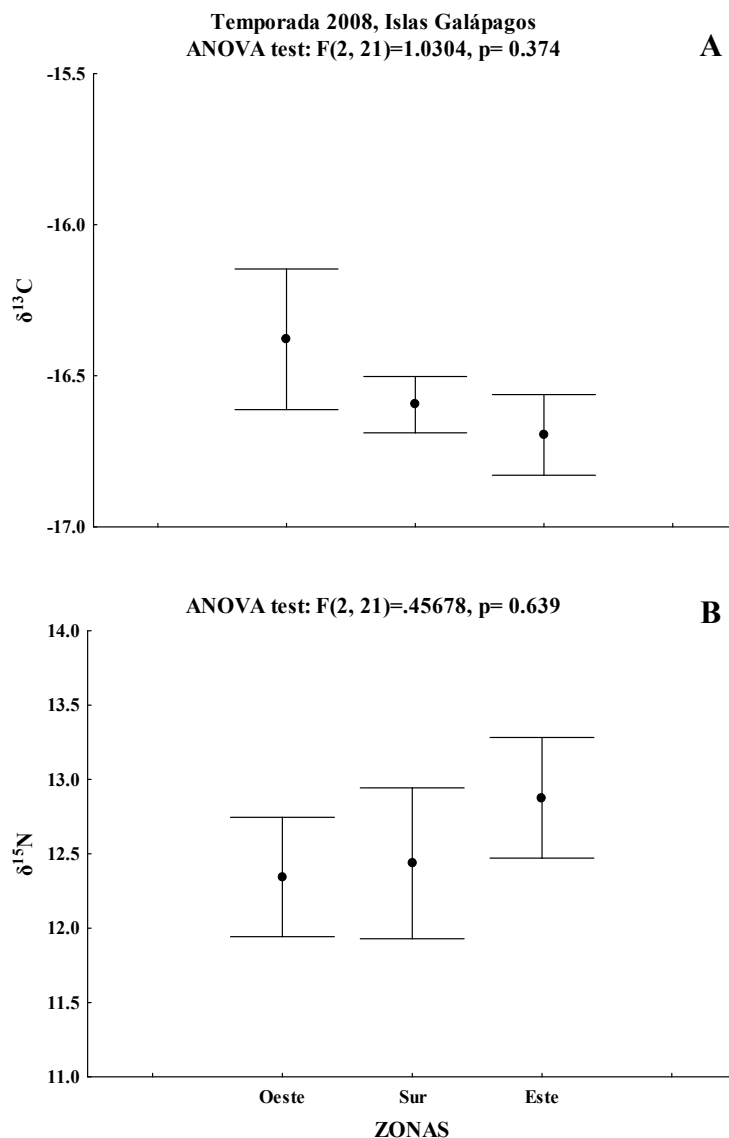


Figura 20. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (ANOVA test, media $\pm$ ES en ‰) en muestras de pelo de crías de *Z. wolfebaeki*, presentes las diferentes zonas biogeográficas del Archipiélago durante la temporada reproductiva del 2008.

Al igual que en el año 2003 las crías muestreadas en la zona oeste del Archipiélago presentaron los valores más positivos de $\delta^{13}\text{C}$, sin embargo estos no

presentaron diferencias estadísticas con respecto a las otras zonas (ANOVA test, $p = 0.374$) (Fig. 20 A). En el caso del $\delta^{15}\text{N}$ se observó un patrón inverso, donde la colonia con valores más altos fue la ubicada en la zona este del Archipiélago, pero al igual que en el caso anterior estas diferencias no resultaron ser significativas (ANOVA test, $p = 0.639$) (Fig. 20 B)

Los valores de productividad primaria mostraron diferencias estadísticas entre todos los sitios (Kruskal-Wallis test, $p \leq 0.001$), sin embargo nuevamente resaltaron las diferencias entre la zona oeste y el resto de los sitios (Fig. 21 y Tabla XIV).

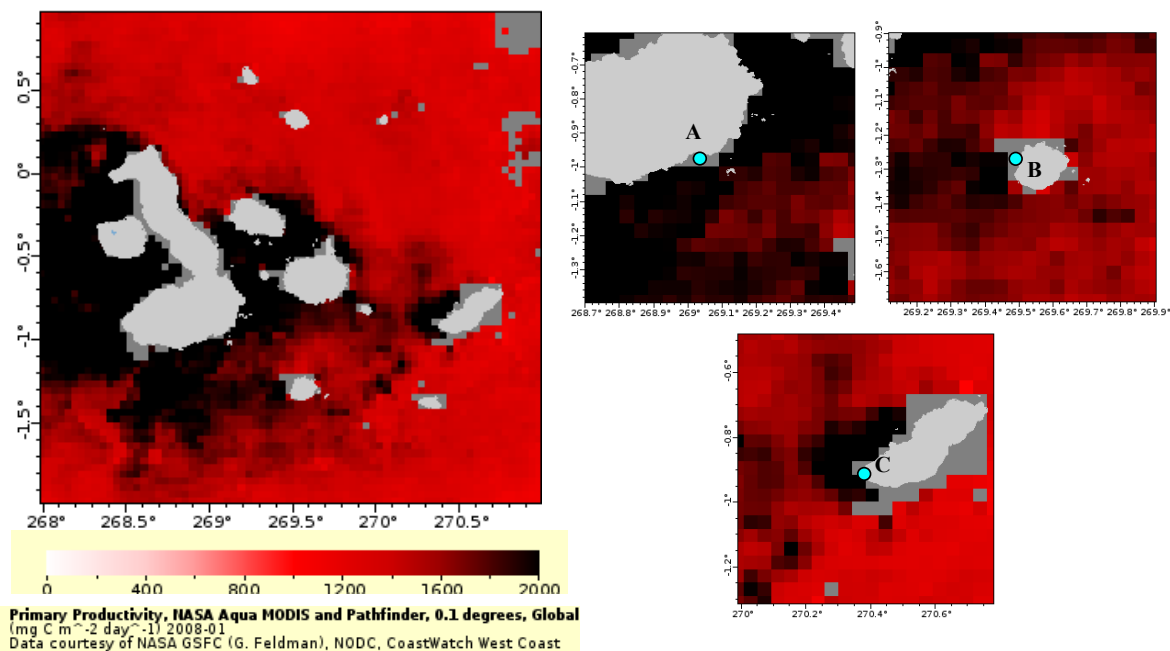


Figura 21. Imágenes satelitales de Productividad Primaria Neta, tomada en las Islas Galápagos y las Islas Isabela, Floreana y San Cristóbal durante Enero del 2008, por el satélite Aqua MODIS and Pathfinder Global (Net Primary Productivity of C), con un poder de resolución de 4x4 km. Puntos azules simbolizan las colonias reproductivas: A) Lobería Grande, B) Post Office y C) Malecón.

3.5 Relación espacial entre $\delta^{13}\text{C}$ y Productividad Primaria Neta

Con la finalidad de medir el grado de relación que existe entre la señal isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y los niveles de productividad primaria presentes en las Islas Galápagos, se utilizó análisis de correlación lineal. Cabe mencionar que se realizaron dos pruebas por separado (datos 2003 y datos 2008), debido a que todas las muestras no fueron procesadas y analizadas en el mismo laboratorio, lo cual podría sesgar la calidad de información, ya que se conoce que existen variaciones isotópicas importantes entre laboratorios (Observ. personal).

Al analizar ambas variables durante la temporada 2003, observamos una correlación positiva y significativa ($r = 0.957$, $p = 0.043$) (Fig. 22 A). Mientras que la temporada 2008 presentó una correlación con tendencia positiva, la cual no resultó ser estadísticamente significativa ($r = 0.615$, $p = 0.578$) (Fig. 22 B).

4. DISCUSION

4.1 Variación espacial de los hábitos alimentarios de *Z. wolfebaeki*

El lobo marino de Galápagos presentó diferencias espaciales en sus hábitos alimentarios, lo que sugiere la presencia de sitios específicos de alimentación, dependiendo la ubicación de la colonia. Al igual que en estudios anteriores (Dellinger & Trillmich 1999, Páez-Rosas 2008), los peces fueron las presas predominantes en la dieta de esta especie en todo el Archipiélago.

El espectro trófico en todos los sitios estuvo representado por un grupo limitado de presas, siendo la colonia de Cabo Douglas (Isla Fernandina, zona oeste) la que presentó una mayor diversidad de presas (16 items). Situación que

sería de esperarse dado que en esta zona es donde se registran los mayores índices de proliferación fitoplanctónica en el Archipiélago (Banks 2002, Palacios *et al.* 2006).

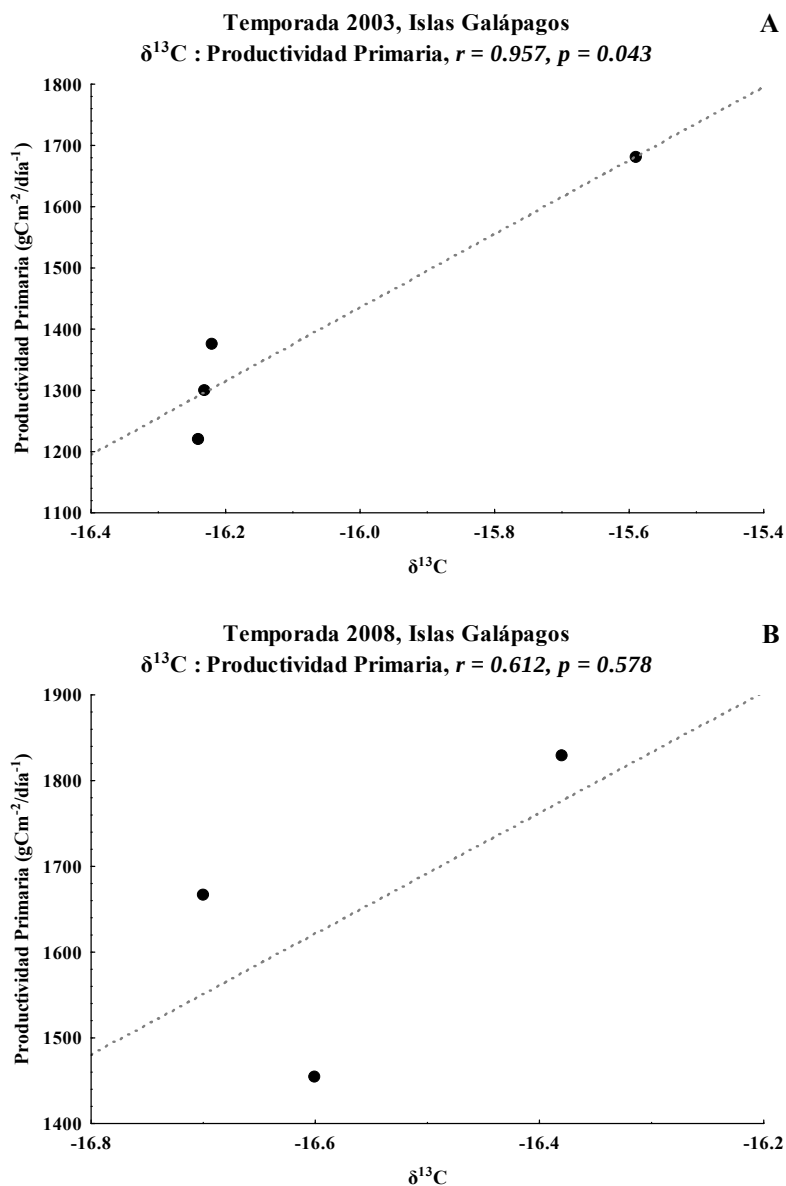


Figura 22. Correlación entre los valores de Productividad Primaria Neta ($\text{gCm}^{-2}/\text{día}^{-1}$) y los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) presentes en pelo de crías de *Z. wolfebaeki* de las diferentes zonas biogeográficas de las Islas Galápagos durante las temporadas reproductivas 2002 y 2008.

La presa principal en las colonias de Cabo Douglas y Caamaño (zona oeste y centro) fueron peces de la familia Myctophidae, especies que se caracterizan por habitar en aguas profundas (300–1200 m) durante el día y en aguas más someras (10–100 m de profundidad) durante la noche (Nelson 1994) y constituyen una de las principales presas de varios depredadores marinos por su amplia distribución y abundancia (Dellinger & Trillmich 1999, Osman *et al.* 2004). En ambas colonias se observó la presencia de presas complementarias que separaron de una forma importante la dieta de ambos sitios (Fig. 13); en el caso de la Cabo Douglas fue el pez *Maurolicus muelleri*, especie de características similares a los peces de la familia Myctophidae (Grove & Lavenberg 1997); mientras que en la colonia de Caamaño fue el pez *Chilara taylori*, especie de la familia Ophidiidae con hábitos bentónicos, que tiende a preferir sustratos arenosos (Grove & Lavenberg 1997).

La dieta presente en las colonias de Malecón y Post Office (zona este y sur respectivamente), estuvo representada por especies diferentes, sin embargo sus presas principales (*Paralabrax* sp y *P. multifasciatus* respectivamente) pertenecen a la misma familia (Serranidae) y presentan características biológicas y ecológicas similares. Ambas especies presentan hábitos demersales y tienden a preferir sustratos rocosos cercanos a la costa (Grove & Lavenberg 1997). Al igual que en las colonias anteriores se observaron presas complementarias que caracterizaron la dieta en estos sitios (Fig. 13); en la zona este (Malecón) se observó la presencia *O. berlangai* pez epi-pelágico perteneciente a la familia Clupeidae, el cual tiende a formar cardúmenes cerca de la costa (Grove & Lavenberg 1997, Canales *et al.* 2003); mientras que en la zona sur (Post Office) el pez que complementó la dieta fue *Pontinus clemensi*, especie con características demersales que forma

cardúmenes diurnos y pernocta disperso en el fondo, en especial entre las rocas (Grove & Lavenberg 1997).

Existen varios estudios enfocados a los cambios espaciales y temporales de los hábitos alimentarios de esta especie (Dellinger & Trillmich 1999, Salazar 2005, Salazar-Aldáz 2008), que sugieren una variación espacial en las presas que conforman la dieta del lobo marino (familias: Clupeidae, Myctophidae, Serranidae, Ophidiidae), sin embargo no detectaron cambios drásticos en su espectro trófico a lo largo del tiempo, sugiriendo de esta forma cierta estabilidad en el comportamiento alimentario de la especie.

Los resultados observados en este estudio coinciden en gran medida con estos antecedentes. Por ejemplo Dellinger & Trillmich (1999) analizaron la variación temporal de la dieta de las dos especies de lobos marinos presentes en la zona oeste del Archipiélago (Cabo Hammond, Isla Fernandina) durante el período 1983-1986, observando que la dieta de *Z. wolfebaeki* estuvo compuesta principalmente por sardinas (*Sardinops sagax*), y complementada en cierto modo por diferentes especies entre las cuales estuvieron los peces de la familia Myctophidae. Estos autores no observaron cambios temporales en la dieta de esta especie, asociando estos resultados a la estabilidad en los niveles de productividad primaria presentes en esta zona del Archipiélago.

Mientras que Salazar (2005) analizó la variación espacio-temporal de los hábitos alimentarios de las colonias ubicadas en las zonas centro, sur y este del Archipiélago durante el período 1997-2001, observando ciertas diferencias espaciales en la dieta de esta especie; donde las colonias del centro consumían principalmente peces de las familias Myctophidae, Clupeidae y Ophidiidae,

mientras que las colonias de la zona sur y este enfocaban su alimentación en los peces de las familias Serranidae y Clupeidae. Posteriormente un estudio realizado por Salazar-Aldáz (2008) en la zona centro (Caamaño, Isla Santa Cruz), ratificó la importancia de los peces de las familias Myctophidae, Ophidiidae y Clupeidae en los hábitos alimentarios de esta especie.

Dado que no se observaron grandes diferencias en la temperatura superficial del mar presente en las diferentes zonas de estudio ($\sim 0.5^{\circ}$ C en promedio) (Fig. 14), esta variable no logró explicar por si sola los cambios espaciales en la dieta de *Z. wolfebaeki*. Sin embargo otra variable que podría estar influyendo en estas diferencias podría ser la topografía presente en cada uno de los sitios. La colonia de la Isla Fernandina (Cabo Douglas, zona oeste) que es la que presenta una plataforma continental más corta con relación a todas las Islas y por ende está rodeada de zonas muy profundas (>2000 m) (Banks 2002), fue la que presentó una mayor afinidad a presas de ambientes mesopelágicos, a diferencia de la colonias presentes en las Islas San Cristóbal y Floreana (Malecón y Post Office, zona este y sur) que son islas con una plataforma continental menos profunda (~ 600 m) (Banks 2002), lo cual permite a los lobos marinos de estas zonas explorar otro tipo de ambientes y por ende consumir presas diferentes, como peces de hábitos demersales y benthicos.

4.2 Nivel, amplitud y superposición trófica

De acuerdo al índice de Christensen & Pauly (1992), el nivel trófico promedio para las colonias de *Z. wolfebaeki* ubicadas en todos los sitios de estudio fue de $NT = 4.4$; resultado que coincide con el observado en el capítulo

anterior y otros estudios (Aurioles *et al.* 2009, Páez-Rosas 2008, Páez-Rosas & Aurioles-Gamboa 2010), de tal manera que se ratifica su condición de especie depredador carnívoro secundario-terciario (Mearns *et al.* 1981).

El índice de Levin (Bi), mostró una estrategia alimentaria de tipo especialista ($Bi_{promedio} = 0.16$) para todas las colonias de *Z. wolfebaeki* ubicadas en las zonas de estudio (Tabla XI), ratificando al lobo marino de Galápagos como un depredador de tipo “especialista”, ya que a pesar de consumir un número considerable de presas en forma incidental, este enfoca su esfuerzo de alimentación a un grupo limitado de recursos (tres o cuatro presas específicas).

Con base en los resultados obtenidos del análisis de excretas se observó una baja superposición trófica entre todas las colonias, lo cual es de esperarse en el caso de Cabo Douglas y Malecón (zona oeste y este respectivamente) dado la gran distancia que las separa (237 km aprox.); sin embargo llama la atención que estas diferencias se mantienen entre colonias más cercanas como Caamaño y Post Office (zona centro y sur), las cuales están separadas por 51 km.

Estudios anteriores (Kooyman & Trillmich 1986 b, Villegas-Amtmman *et al.* 2008) y los resultados obtenidos en el capítulo 1 de esta tesis demuestran que en general el lobo marino de las Galápagos tiene la capacidad de realizar viajes de alimentación muy largos, de tal forma que esta especie presenta una amplia área de alimentación (~46 km) si la comparamos con otras especies de similar origen evolutivo (Villegas-Amtmman *et al.* 2008), como el lobo marino de California, especie que llega a realizar viajes de alimentación que varían entre 20 y 30 km (Kuhn *et al.* 2004). De tal forma que con base en estas estimaciones es probable que los lobos marinos de la colonia Caamaño (Isla Santa Cruz, zona centro) estén

explotando las mismas zonas de alimentación que utilizan los individuos de las colonias Post Office (Isla Floreana, zona sur) y Malecón (Isla San Cristóbal, zona este) (Tabla XII), lo cual se provocaría que estas colonias estén expuestas a superponerse tróficamente. Sin embargo existen evidencias de un comportamiento trófico especializado por parte de individuos de *Z. wollebaeki* de una misma colonia (Villegas-Amtmman et al. 2008, Páez-Rosas & Aurioles-Gamboa 2010), condición que podría estar influyendo en las diferencias tróficas observadas entre estas colonias.

4.3 Variación isotópica espacial

Existen diversos factores que afectan en la señal isotópica presente en los depredadores marinos, entre los cuales están: la composición de su dieta, el hábitat que explota, las condiciones oceanográficas del ecosistema y la tasa metabólica del tejido a utilizarse. (Bearhop *et al.* 2004, Newsome *et al.* 2010). Razón por la cual en esta fase del estudio se realizó un análisis comparativo anual de la señal isotópica en pelo de crías de *Z. wollebaeki* de un mismo estadio ontogénico (edad, meses) presentes en diferentes zonas del Archipiélago, de tal forma que la composición de la dieta de la población y la dinámica oceanográfica del lugar son sus principales variables.

Los resultados obtenidos en este estudio no muestran diferencias espaciales en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ a lo largo del tiempo, lo cual podría deberse a que los individuos de *Z. wollebaeki* de todo el Archipiélago están compartiendo cierto tipo de presas pero en distintas proporciones o en su defecto a que se estarían alimentando de presas diferentes pero de similar nivel trófico (Post 2002,

Bearhop *et al.* 2004, Newsome *et al.* 2010). Varios autores mencionan cierta estabilidad en la composición de su dieta en un sentido espacial, sin embargo la mayoría de estos estudios no lograron identificar sus presas a nivel de especie, de tal forma que fueron agrupadas en un nivel taxonómico de Familia; de las cuales la mayoría presentaban características biológicas y ecológicas similares (Salazar 2005, Salazar-Aldáz 2008).

Aurioles *et al.* (2009) con base en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ presente en crías de *Z. wollebaeki*, reportaron la presencia de al menos dos zonas isotópicas en las Islas Galápagos, la primera ubicada en el centro del Archipiélago y la segunda en el lado oeste; asociando estas diferencias a las características topográficas de cada lugar y a los distintos niveles de productividad presentes en cada zona. Estos autores también detectaron una marcada diferencia isotópica en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ presentes en crías de *Z. wollebaeki* y su congénere (*Z. californianus*) en el Golfo de California, a pesar que ambas especies no presentaron grandes variaciones en su dieta, situación que los ubico en una posición trófica similar, de tal forma que asignaron esta variación a los valores de $\delta^{15}\text{N}$ presentes en la base de la trama trófica de ambas regiones ($\delta^{15}\text{N}_{\text{MOP}} = 6\text{‰}$ y $\sim 10.5\text{‰}$ respectivamente).

Existen varios estudios donde se demuestran variaciones isotópicas espaciales en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ presentes en depredadores de un nivel trófico similar; las cuales son producto de las diferencias isotópicas a nivel de la materia orgánica particulada (MOP), situación que se refleja en los siguientes eslabones tróficos hasta llegar a los depredadores que están en los niveles más altos de la red trófica (Minagawa & Wada 1984, Kelly 2000). Un ejemplo de esto es lo reportado en varios depredadores “*tope*” presentes en el Pacífico Nor-Oriental,

donde se ha observado diferencias isotópicas latitudinales entre poblaciones de una misma especie, como es el caso del elefante marino del norte *Mirounga angustirostris*, el lobo marino de California *Zalophus californianus* y el calamar gigante *Dosidicus gigas*, donde se observó que a medida que se incrementaba la distancia latitudinal entre sus poblaciones, mayores eran las diferencias entre sus valores isotópicos (Aurioles *et al.* 2006, Porras-Peters *et al.* 2008, Ruíz-Cooley *et al.* 2010).

Estas diferencias en la base de la trama trófica están asociadas a la presencia de áreas de desnitrificación (Altabet *et al.* 1999), donde se presentan valores más enriquecidos de ^{15}N producto de una intensa remineralización y una baja producción nueva (Voss *et al.* 2001). Generalmente este proceso ocurre en ambientes anóxicos, cercanos a la zonas de mínimo oxígeno ($< 2 \text{ mg/l}$), donde la desnitrificación microbiana afecta fuertemente a los valores isotópicos de nitrógeno, producto de la reducción de nitratos (NO_3) a gas de nitrógeno (N_2), dando como resultado un reservorio de nitratos residuales enriquecidos en $\delta^{15}\text{N}$ (Voss *et al.* 2001, Aguíñiga *et al.* 2010).

Sin embargo ligando estas referencias a los resultados de este estudio observamos cierta tendencia a diferenciar los valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre las zonas de estudio, lo cual posiblemente se deba a la concurrencia de la fijación biológica de nitrógeno y los procesos de desnitrificación, situación que podría confundir de alguna forma la determinación del proceso que está influenciado este aumento (Sigman *et al.* 2005). En este sentido se conoce que existen diferencias isotópicas entre zonas con características oceanográficas y topográficas contrastantes, ya que la mayoría de las partes profundas del océano ($>2 \text{ km}$) son homogéneas en

los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los nitratos ($\sim 5\text{‰}$). Mientras que el N atmosférico presenta valores más bajos de $\delta^{15}\text{N}$ ($\sim -2\text{‰} - 0\text{‰}$) (Sigman *et al.* 2005), estableciéndose de esta forma un proceso que influye directamente en la señal isotópica de nitrógeno de áreas superficiales del océano.

De tal forma que factores podrían asociarse a las condiciones presentes alrededor de las Islas Galápagos, donde se presentan diferencias tanto en sus niveles de surgencias como en la extensión de su plataforma continental, siendo la zona Oeste la mayor productividad y profundidad ($>2\text{Km}$) en comparación al resto del Archipiélago ($\sim 700\text{m}$) (Banks 2002, Palacios 2002, Palacios *et al.* 2006).

No se conoce mucho acerca de la incidencia de un efecto longitudinal en la señal isotópica de carbono y nitrógeno, sin embargo un trabajo interesante es el realizado por Takai *et al.* (2000), quienes reportan variaciones isotópicas importantes en distintas especies de calamares distribuidas en siete áreas oceánicas del mundo, muestra de esto fue la diferencia isotópica que presentaron las poblaciones del calamar *Sthenoteuthis oulaniensis* en todo el Océano Pacífico, cuyos valores oscilaron entre $10 \pm 1.5\text{‰}$ en Japón y $16.3 \pm 0.6\text{‰}$ en Perú. Diferencias que estos autores relacionaron más con la incidencia que tiene la zona mínima de oxígeno a lo largo del océano Pacífico.

A diferencia de la señal isotópica de nitrógeno, los resultados de $\delta^{13}\text{C}$ presentaron diferencias espaciales durante gran parte del período de estudio, principalmente entre la zona Oeste y el resto del Archipiélago; sugiriendo de esta forma una variación espacial en cuanto a los hábitats de alimentación que explotan los individuos representantes de cada zona (Hobson *et al.* 1996, Newsome *et al.* 2007).

Con base en estos resultados las colonias de la zona Oeste estarían enfocando sus viajes de alimentación a un ecosistema más costero a diferencia de las colonias de las zonas Centro, Sur y Este que estarían explotando un ecosistema más oceánico. Sin embargo cuando se relacionó estos resultados con la composición del espectro trófico se observó cierta discordancia, ya que las presas principales que conforman la dieta de *Z. wolfebaeki* en las colonias del Oeste presentaron características netamente pelágicas (Familias Clupeidae y Myctophidae), a diferencia de las presentes en el resto de zonas que fueron peces de hábitos bentónicos (Familias Serranidae y Scorpenidae). De tal forma que estas diferencias isotópicas estarían más bien relacionadas a las características oceanográficas propias de cada zona.

Pak & Zaneveld (1974) mencionan que existe cierta divergencia en la intensidad de las surgencias en la zona ecuatorial, la cual está asociada a la intensidad del viento y la sub-corriente ecuatorial, provocando diferencias longitudinales desde el ecuador hasta el oeste de las Islas Galápagos. Estudios previos basados en el monitoreo de las concentraciones de clorofila *a*, sugieren una producción anual elevada en el Oeste del Archipiélago (10-30 mg Chl-*a* m⁻³) y una producción promedio en el resto del archipiélago (1-5 mg Chl-*a* m⁻³), sin embargo en ocasiones las islas de las zonas Centro y Este tienden a presentar una productividad más alta de la esperada (Banks 2002, Palacios *et al.* 2006).

De tal forma que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ observados en esta fase del estudio sugieren la presencia de dos zonas isotópicas aparentemente distintas, que concuerdan con la variación espacial en los niveles de productividad del Archipiélago (Fig. 18 y 19) (Feldman 1986, Banks 2002, Palacios *et al.* 2006).

4.4 Relación $\delta^{13}\text{C}$ y Productividad Primaria Neta

Los resultados obtenidos en este capítulo muestran una relación positiva entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y los niveles de productividad primaria neta presentes en cada zona de estudio (Fig. 20 y 21), característica que ha sido ampliamente demostrada por varios autores, quienes mencionan que existe un enriquecimiento isotópico en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ producto del aumento en la frecuencia de proliferación y la tasa de crecimiento celular del fitoplancton (Fry & Wainright 1991, Pancost *et al.* 1997, Cullen *et al.* 2001, Kurle 2002).

El incremento en los niveles de productividad primaria genera un aumento en la biomasa fitoplanctónica, lo cual eleva su capacidad de respiración, provocando una mayor absorción de CO_2 del medio acuoso. Los florecimientos importantes de fitoplancton dan como resultado un enriquecimiento de la señal de ^{13}C ya que los altos niveles de fotosíntesis provocan una rápida utilización y decremento del CO_2 (enriquecido en ^{12}C), proceso durante el cual se presenta una discriminación hacia ^{13}C y un aumento subsecuente de su señal isotópica en los productores primarios, que se verá reflejado en los demás componentes de la trama trófica (Goericke & Fry 1994, Laws *et al.* 1995, Bidigare *et al.* 1997, Schell *et al.* 1998).

Los valores más positivos de $\delta^{13}\text{C}$ estuvieron presentes en la zona Oeste, lugar donde existen los mayores niveles de productividad primaria en el Archipiélago: situación que está principalmente influenciada por el denominado “Efecto Isla”, característica oceanográfica que genera una importante surgencia de agua rica en nutrientes hacia la superficie que contribuye a la proliferación de fitoplancton y zooplancton, como producto del choque de las corrientes contra las

paredes submarinas de las islas ubicadas en la zona Oeste (Fernandina e Isabela) (Palacios 2002, Palacios *et al.* 2006). Estas aguas superficiales y enriquecidas se extienden algunos cientos de kilómetros principalmente en la zona Oeste, dando lugar a un hábitat altamente productivo, enriqueciendo el $\delta^{13}\text{C}$ del fitoplancton en comparación al resto del Archipiélago.

5. CONCLUSIONES

- El espectro trófico de las poblaciones de *Z. wolfebaeki* presentes en las diferentes zonas biogeográficas del Archipiélago muestra diferencias que pueden estar asociadas a las características topográficas y a los diferentes niveles de productividad de cada zona.
- La amplitud y nivel trófico observado en las principales colonias de las diferentes zonas biogeográficas del Archipiélago ratifican su condición de depredador especialista y de un elevado nivel trófico dentro de cadena alimenticia presente en las Islas Galápagos.
- Se observó una baja superposición trófica entre las colonias de *Z. wolfebaeki* presentes en las diferentes zonas biogeográficas del Archipiélago, la cual fue fortaleciéndose a medida que aumentaba la distancia geográfica entre islas.
- Existe una variación isotópica ($\delta^{13}\text{N}$) significativa entre las colonias de *Z. wolfebaeki* presentes en la zona oeste y el resto del Archipiélago. Estas diferencias se atribuyen a los niveles de productividad primaria que

predominan dentro de cada zona, estableciendo propiedades biológicas y oceanográficas contrastantes para cada región.

- El uso de isótopos estables de carbono y nitrógeno pueden identificar áreas de alimentación en los pinnípedos de las Islas Galápagos, sin embargo, el uso de una tercera variable (temperatura, productividad primaria, batimetría, etc.) es útil para resolver cualquier discrepancia.

CAPITULO 3

COMPARACIÓN DEL HÁBITAT DE ALIMENTACIÓN DE LAS DOS ESPECIES DE PINNÍPEDOS SIMPÁTRICOS PRESENTES EN LAS ISLAS GALÁPAGOS

1 INTRODUCCIÓN

Este capítulo se enfoca en tratar de definir el nicho trófico de las dos especies de pinnípedos que viven en simpatría en las Islas Galápagos. El lobo marino de Galápagos *Z. wolfebaeki* y el lobo fino de Galápagos *A. galapagoensis* son especies endémicas de similar origen evolutivo que pertenecen a la familia Otariidae, situación que determina ciertas similitudes tanto en sus estrategias de reproducción y hábitos alimentarios (Riedman 1990). El uso de las mismas áreas para reproducción y descanso en tierra, genera condiciones de interacción que derivan en una fuerte competencia inter-específica tanto de tipo espacial como trófica (Dellinger & Trillmich 1999; Aurióles-Gamboa & Camacho-Ríos 2007; Cherel *et al.* 2007).

Se conoce que el comportamiento alimentario de los depredadores marinos de alto nivel trófico varía dependiendo del grado de competencia y las capacidades morfológicas y fisiológicas de cada especie (Riedman 1990; Cherel *et al.* 2007; Pinaud & Weimerskirch 2007); donde los diversos patrones alimentarios tales como la composición de la dieta, amplitud trófica o comportamiento de desplazamiento y buceo llegan a ser diferentes incluso entre especies estrechamente relacionadas (Estes *et al.* 2003; Page *et al.* 2005; Aurióles-Gamboa & Camacho-Ríos 2007).

En la zona oeste del Archipiélago de Galápagos (Islas Isabela y Fernandina) encontramos los únicos sitios reproductivos donde ambas especies coexisten (Salazar 2002). En general estas poblaciones presentan problemas de conservación debido a que sufren fuertes fluctuaciones poblacionales durante eventos climáticos de corta duración como El Niño (ENOS), las cuales están asociadas a problemas de estrés alimentario por parte de ambas especies (Trillmich & Ono 1991, Heath 2002, Salazar 2005). Por lo tanto estudiar sus interacciones tróficas resulta importante al momento de entender los mecanismos de respuesta que utilizan estas especies ante los cambios ambientales, ya que éstos pueden generar pistas que ayuden a entender su contrastante tendencia poblacional (Estes *et al.* 1981, Watt *et al.* 2000, Kokubun *et al.* 2010).

Un estudio sobre la dieta de ambas especies en una de las colonias donde coexisten (Cabo Hammond, Isla Fernandina) reveló que ocupan un nicho trófico similar, con pequeñas diferencias en la composición de sus presas (Dellinger & Trillmich 1999), incluyendo el hecho de que *A. galapagoensis* generalmente se alimenta durante la noche de presas que realizan migraciones verticales como peces (Myctophidae, Bathylagidae) y calamares (Ommastrephidae y Onychoteuthidae), mientras que *Z. wolfebaeki* se alimenta durante el día sobre una gama amplia de presas de diversos ambientes (Clarke & Trillmich 1980; Dellinger & Trillmich 1999). Sin embargo es probable que ésta tendencia no se mantenga en el tiempo considerando que la dinámica poblacional de estas especies ha variado notablemente, donde se ha observado un aumento de la población del lobo fino en las colonias donde coexisten (Páez-Rosas D., datos no publicados).

Con base en estudios de telemetría satelital se han identificado diferencias en la capacidad de buceo de hembras de ambas especies, donde *A. galapagoensis* realiza inmersiones promedio de 26 ± 14.3 m y *Z. wolfebaeki* de 41.76 ± 20.27 m (Kooyman & Trillmich 1986 a, b; Villegas-Amtmann *et al.* 2008) que pueden explicarse principalmente por la capacidad fisiológica asociada a la masa corporal (Dellinger & Trillmich 1999; Costa & Gales 2003) ya que *Z. wolfebaeki* casi duplica en peso y tamaño a *A. galapagoensis* (Trillmich 1986 a, b). Sin embargo, otro factor que podría influenciar la variación en los patrones de buceo dentro de una población, es la presencia de diferentes estrategias alimentarias con la finalidad de disminuir el grado de competencia trófica (Villegas-Amtmann *et al.* 2008; Weise *et al.* 2010).

La medición de las proporciones de isótopos estables de carbono y nitrógeno ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) en los tejidos de los depredadores puede ser una poderosa alternativa a los medios convencionales que se enfocan en investigar diversos aspectos del nicho trófico (Hobson *et al.* 2002, Bearhop *et al.* 2004, Newsome *et al.* 2009). Esta técnica ha resultado ser una herramienta útil para estudiar patrones alimentarios en varias poblaciones de mamíferos marinos simpátricos (Lewis *et al.* 2006, Cherel *et al.* 2007, Pinela *et al.* 2010).

El objetivo principal de este capítulo es evaluar las posibles diferencias en el hábitat de alimentación del lobo marino y el lobo fino donde coexisten en tiempo y espacio dentro del Archipiélago, mediante la medición de su nicho isotópico y relacionar estos resultados con las posiciones geográficas de animales en el mar

2. METODOLOGÍA

Para revisar aspectos que tienen que ver con: 1) preparación de muestras para análisis de isótopos estables, 2) análisis de datos, véase el apartado de Metodología general.

2.1 *Recolecta de muestras*

El estudio se realizó en las colonias de Cabo Hammond ($0^{\circ}28'12''\text{S}$, $91^{\circ}36'59''\text{O}$) y Cabo Douglas ($0^{\circ}18'12''\text{S}$, $91^{\circ}39'10''\text{O}$) ubicadas en el lado oeste de la Isla Fernandina (Fig. 23), donde *Z. wollebaeki* y *A. galapagoensis* habitan en simpatría. El marco oceanográfico presente en esta zona del Archipiélago es único a nivel global y es considerado en gran medida responsable de la evolución y colonización de varias especies cuyas características ecológicas no son propias de este tipo de ecosistemas (Okey *et al.* 2004; Ryan *et al.* 2006; Nims *et al.* 2008).



Figura 23. Ubicación de las principales colonias reproductivas de *Z. wollebaeki* y *A. galapagoensis* (Cabo Hammond $0^{\circ}28'12''\text{S}$, $91^{\circ}36'59''\text{O}$ y Cabo Douglas $0^{\circ}18'12''\text{S}$, $91^{\circ}39'10''\text{O}$) presentes las colonias de la Isla Fernandina

2.1.1 Isótopos estables

Se recolectaron durante los años 2003, 2004, 2005, 2008 y 2009, un total de 91 muestras de pelo de crías para las dos especies de pinnípedos presentes en las Islas Galápagos, 43 para *Z. wolfebaeki* y 48 para *A. galapagoensis* (Tabla XV). Para disminuir la potencial variabilidad en los datos únicamente se capturó individuos de edades similares (dos a tres meses); cálculo que fue realizado con base en la tasa de crecimiento diario reportada para ambas especies (Trillmich & Wolf 2008), ya que estas dependen exclusivamente de leche sus madres por lo que es posible rastrear la señal de las hembras adultas conociendo el fraccionamiento isotópico entre madre y cría, que para *Zalophus wolfebaeki* equivale a 1.69‰ para el $\delta^{15}\text{N}$ y 0.5‰ para el $\delta^{13}\text{C}$ (Páez-Rosas *et al.*, en preparación).

Tabla XV. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ (promedio $\pm$ desviación estándar en ‰) en muestras de pelo de crías de *Z. wolfebaeki* y *A. galapagoensis* presentes las colonias de la Isla Fernandina.

Colonias	Especie	Año	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Cabo Hammond	<i>Z. wolfebaeki</i>	2003	10	-15.79 ± 0.70	13.11 ± 0.28
	<i>A. galapagoensis</i>		5	-16.23 ± 0.27	12.75 ± 0.38
Cabo Hammond	<i>Z. wolfebaeki</i>	2004	10	-14.64 ± 0.31	12.96 ± 0.35
	<i>A. galapagoensis</i>		10	-16.32 ± 0.16	12.16 ± 0.40
Cabo Hammond	<i>Z. wolfebaeki</i>	2005	10	-15.04 ± 0.38	13.30 ± 0.90
	<i>A. galapagoensis</i>		10	-16.69 ± 0.16	12.67 ± 0.65
Cabo Hammond	<i>Z. wolfebaeki</i>	2008	8	-16.53 ± 0.46	13.15 ± 0.93
	<i>A. galapagoensis</i>		8	-16.77 ± 0.36	11.08 ± 0.64
Cabo Douglas	<i>Z. wolfebaeki</i>	2009	10	-16.44 ± 0.30	13.13 ± 0.61
	<i>A. galapagoensis</i>		10	-16.98 ± 0.09	12.26 ± 0.11

Con la finalidad de obtener información referente a la señal isotópica en la trama trófica de los otáridos presentes en las Islas Galápagos, se recolectaron

muestras de macroalgas, plancton y músculo de varios peces considerados como presas importantes dentro de la dieta de estas especies (Dellinger & Trillmich 1998; Páez-Rosas & Aurióles-Gamboa 2010) (Tabla XVI). Hay que señalar que las muestras de algas y plancton fueron recolectadas en la zona de estudio, y las muestras de peces fueron recolectadas en diferentes sitios del Archipiélago. Adicionalmente con base en estudios tróficos realizados en *A. galapagoensis* (Clarke & Trillmich 1980; Trillmich 1987) se obtuvo información de valores isotópicos de varias especies de calamar registrados alrededor de las Islas Galápagos (Calle-Moran 2010; Ruiz-Cooley *et al.* 2010) (Tabla XVI).

Tabla XVI. Valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (promedio $\pm$ desviación estándar en ‰) presentes en los diferentes componentes de la trama trófica de los otáridos de las Islas Galápagos.

Especie	Grupo	Familia	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
<i>Ulva lactuca</i>	Algas	Ulvaceae	3	-12.17 ± 0.37	5.78 ± 0.43
<i>Gelidium galapagoensis</i>	Algas	Rhodophyceae	3	-10.28 ± 0.29	4.90 ± 0.35
Fitoplankton	Plancton		5	-22.06 ± 0.35	7.37 ± 0.23
Zooplankton	Plancton		5	-21.62 ± 0.52	8.44 ± 0.50
<i>Selar crumenophthalmus</i>	Peces	Carangidae	5	-15.92 ± 0.28	11.92 ± 0.89
<i>Anchoa spp</i>	Peces	Engraulidae	4	-16.60 ± 0.37	10 ± 0.59
<i>Sardinops sagax</i>	Peces	Clupeidae	8	-16.80 ± 0.75	9.74 ± 1.74
<i>Pontinus clemensi</i>	Peces	Scorpaenidae	4	-14.89 ± 0.13	13.22 ± 0.64
<i>Paralabrax sp</i>	Peces	Serranidae	5	-15.00 ± 0.08	12.80 ± 0.37
<i>Semicossyphus darwini</i>	Peces	Labridae	3	-14.89 ± 0.16	12.19 ± 0.52
<i>Dosidicus gigas</i> ^{a & b}	Calamares	Ommastrephidae	10	-17.71 ± 0.30	9.43 ± 1.31
<i>Sthenoteuthis oualaniensis</i> ^a	Calamares	Ommastrephidae	3	-18.00 ± 0.18	10.40 ± 0.18
<i>Ommastrephes bartramii</i> ^a	Calamares	Ommastrephidae	6	-18.10 ± 0.10	10.10 ± 0.68

^a Datos provistos por Calle-Moran (2010).

^b Datos publicados en Ruiz-Cooley *et al.* (2010).

2.1.2 Ubicación de los animales en el mar

Durante varias expediciones científicas realizadas alrededor del Archipiélago de Galápagos en los años 1993-1994 y 2000 se registraron las

posiciones geográficas de ambos otáridos en el mar por medio de un equipo GPS (Palacios 2003). El muestreo consistió en navegar alrededor de todas las islas y registrar las coordenadas geográficas de cada uno de los avistamientos, tanto de *Z. wollebaeki* como de *A. galapagoensis*, para luego ubicar cada una de estas coordenadas en un mapa batimétrico de las Islas Galápagos.

3. RESULTADOS

3.1 Variación isotópica y posibles estrategias de alimentación

La señal isotópica presente en las crías de *Z. wollebaeki* y *A. galapagoensis* separó de forma general a ambas especies sugiriendo diferencias en el comportamiento alimentario (dieta y/o área de alimentación) entre estos depredadores. Se obtuvieron valores isotópicos promedio de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de $-15.64 \pm 0.89\text{‰}$ y $13.11 \pm 0.68\text{‰}$ respectivamente para *Z. wollebaeki*, mientras que para *A. galapagoensis* fueron de $-16.59 \pm 0.36\text{‰}$ y $12.23 \pm 0.87\text{‰}$ (Tabla XV).

Dado que todos los datos mostraron una distribución normal (Shapiro-Wilks test), se aplicó pruebas de significancia paramétrica; obteniendo como resultado diferencias estadísticas para los valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre especies (t-test: g.l.= 89; $p < 0.001$), indicando distintas zonas de alimentación donde *A. galapagoensis* parece estar alimentándose en un hábitat mas pelágico que *Z. wollebaeki* (Fig. 24 A). En el caso del $\delta^{15}\text{N}$ se mantuvo la misma tendencia (t-test: g.l.= 89; $p = 0.001$) (Fig. 24 B), observándose valores más positivos en *Z. wollebaeki*, lo cual lo ubica como una especie de mayor nivel trófico en comparación a *A. galapagoensis*.

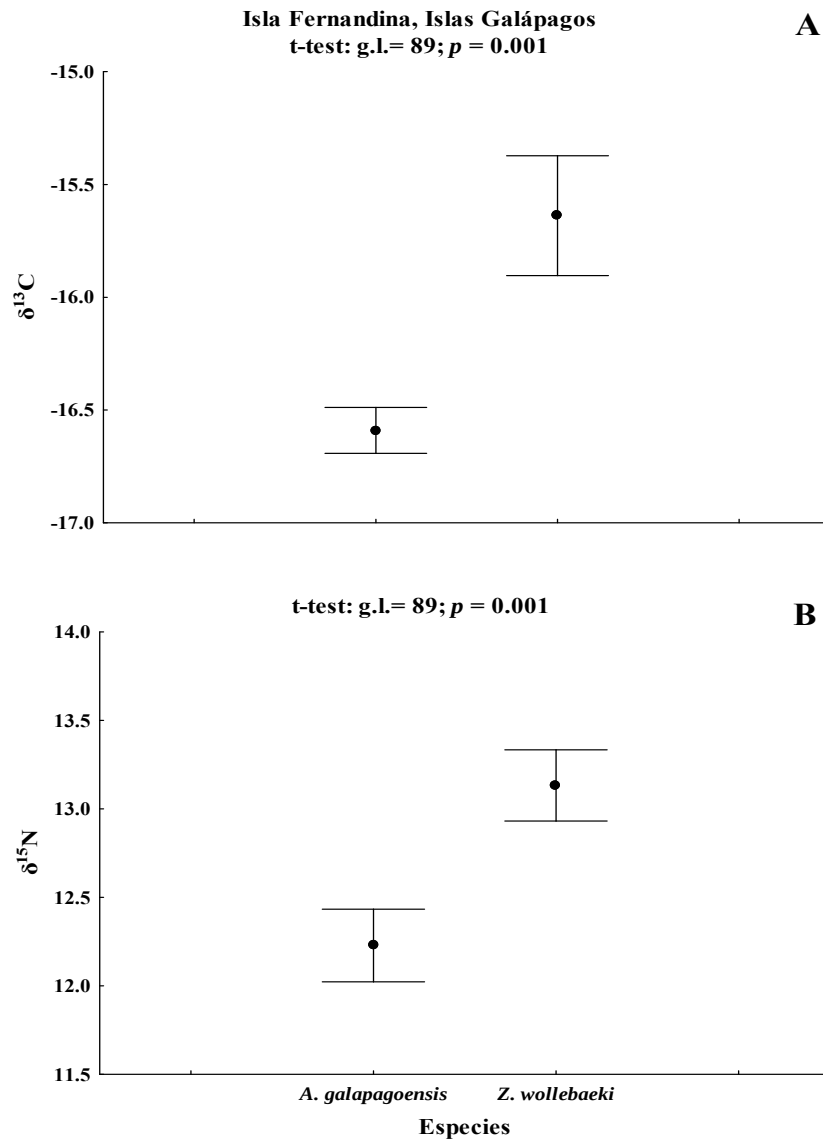


Figura 24. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (t-test, promedio $\pm$ error estándar en ‰) en muestras de pelo de crías de *Z. wolfebaeki* *A. galapagoensis* presentes las colonias de la Isla Fernandina.

Tanto *Z. wolfebaeki* como *A. galapagoensis* mostraron diferencias estadísticas en la señal isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ presente en todas las temporadas reproductivas (ANOVA: $F(4.4) = 38.1$; $p = 0.001$ y ANOVA: $F(4.4) = 18.8$; $p = 0.001$ respectivamente). Sin embargo *Z. wolfebaeki* presentó los valores isotópicos más positivos durante todo el período de estudio, lo cual demostró una utilización

diferencial del área potencial de alimentación a lo largo del tiempo con respecto a *A. galapagoensis* (Fig. 25).

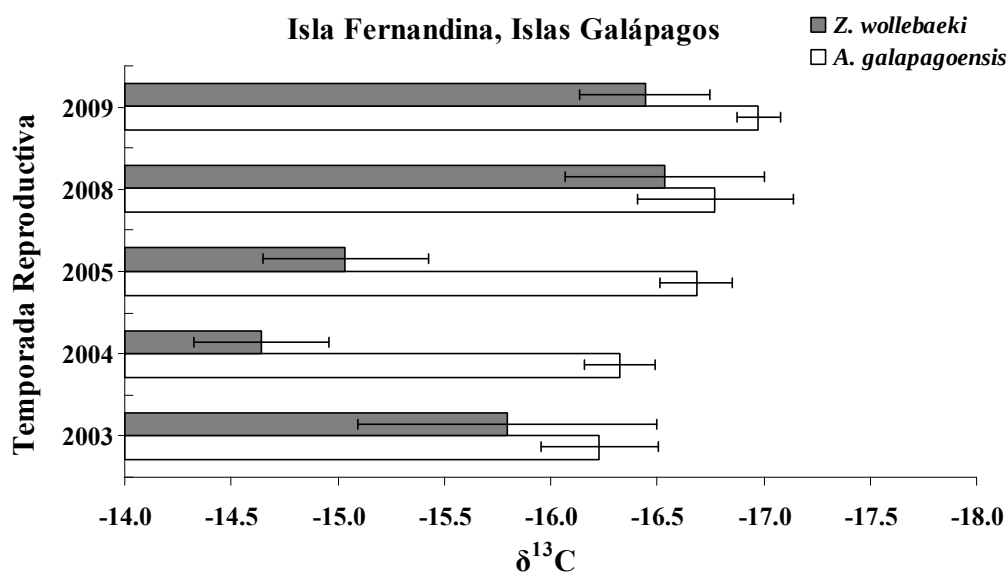


Figura 25. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ (media $\pm$ desviación estándar) en pelo de crías de *Z. wolfebaeki* y *A. galapagoensis* de la Isla Fernandina, durante las temporadas reproductivas 2003, 04, 05, 08, 2009.

Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Z. wolfebaeki* no presentaron diferencias significativas a lo largo del tiempo (ANOVA: $F(4,38) = 0.299$; $p = 0.877$), reflejando una mayor estabilidad en el nivel trófico de las presas consumidas (Fig. 26). Caso contrario sucedió con *A. galapagoensis* donde sí se observaron diferencias temporales en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ (ANOVA: $F(4,43) = 16.80$; $p = 0.001$). Por esa razón se aplicó una prueba de comparación múltiple (Tukey HSD) para determinar diferencias significativas entre temporadas, observándose que el único periodo reproductivo con diferencias estadísticas en relación a los demás fue el del año 2008 (Fig. 26).

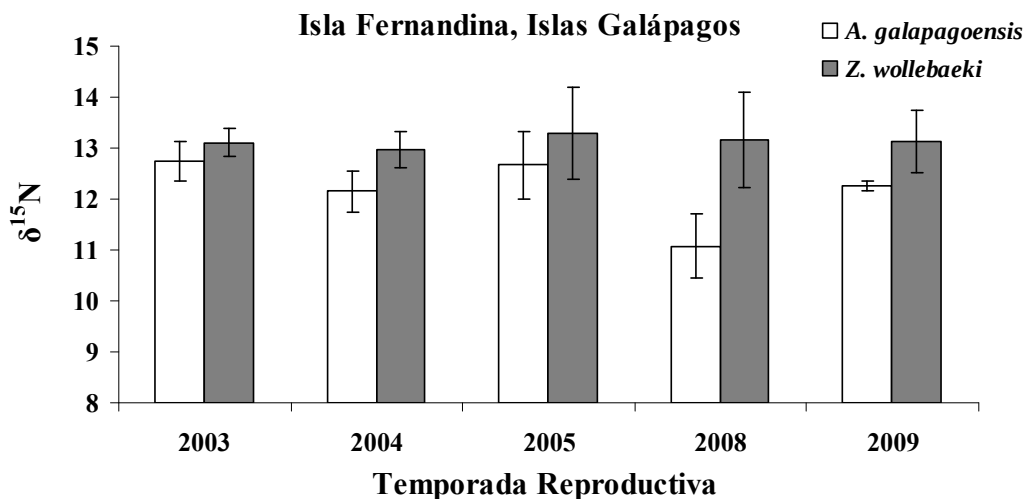


Figura 26. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ (media $\pm$ desviación estándar) en pelo de crías de *Z. wolfebaeki* y *A. galapagoensis* de la Isla Fernandina, durante las temporadas reproductivas 2003, 2004, 2005, 2008 y 2009.

3.2 Nivel trófico

El nivel trófico (NT) de ambas especies se calculó siguiendo los criterios de Post (2002). Para esto, se calculó la señal isotópica promedio de $\delta^{15}\text{N}$ en hembras adultas de *Z. wolfebaeki* y *A. galapagoensis*.

Para realizar este ajuste se restó a la señal de $\delta^{15}\text{N}$ presente en las crías de las dos especies, el valor de fraccionamiento entre madre y cría calculado para el lobo marino de Galápagos (1.69‰, Páez-Rosas *et al.*, en preparación). Se obtuvo como resultado valores promedio de 11.44‰ para *Z. wolfebaeki* y 10.54‰ para *A. galapagoensis*. Como consumidor secundario, se utilizó la señal isotópica del zooplancton ($\delta^{15}\text{N} = 8.4\text{‰}$); mientras que el valor de fraccionamiento de $\delta^{15}\text{N}$ ($\Delta_{(n)}$) calculado en la red trófica de ambas especies fue de 1.51‰ en *Z. wolfebaeki* y 1.13‰ en *A. galapagoensis* (Páez-Rosas *et al.*, en preparación). Con base en

estos resultados se obtuvo un valor de $NT = 4.01$ para *Z. wolfebaeki* y un valor de $NT = 3.89$ para *A. galapagoensis*. Estas estimaciones confirman las diferencias en el comportamiento trófico de ambos depredadores, ubicándolos como consumidores carnívoros secundarios-terciarios (Mearns *et al.* 1981), aunque *Z. wolfebaeki* con un nivel trófico ligeramente superior al de *A. galapagoensis*.

3.3 Valores isotópicos de las presas

Las presas fueron clasificadas en tres grupos de acuerdo a su taxón y tipo de hábitat (calamares, peces pelágicos menores y peces bénticos) (Fig. 28). Los valores promedio de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ mostraron una tendencia a separar cada uno de los grupos, observándose valores más positivos en los peces bénticos, seguidos de los peces pelágicos menores y los calamares de tallas pequeñas; lo cual sugiere las diferencias en la ocupación del hábitat y el nivel trófico de estos grupos de presas (Fig. 27 y Tabla XVII).

Tabla XVII. Valores isotópicos de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ (promedio $\pm$ desviación estándar en ‰) presentes en categorías de presas de distintos taxones y ecosistemas, consideradas importantes dentro de la dieta de *Z. wolfebaeki* y *A. galapagoensis*.

Presas	<i>n</i>	$\delta^{13}C$ (‰)	$\delta^{15}N$ (‰)
Pequeños calamares ^{a & b}	19	-17.94 ± 0.20	9.98 ± 0.50
Peces pelágicos menores	17	-16.44 ± 0.46	10.86 ± 1.09
Peces bénticos	12	-14.93 ± 0.12	12.74 ± 0.52

^a Datos provistos por Calle-Moran (2010).

^b Datos publicados en Ruíz-Cooley *et al.* 2010.

Dado que todos los grupos de datos presentaron distribución normal (Shapiro-Wilks test) y homogeneidad en la varianza (Levene test) se procedió a utilizar un análisis de varianza ANOVA con la finalidad de detectar diferencias estadísticas entre los valores isotópicos de las presas. Las pruebas de significancia mostraron diferencias en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (ANOVA: $F(2,6) = 92.74$; $p = 0.003$), al igual que en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ (ANOVA: $F(2,6) = 9.01$; $p = 0.015$). Las pruebas de comparación múltiple (Tukey HSD) detectaron diferencias significativas entre todos los grupos en el caso de $\delta^{13}\text{C}$, y entre los peces bénticos y los demás grupos en el caso del $\delta^{15}\text{N}$ (Fig. 27 y Tabla XVII).

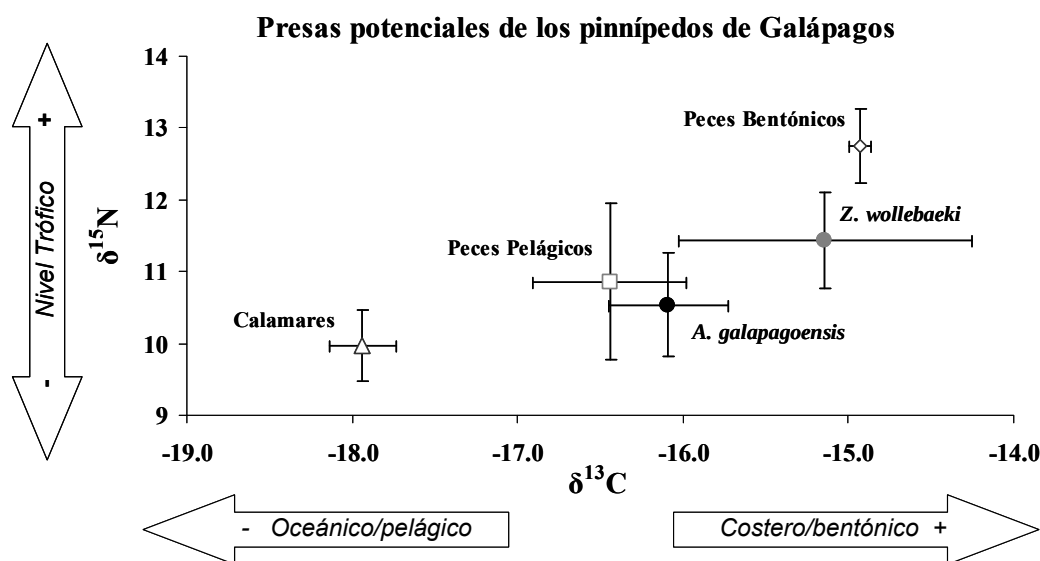


Figura 27. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (media $\pm$ desviación estándar) presentes en grupos de presas de distintos taxones, consideradas importantes dentro de la dieta de los otáridos de las Islas Galápagos. (Datos de Calamares citados de Calle-Moran 2010 y Ruíz-Cooley et al. 2010).

3.4 Avistamientos de animales en el mar

Durante cruceros realizados alrededor de las Islas Galápagos entre los años 1993-1994 y 2000 se efectuaron monitoreos dirigidos a la presencia de mamíferos marinos en el mar, registrándose un total de 61 avistamientos georeferenciados para *Z. wolfebaeki* y 104 para *A. galapagoensis*, respectivamente.

En el caso de los lobos marinos, 55 (90%) de los avistamientos estuvieron asociados a la plataforma continental de las islas (Fig. 28). Mientras que el 85.6 % de los lobos finos de Galápagos fueron observados solamente en aguas oceánicas y en profundidades mayores a 1000 m (n= 89) (Fig. 28). La notable diferencia en la proporción de las observaciones en el mar entre la plataforma continental y aguas oceánicas para cada especie, confirma la explotación de presas en los distintos ambientes y explica los valores isotópicos observados.

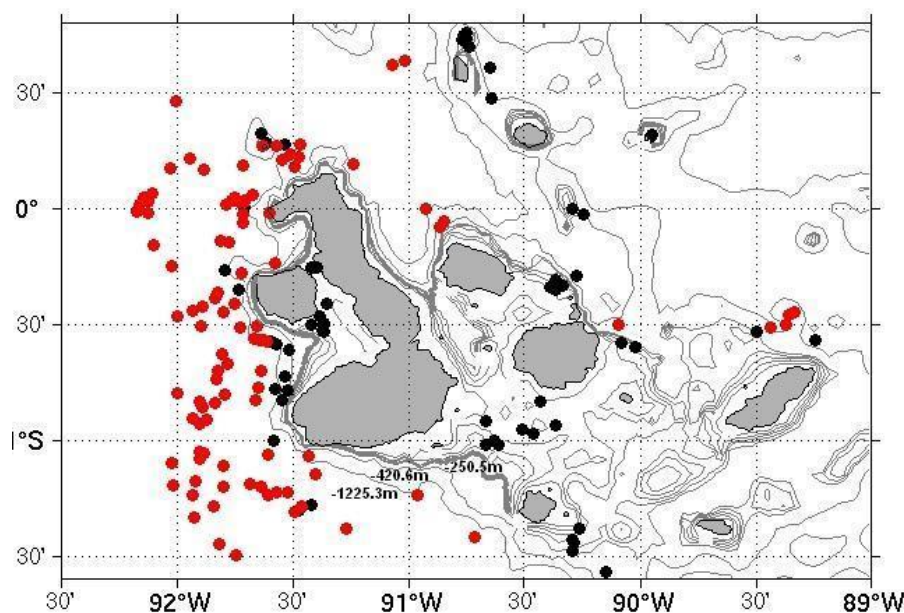


Figura 28. Mapa batimétrico de las Islas Galápagos con el registro de posiciones geográficas del lobo fino y el lobo marino de Galápagos en el mar, durante los años 1993-1994 y 2000. Puntos rojos *A. galapagoensis*, puntos negros *Z. wolfebaeki*.

4. DISCUSION

4.1 Segregación en el uso del hábitat de alimentación

Dado que el análisis isotópico se basa en dos variables que están sujetas a la influencia de diversas fuentes orgánicas ($\delta^{13}\text{C}$) así como a variaciones producto del tipo de presas y nivel trófico ($\delta^{15}\text{N}$) (DeNiro & Epstein 1981; Minagawa & Wada 1984; Hobson & Welch 1992), estos resultados sugieren una fuerte segregación trófica entre las colonias de *Z. wollebaeki* y *A. galapagoensis* que concurren en simpatria, en la zona Oeste de las Islas Galápagos.

Tanto los avistamientos en el mar como los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ definieron el uso diferencial del hábitat de alimentación y diferencias en el nivel trófico (Fig. 27 y 28). Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en *Z. wollebaeki* fueron más positivos que los de *A. galapagoensis* durante todas las temporadas (Fig. 25 y Tabla XV) lo que indica el uso de diferentes ambientes a lo largo del tiempo. Se conoce que las redes tróficas presentes en ecosistemas costeros y bentónicos presentan un enriquecimiento mayor en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ que en los ecosistemas pelágicos, lo que se debe a las diferencias en las fuentes de carbono presentes en los dos hábitats (béntico-macroalgas vs. pelágico-fitoplancton) (Duton *et al.* 1989; France 1995). La señal isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ en *A. galapagoensis* sugiere una estrategia alimentaria consistentemente oceánica, a diferencia de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en *Z. wollebaeki* que sugieren una estrategia más de tipo costera (Fig. 27), aunque con variaciones interanuales que podrían indicar cambios temporales en la frecuencia de alimentación dentro de los ambientes costeros (Fig. 25).

Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ mostraron el mismo tipo de tendencia para ambas especies, observándose valores más altos en *Z. wollebaeki* durante todo el período de estudio (Fig. 26). De forma general se conoce que la dieta de los pinnípedos que se alimentan en aguas oceánicas está principalmente compuesta por presas de menor nivel trófico (pequeños calamares) (Fiscus 1982), a diferencia de las especies más costeras que se alimentan en su mayoría de presas de un nivel trófico mayor (peces planctívoros y carnívoros) (Pauly *et al.* 1998). Varios autores consideran a *A. galapagoensis* como especie teutófaga, siendo los calamares *Onychoteuthis banksii* y *Dosidicus gigas* sus principales presas (Clarke & Trillmich 1980; Trillmich 1987; Horning & Trillmich 1997). Dellinger & Trillmich (1999) estudiaron los hábitos alimentarios de esta especie con base en el análisis de excretas, observando un porcentaje significativo de peces de las familias Myctophidae y Bathylagidae en su dieta, sin embargo es posible que los restos de estos peces pudieran haber sido incidentales como parte de la dieta de los calamares (Fitch & Brownell 1968; González *et al.* 1994). En cualquier caso los pocos estudios tróficos en *A. galapagoensis* coinciden en una alimentación nocturna sobre especies mesopelágicas que realizan migraciones verticales durante la noche (Clarke & Trillmich 1980; Trillmich 1987; Dellinger & Trillmich 1999).

A *Z. wollebaeki* se le considera una especie ictiófaga, especializada en consumir presas de distintos ambientes (epi-pelágico, meso-pelágico y béntico) (Villegas-Amtmman *et al.* 2008, Páez-Rosas & Auriol-Gamboa 2010). Los peces que más frecuentemente consume son de las familias Clupeidae, Carangidae, Engraulidae y Serranidae (Dellinger & Trillmich 1999; Páez-Rosas & Auriol-Gamboa 2010).

Gamboa 2010), muchas de las cuales se asocian a ambientes costeros y fondos rocosos propios de la plataforma continental (Grove & Lavenberg 1997). En ambas especies, las señales de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ registradas en este trabajo, coinciden con el tipo de hábitat y nivel trófico de las principales presas conocidas para los otáridos de las Islas Galápagos.

Estas diferencias en el uso del hábitat y presas consumidas entre especies que comparten parte del hábitat da lugar a una baja superposición trófica, que de mantenerse en el tiempo, genera dietas o hábitos alimentarios distintos (Bolnick 2001; Bolnick *et al.* 2003). Dellinger & Trillmich (1999) observaron un bajo grado de superposición trófica entre *Z. wollebaeki* y *A. galapagoensis*, sin embargo mencionan ciertas similitudes en cuanto a las zonas de alimentación. Estos autores explican la aparente repartición de recursos como producto de una mayor alimentación diurna y nocturna respectivamente, lo que explicaría también el mayor consumo de sardina (*Sardinops sagax*) por parte de *Z. wollebaeki* y de peces de las familias Myctophidae y Bathylagidae por parte de *A. galapagoensis*.

Wolf *et al.* (2008) utilizando los valores de $\delta^{13}\text{C}$ observaron diferencias entre juveniles de *Z. wollebaeki* y *A. galapagoensis* de distintas zonas del Archipiélago. Identificaron una estrategia de tipo béntica para los individuos de *Z. wollebaeki* del Oeste del Archipiélago y una estrategia de tipo pelágica para los individuos de *Z. wollebaeki* y *A. galapagoensis* de la región Central y Oeste respectivamente; lo que atribuyeron a la utilización diferencial en el hábitat de alimentación. Sin embargo estos autores no encontraron diferencia en los valores de $\delta^{15}\text{N}$, lo que implicaría similitud en el nivel trófico de sus presas.

Aurioles-Gamboa & Camacho-Ríos (2007) compararon los hábitos alimentarios del lobo marino de California (*Zalophus californianus*) y el lobo fino de Guadalupe (*Arctocephalus townsendi*) en las islas San Benito (México) con base en el análisis de excretas. Estos autores encontraron un bajo nivel de superposición trófica, donde el lobo marino de California se alimentó 60% de peces y el resto de calamares, mientras que el lobo fino de Guadalupe consumió 90% calamares y el resto peces, lo que atribuyeron a diferencias en el uso del hábitat de alimentación (pelágico y béntico), producto de las diferencias en la capacidad de buceo entre ambas especies.

La repartición del nicho trófico se ha demostrado en varios depredadores marinos tope (pinnípedos, aves, cetáceos, etc.) que ocurren en simpatria (Lewis *et al.* 2006; Cherel *et al.* 2007; Cherel 2008; Kokubun *et al.* 2010; Pinela *et al.* 2010). Es posible que la adaptación para utilizar recursos distintos disminuya la competencia por alimento y facilite la coexistencia en determinados ecosistemas (Bolnick *et al.* 2003; Pinela *et al.* 2010). En el caso de los otáridos de las Islas Galápagos, donde la productividad no es elevada pero si interrumpida por eventos irregulares como El Niño, (Palacios *et al.* 2006; Nims *et al.* 2008) esta adaptación favorece a estas especies para lograr sobrevivir en una región con condiciones atípicas para su normal desarrollo (Scheffer 1958; King 1983; Gentry & Kooyman 1987; Costa *et al.* 2006).

4.2 Nivel trófico

El nivel trófico derivado de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ para *Z. wolfebaeki* fue de TL= 4.01, resultado que coincide en cierta parte con el observado por Páez-Rosas

& Auriolles-Gamboa (2010) quienes estimaron el TL de *Z. wollebaeki* de Isla San Cristóbal (Este del Archipiélago) con base en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en 4.1. Mientras que para *A. galapagoensis* el TL estimado fue de 3.9, resultado que mostró cierta consistencia con el valor reportado para esta especie en general por Pauly *et al.* (1998), quienes reportaron un valor promedio de 4.1.

En este estudio se obtuvo el valor del fraccionamiento isotópico ($\Delta\delta^{15}\text{N}$) que existe a lo largo de la cadena alimenticia para ambas especies, lo cual permitió obtener el valor aproximado de $\delta^{15}\text{N}$ de sus principales presas. Los valores esperados mediante este método se ajustaron con los valores isotópicos de la sardina *S. sagax* y del calamar Humboldt *D. gigas* (Fig. 29 y Tabla XVI), ubicando a ambas especies como presas importantes para las hembras de *Z. wollebaeki* y *A. galapagoensis* respectivamente. Resultado que coincide con el espectro trófico reportado para los otáridos de las Islas Galápagos en otros estudios (Clarke & Trillmich 1980; Dellinger & Trillmich 1999; Páez-Rosas & Auriolles-Gamboa 2010).

4.3 Variación isotópica de las presas

Con base en estudios anteriores (Clarke & Trillmich 1980; Dellinger & Trillmich 1999; Páez-Rosas & Auriolles-Gamboa 2010) se seleccionaron varias presas presentes en la dieta de *Z. wollebaeki* y *A. galapagoensis* para obtener su señal isotópica. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ revelaron ciertas diferencias, producto de la diferencia en el origen de las fuentes de carbono de los ecosistemas oceánico y costero predominante para cada especie (macroalgas/béntico costero – fitoplancton/oceánico respectivamente) (France 1995; Duton 1989). Las presas

asociadas al ecosistema costero presentaron valores más positivos de $\delta^{13}\text{C}$ que las presas presentes del ecosistema oceánico (Fig. 29 y Tabla XVI).

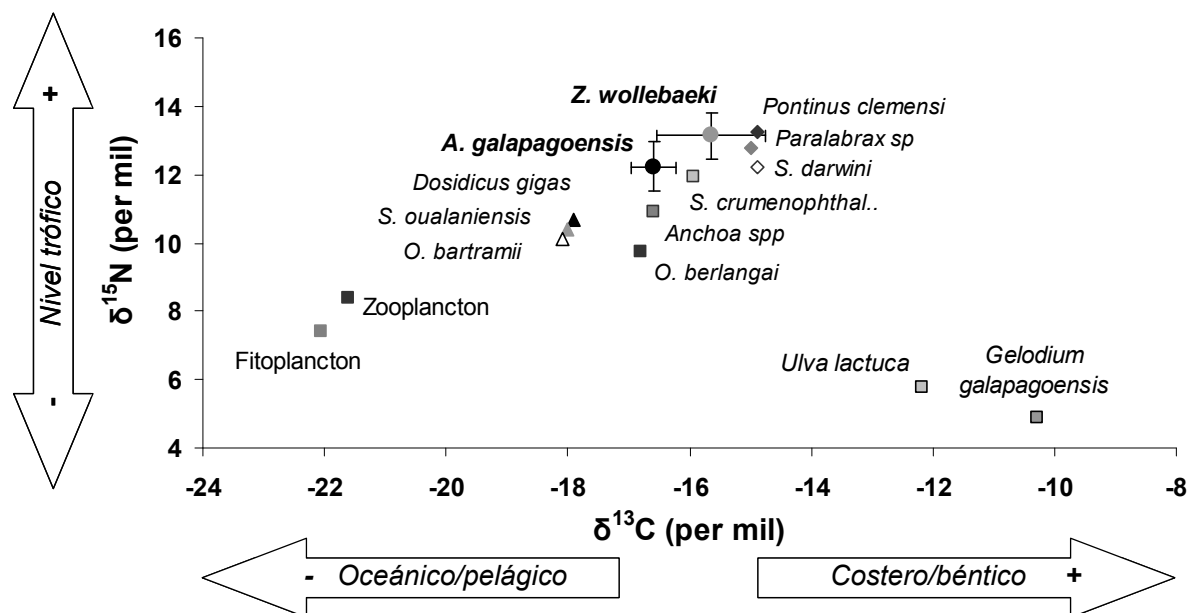


Figura 29. Valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ presentes en las especies de los diferentes grupos que componen la trama trófica de los otáridos presentes en las Islas Galápagos: macroalgas (cruces), plancton (asteriscos), calamares (triángulos), peces planctívoros (cuadrados), peces carnívoros (diamantes) y hembras de lobos marinos (círculos). (Datos de calamares provistos por Calle-Moran 2010 y citados de Ruíz-Cooley et al. 2010).

Los calamares de tallas pequeñas presentaron los valores más bajos de $\delta^{13}\text{C}$, confirmando el hábitat oceánico típico de estas especies y donde la principal fuente de energía para el ecosistema proviene del fitoplancton (Fig. 29). Los calamares son generalmente especies pelágicas que se alimentan activamente durante la noche en aguas superficiales cercanas a la plataforma continental (Markaida & Sosa 2003), características que los convierten en presas potenciales

para depredadores oceánicos de hábitos nocturnos como *A. galapagoensis* (Kooyman & Trillmich 1986 a; Horning & Trillmich 1997; Dellinger & Trillmich 1999).

Los valores más altos de $\delta^{13}\text{C}$ fueron observados en los peces bénticos seguidos de los peces pelágicos menores que son de hábitat costero (Fig. 29). Los peces de las familias: Carangidae, Clupeidae, y Engraulidae son especies de hábitos pelágico-costeros que tienden a formar pequeños o grandes cardúmenes distribuidos ampliamente en zonas cercanas a la costa (Grove & Lavenberg 1997). A diferencia de los peces de la familia Serranidae y Scorpaenidae que son especies bénticas asociadas a zonas rocosas de poca o gran profundidad propias de la plataforma continental (Grove & Lavenberg 1997; Ruttenberg *et al.* 2005). De manera que ambos grupos de presas presentan características que los convierten en presas accesibles para depredadores de hábitos costeros como *Z. wolfebaeki*.

Estas diferencias se mantuvieron en la señal isotópica de nitrógeno, donde los peces bénticos fueron los que obtuvieron los valores de $\delta^{15}\text{N}$ más altos, ubicándolos entre uno y dos niveles tróficos por encima de los calamares de tallas pequeñas y peces pelágicos menores (Fig. 27). Estudios realizados en las Islas Galápagos y sus alrededores mencionan una estrategia carnívora (moluscos, crustáceos, peces) para la mayoría de especies de peces asociados a fondos rocosos que tienden a complementar su dieta con macroalgas bénticas como las del género *Ulva* (Grove & Lavenberg 1997; Ruttenberg *et al.* 2005). El consumo directo o indirecto de macroalgas puede marcar diferencias isotópicas entre organismos de alimentación costera en comparación de organismos de alimentación oceánica como peces pelágicos menores y calamares de tallas

pequeñas que a su vez se alimentan de zooplancton y larvas de peces respectivamente (Grove & Lavenberg 1997; Markaida & Sosa 2003).

4.4 Ubicación de los animales en el mar

Las zonas de alimentación identificadas para los otáridos de las Islas Galápagos con base en los isótopos estables coinciden con los avistamientos de los animales vivos en el mar. Los registros de ambas especies demuestran claramente la ocupación de un ecosistema oceánico por parte de *A. galapagoensis*, a diferencia de *Z. wolfebaeki* donde la mayoría de avistamientos fueron hechos en zonas cercanas a la costa y sobre la plataforma continental (Fig. 29).

Estudios basados en telemetría satelital en hembras presentes en colonias donde estos otáridos viven en simpatria (Cabo Hammond, Isla Fernandina) sugieren cierta similitud en las zonas potenciales de alimentación con respecto a la línea de costa (Kooyman & Trillmich 1986a, 1986b). Sin embargo se han observado diferencias en la ubicación y actividades que realizan estos animales en el mar durante las primeras horas del día, donde *A. galapagoensis* suele desplazarse entre 5 y 52 km fuera de la costa para realizar aparentes actividades de descanso en el mar (Kooyman & Trillmich 1986a; Horning & Trillmich 1997), mientras que *Z. wolfebaeki* tiende a desarrollar actividades de alimentación entre 7 y 11 km fuera de la costa (Kooyman & Trillmich 1986b; Ponganis *et al.* 1990).

Por lo que los pocos trabajos previos sobre ecología trófica de los otáridos de las Islas Galápagos coinciden en que ambas especies ocupan la misma zona de alimentación (Kooyman & Trillmich 1986 a, b; Dellinger & Trillmich 1999),

aunque existe una baja superposición trófica producto de diferencias en las horas de alimentación, donde *A. galapagoensis* realiza principalmente una alimentación nocturna y a *Z. wolfebaeki* una alimentación diurna.

En este capítulo los datos de avistamientos en el mar muestran diferencias en las zonas de alimentación donde *A. galapagoensis* se ubicó fuera de la plataforma continental y *Z. wolfebaeki* dentro de ella. Esta distribución diferencial explica la composición de su dieta, y los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de estos depredadores (Fig. 27 y 29). Este hallazgo es relevante en el escenario de cómo estas especies vulnerables enfrentan un ambiente con variaciones fuertes de productividad que las ha forzado a desarrollar estrategias de alimentación distintas, con la finalidad de disminuir los niveles de competencia alimentaria y así facilitar su subsistencia (Bolnick *et al.* 2003; Cherel *et al.* 2008; Páez-Rosas & Auriol-Gamboa 2010).

5. CONCLUSIONES

- El análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno en los diferentes componentes de la trama trófica, permitió identificar de una forma más precisa el área de alimentación y las presas potenciales que conforman la dieta de los pinnípedos presentes en la zona oeste de Archipiélago de Galápagos.
- *Z. wolfebaeki* muestra diferentes estrategias de alimentación en relación con *A. galapagoensis*; adaptación que es utilizada para reducir los niveles de competencia trófica en las colonias donde ambas especies coexisten.

- Existe cierto equilibrio en la posición trófica que ocupan ambas especies, sin embargo el lobo marino de Galápagos se ubicó en un nivel trófico ligeramente superior al del lobo fino de Galápagos.
- La señal isotópica de los diferentes grupos de presas mostró diferencias contrastantes, principalmente entre los peces bentónicos y las presas de ambientes más pelágicos. Resultados que sugieren la ausencia o el consumo ocasional de estas presas (peces bentónicos) por parte de los pinnípedos presentes en la zona oeste de Archipiélago de Galápagos.
- El lobo marino de Galápagos es un depredador netamente ictiófago, el cual se alimenta principalmente de peces pelágicos menores como *Sardinops sagax*. Mientras que el lobo fino de Galápagos aparentemente se especializa en comer calamares de tallas pequeñas de diferentes especies como *Dosidicus gigas*.
- El uso de diferentes zonas de alimentación y un consumo diferencial de presas por parte de estos depredadores sugieren la utilización de diferentes nichos tróficos, dando como resultado un bajo grado de superposición trófica entre ambas especies.
- El uso de isótopos estables puede ser útil para identificar posibles áreas de alimentación en varios depredadores marinos, sin embargo el uso de información complementaria como los avistamientos de animales vivos en el mar y el perfil topográfico de la zona pueden ayudar a fortalecer estos resultados.

RECOMENDACIONES GENERALES

Con base en las diferencias tróficas y ecológicas observadas en las diferentes colonias del Archipiélago, se sugiere maximizar las medidas de conservación para los pinnípedos de las Islas Galápagos, mediante la formación de unidades de manejo, ya que estas constituyen unidades lógicas para estudios demográficos; permitiendo de esta manera un adecuado manejo a corto plazo.

En este sentido se recomienda realizar estudios genéticos a nivel de microsatélites en las diferentes colonias del lobo marino de Galápagos, ya que las grandes distancias que separan principalmente a las colonias del oeste podrían estar generando un aislamiento genético, el cual si existe, sería importante en términos de conservación y manejo.

Con la finalidad de obtener información más concreta sobre el espectro trófico del lobo fino de Galápagos, es necesario incrementar los muestreos de excretas a diferentes unidades de tiempo (meses y años); esto con la finalidad de obtener información más precisa referente a la identidad de sus principales presas y su posible variación temporal.

Se debe continuar con los muestreos isotópicos en la mayoría de los componentes de la trama trófica de estos pinnípedos, ya que este tipo de información nos permite inferir sobre la variabilidad en las fuentes de C y N que se presentan desde la base de la red trófica, las cuales están ligadas a los cambios en la dinámica oceanográfica de la región.

Es necesario incrementar los esfuerzos de monitoreo (censos) con la finalidad de actualizar la situación poblacional de ambas especies, ya que los últimos datos fueron generados hace casi diez años.

Se recomienda continuar con los proyectos de investigación enfocados en conocer los patrones de desplazamiento y capacidad de buceo de animales de diferentes colonias (marcaje de telemetría satelital), con la finalidad de tener una mayor visión al momento de interpretar las variaciones temporales, espaciales, y sexuales presentes en el comportamiento alimentario de estas especies.

Es importante medir el grado de interacción entre las poblaciones de lobos marinos y el sector pesquero artesanal presente en varias Islas, con la finalidad de ver si existe una posible superposición, la cual esté generando una respuesta antropogénica negativa que pueda afectar el tamaño poblacional de ciertas colonias.

Dado el impacto antropogénico al que están expuestos varias colonias principalmente de lobo marino de Galápagos es necesario fortalecer una línea de investigación dirigida a estudiar los posibles cambios hormonales y el nivel de anticuerpos contra enfermedades infecciosas que podría presentar esta especie; a su vez se recomienda realizar un estudio paralelo que permita comparar su estado de salud con el de otras colonias que mantienen una vida más silvestre.

LITERATURA CITADA

- Abend AG & Smith TD. 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. ICES Journal of Marine Science. 54: 500-503.
- Aguíñiga S, Sanchez A & Silverberg N. 2010. Temporal variations of C/N, $\delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{15}\text{N}$ inorganic matter collected by a sediment trap at Cuenca Alfonso, Bahia de La Paz, SW Gulf of California. Continental Shelf Research. 30: 1692-1700.
- Alava JJ. 2009. Carbon productivity and flux in the marine ecosystems of the Galapagos Marine Reserve based on cetacean abundances and trophic indices. Revista de Biología Marina y Oceanografía. 44: 109-122.
- Alava JJ, Ikonomou MK, Ross PS, Costa D, Salazar S, Aurióles-Gamboa D & Gobas FA. 2009. Polychlorinated biphenyls and polybrominated diphenyl ethers in Galapagos sea lions (*Zalophus worlebaeki*). Environmental Toxicology and Chemistry. 28: 2271–2282.
- Alava JJ, Salazar S, Cruz M, Jiménez-Uzcátegui G, Villegas-Amtmann S, Páez-Rosas D, Costa DP, Ross PS, Ikonomou MG & Gobas FA. 2011. DDT Strikes Back: Galapagos Sea Lions Face Increasing Health Risks. AMBIO. DOI 10.1007/s13280-011-0136-6
- Altabet MA, Pilskaln C, Thunell R, Pride C, Sigman D, Chávez F & François R. 1999. The nitrogen isotope biogeochemistry of sinking particles from the margin of the Eastern North Pacific. Deep-sea research. 46: 655-679.

- Altabet MA. 2001. Nitrogen isotopic evidence for micronutrient control of fractional NO₃ utilization in the equatorial Pacific. *Limnology and Oceanography*. 46(2): 368-380.
- Antonelis GA & Fiscus HC. 1980. The Pinnipeds of the California Current. *CalCOFI Rep.* 21: 68-78.
- Arnould JP, Cherel Y, Gibbens J, White JG & Littnan CL. 2011. Stable isotopes reveal inter-annual and inter-individual variation in the diet of female Australian fur seals. *Marine Ecology Progress Series*. 422: 291–302.
- Aurioles D, Fox C, Sinsal F & Tanos G. 1984. Prey of the California sea lions (*Zalophus californianus*) in the bay of La Paz, Baja California Sur, México. *Journal of Mammalogy*. 65(3): 519-521.
- Aurioles-Gamboa D, Koch PL & Le Boeuf BJ. 2006. Differences in foraging location of Mexican and California elephant seals: evidence from stable isotopes in pups. *Marine Mammal Science*. 22: 326-338.
- Aurioles-Gamboa D & Camacho-Ríos FJ. 2007. Diet and Feeding Overlap of Two Otariids, *Zalophus californianus* and *Arctocephalus townsendi*: Implications to Survive Environmental Uncertainty. *Aquatic Mammals*. 33(3): 315-326.
- Aurioles D & Trillmich F. 2008. *Zalophus wolfebaeki*. In: IUCN 2008. IUCN Red List of Threatened Species. <www.iucnredlist.org>.
- Aurioles-Gamboa D, Newsome SD, Salazar-Pico S & Koch PL. 2009. Stable isotope differences between sea lions of the genus *Zalophus* from the Gulf of California and Galapagos Islands. *Journal of Mammalogy*. 90(6): 1410-1420.

- Banks AS. 2002. Reserva Marina de Galápagos. Línea Base de la Biodiversidad. Fundación Charles Darwin y Servicio Parque Nacional Galápagos. Ecuador. Cap. 2: 22-37.
- Bauer RD, Peterson RS & Scheffer VB. 1964. Age of northern fur seal at completion of its first molt. *Journal of Mammology*. 45(2): 299-300.
- Bearhop S, Colin E, Adams S, Fuller R & Macleod H. 2004. Determining trophic niche width: A novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*. 73: 1007-1012.
- Bethea DM, Buckel JA & Carlson JK. 2003. Foraging ecology of the early life stages of four sympatric shark species. *Marine Ecology Progress Series*. 268: 245–264.
- Bidigare RR, Fluegge A, Freeman KH, Hanson KL, Hayes JM, Hollander, Jasper JD, King LL, Laws EA, Milder J, Millero FJ, Pancost R, Popp BN, Steinbergand PA & Wakeham G. 1997. Consistent fractionation of ^{13}C in nature and in the laboratory: Growth-rare effects in some haptophyte algae. *Global Biogeochemical Cycles*. 11: 279-292.
- Bolnick DI. 2001. Intraspecific competition favors niche width expansion in *Drosophila melanogaster*. *Nature*. 410: 463-466.
- Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulsey CD & Forister ML. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist*. 161 (1): 1-28.
- Boness DJ & Bowen WD. 1996. Evolution of maternal care in pinnipeds. *Bioscience*. 46 (9): 645-654.

- Bossart GD. 2006. Marine Mammals as Sentinel Species for Oceans and Human Health. *Oceanography*. 19: 2.
- Boyd IL & Croxall JP. 1992. Diving behavior of lactating Antarctic fur seals. *Canadian Journal of Zoology*. 70: 919–928.
- Burton RK & Koch PL. 1999. Isotopic tracking of foraging and long distance migration in northeastern Pacific pinnipeds. *Oecologia* 119: 578-585.
- Caddy J & L Garibaldi. 2000. Apparent changes in the trophic composition of world marine harvests: the perspective from the FAO capture database. *Ocean & Coastal Management*. 43: 615-655.
- Call KA & Loughlin TR. 2005. An ecological classification of Alaskan Steller sea lion (*Eumetopias jubatus*) rookeries: a tool for conservation/ management. *Fisheries Oceanography*, 14 (1): 212-222.
- Calle-Moran M. 2010. Ecología trófica del tiburón zorro pelágico *Alopias pelagicus* en Santa Rosa de Salinas, Pacífico Ecuatoriano. Tesis Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Canales M, Saavedra C, Böhm G & Martínez C. 2003. Investigación y evaluación de stock de anchoveta y sardina española, III y IV Regiones 2004. Informe Final, Estación Científica Charles Darwin.
- Carretta JV, Forney KA, Muto MM, Barlow J, Baker J, Hanson B & Lowry MS. 2007. U.S. Pacific Marine Mammal Stock Assessments: 2006. U.S. Dep. Commer. NOAA Technical Memories. NOAA-TM-NMFS-SWFSC-398.
- Chavez FP & Brusca R. 1991. The Galapagos Islands and their relation to oceanographic processes in the tropical Pacific. *Galapagos Marine*

- Invertebrates: taxonomy, biogeographic and evolution in Darwin's Islands. Plenum Press. New York, EUA.
- Chavez FP, Collins CA, Huyer A & Mackas DL. 2002. El Niño along the west coast of North America. *Progress Oceanography*. 54: 1-4.
- Cherel Y, Hobson KA, Guinet C & Vanpé C. 2007. Stable isotopes document seasonal changes in trophic niches and winter foraging individual specialization in diving predators from the Southern Ocean. *Journal Animal Ecology*. 76: 826–836.
- Cherel Y. 2008. Isotopic niches of emperor and Adélie penguins in Adélie Land, Antarctica. *Marine Biology*. 154: 813–821.
- Cherel Y, Ducatez S, Fontaine C, Richard P & Guinet C. 2008. Stable isotopes reveal the trophic position and mesopelagic fish diet of female southern elephant seals breeding on the Kerguelen Islands. *Marine Ecology Progress Series*. 370: 239–247.
- Christensen V & Pauly D. 1992. ECOPATH II Software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*. 61: 169-185.
- Clarke MR & Trillmich F. 1980. Cephalopods in the diet of fur seals of the Galapagos Islands. *Journal of Zoology*. 190 (2): 211-215.
- Cosolo M, Ferrero EA & Sponza S. 2010. Prey ecology and behaviour affect foraging strategies in the Great Cormorant. *Marine Biology*. 157: 2533–2544.

- Costa DP & Gales NJ. 2003. Energetics of a benthic diver: seasonal foraging ecology of the Australian sea lion, *Neophoca cinerea*. Ecological Monographs. 73: 27–43.
- Costa DP, Kuhn CE, Weise MJ, Shaffer SA & Arnould JP. 2004. When does physiology limit the foraging behavior of freely diving mammals? International Congress Series. 1275: 359-366.
- Costa DP, Weise MJ & Arnould JP. 2006. Potential influences of whaling on the status and trends of pinniped populations. University of California Press, EUA.
- Cullen JT, Rosenthal Y & Falkowski PG. 2001. The effect of anthropogenic CO₂ on the carbon isotope composition of marine phytoplankton. Limnology and Oceanography. 46: 996–998.
- Darimont CT & Reimchen TE. 2002. Intra-hair stable isotope analysis implies seasonal shift to salmon in gray wolf diet. Canadian Journal of Zoology. 80: 1638-1642.
- Dellinger T & Trillmich F. 1999. Fish prey of the sympatric Galapagos fur seals and sea lions: seasonal variation and niche separation. Canadian Journal of Zoology. 77: 1204-1216.
- DeLong RL, Stewart BS & Hill RD. 1992. Documenting migrations of northern elephant seals using day length. Marine Mammal Science. 8:155-159.
- DeNiro MJ & Epstein S. 1978. Influence of the diet on the distribution of carbon isotopes in animals. Geochimica Cosmochimica Acta. 42: 495-506.
- DeNiro MJ & Epstein S. 1981. Influence of the diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. Geochimica Cosmochimica Acta. 45: 341-353.

- Díaz MB. 2007. Catálogo de otolitos de peces marinos de las costas adyacentes a Baja California Sur. Tesis Licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California Sur, México.
- Dunton KH, Saupe SM, Golikov AN, Schell DN & Schonberg SV. 1989. Trophic relationships and isotopic gradients among arctic and subarctic fauna. *Marine Ecology Progress Series*. 56: 89-97.
- Elorriaga-Verplancken F. 2009. Variación de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en colágeno dental de lobos marinos del género *Zalophus*: patrones ontogénicos y geográficos. Tesis Doctorado. Instituto Politécnico Nacional. México.
- Estes JA, Jameson RJ & Johnson AM. 1981. Food selection and some foraging tactics of sea otters. University of Maryland Press, Baltimore, EUA.
- Estes JA, Riedman ML, Staedler MM, Tinker MT & Lyon BE. 2003. Individual variation in prey selection by sea otters: Patterns, causes and implications. *Journal of Animal Ecology*. 72: 144-155.
- Fariña JM, Salazar S, Wallem KP, Witman JD & Ellis JC. 2003. Nutrient exchanges between marine and terrestrial ecosystems: the case of the Galapagos sea lion *Zalophus wolfebaeki*. *Journal of Animal Ecology*. 72: 873–887.
- Feisenger PE, Spears E & Poole W. 1981. A simple measure of niche breadth. *Ecology*. 62: 27-32.
- Feldkamp SD, DeLong RL & Antonelis GA. 1989. Diving patterns of California sea lions, *Zalophus californianus*. *Canadian Journal of Zoology*. 67: 872-883.
- Feldman GC. 1985. Satellites, seabirds and seals. En: *El Niño in The Galapagos Islands: The 1982–1983 Event*, Robinson y E. M. del Pino (Eds.), Charles Darwin Foundation, Quito, Ecuador, 125–130.

- Fernández R, García-Tiscar S, Begoña-Santos R, López A, Martínez-Cedeira JA, Newton J & Pierce GJ. 2011. Stable isotope analysis in two sympatric populations of bottlenose dolphins *Tursiops truncatus*: evidence of resource partitioning? Marine Biology. DOI 10.1007/s00227-011-1629-3
- Ferry LA, Clark SL & Cailliet GM. 1997. Food habits of spotted sand bass *Paralabrax maculatofasciatus*, (Serranidae) from Bahia de Los Angeles, Baja California. Bulletin of the Southern California Academy of Science. 96: 1-21.
- Fiscus C. 1982. Predation by marine mammals on squids of the Eastern North Pacific Ocean and the Bering Sea. Marine Fisheries Review. 44: 1-10.
- Fogel ML, Tuross N & Owsley DW. 1989. Nitrogen isotope tracers of human lactation in modern and archeological populations. Annual Report Geophysical Laboratory, Carnegie Institution 1988-1989. Geophysical Laboratory, Carnegie Institution, Washington, EUA.
- Forcada J, Trathan PN, Reid K, Murphy EJ & Croxall JP. 2006. Contrasting population changes in sympatric species of penguins in association with climate warming. Global Change Biology. 12: 1–13.
- Ford JK, Ellis GM, Barrett-Lennard LG, Morton AB, Palm RS & Balcomb KC. 1998. Dietary specialization in two sympatric populations of killer whales (*Orcinus orca*) in coastal British Columbia and adjacent waters. Canadian Journal of Zoology. 76: 1456-1471.
- France RL. 1995. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: Foodweb implications. Marine Ecology Progress Series. 124: 307-312.

- Francis JM & Heath CB. 1991. The effects of Niño on the frequency and sex ratio of suckling yearlings in the California sea lion. Pinnipeds and Niño. Springer-Verlang, Berlín, Alemania.
- Fritz L & S Hinckley. 2005. A critical review of the regime shift "junk food" nutritional stress hypothesis for the decline of the western stock of Steller sea lion. Marine Mammal Science. 21 (3): 476-518.
- Froese R & Pauly D. 2003. Fishbase. World Wide Web electronic publication. <www.fishbase.org>.
- Fry B & Wainright SC. 1991. Diatom sources of ^{13}C -rich carbon in marine food webs. Marine Ecology Progress Series. 76: 149-157.
- Gales NJ & Mattlin RH. 1997. Summer diving behavior of lactating New Zealand sea lions, *Phocarcos hookeri*. Canadian Journal of Zoology. 75: 1695–1706.
- García-Godos I. 2001. Patrones morfológicos del otolito *sagitta* de algunos peces óseos del mar peruano. Instituto del Mar Perú.
- García-Rodríguez FJ & Aurióles-Gamboa D. 2004. Spatial and temporal variations in the diet of the California sea lion (*Zalophus californianus*) in the Gulf of California, México. Fishery Bulletin. 102: 47-62.
- García-Rodríguez FJ & De La Cruz-Agüero J. 2011. A comparison of indexes for Prey Importance from otoliths and cephalopod beaks recovers from pinniped scats. Journal of Fisheries and Aquatic Science. 6 (2): 186-193.
- Gentry RL & Kooyman GL. 1987. Fur Seals: Maternal Strategies on Land and at Sea. Princeton Univ. Press, New Jersey, EUA.

- Goebel ME, Bengtson L, DeLong RL, Gentry RL & Loughlin TR. 1991. Diving patterns and foraging locations of female northern fur seals. *Fisheries Bulletin*. 89: 171-179.
- Goericke R & Fry B. 1994. Variations of marine plankton $\delta^{13}\text{C}$ with latitude, temperature, and dissolved CO_2 in the world ocean. *Global Biogeochemical Cycles*. 8: 85-90.
- Gotelli NJ & Graves GR. 1996. *Null Models in ecology*. Smithsonian Institution Press. Washington, EUA.
- Gotelli NJ & Entsminger GL. 2005. *EcoSim*. Null models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. <http://homepages.together.net>.
- Grove JS & Lavenberg RJ. 1997. *The fishes of the Galapagos Islands*. Stanford University Press, Stanford, California, EUA.
- Harris MP. 1969. Breeding seasons of seabirds in the Galapagos Islands. *Journal of Zoology*. 159: 145-165.
- Heath CB. 2002. California, Galapagos, and Japanese sea lions *Zalophus californianus*, *Z. wolfebaeki*, and *Z. japonicus*. In: Perrin WF, Wursig B, Thiewissen JGM (eds). *Encyclopedia of marine mammals*. Academic Press, Londres, Inglaterra.
- Hernández-Camacho C. 2001. Tabla de vida del lobo marino de California *Zalophus californianus californianus*, en la lobera de Los Islotes, BCS, México. Tesis Maestría. Instituto Politécnico Nacional, México.

- Hernández-Camacho CJ, Aurióles GD & Gerber L. 2008. Age-specific birth rates of California sea lions (*Zalophus californianus californianus*) in the Gulf of California, Mexico. *Marine Mammal Science*. 24: 664–676.
- Hinke JT, Salwicka K, Trivelpiece SG, Watters GM & Trivelpiece WZ. 2007. Divergent responses of *Pygoscelis* penguins reveal a common environmental driver. *Oecologia*. 153: 845–855.
- Hirons AC, Schell DM & Finney BP. 2001. Temporal records of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in North Pacific pinnipeds: inferences regarding environmental change and diet. *Oecologia*. 129: 591–601.
- Hobson KA. 1990. Stable isotope analysis of marine birds murrelets: Evidence for freshwater feeding and determination of trophic level. *Condor*. 92: 897-903.
- Hobson KA & Welch HE. 1992. Determination of trophic relationships within a high arctic marine food web using $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ analysis. *Marine Ecology Progress Series*. 84: 9-18.
- Hobson KA, Piatt FJ & Pitocchelli J. 1994. Using stable isotopes to determine sea bird trophic relationships. *Journal of animal ecology*. 63: 786-798.
- Hobson KA, William GA & Renaud PE. 1995. Sources of primary production, benthic-pelagic coupling, and trophic relationships within the Northeast Water Polynya: insights from $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis. *Marine Ecology Progress Series*. 128: 1-10.
- Hobson KA, Schell MD, Renouf D & Noseworthy E. 1996. Stable carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissues of captive seals:

- Implications for dietary reconstructions involving marine mammals. *Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 53: 528-533.
- Hobson KA, Sease JL, Merrick RL & Piatt JF. 1997. Investigating trophic relationships of pinnipeds in Alaska and Washington using stable isotope ratios of nitrogen and carbon. *Marine Mammal Science*. 13: 114-132.
- Hobson KA, Fisk A, Karnovsky N, Holst M, Gagnon JM & Fortier M. 2002. A stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) model for the North Water food web: implications for evaluating trophodynamics and the flow of energy and contaminants. *Deep-Sea Research II*. 49: 5131-5150.
- Hobson KA, Sinclair EH, York AE, Thomason JR & Merrick RE. 2004. Retrospective isotopic analyses of Steller sea lion tooth annuli and seabird feathers: A cross-taxa approach to investigating regime and dietary shifts in the Gulf of Alaska. *Marine Mammal Science*. 20 (3): 621-638.
- Horn HS. 1966. Measurement of overlap in comparative ecological studies. *American Naturalist*. 100: 419-424.
- Horning M. & Trillmich F. 1997. Ontogeny of diving behaviour in the Galapagos fur seal. *Behaviour*. 134: 1211-1257.
- Jaeger A, Blanchard P, Richard P & Cherel Y. 2009. Using carbon and nitrogen isotopic values of body feathers to infer inter- and intra-individual variations of seabird feeding ecology during moult. *Marine Biology*. 156: 1233–1240.
- Kelly FJ. 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology*. 78: 1-27.
- King JE. 1983. *Seals of the world*. Comstock Publishing Associates, a division of Cornell University Press, New York, EUA.

- Kokubun N, Takahashi A, Mori A, Watanabe S & Shin HC. 2010. Comparison of diving behavior and foraging habitat use between chinstrap and gentoo penguins breeding in the South Shetland Islands, Antarctica. *Marine Biology*. DOI 10.1007/s00227-009-1364-1.
- Kooyman GL & Trillmich F. 1986a. Diving behavior of Galápagos sea lions. *In*: Maternal investment in otariid seals and walruses. Gentry RL & Kooyman GL (Eds.). Princeton University Press, EUA.
- Kooyman GL & Trillmich F. 1986b. Diving behavior of Galápagos sea lions. *In*: Fur seals: Maternal strategies on land and at sea. Gentry RL & Kooyman GL (Eds.). Princeton University Press, EUA.
- Krebs CJ. 1999. Ecological methodology. Addison Wesley Longman, California.
- Kurle CM & Worthy GJ. 2002. Stable nitrogen and carbon isotopes ratios in multiple tissues of the northern fur seal *Callorhinus ursinus*: Implications for dietary and migratory reconstructions. *Marine Ecology Progress Series*. 236: 289-300.
- Langton RW. 1982. Diet overlap between the Atlantic cod, *Gadus morhua*, silver hake *Merluccius bilinearis*, and fifteen other northwest Atlantic finfish. *U.S. Fishery Bulletin*. 80: 754-759.
- Lawlor LR. 1980. Structure and stability in natural and randomly constructed competitive communities. *American Naturalist*. 116: 394-408.
- Laws EA, Popp BN, Bidigare RR, Kennicutt MC & Macko DS. 1995. Dependence of phytoplankton carbon isotopic composition on growth rate and (CO₂) aq: Theoretical considerations and experimental results. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 59: 1131-1138.

- LeBoeuf BJ, Costa DP, Huntley AC, Kooyman GL & Davis RW. 1986. Pattern and depth of dives in northern elephant seals. *Journal of Zoology*. 208:1-7.
- LeBoeuf BJ, Giesy JP, Kannan K, Kajiwarra N, Tanabe S & Debier C. 2002. Organochloride pesticides in California sea lions revisited. *BMC Ecology*. 2: 11.
- Lesage V, Hammill MO & Kovacs KM. 2001. Marine mammals and the community structure of the Estuary and Gulf of St Lawrence, Canada: evidence from stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series*. 203: 210-221.
- Lewis R, Connell TC, Lewis M, Campagna C & Hoelzel AR. 2006. Sex specific foraging strategies and resource partitioning in the southern elephant seal (*Mirounga leonina*). *Proceedings of the Royal Society B*. 273: 2901–2907.
- Lowry MS, Stewart BS, Heath CB, Yochem PK & Francis JM. 1991. Seasonal and annual variability in the diet of California sea lions (*Zalophus californianus*) at San Nicolas Island California, 1981-1986. *Fishery Bulletin*. 89: 331-336.
- Lowry MS & Maravilla-Chávez O. 2005. Recent abundance of California sea lions in western Baja California, Mexico and the United States. *Proceedings of the Sixth California Islands Symposium*. 485-497.
- Luzuriaga M. 2009. Distribución espacio-temporal del ictioplancton y zooplancton marino en las Islas Galápagos, Ecuador (1988–2001). *Acta Oceanográfica del Pacífico*. 15: 97-119.
- Maldonado GL. 1997. Digestión in vitro de otolitos de cuatro especies de peces que son alimento del lobo marino de California (*Zalophus californianus*), en México. Tesis de Licenciatura. UNAM. México.

- Markaida U & Sosa O. 2003. Food and feeding habits of jumbo squid, *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, México. Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom. 83: 1-16.
- Mearns AJ, Young DR, Olson RJ & Schafer HA. 1981. Trophic structure and the cesium-potassium ratio in pelagic ecosystems. CalCOFI Rep. 22: 99–110.
- Mercuri M. 2007. Varamiento de mamíferos marinos en Isla Magdalena, B.C.S., México y su relación con factores físicos y biológicos. Tesis Maestría, Instituto Politécnico Nacional, México.
- Merrick RL, Loughlin TR & Calkins DG. 1997. Decline in abundance of the northern sea lion, *Eumetopias jubatus*, in Alaska, 1956-86. Fisheries Bulletin. 85: 351-365.
- Minagawa M & Wada E. 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains. Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. Geochimica Cosmochimica Acta. 48: 1135-1140.
- Navia AF, Torres A, Mejía-Falla PA & Giraldo A. 2011. Sexual, ontogenetic, temporal and spatial effects on the diet of *Urotrygon rogersi* (Elasmobranchii: Myliobatiformes) in the central zone of the Tropical Eastern Pacific. Journal of Fish Biology.
- Nelson JS. 1994. Fishes of the World. Edts. John & Sons, EUA.
- Newsome SD, Martinez del Rio C, Bearhop S & Phillips DL. 2007. A niche for isotopic ecology. Front Ecological Environmental. 5: 429–436.
- Newsome SD, Etnier MA, Kurle CM, Waldbauer JR, Chamberlain CP & Koch, PL. 2008. Historic decline in primary productivity in Western Gulf of Alaska and

- Eastern Bering Sea: isotopic analysis of northern fur seal teeth. Marine Ecology Progress Series. 332: 211-224.
- Newsome SD, Tinker MT, Monson DH, Oftedal OT, Ralls K, Staedler MM, Fogel ML & Estes JA. 2009. Using stable isotopes to investigate individual diet specialization in California sea otters (*Enhydra lutris nereis*). Ecology. 90: 961-974.
- Nicolaides F, Murillo JC, Toral MV & Reck G. Especies extractivas. Reserva Marina de Galápagos. Línea Base de la Biodiversidad. Fundación Charles Darwin y Servicio Parque Nacional Galápagos. Ecuador. Cap. 7: 146-165.
- Nims BD, Vargas FH, Merkel J & Parker PG. 2008. Low genetic diversity and lack of population structure in the endangered Galapagos penguin (*Spheniscus mendiculus*). Conservation Genetics. 9: 1413–1420.
- Okey TA, Banks S, Born AF, Bustamante RH, Calvopiña M, Edgar GJ, Espinoza E, Fariña JM, Garske LE, Reck GK, Salazar S, Shepherd S, Toral-Granda V & Wallem P. 2004. A trophic model of a Galápagos subtidal rocky reef for evaluating fisheries and conservation strategies. Ecological Modelling. 172: 383–401.
- Orr AJ, VanBlaricom GR, DeLong RL, Cruz-Escalona VH & Newsome SD. 2011. Intraspecific comparison of diet of California sea lions (*Zalophus californianus*) assessed using fecal and stable isotope analyses. Canadian Journal of Zoology. 89: 109–122.
- Osman LP, Huckle-Gaete R, Moreno CA & Torres D. 2004. Feeding ecology of Antarctic fur seal at Cape Shirreff, South Shetlands, Antarctica. Polar Biology 27: 92–98.

- Owens PJ. 1987. Natural variations in ^{15}N in the marine environment. *Advances in Marine Biology*. 24: 389-451.
- Páez-Rosas D. 2008. Diversificación de dietas en tres colonias de lobo marino de Galápagos, *Zalophus wollebaeki*, evaluada con análisis de excretas e isótopos estables de C y N. Tesis Maestría, Instituto Politécnico Nacional, México.
- Páez-Rosas D & Aurióles-Gamboa D. 2010. Alimentary niche partitioning in the Galapagos sea lion, *Zalophus wollebaeki*. *Marine Biology*. 157: 2769–2781.
- Page B, McKenzie J & Goldsworthy SD. 2005. Dietary resources partitioning among sympatric New Zealand and Australian fur seals. *Marine Ecology Progress Series*. 293: 283–302.
- Pak H. & Zaneveld JR. 1974. Equatorial Front in the Eastern Pacific Ocean. *Journal of Physical Oceanography*. 4: 570-578.
- Palacios DM. 2002. Factors influencing the island-mass effect of the Galápagos. *Geophysical Research Letters*. 29: 49
- Palacios DM. 2003. Oceanographic Conditions Around the Galápagos Archipelago and Their Influence on Cetacean Community Structure. Tesis Doctorado, Oregon State University, EUA.
- Palacios DM, Bograd SJ, Foley DG & Schwing FB. 2006. Oceanographic characteristics of biological hot spots in the North Pacific: A remote sensing perspective. *Deep-Sea Research II*. 53: 250-269.
- Pancost RD, Freeman KH, Wakeham SG & Robertson CY. 1997. Controls on carbon isotope fractionation by diatoms in the Peru upwelling region. *Geochim Cosmochim Acta*. 61: 4983-4991.

- Pauly D, Trites A, Capuli E & Christensen V. 1998. Diet composition and trophic levels of marine mammals. *ICES Journal of Marine Science*. 55: 467-481.
- Pinaud D & Weimerskirch H. 2007. At-sea distribution and scale-dependent foraging behaviour of petrels and albatrosses: a comparative study. *Journal of Animal Ecology*. 76: 9-19.
- Pinela AM, Borrell A, Cardona L & Aguilar A. 2010. Stable isotope analysis reveals habitat partitioning among marine mammals off the NW African coast and unique trophic niches for two globally threatened species. *Marine Ecology Progress Series*. 416: 295–306.
- Pinnegar JK, Jennings S, O'brien CM & Polunin NV. 2001. Long-term changes in the trophic level of the Celtic Sea fish community and fish market price distribution. *Journal of Applied Ecology*. 39: 377-390.
- Ponganis PJ, Ponganis EP, Ponganis KV, Kooyman GL, Gentry RL & Trillmich, F. 1990. Swimming velocities in otariids. *Canadian Journal of Zoology*. 68: 2105–2112.
- Porras-Peters H, Aurióles-Gamboa D, Koch PL & Cruz-Escalona V. 2008. Position, breadth and trophic overlap of sea lions (*Zalophus californianus*) in the Gulf of California. Mexico. *Marine Mammal Science*. 24 (3): 554-576.
- Post DM. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position models methods, and assumptions. *Ecology*. 83 (3): 703-718.
- Rau GH, Takahashi T, Des Marais DJ, Repeta DJ & Martin JH. 1992. The relationship between $\delta^{13}\text{C}$ of organic matter and CO_2 in ocean surface water:

- data from a JGOFS site in the northeast Atlantic Ocean and a model. *Geochim Cosmochim Acta*. 56: 1413-141.
- Reddy ML, Dierauf LA & Gulland FM. 2001. Marine mammals as sentinels of ocean health. *Marine Mammal Medicine*, Second Edition, L.A. Dierauf and F.M.D. Gulland, eds. CRC Press, Boca Raton, Florida, EUA.
- Reck G. 1983. The Coastal Fisheries in the Galapagos Islands, Ecuador. Description and Consequences for Management in the Context of Marine Environmental Protection and Regional Development. Tesis Doctorado. Universidad de Kiel, Alemania.
- Repenning CA, Peterson RS & Hubbs CL. 1971. Contributions to the systematics of the southern fur seals, with particular reference to the Juan Fernández and Guadalupe species. In: Burt WH (ed.) *Antarctic Pinnipedia*, Vol 18. Antarctic Research, American Geophysical Union.
- Riedman M. 1990. The pinnipeds: Seals, sea lions and walruses. Oxford University Press. Oxford, Inglaterra.
- Ruiz-Cooley RI, Villa EC & Gould WR. 2010. Ontogenetic variation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ recorded in the gladius of the jumbo squid *Dosidicus gigas*: geographic differences. *Marine Ecology Progress Series*. 399: 187–198.
- Ruttenberg BI, Haupt AJ, Chiriboga AI & Warner RR. 2005. Patterns, causes and consequences of regional variation in the ecology and life history of a reef fish. *Oecologia*. 145: 394–403.
- Ryan JP, Ueki I, Chao Y, Zhang H, Polito PS & Chavez FP. 2006. Western Pacific modulation of large phytoplankton blooms in the central and eastern equatorial Pacific. *Journal of Geophysical Research*. Vol 11.

- Salazar-Aldáz D. 2008. Ecología alimentaria del lobo marino de Galápagos (*Zalophus wolfebaeki*) en el islote Caamaño. Tesis Licenciatura. Universidad Católica. Ecuador.
- Salazar SK & Bustamante R. 2003. Effects of the 1997–98 El Niño on population size and diet of the Galápagos sea lion (*Zalophus wolfebaeki*). Noticias de Galápagos. 62: 40–45.
- Salazar SK. 2005. Variación temporal y espacial del espectro trófico del lobo marino de Galápagos. Tesis Maestría, Instituto Politécnico Nacional, México.
- Schaeffer BA, Morrison JM, Kamykowski D, Feldman GC, Xie L, Liu Y, Sweet A, McCulloch A & Banks S. 2008. Phytoplankton biomass distribution and identification of productive habitats within the Galapagos Marine Reserve by MODIS, a surface acquisition system, and in-situ measurements. Remote Sensing of Environment.
- Scheffer VB. 1958. Seals, sea lions and walruses. A review of the pinnipedia. Stanford University Press, California, EUA.
- Schell DM, Barnett BA & Vinette KA. 1998. Carbon and nitrogen isotope ratios in zooplankton of the Bering, Chukchi and Beaufort Seas. Marine Ecology Progress Series. 162: 11-23.
- Schell DM. 2001. Carbon isotope ratio variations in Bering Sea biota: The role of anthropogenic carbon dioxide. Limnology and Oceanography. 46: 999-1000.
- Schramm Y, Mesnick SL, J. de la Rosa, Palacios DM, Lowry MS, Auriolles-Gamboa D, Snell HM & Escorza-Treviño S. 2009. Phylogeography of California and Galápagos sea lions and population structure within the California sea lion. Marine Biology. 156: 1375–1387.

- Schoener TW. 1971. Theory of feeding strategies. Annual Review Ecology System. 2: 369–404.
- Sigman D, Granger J, Difiore P, Lehmann M, Ho R, Cane G & Van Geen A. 2005. Coupled nitrogen and oxygen isotope measurements of nitrate along the eastern North Pacific margin. Global Biogeochemical Cycles, Vol. 19.
- Silvertsen E. 1953. A new species of sea lion, (*Zalophus wolfebaeki*), from Galapagos Islands. The norwegian zoological expedition to the Galápagos Islands 1925, conducted by Alf Wollebaek, XIV. Det Kongelige Norske Videnskabers Selskabs Forhandling. 599: 1-3.
- Smith PE & Zaret MT. 1982. Bias in estimating niche overlap. Ecology. 63(5): 1248-1253.
- Soto KH, Trites AW & Arias-Schreiber M. 2004. The effects of prey availability on pup mortality and the timing of birth of South American sea lions (*Otaria flavescens*) in Peru. Journal of Zoology. 264: 419–428.
- Takai N, Onaka S, Ikeda Y, Yatsu A, Kidokoro H & Sakamoto W. 2000. Geographical variations of Carbon and nitrogen stable isotopes ratios in squid. Journal of Marine Biology Association of the UK. 80: 675-684.
- Thompson D, Dick CD, McConnell BJ & Garrett J. 1998. Foraging behavior and diet of lactating female southern sea lions (*Otaria flavescens*) in the Falkland Islands. Journal of Zoology. 246: 135–146
- Tieszen LL, Boutton TW, Tesdahl KG & Slade NA. 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: Implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. Oecologia. 57: 32-37.

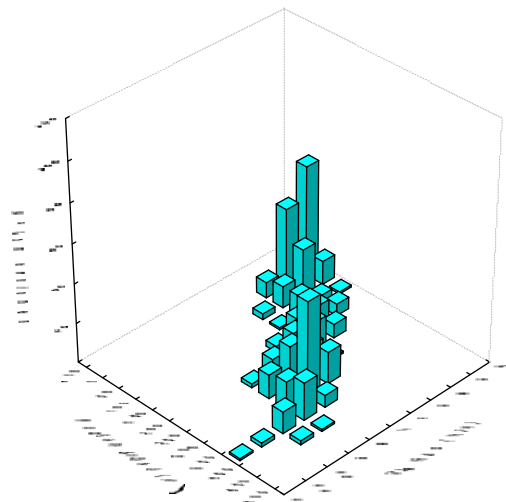
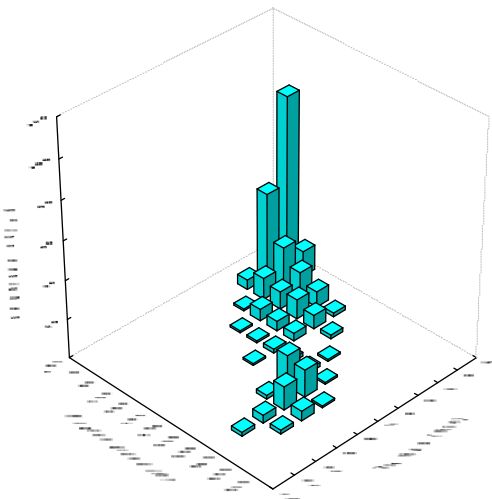
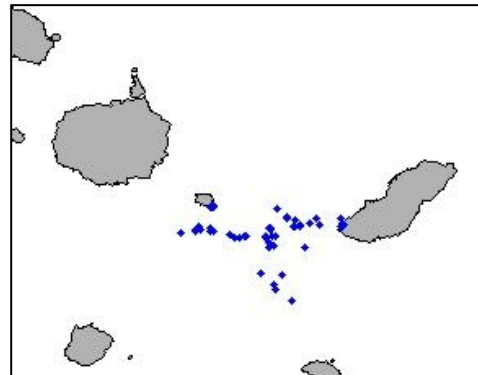
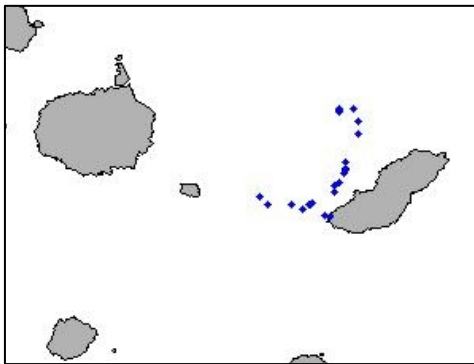
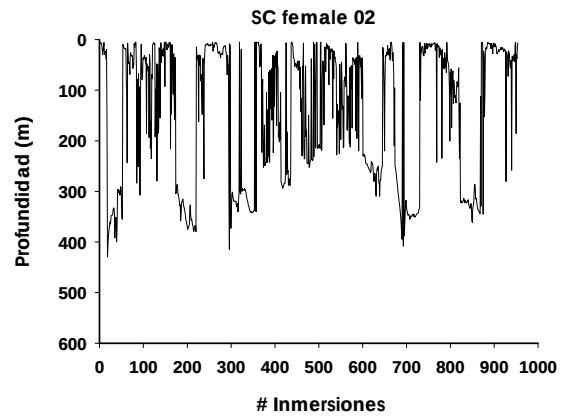
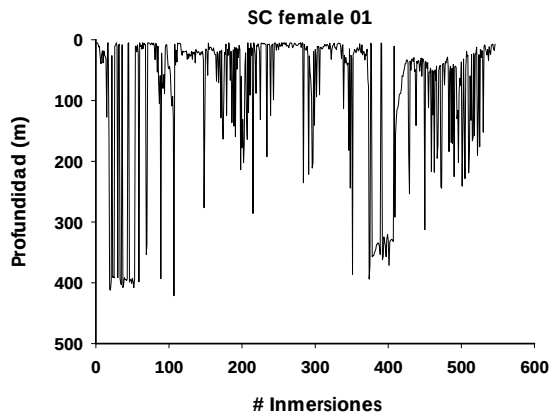
- Tinker MT, Costa DP, Estes JA & Wieringa A. 2007. Individual dietary specialization and dive behaviour in the California sea otter: using archival time–depth data to detect alternative foraging strategies. *Deep Sea Research II*. 54: 330-342.
- Tremblay Y & Cherel Y. 2000. Benthic and pelagic dives: a new foraging behavior in rockhopper penguins. *Marine Ecology Progress Series*. 204: 257–267.
- Trillmich F. 1986a. Attendance Behavior of Galápagos Sea Lions. *In*: Fur seals: Maternal strategies on land and at sea. Gentry RL y GL Kooyman (Eds.). Princeton University Press, EUA.
- Trillmich F. 1986b. Attendance Behavior of Galápagos Fur Seals. *In*: Fur seals: Maternal strategies on land and at sea. Gentry RL y GL Kooyman (Eds.). Princeton University Press, EUA.
- Trillmich F. 1987. Galapagos fur seal, *Arctocephalus galapagoensis*. *In* Status, biology, and ecology of fur seals. NOAA Technical Report NMFS. 51: 23-27.
- Trillmich F & Ono. 1991. The effects of El Niño on pinniped populations in the eastern Pacific. Springer-Verlag, New York.
- Trillmich F & Wolf JB. 2008. Parent-offspring and sibling conflict in Galapagos fur seals and sea lions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Special issue on sibling conflict in mammals. 62: 363-375.
- Trites AW, Miller AJ, Maschner AG, Alexander MA, ET AL. 2007. Bottom-up forcing and the decline of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Alaska: assessing the ocean climate hypothesis. *Fisheries Oceanography*. 16(1): 46–67

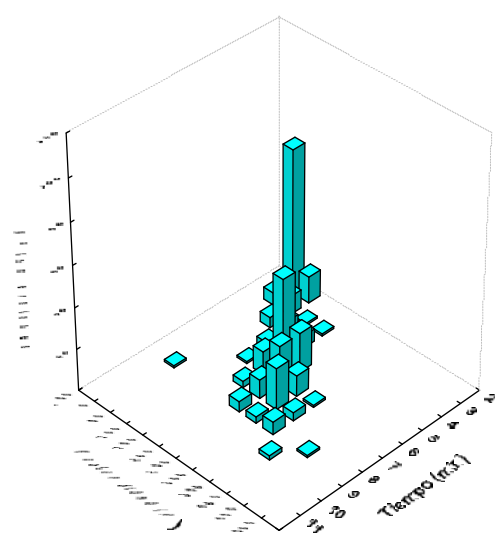
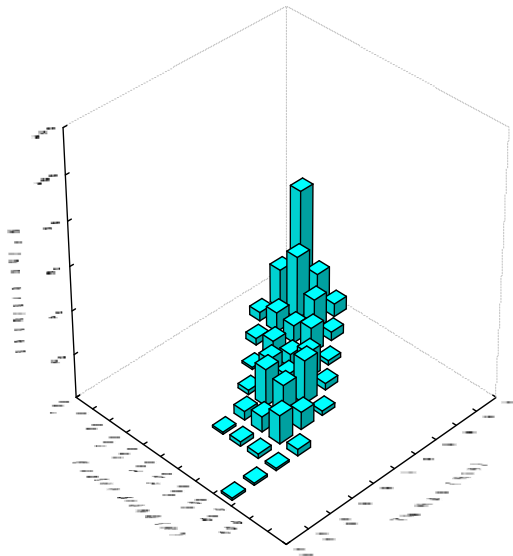
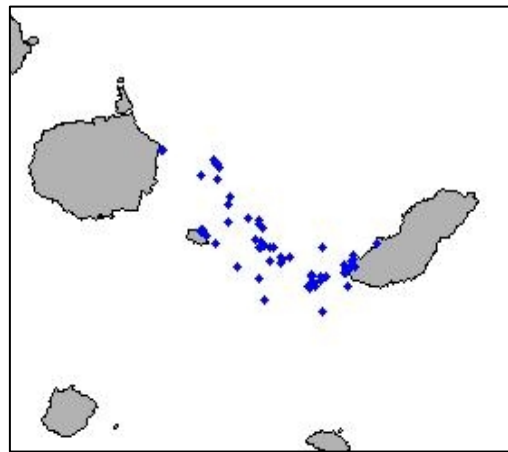
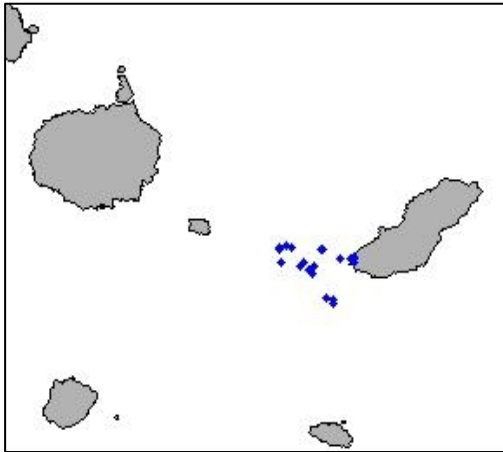
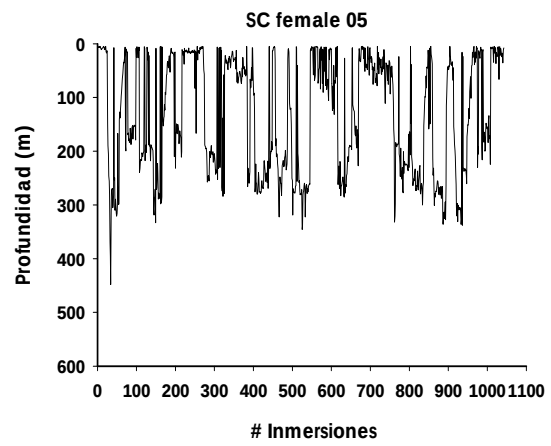
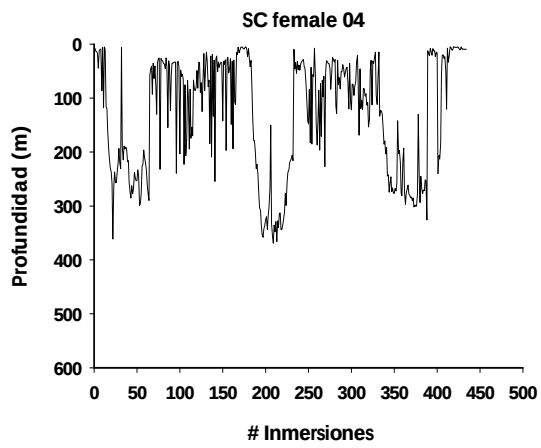
- Vander-Zanden MJ & Rasmussen JB. 1999. Primary consumer d13C and d15N and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology*. 80: 1395-1404.
- Villegas-Amtmann S, Costa D, Tremblay Y, Auriolles-Gamboa D & Salazar S. 2008. Multiple foraging strategies in a marine apex predator, the Galapagos Sea Lion. *Marine Ecology Progress Series*. 363: 299-309.
- Villegas-Amtmann S & Costa DP. 2010. Oxygen stores plasticity linked to foraging behavior and pregnancy in a diving predator, the Galapagos sea lion. *Functional Ecology*. 24: 785-795.
- Voss M, Dippner JW & Montoya JP. 2001. Nitrogen isotope patterns in the oxygen-deficient waters of the Eastern Tropical North Pacific Ocean. *Deep-Sea Research I*. 48: 1905-1921.
- Watt J, Siniff DB & Estes JA. 2000. Inter-decadal patterns of population and dietary change in sea otters at Amchitka Island, Alaska. *Oecologia*. 124: 289–298.
- Weise MJ, Costa D & Kudela RM. 2006. Movement and diving behavior of male California sea lion (*Zalophus californianus*) during anomalous oceanographic conditions of 2005 compared to those of 2004. *Geophysical Research Letters*. Vol. 33.
- Weise MJ, Harvey JT & Costa DP. 2010. The role of body size in individual-based foraging strategies of a top marine predator. *Ecology*. 91: 1004-1015.
- Williams TD, Briggs DR, Croxall JP, Naito Y & Kato A. 1992. Diving pattern and performance in relation to foraging ecology in the gentoo penguin, *Pygoscelis papua*. *Journal of Zoology*. 227: 211-230
- Winemiller KO & Pianka ER. 1990. Organization and natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs*. 60: 27-55.

- Wyrski K. 1974. Sea level and the seasonal fluctuations of the equatorial currents in the western Pacific Ocean. *Journal of Physical Oceanography*. 4 (1): 91-103.
- Wolf JB, Tautz D & Trillmich F. 2007. Galápagos and California sea lions are separate species: genetic analysis of the genus *Zalophus* and its implications for conservation management. *Front Zoology*. 4: 20.
- Wolf JB, Harrod C, Brunner S, Salazar S, Trillmich F & Tautz D. 2008. Ecological, morphological and genetic divergence of Galapagos sea lion populations as a model for tracing early stages of species differentiation. *BMC Evolutionary Biology*. 8: 150.
- Zeppelin TK & Orr JA. 2010. Stable isotope and scat analyses indicate diet and habitat partitioning in northern fur seals *Callorhinus ursinus* across the eastern Pacific. *Marine Ecology Progress Series*. 409: 241–253

13. ANEXOS

Anexo 1. Ubicación de viajes de alimentación, perfil de buceo y relación profundidad-tiempo, de hembras de *Z. wolfebaeki* pertenecientes a la colonia Malecón en la Isla San Cristóbal. Todas las hembras presentaron una estrategia de alimentación de tipo epipelágica.





Anexo 2. Ubicación de viajes de alimentación, perfil de buceo y relación profundidad-tiempo, de hembras de *Z. wolfebaeki* pertenecientes a la colonia Malecón en la Isla San Cristóbal. Todas las hembras presentaron una estrategia de alimentación de tipo bentónica.

