



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**CRECIMIENTO Y VARIACIÓN ISOTÓPICA DE
CARBONO Y NITRÓGENO EN VIBRISAS DE
ELEFANTE MARINO DEL NORTE (*Mirounga
angustirostris*)**

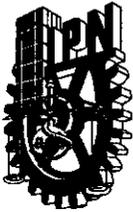
TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS
EN
MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA

TATIANA ALEXANDRA ACOSTA PACHÓN

LA PAZ, B.C.S., DICIEMBRE DE 2010



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

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 17 del mes de Noviembre del 2010 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:

"CRECIMIENTO Y VARIACIÓN ISOTÓPICA DE CARBONO Y NITRÓGENO EN VIBRISAS DE ELEFANTE MARINO DEL NORTE (*Mirounga angustirostris*)"

Presentada por el alumno:

ACOSTA
Apellido paterno

PACHÓN
materno

TATIANA ALEXANDRA
nombre(s)

Con registro:

B	0	8	1	2	4	6
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

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 AURIÓLES GAMBOA

DR. JOSÉ DE LA CRUZ AGÜERO

DR. FRANCISCO JAVIER GARCÍA RODRÍGUEZ

DRA. AIDA MARTÍNEZ LÓPEZ

DR. PABLO DEL MONTE LUNA

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 17 del mes Noviembre del año 2010, el (la) que suscribe BIOL. TATIANA ALEXANDRA ACOSTA PACHÓN alumno(a) del Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS con número de registro B081246 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:

"CRECIMIENTO Y VARIACIÓN ISOTÓPICA DE CARBONO Y NITRÓGENO EN
VIBRISAS DE ELEFANTE MARINO DEL NORTE (*Mirounga angustirostris*)"

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

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: tatyacosta@gmail.com - dgamboa@ipn.mx

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

BIOL. TATIANA ALEXANDRA ACOSTA PACHÓN

nombre y firma

CONTENIDO

LISTA DE TABLAS.....	i
LISTA DE FIGURAS	ii
GLOSARIO.....	v
RESUMEN	ix
ABSTRACT	xi
1.INTRODUCCIÓN	1
2. JUSTIFICACIÓN	6
3. ANTECEDENTES	7
4. OBJETIVOS	11
4.1 Objetivo General	11
4.2 Objetivos Particulares.....	11
5. ÁREA DE ESTUDIO.....	11
5.1 Islas San Benito	11
5.2 Reserva Estatal Año Nuevo	12
6. METODOLOGÍA.....	14
6.1 Trabajo de Campo.....	14
6.1.1 Toma de Vibrisas.....	14
6.1.2 Determinación de la edad y el sexo	14
6.2 Determinación de la tasa de crecimiento de la vibrisa	15
6.3 Trabajo de Laboratorio	16
6.3.1 Procesamiento de vibrisas	16
6.4 Análisis de Datos.....	17
6.4.1 Análisis de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$	17
6.5 Diferencia isotópica entre las poblaciones de Año Nuevo y San Benito	18
7. RESULTADOS	19
7.1 Toma de Vibrisas y determinación de la edad y el sexo.....	19
7.2 Determinación de la tasa de crecimiento de vibrisas de elefante marino del norte	19
7.3 Exploración de los posibles patrones de variación isotópica a lo largo de la vibrisa y su asociación con el calendario de eventos de la especie	29

7.3.1 Estimación de la edad de la vibrisa	29
7.3.2 Determinación de la posible asociación de patrones isotópicos con el calendario de eventos típicos en la especie	36
Reserva Estatal Año Nuevo	36
Islas San Benito.....	38
7.4 Cuantificación isotópica de carbono y nitrógeno entre las poblaciones de Islas San Benito y Año Nuevo	40
8. DISCUSIÓN	44
8.1 Tasa de crecimiento de vibrisas de elefante marino del norte.....	44
8.2 Patrones de variación isotópica a lo largo de la vibrisa y su asociación con el calendario de eventos de la especie.....	50
8.2.1 Edad de la vibrisa	50
8.2.2 Asociación de patrones isotópicos con el calendario de eventos típicos en la especie.....	52
Perfil Isotópico Nitrógeno	53
Perfil Isotópico Carbono	58
8.3 Diferencias isotópicas de carbono y nitrógeno entre las poblaciones de Islas San Benito y Año Nuevo	61
9. CONCLUSIONES.....	67
LITERATURA CITADA.....	69
ANEXOS	82

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Número de experimento, vibrisas y tasas de crecimiento en vibrisas de animales inyectados con glicina.....	27
Tabla 2. Tasas de crecimiento de los dos periodos detectados, con sus respectivos promedios y desviación.....	28
Tabla 3. Tiempo estimado de crecimiento de las vibrisas mediante la fórmula de crecimiento para todas las vibrisas de Año Nuevo.....	35
Tabla 4. Tiempo estimado de crecimiento de las vibrisas mediante la fórmula de crecimiento para todas las vibrisas de Islas San Benito.....	35
Tabla 5. Resumen de los valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en cada una de las poblaciones. (EE: Error estándar).....	41
Tabla 6. Resumen de los valores de la prueba <i>t-student</i> , de las variables $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los segmentos de la vibrisa que representan la época de alimentación entre las hembras de Año Nuevo e Islas San Benito.....	41
Tabla 7. Comparación de la tasa de crecimiento de las vibrisas de algunas especies de pinnípedos.....	47
Tabla 8. Fraccionamiento de los valores isotópicos de crías y hembras de AN y SB.....	66

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Representación esquemática de los tiempos dedicados a la alimentación, reproducción y muda de una población típica de elefante marino del norte..... **2**
- Figura 2.** Ubicación de las dos colonias de elefante marino del norte analizadas en este estudio (Reserva Estatal Año Nuevo, EE.UU., e Islas San Benito, México). Se resaltan las Islas San Benito..... **13**
- Figura 3.** Muestra de dos vibrisas. Arriba indicando el tipo de cortes realizados; Abajo vibrisa intacta. **16**
- Figura 4.** Variación isotópica de los valores de $\delta^{15}\text{N}$, en una vibrisa inyectada con glicina enriquecida. Se resaltan en la grafica, el pico de glicina, la longitud recorrida por el biomarcador y el periodo de tiempo..... **20**
- Figura 5.** Ejemplo de una vibrisa ubicada de la raíz a la punta, inyectada con glicina enriquecida. Se señalan el pico de glicina, la primera señal isotópica que presenta y ejemplo de diferencias entre fragmentos seguidos..... **21**
- Figura 6.** Distribución de frecuencias de valores isotópicos naturales..... **21**
- Figura 7.** Distribución de frecuencias de las diferencias entre fragmentos seguidos de vibrisas naturales..... **22**
- Figura 8.** Pico de glicina de la vibrisa M251L del experimento 3..... **24**
- Figura 9.** Vibrisa 1968R del experimento 3, en el cual se observan el pico 1 y 2 de glicina con la respectiva información de tiempo total y la tasa de crecimiento de cada uno..... **25**

Figura 10. Picos de glicina de las vibrisas 1361R (A) y 1361L (B) del experimento 3, con la respectiva información de longitud, tiempo total del pico y la tasa de crecimiento de cada una.....	27
Figura 11. Promedio de las tasas de crecimiento en los periodos pos-reproductivo y pos-muda.....	29
Figura 12. Tendencias de crecimiento de vibrisas de elefante marino considerando distintas tasas de crecimiento empíricas. Para cada caso se considera una vibrisa de 174 mm. A. Escenario Rápido/Lento, duración de crecimiento 2 años-8 meses; B. Escenario Rápido, 1 año -4 meses; C. Escenario Gradual, 2 años-1 mes.....	32
Figura 13. Patrón de crecimiento de la vibrisa del Elefante Marino del Norte.....	34
Figura 14. Perfil isotópico $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de la vibrisa del individuo CAF1 de AN, asociado con el tiempo.....	37
Figura 15. Perfil isotópico $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de la vibrisa del individuo CAF7 de AN, asociado con el tiempo.....	38
Figura 16. Perfil isotópico $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de la vibrisa del individuo ISBW-F3 de SB, asociado con el tiempo.....	39
Figura 17. Perfil isotópico $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de la vibrisa del individuo ISBW-F6 de SB, asociado con el tiempo.....	40
Figura 18. Comparación de las medias de $\delta^{13}\text{C}$ de las vibrisas de hembras de Año Nuevo, California e Islas San Benito, México.....	42

Figura 19. Comparación de las medias de $\delta^{15}\text{N}$ entre vibrisas de hembras de Año Nuevo, California e Islas San Benito, México.....	42
Figura 20. Zona de alimentación hipotética para cada una de las poblaciones AN y SB. Indicando una posible zona compartida de alimentación entre ambas. Los puntos negros indican el promedio de los valores isotópicos de cada una de ellas.....	43
Figura 21. Graficas de isotopos estables de una vibrisa de foca de puerto en cautiverio. Vibrisas (A) y (B), tomadas del mismo animal, pero de diferentes fechas.....	45
Figura 22. Perfil isotópico de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de una hembra de AN (CAF7), en la cual se muestran los periodos de ayuno (muda y reproducción) y alimentación, determinado mediante la temporalidad adjudicada a cada valor isotópico.....	53
Figura 23. Perfil isotópico de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de una hembra de SB (ISBW-6), en la cual se muestran los periodos de ayuno (muda y reproducción) y alimentación, determinado mediante la temporalidad adjudicada a cada valor isotópico.....	53
Figura 24. Seguimiento de 12 hembras mostrando las áreas focales de forrajeo dividida por regiones oceanográficas. (a) Hembras costeras (n=2), (b) hembras costero-oceánicas (n=4) y (c) hembras oceánicas (n=6). El seguimiento de cada hembra es representado por un color diferente.....	64

GLOSARIO

Ayuno. Abstinencia alimentaria, presente en prácticamente todas las especies de la familia Phocidae (focas), mientras permanecen en tierra ya sea por el periodo de muda o de reproducción y lactancia.

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

Biomarcador. Parámetros bioquímicos, fisiológicos o morfológicos, que se asocian a la exposición de una sustancia ajena al cuerpo, pero que no genera ninguna reacción negativa al organismo.

Calendario de eventos de la especie. Actividades que realiza el elefante marino del norte en meses específicos, como son periodos de alimentación y de ayuno, los cuales se dividen en reproducción y muda.

Capa mínima de oxígeno (CMO). Masa de agua subsuperficial caracterizada por una concentración de oxígeno menor que $10 \mu \text{ mol l}^{-1}$. El proceso de desnitrificación ocurre en esta zona debajo de los $2 \mu \text{ mol l}^{-1}$ de oxígeno.

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

$\delta^{13}\text{C}$. Diferencia expresada en partes por mil (‰) entre la razón de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ de una muestra con respecto al del estándar Pee Dee Belemnite. Se usa principalmente para definir el tipo de ambiente que utilizan los consumidores (ej. costero/oceánico).

$\delta^{15}\text{N}$. Diferencia expresada en partes por mil (‰) entre la razón de $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ de una muestra con respecto a la del estándar nitrógeno atmosférico. Se usa para definir la posición trófica de los organismos.

Desnitrificación. Vía de respiración anaeróbica por la cual la mayoría de las bacterias heterotróficas anaeróbicas facultativas reducen el nitrato de forma secuencial a nitrato, óxido nítrico, óxido de nitrato y N_2 gaseoso. Uso de nitratos como una alternativa de oxígeno para la oxidación de materia orgánica cuando el oxígeno se agota. Los nitratos pierden su oxígeno y convirtiéndose en N_2 disuelto, proceso en el cual ganan electrones.

Enriquecimiento isotópico. Cantidad comparativa de ^{15}N o ^{13}C con respecto a una cantidad previa determinada, como es el caso de aumentos en el nivel trófico. Una sustancia enriquecida en ^{15}N o ^{13}C estará disminuida isotópicamente en ^{14}N y en ^{12}C respectivamente.

Fraccionamiento isotópico. Aumento en la concentración de un isótopo estable que se presenta en un consumidor con respecto a la de su presa, típicamente tal aumento es, debido a una discriminación metabólica hacia el isótopo pesado.

Fócido. Individuos pertenecientes a la familia Phocidae. Los fócidos se caracterizan por no tener orejas y por presentar extremidades posteriores siempre extendidas a los lados de la cola. Son comúnmente conocidos como focas.

Glicina. Aminoácido que forma proteínas en los seres vivos, de bajo peso molecular. Forma parte, junto con otros aminoácidos la estructura proteica del pelo llamada queratina.

Isótopo. Cada uno de los elementos químicos que poseen el mismo número de protones y electrones pero diferente número de neutrones. Todos los isótopos de un

elemento ocupan el mismo lugar en la tabla periódica y poseen las mismas propiedades químicas.

Isótopo estable o pesado. Elemento químico que no reacciona tan fácilmente, ya que sus puentes de unión requieren mucha más energía para romperse.

Materia orgánica particulada. Materia orgánica de diámetro mayor a $0.2 \mu\text{m}$ 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.

Migración. Patrón conductual en el que un conjunto de organismos se desplaza periódicamente de un área a otra para alimentarse o reproducirse.

Muda Anual. En los mamíferos este término se refiere a la sustitución del pelo viejo por nuevo, tras sufrir éste, un desgaste importante por el paso del tiempo y por el efecto de las inclemencias ambientales. Se realiza una vez al año.

Otárido. Individuos pertenecientes a la familia Otariidae, Orden Pinnipedia. Se caracterizan por presentar orejas visibles y extremidades posteriores dirigidas hacia adelante y funcionales en el desplazamiento terrestre. También son conocidos como lobos marinos

Probóscide. Apéndice nasal alargado de un animal, ya sea vertebrado o invertebrado, característico de los machos de elefante marino del norte.

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

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

Vibrisa. Bigote. Pelos especializados que presentan algunos mamíferos como elemento sensorial táctil.

RESUMEN

Utilizando marcador de glicina enriquecida en ^{15}N inyectado a nueve hembras adultas de elefante marino del norte (*Mirounga angustirostris*) de la Reserva Estatal Año Nuevo (AN) (California, E.U.A) se calculó la tasa de crecimiento de vibrisas durante cuatro experimentos diferentes (2007-2009), cubriendo el periodo pos-muda (junio a enero) en el cual la vibrisa crece en promedio ($\pm\text{SD}$) 0.097 ± 0.006 mm/día, y durante el periodo pos-reproductivo (febrero a mayo), cuando la vibrisa creció 0.345 ± 0.07 mm/día. La diferencia en la tasa de crecimiento, puede estar relacionada a la necesidad de recuperar energía después de la temporada de reproducción que produce un gasto energético muy elevado, y después del cual el animal ingiere grandes cantidades de alimento, produciendo un crecimiento rápido de todos sus tejidos. El crecimiento de la vibrisa no fue sincrónico y la muda de las mismas no ocurre al mismo tiempo durante esa temporada. También se estimaron las proporciones de isótopos estables de nitrógeno y carbono ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) a lo largo de las vibrisas de *M. angustirostris* de la Reserva de Año Nuevo (AN, California, EUA) (n= 13, muestreadas de febrero-marzo) e Islas San Benito (SB) (Baja California, México) (n= 10, muestreadas en mayo). Los patrones isotópicos estuvieron asociados con importantes eventos como periodos de ayuno (reproducción y muda), alimentación (migración), y diferencias en hábitats utilizados por las dos poblaciones. El patrón general está caracterizado por valores de $\delta^{15}\text{N}$ relativamente elevados (17.2‰ AN y 18.8‰ SB) cerca de la base representando el crecimiento más reciente, precedido por una disminución en los valores de 14.0-16.0‰ de AN y SB respectivamente, en la porción central del perfil. La sección próxima a la raíz con valores elevados de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ está probablemente relacionado a; 1) reciclamiento de nitrógeno durante el ayuno y 2) la migración hacia el sur desde las áreas de alimentación en elevadas latitudes. Los valores bajos de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en la porción central de cada perfil están asociados con la alimentación en latitudes elevadas. Tanto la tasa de crecimiento, longitud de la vibrisa y el patrón isotópico integrado en ella, sugieren que cada vibrisa representa aproximadamente un año de información ecológica. Diferencias significativas en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (t= -6.7458; gl= 138; p=

<0.001) y de $\delta^{15}\text{N}$ ($t = -10.2123$; $gl = 138$; $p = <0.001$) entre AN y SB, posiblemente se deban a diferentes áreas de alimentación que cada población usa. Nuestras estimaciones sugieren que las hembras de SB se alimentan $\sim 9^\circ$ al sur que las hembras de AN.

ABSTRACT

Using enriched glycine in ^{15}N as a marker and infused in nine adult female northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*) Año Nuevo State Reserve (AN) (California, USA) the growth rate of vibrissae was estimated during four experiments (2007-2009) covering the post-molt period (June to January) in which the vibrissae grew on average ($\pm\text{SD}$) 0.097 ± 0.006 mm/day, and during the post-reproductive period (February to May), when the whisker grew 0.07 ± 0.345 mm / day. The difference in growth rates could be related to the need to recover energy after the breeding season that produce a high demand of energy, and after which the animals ingest large amounts of food, promoting faster growth of tissues. The growth of the vibrissae was not synchronic and molt of whiskers is not complete during that season. We also estimated the stable isotopes of nitrogen and carbon ratios ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) along the vibrissae of *M. angustirostris* females from Año Nuevo Reserve State (AN, California, USA) ($n = 10$, sampled from February to March) and San Benito Islands (SB) (Baja California, Mexico) ($n = 10$, sampled in May). The isotope patterns were associated with important events as the fasting period (breeding and molting), feeding (migration), and differences in habitat used by individuals of the two populations. The general isotope pattern is characterized by relatively high values $\delta^{15}\text{N}$ (17.2‰ AN and 18.8‰SB) near the base representing the most recent growth, preceded by a decreased values around 14.0-16.0‰ from AN and SB respectively, in the central portion of the profile. The section near the root with high values of $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ is likely related to; 1) the nitrogen recycling during fasting and 2) the migration south from the feeding areas at high latitudes. The low values of $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ in the central portion of each profile could be associated with feeding in at high latitudes. The growth rate, vibrissae length and the isotope pattern contained in the whiskers, suggest that represent about a year of ecological information. Significant differences in the $\delta^{13}\text{C}$ ($t= -6.7458$, $df= 138$, $p= <0.001$) and $\delta^{15}\text{N}$ ($t= -10.2123$, $df= 138$, $p= <0.001$) values between AN and SB, possibly respond to the different foraging areas of each population use. Our estimates suggest that females from SB feed $\sim 9^\circ$ south of AN females.

1. INTRODUCCIÓN

El elefante marino del norte (*Mirounga angustirostris*) es un pinnípedo que pertenece a la familia Phocidae y se reproduce desde las Islas Farallón, EEUU, hasta Isla Natividad, México (Scheffer, 1958; Le Boeuf y Panken 1977; Le Boeuf y Mate, 1978).

Esta especie estuvo al borde de la extinción a finales del siglo XIX a causa de la explotación comercial de su grasa, la cual se inicio a principios de 1800. Cerca de 100 individuos quedaron refugiados en Isla Guadalupe, México. Actualmente su población se calcula es cercana a los 200,000 individuos (Carretta *et al.*, 2004).

Durante un año típico, los machos y hembras adultos migran a distintas zonas con el fin de alimentarse. Se ha determinado, que las hembras de elefante marino habitantes de Isla Año Nuevo Reserva Estatal, EEUU, viajan a latitudes entre 40°N y 48°N y al Golfo de Alaska, mientras que los machos se alejan mucho más y se dirigen a las Islas Aleutianas. Las hembras cubren cerca de 5,500 km y los machos cerca de 11,100 km durante los viajes de migración pos-reproductivos (Stewart y DeLong, 1994). Las hembras pasan en el mar cerca de la mitad del tiempo en comparación con los machos, ya que permanecen en tierra más tiempo durante la muda entre abril y agosto (Stewart y Huber, 1993). Estas diferencias podrían explicar por qué las hembras no viajan tan al norte a las áreas donde los machos se alimentan (Le Boeuf, 1994; Stewart y DeLong, 1994; Le Boeuf *et al.*, 2000). En el viaje pos-reproductivo las hembras permanecen en el mar alrededor de 66 días y los machos alrededor de 120 días antes de retornar a las Islas a mudar. Durante este periodo los elefantes marinos bucean profunda y continuamente mientras realizan migraciones entre las colonias del sur de California y aguas lejanas de la costa (Stewart y DeLong, 1994). El otro periodo de ayuno se ha observado de diciembre a marzo, cuando se reproducen (Stewart y Huber, 1993). Durante esta época tanto los machos en edad reproductiva, las hembras adultas como las crías recién nacidas están en tierra. Durante la muda, en primavera, las hembras adultas y los juveniles se concentran en las islas para cambiar de pelaje, mientras que los machos adultos, subadultos y juveniles (de dos a cinco años) lo hacen al finalizar el verano y principios del otoño (de septiembre a noviembre; Figura 1). Así la población entera

no está en el mar todo el tiempo ni coincide en tierra para mudar (Antonelis y Fiscus, 1980; Condit y Le Boeuf, 1984; Stewart y Delong, 1994).

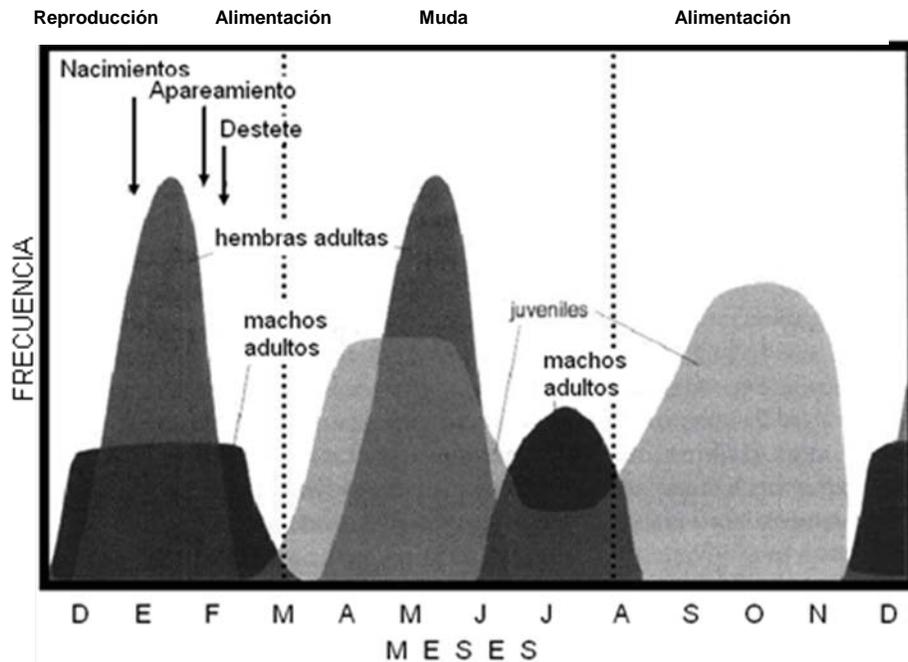


Figura 1. Representación esquemática de los tiempos dedicados a la alimentación, reproducción y muda de una población típica de elefante marino del norte (tomado de Le Boeuf, 1994)

Los pinnípedos al igual que los carnívoros terrestres, cuentan con vibrisas o bigotes, que son pelos especializados que transmiten información táctil del ambiente al sistema nervioso central. La raíz de estas estructuras está abastecida por vasos sanguíneos, por entre 1000 y 1600 fibras nerviosas gruesas, además de mecanorreceptores (Hyvärinen, 1989), lo que permite una función táctil durante la alimentación nocturna, especialmente en especies de alimentación bentónica como la foca barbada y la morsa (King, 1983). Los mamíferos acuáticos presentan más vibrisas que los terrestres, al igual que muchas más inervaciones por vibrisa (King, 1983).

Las vibrisas se dividen en tres tipos: supraciliares, ubicadas por encima del ojo; rinales, presentes encima de la nariz; y misticiales, junto a la nariz, que son las más notables. Estas son las estructuras más táctiles y son usadas durante la navegación,

depredación, y discriminación de forma, talla y texturas de superficies, al igual que detección de patrones de flujo de agua (King 1983; Hyvärinen, 1989; Dehnhardt y Kaminski, 1995). Aparte de estas propiedades, estudios previos han hallado evidencia de la conducción de calor en las vibrisas en la foca de puerto, indicando que estas también juegan un papel importante en la termorregulación (Dehnhardt *et al.*, 2001; Mauck *et al.*, 2000). Así mismo, las vibrisas de los fócidos han sido caracterizadas como un sistema receptor hidrodinámico (Ginter *et al.*, 2010).

Las vibrisas de varias especies de fócidos son similares en longitud (~100 mm; Hirons *et al.*, 2001a), mientras las vibrisas de los otáridos, al parecer, difieren entre las misticiales anteriores (~60 mm) y las misticiales posteriores (>200 mm), y son en general mucho más largas que las presentes en los fócidos (King, 1983).

En el caso particular de los fócidos del género *Mirounga*, las vibrisas son evidentes en los embriones desde los 2 meses de edad. Los fetos presentan todas las vibrisas, con una longitud máxima de 10 mm (Ginter *et al.*, 2010). Las vibrisas no son mudadas como el resto del pelaje en la muda anual, pero sí de forma individual e irregularmente a través del año (Ginter *et al.*, 2010). Ling (1977), Hirons *et al.* (2001a) y Greaves *et al.* (2004) sostienen que esta muda periódica y renovación de todas las vibrisas puede servir para evitar una disminución en la habilidad sensorial debido a la pérdida de vibrisas o daño físico.

La vibrisa se encuentra compuesta de queratina, que al igual que lo observado en ciertos tejidos, almacena información isotópica de carbono y nitrógeno que puede servir para rastrear los cambios en la alimentación del animal. Además, debido a que es un tejido inerte (una vez que se produce ya no es modificado por el metabolismo), permite evaluar, mientras permanece en el animal, cambios isotópicos relacionados con distintas condiciones alimenticias en que fue generada cada porción de la misma (Darimont y Reimchen, 2002; Bearhop *et al.*, 2004; Hall-Aspland *et al.*, 2005). Sin embargo, para poder interpretar la temporalidad de los cambios isotópicos a lo largo de la vibrisa, es necesario determinar su tasa de crecimiento, ya que la longitud

puede reflejar mayor o menor información isotópica a lo largo del tiempo (Greaves *et al.*, 2004; Hall-Aspland *et al.*, 2005).

Las vibrisas en la foca de puerto (*Phoca vitulina*) crecen a una tasa de 0.33 mm/día, mientras que para la foca gris (*Halichoerus grypus*) esta tasa es de 0.24 mm/día (Greaves *et al.*, 2004; Zhao y Schell, 2004). El crecimiento de la vibrisa también se ha medido en el lobo marino de Steller (*Eumetopias jubatus*) que crece a razón de 0.10 mm/día – 0.17 mm/día (Hirons *et al.*, 2001a).

Aunque el crecimiento varía entre especies, en general en pinnípedos se considera que la formación de una vibrisa integra al menos un año de información isotópica (Zhao y Schell, 2004, Lewis *et al.*, 2006), dependiendo de su longitud. También se ha encontrado que muchos de los pinnípedos no presentan una muda sincrónica de las vibrisas (Greaves *et al.*, 2004; Ginter *et al.*, 2010), debido probablemente a las diferentes necesidades sensoriales de los animales sobre todo para la depredación.

Los análisis realizados con isótopos estables proporcionan información distinta a los métodos convencionales, como análisis de excretas o contenido estomacal, ya que al medir átomos que permanecen sin ser modificados a través del tiempo, proporcionan información del alimento asimilado. Al mismo tiempo, los tejidos presentan distinta velocidad de recambio desde horas o días (tejido sanguíneo) hasta meses y años (tejido óseo, diente, vibrisa) ofreciendo la oportunidad de explorar fenómenos de alimentación de distinta duración (Thomas y Cahoon, 1993; Burton y Koch, 1999; Hirons *et al.*, 2001a; Burton *et al.*, 2001; Newsome *et al.*, 2006).

El análisis de las razones isotópicas ($^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ y $^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$) o la diferencia entre la proporción de isótopos de C y N ligeros y pesados (también descritas con la notación $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$), permiten medir el enriquecimiento diferencial de esos isótopos debido a que en el proceso metabólico los isótopos ligeros tienden a ser excretados mientras que los más pesados son asimilados en los tejidos del consumidor (Owens, 1987; Hobson y Welch, 1992; Greaves *et al.*, 2004; Elorriaga-Verplancken, 2009).

Las razones isotópicas en tejidos de animales pueden ser usadas para hacer inferencias sobre las relaciones tróficas y los distintos ecosistemas terrestres y marinos en los que se alimentan los organismos (Burton y Koch 1999; Kurle y Worthy, 2002). Por ejemplo, se conoce que la proporción isotópica de tejidos de

animales particularmente marinos, es un poco más enriquecida en ^{13}C (0.5‰–1‰) y ^{15}N (3‰–5‰), que las encontradas en sus dietas (Minagawa y Wada, 1984; Hobson y Welch, 1992; France y Peters 1997).

En los sistemas marinos el valor de la razón isotópica de carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ o $\delta^{13}\text{C}$) está directamente influenciado por factores que actúan en el nivel primario de la producción, como el tamaño, geometría y tasa de crecimiento del fitoplancton (DeNiro y Epstein, 1981; Rau *et al.*, 1983; France y Peters, 1997; Kurle, 2002), la ocurrencia de las proliferaciones fito-planctónicas (Kurle, 2002), los niveles de productividad primaria (Descolas-Gros y Fontugne, 1990; Cullen *et al.*, 2001; Kurle, 2002), la disolución del carbono inorgánico, la composición isotópica y la concentración de CO_2 disuelto. Así mismo, la concentración diferencial entre isótopos está determinada por el fraccionamiento que ocurre durante el crecimiento de las células de las algas (Hirons *et al.*, 2001b), y la entrada de carbono al sistema por parte de macrófitas bentónicas en zonas costeras, que se encuentran enriquecidas en ^{13}C en comparación con los valores empobrecidos del fitoplancton de la zona oceánica (Michener y Schell, 1994; France, 1995). Estas diferencias isotópicas son incorporadas dentro de todos los consumidores de la red trófica y producen diferencias en los valores de ^{13}C que pueden ser usados para indicar lugares de alimentación en el ambiente marino (Kurle, 2002; Kurle y Worthy, 2002).

En el caso del nitrógeno isotópico, la razón ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ o $\delta^{15}\text{N}$) se utiliza extensivamente en ecología para definir el nivel trófico de un consumidor (Hobson, 1999; Vander Zanden *et al.*, 1999; Yoshii *et al.*, 1999; Kurle, 2002) y recientemente se ha utilizado para estimar la amplitud de la dieta o grado de plasticidad (Post, 2002; Bearhop *et al.*, 2004; DeNiro y Epstein, 1981; Hobson, 1999), aunque no permite la identificación directa de las presas consumidas. Esta información acerca de las relaciones isotópicas entre depredadores y presas ha servido como una herramienta importante al evaluar aspectos de la ecología alimentaria y uso del hábitat en aves y mamíferos marinos (Wada *et al.*, 1987; Hobson *et al.*, 1997; Burton y Koch, 1999; Walker y Macko, 1999; Kurle y Worthy, 2001).

Una aplicación adicional en la variación de las razones isotópicas de nitrógeno, es la detección de periodos de ayuno. Bajo estas condiciones, una gran proporción de componentes nitrogenados disponibles para la síntesis de proteínas se derivan del catabolismo. Ya que este nitrógeno, proviniendo de un consumidor, está enriquecido, la utilización de las reservas incrementa los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en los tejidos (Hobson *et al.* 1993; Kurle y Worthy, 2001; Cherel *et al.*, 2005).

La proporción de los isótopos en el tejido de un depredador, refleja la integración isotópica contenida en las presas que ha ingerido sobre un periodo dado (Burton y Koch, 1999; Kurle y Worthy, 2002). La información de isótopos estables de carbono y nitrógeno obtenidos de recursos alimenticios, requiere de un tiempo determinado hasta que son incorporados completamente en el tejido del depredador (Kurle, 2002; Hobson *et al.*, 1993); siendo estos períodos, el tiempo en el cual la partícula cambia de ser parte del alimento, a ser derivado a un tejido específico del consumidor (Tieszen *et al.*, 1983).

Conociendo las aplicaciones de los isótopos estables en la dinámica trófica de los organismos marinos y en particular reconociendo la utilidad de medir su variación en un tejido inerte de mediana duración (vibrisa), en este estudio se pretende analizar e interpretar las variaciones de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en vibrisas de elefante marino del norte.

2. JUSTIFICACIÓN

La población de elefante marino del norte *Mirounga angustirostris*, que habita en Islas San Benito, Baja California, México, constituye una parte significativa de la especie, y fue una de las poblaciones que dio origen a la actual distribución después de una intensa cacería que puso a la especie al borde de la extinción (Le Boeuf, 1994). A pesar de ello se desconocen tanto los patrones de migración como las áreas de alimentación de esta población, puesto que la mayor parte de los estudios se han realizado en la costa de California, EE. UU., específicamente en el límite

norte de su distribución (Antonelis y Fiscus, 1980; Stewart, y Huber, 1993; Le Boeuf, 1994; Berta, 2009).

El objetivo del presente trabajo es interpretar las variaciones de las razones isotópicas en las vibrisas, del elefante marino del norte, las cuales presumiblemente están asociadas a ciertos rasgos de la historia de vida y hábitos de la especie. Se espera inferir información acerca de los periodos de alimentación y abstinencia prolongados, así como diferencias en hábitos alimentarios entre poblaciones, ya que por sus amplias migraciones alimentarias es muy complejo obtener información de este tipo.

Adicionalmente, y debido a que la tasa de crecimiento de las vibrisas no se ha determinado para esta especie, también se pretende realizar un estudio de su crecimiento mediante el marcado químico para posteriormente ajustar las variaciones isotópicas a lo largo de la vibrisa en el tiempo. Generando mayor información sobre los hábitos alimentarios de esta población.

Así mismo, este estudio pretende corroborar las diferencias isotópicas debidas a distintas áreas de alimentación para las hembras adultas de la Reserva Estatal Año Nuevo, EEUU y de Islas San Benito, México, tal y como se ha reportado de manera indirecta con pelo de crías.

3. ANTECEDENTES

La aplicación de la técnica de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en pinnípedos, fue implementada por Hobson y colaboradores (1996). Ellos analizaron varios tejidos (uñas, vibrisas, piel, pelo y sangre) de tres especies de focas; foca de puerto (*Phoca vitulina*), foca anillada (*Phoca hispida*) y foca de Groenlandia (*Pagophilus groenlandicus*), alimentadas durante 2 años con arenque (*Clupea harengus*). No detectaron diferencias significativas en los valores de fraccionamiento isotópico entre especies, lo que abrió la puerta al estudio de la reconstrucción de dieta sobre la base de los análisis isotópicos en tejidos tanto de las focas como de otros mamíferos marinos.

Desde entonces, los estudios para determinar el tipo de alimentación, comenzaron a ser cada vez más frecuentes. Considerando la composición de isótopos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en el colágeno de hueso del lobo fino del norte (*Callorhinus ursinus*), foca de puerto, lobo marino de California (*Zalophus californianus*), y elefante marino del norte (*Mirounga angustirostris*), Burton y Koch (1999) encontraron una relativa uniformidad de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ entre pinnípedos del Pacífico Nororiental. No obstante, la composición de isótopos fue notablemente sensible según, el nivel trófico de cada uno y la cercanía de los ecosistemas donde se alimentaron en relación a la costa.

En el caso particular de las vibrisas, Hirons y colaboradores (2001a) estimaron la tasa de crecimiento en la foca de puerto y en el lobo marino de Steller, utilizando marcadores de glicina enriquecida en ^{15}N . Encontraron que, la señal de nitrógeno enriquecida permanece por más de dos años después de suministrar la dosis inicial. El crecimiento de la vibrisa inició en otoño, continuó en primavera y finalizó en junio. La tasa activa de crecimiento fue de 0.33 mm/día. Sobre la base de lo anterior, se puede utilizar la vibrisa para estimar variaciones en periodos de entre uno y dos años.

Por otra parte Greaves y colaboradores (2004), reportaron que la vibrisa de la foca gris (*Halichoerus grypus*) no crece a una tasa constante sino que refleja cambios de crecimiento rápido y lento en diferentes momentos del año. Los autores concluyen, que se requieren más datos para asociar la variación isotópica en las vibrisas con su crecimiento. La tasa de crecimiento de la vibrisa calculada para la foca gris fue de 0.024 cm/día.

Por otra parte, Zhao y Schell (2004), utilizando el mismo tejido en focas de puerto en cautiverio en Alaska, encontraron que el recambio de vibrisas es anual y ocurre entre mayo y junio, variando entre individuos. La tasa de crecimiento en esta especie se determinó en alrededor de 0.33 mm/día durante el verano y el otoño, y de 0.075

mm/día en invierno y primavera. Se concluyó que las focas de puerto muestran una variación isotópica acorde a cambios en la dieta y de hábitat.

Hall-Aspland y colaboradores (2005), sugieren que la foca leopardo (*Hydrurga leptonyx*), puede retener sus vibrisas por varios años. Al aplicar el modelo de Von Bertalanffy estimaron una tasa de crecimiento de 0.08 mm/d y determinaron que vibrisas con longitud de 15 cm pueden integrar más de 2 años de crecimiento. Además encontraron que el marcador de glicina tiene una vida media estimada en 47.1 d. Un incremento en el marcador comienza a mostrarse en la vibrisa después de 4 d., implicando que el marcador rápidamente se incorpora dentro de la síntesis de proteínas de la vibrisa.

En relación al elefante marino del norte de Reserva Estatal Año Nuevo, California e Islas San Benito, México, Auriolos y colaboradores (2006) utilizando pelo de cría encontraron valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ significativamente distintos entre las poblaciones de ambas localidades. Dada la distribución conocida en el mar para las hembras de Año Nuevo y la variación isotópica de sedimentos a lo largo de la costa de Norteamérica, estos autores estimaron que las hembras de San Benito, cuya área de alimentación no se conoce, podría encontrarse alrededor de 8° al Sur del área de alimentación de las hembras de Año Nuevo.

Lewis y colaboradores (2006) midieron los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en vibrisas de elefante marino del sur (*Mirounga leonina*) encontrando, que crecen a una velocidad muy lenta y que la variación isotópica entre hembras fue muy pequeña. Así mismo determinaron nivel trófico distinto comparado con los machos que además, mostraron una amplia variación de la posición trófica, que incluye presas entre peces y cefalópodos.

Acosta-Pachón (2007) realizó un análisis isotópico en vibrisas de elefante marino del norte encontrando que el patrón de variación observado a lo largo de las mismas, tanto en carbono como nitrógeno, puede describirse hasta en una secuencia de 20

cortes. También determinó que el patrón isotópico fue similar en todas las vibrisas analizadas: existe una evidente variación a lo largo de la vibrisa tanto de hembras de San Benito como las de Año Nuevo.

Cherel y colaboradores (2009) mediante análisis de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en vibrisas de la foca Antártica (*Arctocephalus gazella*) descubrieron oscilaciones sincrónicas y regulares en los valores de ambos isótopos, lo que posiblemente representa cambios de alimentación asociadas a sus migraciones anuales en un periodo largo (4.8 años). A nivel poblacional, determinaron un espacio (geográfico) isotópico, delimitado por variedad de señales isotópicas de aguas Antárticas hasta subtropicales relacionadas a presas, que van desde el kril antártico a subantártico y peces meso-pelágicos subtropicales. A nivel individual las señales representan diversidad de estrategias de forrajeo.

En el caso del elefante marino del norte, cada año se presentan dos periodos de abstinencia y dos de alimentación, lo que modifica la dinámica de ingesta y por consiguiente se esperaría encontrar cambios en las señales de carbono y nitrógeno a lo largo de la vibrisa. Debido a que los animales no se alimentan durante unos cuatro meses (tres mientras se reproducen y uno de muda), deben utilizar parte de sus reservas energéticas almacenadas, principalmente en forma de grasa subcutánea y proteína (Hobson *et al.*, 1993; Kirby y Ortiz, 1994; Kurley y Worthy, 2001). Cuando estos componentes son metabolizados, generan un balance negativo en las proporciones de nitrógeno. Esto hace que el nitrógeno disponible para la síntesis de aminoácidos se enriquezca en ^{15}N . Por ello, durante el ayuno o disminución drástica y prolongada en su ingesta, existe una tendencia a mantener un balance de nitrógeno a través del reciclamiento de los tejidos (Hobson *et al.*, 1993; Cherel *et al.*, 2005).

Sobre la base de los estudios mencionados, se plantea la hipótesis que la vibrisa, al ser un tejido que una vez producido no sufre ningún cambio, deberá registrar variaciones en los valores isotópicos principalmente de nitrógeno debido a la alternancia de la alimentación y la abstinencia a lo largo del año del elefante marino

del norte.

4. OBJETIVOS

4.1 Objetivo general

Interpretar las variaciones isotópicas en las vibrisas de elefante marino del norte de Islas San Benito, Baja California, México, y de la Reserva Estatal Año Nuevo, California, EE.UU.

4.2 Objetivos particulares

- Determinar la tasa de crecimiento de las vibrisas de elefante marino del norte.
- Explorar los patrones de variación isotópica a lo largo de la vibrisa y su asociación con el calendario de eventos que ocurren en un año típico en la vida de los individuos.
- Comparar las razones isotópicas de carbono y nitrógeno en vibrisas de elefante marino entre Islas San Benito y la Reserva Estatal Año Nuevo.

5. ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio que comprende este trabajo abarca dos islas; una ubicada en la Reserva Estatal Año Nuevo y dos en el complejo de Islas San Benito.

5.1 Islas San Benito

Las Islas San Benito son un grupo de tres pequeñas islas volcánicas que se encuentran a 3.7 km una de la otra y se localizan a 30 km al noroeste de Isla de Cedros en el Estado de Baja California –México- ($28^{\circ} 18' N$ y $115^{\circ} 32' W$). Las islas llevan los nombres de Isla San Benito del Este, Isla San Benito de en Medio e Isla

San Benito del Oeste (Boswall, 1978). Representan el límite sureño del área de reproducción de *M. angustirostris*.

Las tres islas comprenden un área de 6.4 km². La Isla Occidental (28° 18' N, 115° 34' O; Figura 2) es la más grande y la más elevada de las tres islas. Tiene una elevación máxima de 216 m y presenta riscos empinados bordeando las costas sur y occidental. Estas islas son áridas con poca vegetación y con desiertos marítimos. Presentan playas de canto rodado, pisos de basalto y rocas pertenecientes al Jurásico (Junak y Philbrick, 2000).

En Islas San Benito habitan especies endémicas y aves que anidan durante todo el año. Además de ser las Islas que utilizan como sitio de descanso y de reproducción las cuatro especies de pinnípedos que se distribuyen en el Pacífico mexicano, el elefante marino del norte, la foca de puerto, el lobo fino de Guadalupe (*Arctocephalus townsendi*) y el lobo marino de California (Pablo-Rodríguez, 2009).

5.2 Reserva Estatal Año Nuevo

La Reserva Estatal Año Nuevo está constituida por la Isla Año Nuevo y por parte del continente, con el que en el pasado estuvo conectada por una península angosta, pero con el paso del tiempo y por acción de tormentas de viento, la isla se separó totalmente. La Reserva se encuentra a 35.41 km del puerto de Santa Cruz, California. Su posición geográfica es 37° 7' 59" N (37.133°) y 122° 19' 59" W (Figura 2) y su extensión es de 16 km² (Orr y Poulter, 1965) y representan el límite norteño del área de reproducción de *M. angustirostris*.

La salinidad superficial del mar cerca de la costa varía alrededor de 34.0 UPS en tiempo de surgencia y hasta 33.2 UPS fuera de este periodo. La temperatura y la salinidad máxima se presentan en septiembre–octubre, mientras que la temperatura mínima ocurre en febrero–marzo y la salinidad mínima en diciembre–enero (NOAA, 2000). En cuanto a su geología, en la parte occidental está cubierta por dunas de arena que migran desde el norte hacia el sur, llevadas por la prevalencia de los vientos del noreste. Esta área cubre aproximadamente 1,315,500 m² de campos de dunas. Su elevación es de 13 m (Orr y Poulter, 1965).

En la Isla existen colonias de anidación de aves marinas, incluyendo alca rinoceronte (*Cerorhinca monocerata*), alcuela oscura (*Ptychoramphus aleuticus*), cormorán de Brandt (*Phalacrocorax penicillatus*) y gaviota occidental (*Larus occidentalis*). Así mismo, provee lugares de reproducción para especies de mamíferos marinos como elefante marino del norte, foca de puerto, lobo marino de California, y lobo marino de Steller (Orr y Poulter, 1965; Le Boeuf y Bonnell, 1980).

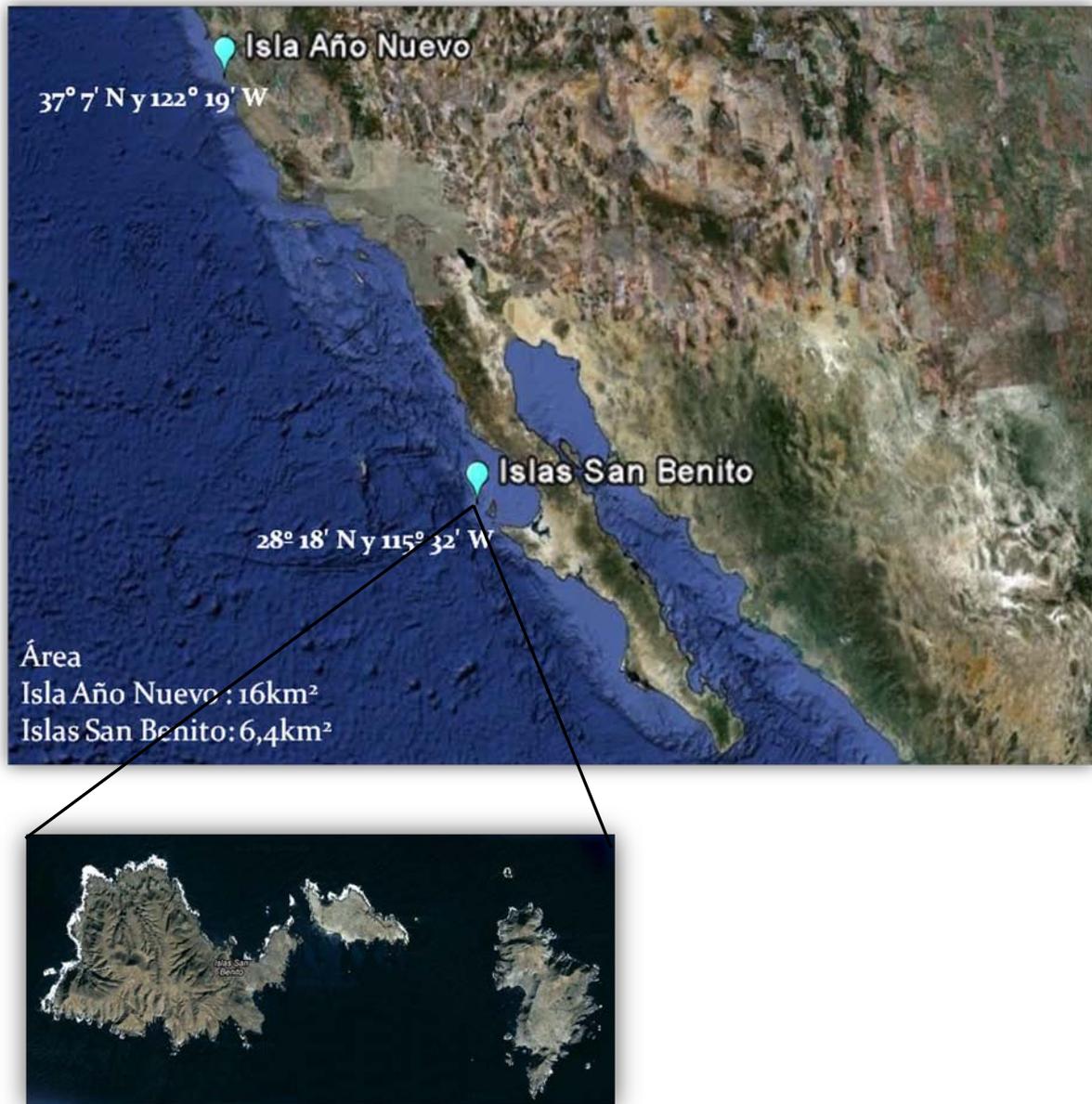


Figura 2. Ubicación de las dos colonias de elefante marino del norte analizadas en este estudio (Reserva Estatal Año Nuevo, EE.UU., e Islas San Benito, México). Se resaltan las Islas San Benito.

6. METODOLOGÍA

Para la determinación de las proporciones isotópicas $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$, se colectaron muestras de vibrisas de individuos de las dos localidades (Islas).

6.1 Trabajo de Campo

6.1.1 Toma de Vibrisas

Para la toma de muestra de las vibrisas, se realizó la extracción de las mismas a 20 individuos anestesiados, o que en su defecto estuvieran dormidos, ya que se necesita que el individuo se encuentre en total calma para obtener la vibrisa completa desde la raíz. Las muestras que se tomaron de los animales de la población de Año Nuevo fueron todos anestesiados, ya que formaron parte de un estudio sobre migración de la especie que se realizó en la Universidad de California en Santa Cruz, EE.UU.

La vibrisa se extrajo con pinzas colocándolas cerca de la base con el fin de evitar la ruptura y perder información isotópica fijada más reciente. Al momento de extraerse, se colocaron en pequeñas bolsas *ziploc*® de plástico, etiquetadas con la fecha, lugar, sexo y categoría de edad de cada animal. La edad fue aproximada (ver a continuación), ya que se basa en características observables a simple vista, que incluyen la talla del animal y la longitud de la probóscide.

6.1.2 Determinación de la edad y el sexo

Las categorías generales en que se clasifican los individuos fueron: (i) machos adultos; se trata de animales mayores a 9 años de edad que son sexual y socialmente maduros. Su tamaño oscila entre 4 m a 5 m con pesos de entre 2 t y 2.5 t. La probóscide está completamente desarrollada y su pelo es de color café oscuro. (ii) machos subadultos; machos sexualmente maduros (aunque no se reproducen aún) de entre 5 años y 9 años de edad. Su tamaño varía de 2 m a 4 m con peso de 1 t a 2 t. La probóscide no está completamente desarrollada y su pelo es de color café oscuro. (iii) hembras adultas; Son, sexualmente maduras y por lo general mayores de

4 años. Su tamaño va de 2.0 m a 2.5 m con un peso entre 400 kg y 700 kg. Su pelo es de color café claro. (iv) juveniles; son animales de ambos sexos sexualmente inmaduros, de entre 1 año y 4 años de edad en hembras y de 1 año a 5 años en machos. Su tamaño y peso varían ampliamente en función de su edad. Su pelo es de color amarillo. (v) crías; se consideran los animales de ambos sexos nacidos en el transcurso de la temporada. Al nacimiento miden 1 m y pesan alrededor de 40 kg y al destete 150 kg. Cuando nacen su pelo es negro y al destete han mudado a un pelaje plateado (García-Aguilar, 2004a).

6.2 Determinación de la tasa de crecimiento de la vibrisa

Para este propósito se utilizó un marcador temporal de glicina enriquecido con ^{15}N , que se incorpora a la queratina que forma el pelo y vibrisas en un término aproximado de cuatro días (Hall-Aspland *et al.*, 2005). A medida que la vibrisa crece, la glicina enriquecida es metabolizada, lo que produce un pico por encima de los valores naturales y permite detectar su desplazamiento a lo largo de la vibrisa. La glicina enriquecida con isótopo de ^{15}N o de ^{13}C y ^{15}N (98%) suele emplearse para marcar las vibrisas ya que contiene un elevado porcentaje molar (8.6%) de glicina. La sustancia se administra intravenosamente a través de la vena extradural, aplicándose 5 mg por kg de peso del animal en una dilución de 100 mg/ml. El peso promedio de los animales estimado se asumió en 310kg. Todos los procedimientos son avalados por el Institutional Animal Care and Use Committees del Mystic Aquarium y University of Alaska Fairbanks (Hirons *et al.* 2001a).

Se utiliza el marcador de glicina debido a que: 1) es menos costoso que otros aminoácidos marcadores; 2) se requiere una menor cantidad de glicina por inyección para producir el mismo enriquecimiento que otros aminoácidos por su bajo peso molecular (Zhao y Schell, 2004); y 3) dado que la glicina constituye un componente significativo de la queratina, su asimilación a este tejido ocurre poco después de su inyección (entre 4 y 10 días). La inyección de glicina enriquecida en las hembras se realizó al final del periodo reproductivo y del periodo de muda, momentos en que los animales se encuentran en tierra y son relativamente fáciles de muestrear.

Se realizaron cuatro experimentos de inyección y re-inyección de glicina (2007, 2008, 2009) en Isla Año Nuevo, en conjunto con la universidad de California en Santa Cruz. Un total de nueve animales fueron anestesiados para poder aplicar glicina intravenosamente, luego liberados y recapturados en la siguiente temporada en la colonia para poder extraer una o dos vibrisas.

6.3 Trabajo de Laboratorio

6.3.1 Procesamiento de vibrisas

Se determinó la longitud de cada vibrisa, y con agua destilada se limpiaron de cualquier impureza como pedazos de tejido o arena. Para realizar los cortes, las vibrisas fueron introducidas en una funda de papel con una métrica (reglilla métrica) dividida en 20 segmentos equidistantes, para luego ser cortada con tijeras y tener registro exacto de la distancia de cada pedazo a la raíz. De esta forma se evitó que los pedazos se pierdan, ya que por ser tejido queratinizado es relativamente flexible. Cada vibrisa se dividió en 20 partes iguales (Figura 3), ajustándose a su longitud total ya que, en un estudio previo se determinó que con esta resolución de muestreo es posible tener una descripción completa de la variabilidad isotópica a lo largo de la vibrisa (Acosta-Pachón, 2007).



Figura 3. Muestra de dos vibrisas. Arriba indicando el tipo de cortes realizados; Abajo vibrisa intacta.

Cada fragmento de vibrisa se colocó en un vial con solución Acetona:Hexano (1:1) hasta cubrir totalmente la muestra y se dejó durante 24 h para eliminar cualquier rastro de lípidos y contaminantes. El fragmento se retiró para ser lavado

nuevamente con agua destilada y se colocó en otro vial estéril para el secado. Cada una de las 20 partes se dividió en pedazos más pequeños hasta obtener un peso de 0.5 mg para el análisis isotópico. El material restante de cada una de los 20 pedazos se midió para calcular, por sustracción, la distancia del segmento utilizado y posteriormente localizar su posición a lo largo de la longitud de la vibrisa. De ese modo los valores isotópicos de carbono y nitrógeno de cada fragmento utilizado se asocian a una distancia específica de la vibrisa con respecto a la raíz. Cada submuestra a analizar fue pesada en una microbalanza analítica (0.5 mg), y colocada cada una en capsulas de estaño, conociendo la posición en la cual se introducían en el contenedor. Las proporciones isotópicas de nitrógeno y carbono fueron posteriormente determinadas por un espectrómetro de masas de flujo continuo (Carlo Erba-Finnigan Delta Plus XL©) acoplado a un analizador elemental (NC2500©) en el Geophysical Laboratory Carnegie Institution, Washington, DC, EEUU. Los resultados son expresados en la notación usual δ relativa al fósil Pee Dee Belemnite (PDB) ($\delta^{13}\text{C} = 0.011\text{‰}$) y a N^2 atmosférico ($\delta^{15}\text{N} = 0.004\text{‰}$) para $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, respectivamente. Mediciones repetidas de estándares internos del laboratorio (acetanilida) indican errores de medición <0.2 para $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$.

En el caso de las vibrisas utilizadas para la determinación de la tasa de crecimiento (animales inyectados con glicina enriquecida con ^{15}N), se aplicó el mismo procedimiento, excepto que para poder observar mejor la señal del marcador, éstas no se dividieron en 20 sino en 40 partes, siguiendo el procedimiento anteriormente descrito.

6.4 Análisis de Datos

6.4.1 Análisis de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$

La proporción de masa/carga es medida de acuerdo al cociente (δ) entre isótopos pesados (p. ej. ^{15}N) y livianos (p. ej. ^{14}N) en la muestra (DeNiro y Epstein, 1978). Las proporciones isotópicas resultantes de cada muestra se convirtieron y se reportaron en valores convencionales delta (δ), mediante la siguiente fórmula:

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

donde $\delta^{15}\text{N}$ o $\delta^{13}\text{C}$ es la proporción expresada en partes por mil (‰) entre el contenido de ^{15}N o ^{13}C de la muestra y la del estándar. R_{muestra} es la proporción de átomos pesados y livianos que contiene la muestra, mientras que $R_{\text{estándar}}$ se refiere a una proporción estándar de material, la cual es específica y diferente para cada isótopo analizado (DeNiro y Epstein, 1978). De esta manera se asegura que todos los datos entre los diferentes estudios y laboratorios sean comparables (Santiago *et al.*, 2005).

6.5 Diferencia isotópica entre las poblaciones de Año Nuevo y San Benito

Para probar la significancia estadística de la diferencia isotópica en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ entre las localidades de Isla Año Nuevo e Islas San Benito, se llevó a cabo una prueba *t-student* entre los valores isotópicos que representaron el momento de alimentación de cada una de las poblaciones. El nivel de significancia con que se trabajaron los datos de 0.05.

Además, se realizó un mapa para ubicar las posibles zonas de alimentación siguiendo la metodología propuesta por Auriolles y colaboradores (2006). Los autores, determinaron que una disminución de aproximadamente 4° de latitud se da por el incremento de cada 1‰ en $\delta^{15}\text{N}_{\text{POM}}$. Así mismo, para el caso de la proporción de carbono, determinaron que se genera una disminución de ~5° de latitud por cada incremento de 1‰ en $\delta^{13}\text{C}_{\text{POM}}$. De esta forma se determinó la zona aproximada donde cada población se está alimentando según la señal isotópica. Este mapa se realizó mediante software R versión 2.9.1.

7. RESULTADOS

7.1 Toma de Vibrisas y determinación de la edad y el sexo

Se recolectaron 13 vibrisas de hembras adulta para Año Nuevo, durante un periodo transcurrido de 1995 a 2005. Mientras que la muestra de Islas San Benito está compuesta por nueve vibrisas de hembras y un macho, todas colectadas en mayo de 2005. Estas fueron utilizadas para determinar el perfil isotópico ya que no estuvieron influenciadas por el marcador químico (glicina; Anexo 1).

7.2 Determinación de la tasa de crecimiento de las vibrisas de elefante marino del norte

Se tomaron 16 vibrisas de hembras inyectadas con glicina, las cuales a su vez fueron anestesiadas, todas de la población de Año Nuevo. Se dividió en cuatro experimentos. Experimento 1 (2007) y 2 (2008), inyección de cuatro animales y extracción de cuatro vibrisas, en cada experimento. Experimento 3 (2009), inyección de tres animales y extracción de dos vibrisas por animal. Experimento 4 (2009), inyección de un animal, extracción de dos vibrisas (Tabla 1; Anexo 1).

La determinación, se efectuó de acuerdo a las inyecciones de glicina realizadas a cada uno de los nueve individuos, ya que es un biomarcador que permanece a través del tiempo en los órganos del animal.

La tasa de crecimiento se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$\text{Distancia recorrida por el biomarcador (mm)/periodo de tiempo (día)} \quad (1)$$

La distancia recorrida por el biomarcador se determinó mediante gráficas generadas por las variaciones isotópicas de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ (Figura 4) a lo largo de la vibrisa. La distancia recorrida por el biomarcador va desde la raíz de la vibrisa (el momento más reciente en la vida del animal) hasta donde se presenta evidencia del efecto de la glicina enriquecida. El pico de glicina enriquecida se compone de varios puntos que podrían ubicarse por encima de los valores isotópicos naturales (Figura

4). La distancia recorrida por el marcador desde la raíz, se divide entre el tiempo transcurrido entre la fecha de inyección y la fecha de recuperación de la vibrisa. De ese modo se estimó la tasa de crecimiento de la vibrisa para el periodo experimental (Tabla 1).

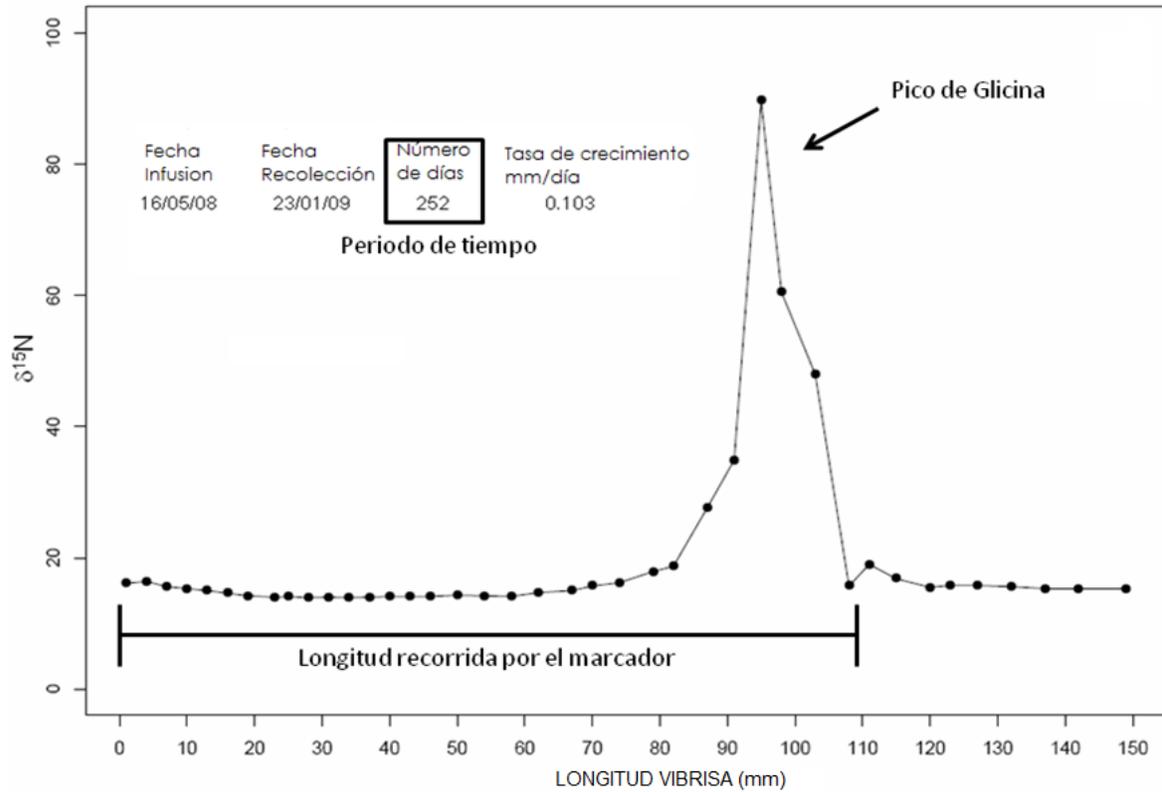


Figura 4. Variación isotópica de los valores de $\delta^{15}\text{N}$, en una vibrisa inyectada con glicina enriquecida. Se resaltan en la grafica, el pico de glicina, la longitud recorrida por el biomarcador y el periodo de tiempo.

Para definir el punto del pico de glicina que se usa para medir la distancia con respecto de la raíz, se utilizó la longitud del propio pico, es decir la cantidad de puntos que lo conforman y su equivalente en mm (Figura 5).

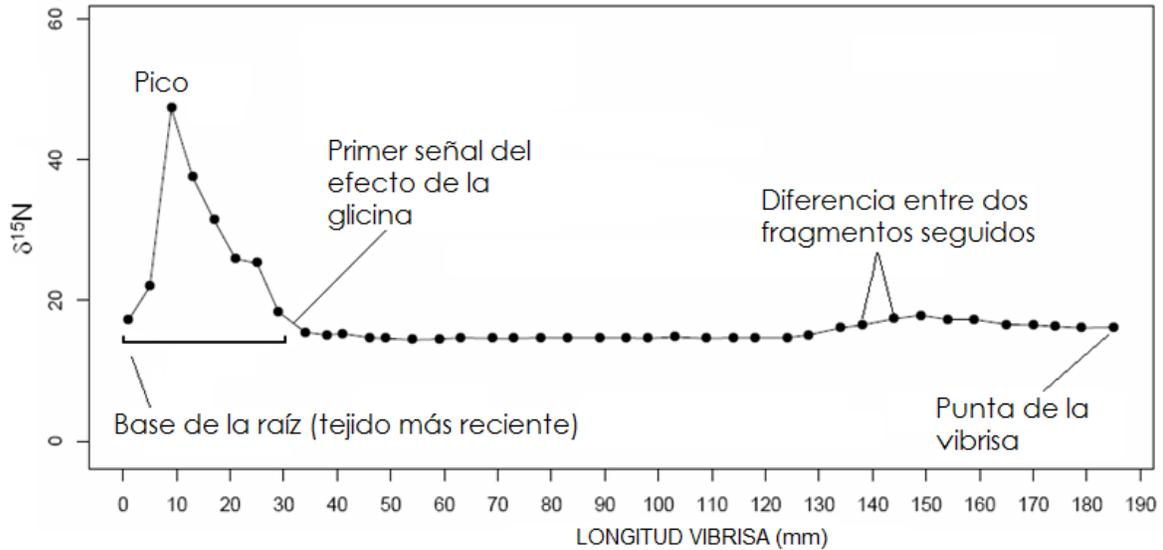


Figura 5. Ejemplo de una vibrissa ubicada de la raíz a la punta, inyectada con glicina enriquecida. Se señalan el pico de glicina, la primera señal isotópica que presenta y ejemplo de diferencias entre fragmentos consecutivos.

Los criterios que se tuvieron en cuenta para determinar la longitud del pico, fueron los siguientes:

1. Valores isotópicos naturales. Se estimaron los valores naturales (sin ningún factor externo, ej. glicina) de 1504 valores isotópicos de pedazos cortados (fragmentos) de 58 vibrissas, indicando que los valores isotópicos naturales están en un rango de 12‰ a 19‰ (Figura 6).

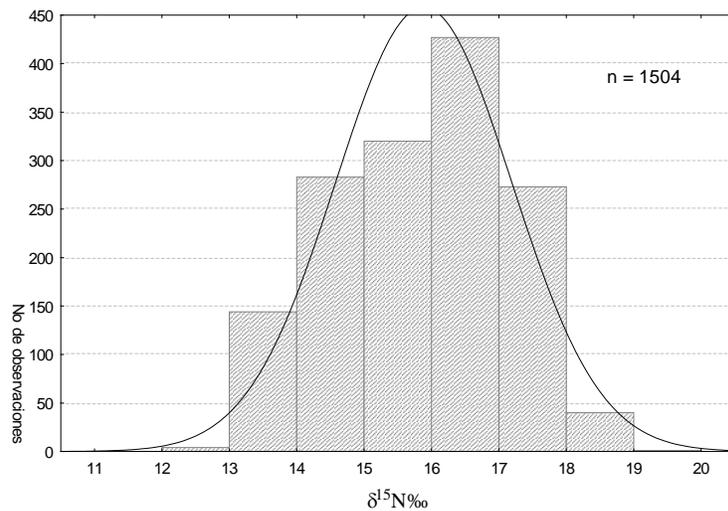


Figura 6. Distribución de frecuencias de valores isotópicos naturales.

2. Diferencias en los valores isotópicos entre dos fragmentos seguidos (Figura 5).

Esta es la única forma de establecer en qué punto se da inicio el pico, o entre que fragmento se presenta la primera señal del efecto de la glicina enriquecida. Para este caso se analizaron 1354 valores isotópicos en fragmentos de 57 vibrisas, determinando que la mayor cantidad de fragmentos seguidos presentan diferencias entre 0.0‰ y 0.45‰, obteniéndose un valor de diferencia máximo de 2.25‰ (Figura 7).

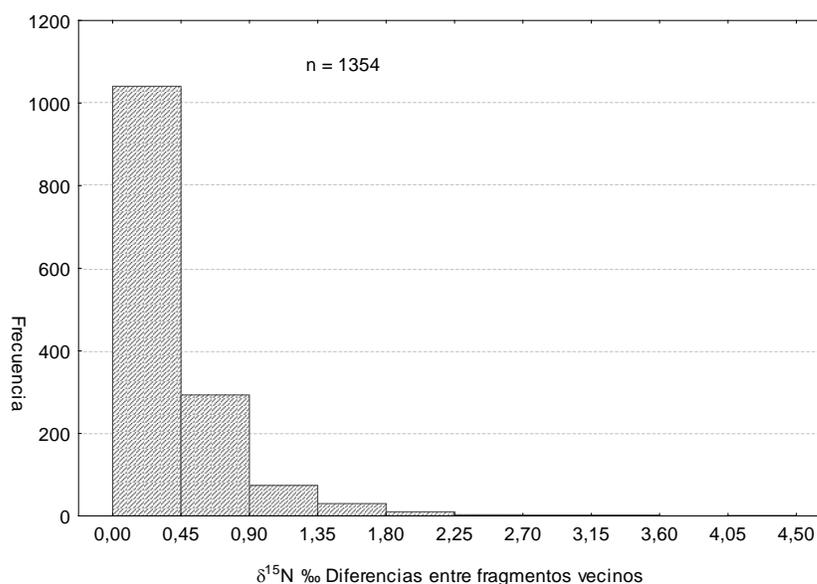


Figura 7. Distribución de frecuencias de las diferencias entre fragmentos seguidos de vibrisas naturales.

Teniendo en cuenta estos dos criterios, los valores que sobrepasaron 19‰, estaban influenciados por algún factor externo, en este caso la glicina enriquecida, por lo que se determinó que formaban parte del pico de glicina. Además de esto, las diferencias entre fragmentos seguidos que superaron 2.25‰, indicaron que también eran objeto del efecto de la glicina, por lo que también se incluyeron.

A cada uno de los nueve animales inyectados con glicina se les analizó una o dos vibrisas en los cuatro experimentos (2007, 2008, dos en 2009) descritos anteriormente. Se extrajeron y analizaron un total de 16 vibrisas, de las cuales 10

presentaron incrementos en los valores de $\delta^{15}\text{N}$. En la tabla 1 se presenta una descripción de las vibrisas colectadas. El número de vibrisa, es el número de identificación del animal, contando algunas veces con la posición de la misma. La longitud de la vibrisa (mm), longitud total de rango entre 150 mm y 195 mm. La posición en el hocico, se refiere a la posición de la vibrisa arrancada, lado derecho (R) o izquierdo (L), además de la posición en la fila. Fecha de inyección, se refiere al día exacto en el cual los animales fueron inyectados con la solución de glicina. Fecha de colecta, indica el día exacto en el que se retiró la vibrisa del animal. Días transcurridos, tiempo transcurrido entre la fecha de colecta y la fecha de inyección de la glicina. Longitud DBPR (Distancia desde la Base del Pico de glicina a la Raíz de la vibrisa; mm), es la diferencia de la longitud inicial a la final del pico de glicina. Vida media de la glicina, tiempo estimado que dura el efecto de la glicina en el animal. Valor máximo de $\delta^{15}\text{N}$ en el pico, cantidad de glicina inyectada y reflejada en el pico, con valores de 47.3‰ a 195‰. Tasa de crecimiento para cada una de las vibrisas con elevaciones en los valores isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$.

De las vibrisas analizadas con glicina hay tres casos particulares que resaltar. El primero es la vibrisa M251L (experimento 3; Tabla 1). A pesar de que la fecha original de inyección fue enero 28 de 2009, esta se modificó a mayo 15 de 2008. La marca de glicina se presenta al final de la vibrisa y no al inicio o en la mitad como sería de esperarse por el tiempo transcurrido originalmente (77 días). Por esta razón se cree que la fecha original no fue la correcta. Teniendo en cuenta que el animal fue inyectado en un experimento previo (mayo 15 de 2008), habrían transcurrido realmente 334 días. Esto es, la señal que exhibe la vibrisa pertenece al experimento 2 y no 3.

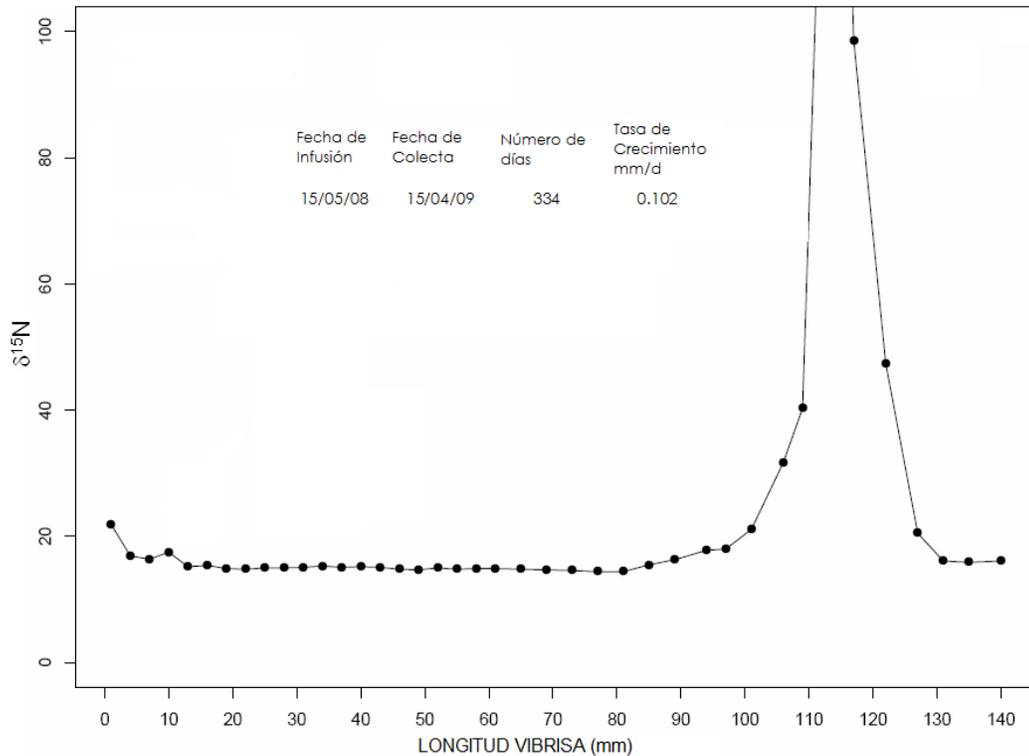


Figura 8. Pico de glicina de la vibrisa M251L del experimento 3

El segundo es la vibrisa 1968R (experimento 3; Tabla 1) de la cual se obtuvieron dos tasas de crecimiento. Esto se debe a que la vibrisa presentó dos picos de glicina, uno al principio y otro al final (Figura 9). Esto posiblemente se deba a que este animal ya se había inyectado en el experimento anterior. Al momento de coleccionar la vibrisa todavía presentaba la marca previa, la cual está representada en el primer pico (el más alejado de la raíz), mientras que el pico que se encuentra más cerca de la raíz, corresponde al experimento tres.

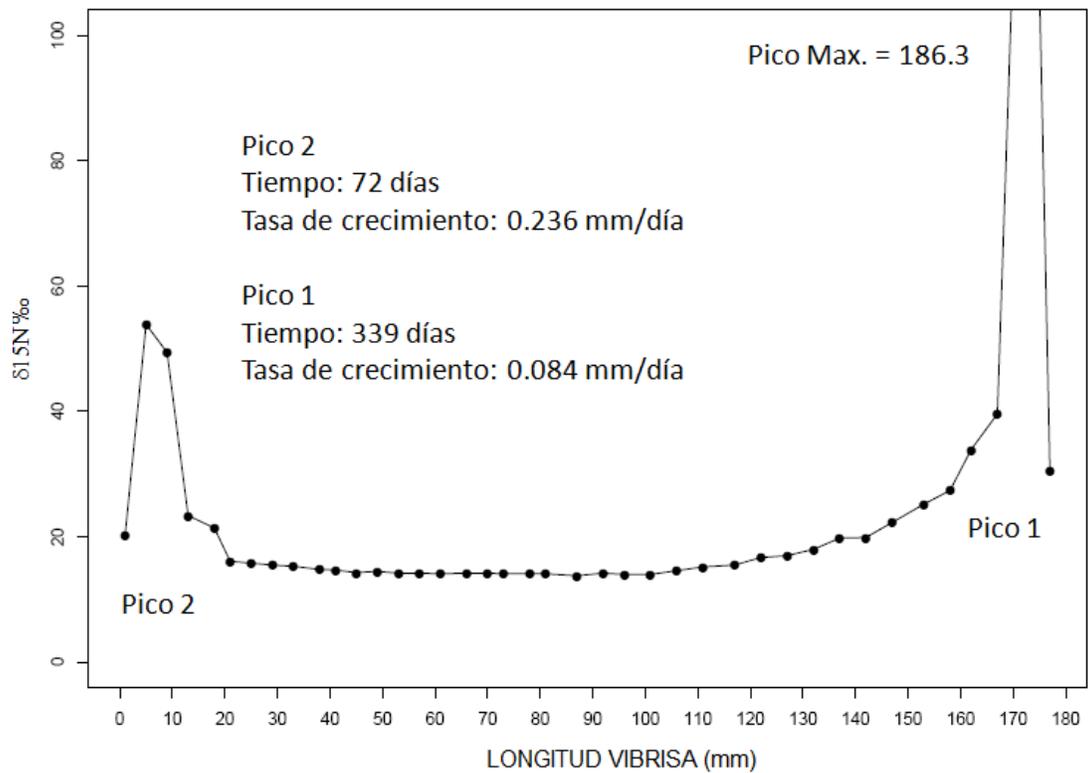


Figura 9. Vibrisa 1968R del experimento 3, en el cual se observan el pico 1 y 2 de glicina con la respectiva información de tiempo total y la tasa de crecimiento de cada uno.

El último caso a resaltar son las vibrisas 1361R y 1361L, que presentaron elevación en sus valores isotópicos y, pertenecen a un mismo individuo. Así mismo, como el día de inyección del animal y de recolección de la vibrisa fue el mismo, comparten el mismo número de días transcurridos. Si bien, la longitud de ambas vibrisas no es exactamente la misma, la tasa de crecimiento sí lo es (Figura 10). Posiblemente esto indique que vibrisas de un mismo animal, sin importar el lugar del cual se extraigan, con longitudes similares, crecen a la misma velocidad.

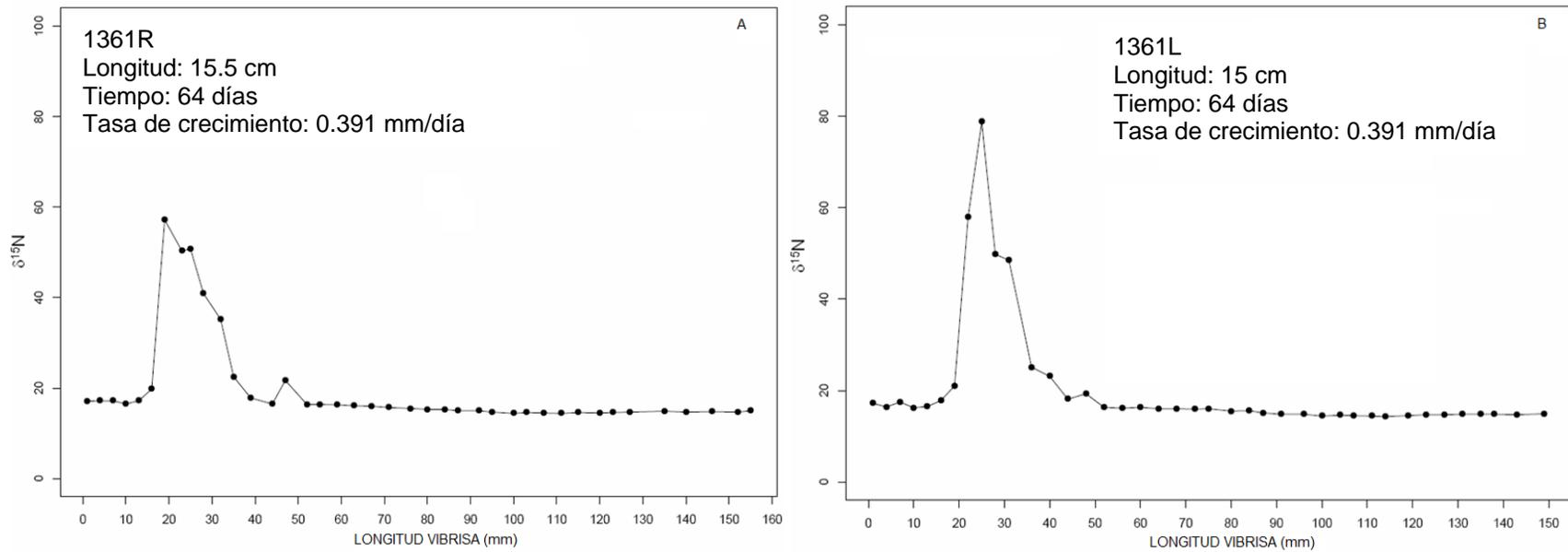


Figura 10. Picos de glicina de las vibrisas 1361R (A) y 1361L (B) del experimento 3, con la respectiva información de longitud, tiempo total del pico y la tasa de crecimiento de cada una.

Tabla 1. Número de experimento y tasa de crecimiento estimada en vibrisas de animales inyectados con glicina enriquecida en ¹⁵N. *No presentan valores debido, a que posiblemente fueron tomadas cuando el efecto de la glicina ya había pasado o eran vibrisas muy nuevas que no registraron la señal de glicina.

Exp.	Número Vibrisa	Longitud Vibrisa (mm)	Posición en hocico	Fecha Inyección	Fecha Colecta	Días transcurridos	Longitud DBPR (mm)	Vida media de glicina (días)	Valor Máximo de $\delta^{15}\text{N}$ del pico (‰)	Tasa de crecimiento (mm/día)
1	R94	185		Feb 16, 07	May 8, 07	81	28	12	49.8	0.346
	R948	177		Feb 15, 07	May 4, 07	-----	-----	-----		*-----
	R541	188		Feb 15, 07	May 3, 07	78	33	14	47.3	0.423
	M215	169		Feb 15, 07	May 20, 07	-----	-----	-----		*-----
2	2888	180	L,R6,B	May 3, 08	Ene 6, 09	-----	-----	-----		*-----
	1968	195	R, R6,B	May 5, 08	Ene 12, 09	252	24	31	60.4	0.095
	M251	185	L,R6,B	May 15, 08	Ene 14, 09	-----	-----	-----		*-----
	1361	153	R,R6,B	May 16, 08	Ene 23, 09	252	26	43	89.7	0.103
3	1361R	155	R, R5, B	Feb 9, 09	Abril 14, 09	64	25	10	57.2	0.391
	1361L	150	L, R5, B	Feb 9, 09	Abril 14, 09	64	25	11	78.8	0.391
	M251R	175	R, R5, B	Ene 28, 09	Abril 15, 09	-----	-----	-----		*-----
	M251L	140	L, R4, B2	Ene 28, 09 May 15, 08	Abril 15, 09	334	34	81	195	0.102
	1968R	180	R, R1, B	Ene 27, 09	Abril 9, 09	72 (pico 2)	17	7	54	0.236
				May 5, 08	Abril 9, 09	339 (pico 1)	30	56	186.3	0.088
	1968L	175	L, R7, B2	Ene 27, 09	Abril 9, 09	-----	-----	-----		*-----
4	S122L	175	L, R6, B	Feb 17, 09	May 2, 09	-----	-----	-----		*-----
	S122R	165	R, R8, B	Feb 17, 09	May 2, 09	74	21	9	38.7	0.284

Las muestras se dividieron en dos de acuerdo al periodo del año en el cual se inyectaron los animales y se colectaron las vibrisas. Pos-reproducción (febrero a mayo) y pos-muda (junio a enero). Se realizó una prueba *t-student* para determinar diferencias significativas ($t\text{-test}=6.54$, $p<0.05$, $gl=8$) en las tasas de crecimiento entre ambos periodos (Tabla 2; Figura 11).

En el periodo pos-reproducción, la longitud promedio de las vibrisas fue de 170 mm abarcando aproximadamente 72 días, siendo la tasa promedio de este periodo 0.345mm/día. Mientras que en el periodo pos-muda, la longitud promedio de las vibrisas fue de 167 mm, el tiempo transcurrido fue de 294 días aproximadamente, resultando en una tasa de crecimiento de 0.097mm/día (Tabla 2).

Tabla 2. Tasas de crecimiento de los dos periodos detectados, con sus respectivos promedios y desviación.

Código Animal	Periodo	Longitud Vibrisa (mm)	Días	Periodo Pos-reproducción (mm/día)
R94	Feb/Mayo	185	81	0.346
R541	Feb/Mayo	188	78	0.423
S122R	Feb/Mayo	165	74	0.284
1361R(3)	Feb/Abril	155	64	0.391
1361L(3)	Feb/Abril	150	64	0.391
1968R(3)	Ene/Abril	180	72	0.236
Promedio		170 ± 16	72 ± 7	0.345 ± 0.07
				Periodo Pos-muda (mm/día)
1361(2)	Mayo/Ene	153	252	0.103
1968(2)	Mayo/Ene	195	252	0.095
M251L(3)	Mayo/Abr	140	334	0.102
1968R(3)	Mayo Abr	180	339	0.088
Promedio		167 ± 25	294 ± 48	0.097 ± 0.006

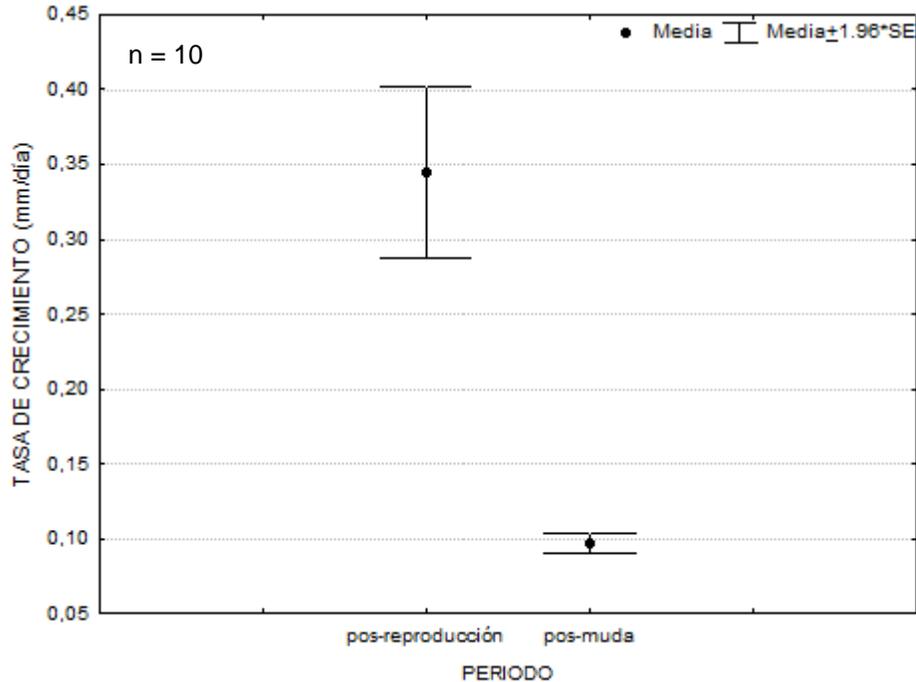


Figura 11. Promedio de las tasas de crecimiento en los periodos pos-reproductivo y pos-muda.

7.3 Exploración de los posibles patrones de variación isotópica a lo largo de la vibrisa y su asociación con el calendario de eventos de la especie

Para estimar si hay algún tipo de asociación de los patrones isotópicos de carbono y nitrógeno de las vibrisas del elefante marino del norte con las actividades anuales que los animales realizan (migración, ayuno, alimentación), se evaluó la duración de las vibrisas. Por esta razón este objetivo se abordara en dos secciones.

7.3.1 Estimación de la duración de la vibrisa

Al obtenerse tasas promedio para cada uno de los dos periodos (pos-reproductivo y pos-muda; Tabla 2) y dadas las diferencias en estos, se exploraron modelos que dieran el mejor ajuste al crecimiento, realizándose varios escenarios empíricos de crecimiento.

Los tres escenarios se basaron en las tasas de crecimiento estimadas mediante el experimento de glicina (Tabla 2). Se realizó la reconstrucción temporal de

crecimiento de dos vibrisas de diferentes longitudes, retro-calculando su longitud en diferentes tiempos (t_x) (dependiendo de la fecha de colecta), teniendo en cuenta además la longitud de las vibrisas (L_t) y la tasa de crecimiento estimada. Esto se realizó ya que no se tiene certeza del momento en que la vibrisa sale o de la muda.

Escenario 1.

Para el primer escenario, se asumió que la vibrisa crecía de acuerdo a un patrón alternado de crecimiento rápido y lento. En este sentido, la vibrisa debería crecer a una tasa constante rápida (promedio) en unos meses del año, y a una tasa constante lenta (promedio), en la otra parte del año. Los distintos promedios usados son los obtenidos en la Tabla 2. El escenario 1 se representa mediante la siguiente ecuación:

$$L_T = [(0.097 * X_1) + (0.345 * X_2)] * T + L_0 \quad (2)$$

donde L_T es la longitud final de cada vibrisa al momento de la colecta; X_1 es el tiempo (245 días) durante el cual la vibrisa crece a una tasa de 0.097; X_2 es el tiempo (120 días) que la vibrisa crece a la tasa de 0.345; T es un ciclo anual de crecimiento (365 días); y L_0 es la longitud inicial de la vibrisa (en este caso, cero). Despejando T de la ecuación 2, se obtiene la cantidad de ciclos anuales que la vibrisa requiere para alcanzar la longitud obtenida al momento de la colecta. De tal modo que las vibrisas con longitudes de 174 mm y 185 mm tardarían entre 2 años-8 meses y 2 años-9 meses en alcanzar esas longitudes (Figura 12a).

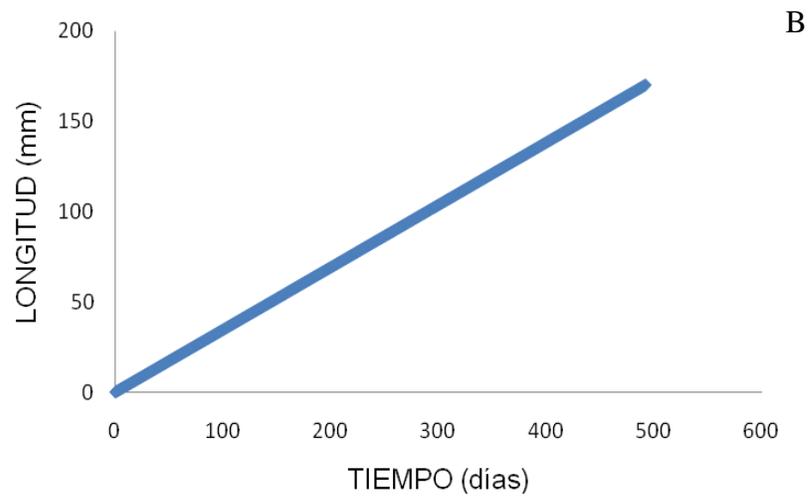
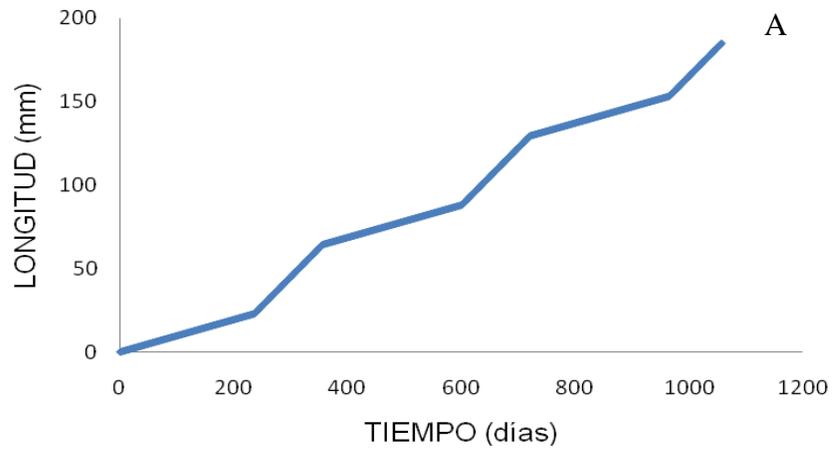
Escenario 2.

En el segundo escenario se asumió que la vibrisa crece a una tasa constante y solamente se usó la tasa promedio de crecimiento rápido (Tabla 2). Mediante este escenario se determinó que vibrisas de 174 mm y 185 mm tardarían 1 año- 4 meses y 1 año-5 meses respectivamente (Figura 12b).

Escenario 3.

En el tercer escenario se usó el promedio de las tasas de crecimiento de ambos periodos, pero estas se dividieron en el número de días (245 y 120 días) durante un

ciclo anual (Tabla 2) obteniendo de esta forma un crecimiento gradual. Mediante este escenario se determinó que vibrisas de 174 mm y 185 mm crecieron alrededor de 2 años-1 mes y 2 años-3 meses, respectivamente (Figura 12c).



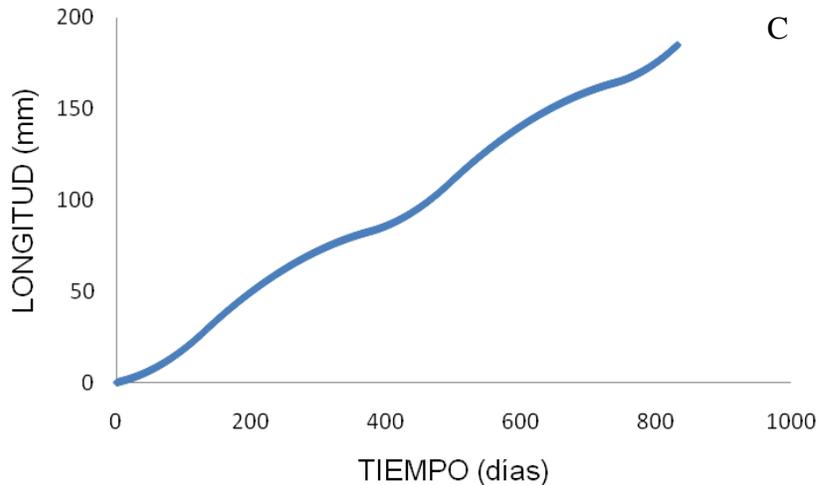


Figura 12. Tendencias de crecimiento de vibrisas de elefante marino considerando distintas tasas de crecimiento empíricas. Para cada caso se considera una vibrisa de 174mm. A. Escenario Rápido/Lento, duración de crecimiento 2 años-8 meses; B. Escenario Rápido, 1 año-4 meses; C. Escenario Gradual, 2 años-1 mes.

Se esperaba que las vibrisas tuvieran un crecimiento inicial rápido y que disminuyera a medida que la longitud estuviera cerca de alcanzar la máxima longitud registrada (200 mm) tal y como ocurre con el patrón de crecimiento de estructuras similares (ej. pelo). Sin embargo, ninguno de estos tres escenarios anteriores parece ser satisfactorio. Esto se debe probablemente a que la vibrisa crece a una tasa rápida solamente durante 4 meses (Tabla 2), mientras que el resto del año lo hace a una tasa muy lenta, casi insignificante. De esta forma, la vibrisa se demoraría más 2 años (ciclos de crecimiento entre tasas rápidas y lentas) para alcanzar la longitud máxima. En el segundo escenario, donde la vibrisa crece a una tasa de crecimiento rápida (Figura 12b), alcanzan la longitud máxima en un tiempo (año y medio) similar a lo observado en otras especies de pinnípedos (Hirons *et al.*, 2001a; Hall-Aspland *et al.*, 2005). Sin embargo, este escenario está basado en una tasa de crecimiento constante y omite la tasa lenta observada en el experimento de glicina (Tabla 2).

En seguida de analizar todos los escenarios anteriores, se consideraron solo las tasas de crecimiento rápida para analizar el patrón de crecimiento. Probablemente

las tasas de crecimiento rápida refleja con más precisión el patrón de crecimiento estimado en un periodo corto.

Algunos autores han sugerido que el crecimiento de las vibrisas en los fócidos sigue el modelo de Von Bertalanffy (Greaves *et al.*, 2004; Hall-Aspland *et al.*, 2005). Este modelo asume que la vibrisa tiene un crecimiento inicial rápido y disminuye hasta alcanzar una asíntota, momento en el cual la tasa de crecimiento es casi cero. El modelo está basado en tres parámetros: longitud inicial media (L_0), longitud media asintótica (L_∞ , longitud máxima), y el parámetro de la curvatura (K).

Se propone de esta manera que el crecimiento de las vibrisas sigue una curva de crecimiento Von Bertalanffy, ya que la vibrisa crece a una tasa rápida durante 4 meses, sin embargo, el patrón de crecimiento en los meses restantes es desconocido. Se sabe que después de este periodo la tasa de crecimiento de la vibrisa decrece. De esta forma, se espera que la disminución en la tasa de crecimiento sea gradual y no extremadamente lenta y constante como se planteó en alguno de los escenarios.

Considerando que la variación en la tasa de crecimiento rápida, obtenida en diferentes individuos en el experimento de glicina (Tabla 2), refleja los cambios en la tasa de crecimiento en ese periodo, se utilizaron solamente estos datos para determinar el modelo de crecimiento. Así, para calcular los parámetros que usa el modelo Von Bertalanffy, se utilizó el modelo gráfico de Gulland y Holt (1959 en Sparre y Venema, 1997). La curva de este modelo se realiza graficando la longitud inicial (longitud en el momento de la inyección de glicina) contra la tasa de crecimiento rápida (Tabla 2). Para calcular los parámetros se utilizó la transformación del modelo gráfico de Gulland y Holt en una ecuación de regresión lineal:

$$\Delta L/\Delta t = a + b * L_t \quad (3)$$

Los parámetros de crecimiento K y L_∞ utilizados en el modelo de Von Bertalanffy, se obtuvieron de, $K = b$ y $L_\infty = -a/b$. Un elevado valor de K esta generalmente

asociado con un crecimiento rápido al inicio (Hall-Aspland et al., 2005). Conociendo estos parámetros, se puede aplicar la ecuación del modelo de Von Bertalanffy:

$$L_t = L_\infty * [1 - \exp (-K * (t-t_0))] \quad (4)$$

donde L_t es la longitud que cada vibrisa alcanzo al momento de ser colectada, $L_\infty = -a/b$, es la longitud máxima de las vibrisas, $K = b$, es la pendiente del modelo de Gulland y Holt (1959 en Sparre y Venema, 1997), t es el tiempo final que la vibrisa demora en crecer a una longitud especifica y t_0 es el tiempo inicial, en este caso cero. Despejando t de la ecuación 4 se determinó que:

$$t = t_0 - 1/k * \ln (1 - L / L_\infty) \quad (5)$$

De esta manera se puede inferir el tiempo exacto en que la vibrisa se demoró en crecer a la longitud que tenía al momento de ser colectada.

El modelo de crecimiento de Von Bertalanffy fue el que mejor definió el crecimiento de las vibrisas (Figura 13) ya que está representado por un periodo de crecimiento muy rápido al inicio de la vibrisa (raíz), pero a medida que la vibrisa alcanza cierta longitud, la velocidad de crecimiento decrece hasta llegar a ser una asíntota con crecimiento cero (punta de la vibrisa). Mediante este modelo se estimó que la longitud máxima que una vibrisa puede alcanzar es de 205.66 mm.

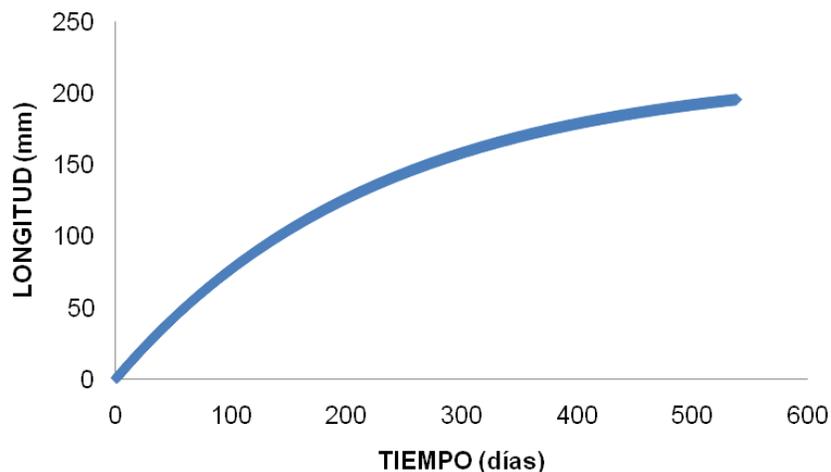


Figura 13. Patrón de crecimiento de la vibrisa del Elefante Marino del Norte.

La estimación de la edad de las vibrisas se determinó utilizando la ecuación 5. Los resultados se presentan en las tablas 3 y 4. Se muestran las estimaciones de la permanencia de la vibrisa para cada uno de los individuos de AN y SB. De acuerdo con este modelo de crecimiento las vibrisas permanecieron en los animales entre 4 y 26 meses, dependiendo de la longitud de la misma.

Tabla 3. Tiempo estimado de crecimiento de las vibrisas mediante la fórmula de crecimiento para todas las vibrisas de Año Nuevo.

Vibrisa	Longitud (mm)	Tiempo	
		(días)	(meses)
CA- F1	203	820	26
CA-F2	140	215	7
CA-F3	150	246	8
CA-F4	146	233	7
CA-F5	148	240	7
CA-F6	146	233	7
CA-F7	142	221	7
CA-F8	145	230	7
CA-F9	126	179	6
CA-R948	177	372	12
CA-M215	169	325	11
CA-2888	180	393	13
CA-M251	185	433	14

Tabla 4. Tiempo estimado de crecimiento de las vibrisas mediante la fórmula de crecimiento para todas las vibrisas de Islas San Benito.

Vibrisa	Longitud (mm)	Tiempo	
		(días)	(meses)
ISBC-F1	101	127	4
ISBW-M2	122	170	5
ISBW-F3	150	247	8
ISBC-F4	138	210	6
ISBW-F5	111	146	4
ISBW-F6	157	272	8
ISBC- 7	100	126	4
ISBC-F8	120	165	5
ISBC-F9	133	196	6
ISBC-F10	138	210	6

Casi todas las vibrisas de AN (Tabla 3) tienen la misma longitud, lo cual genera una similitud en los tiempos de duración (aproximadamente 7 meses) en el individuo.

No obstante, las cuatro últimas vibrisas se salen un poco de este patrón, permaneciendo más tiempo en el animal (aproximadamente 12 meses). Esto se debe a que las longitudes de esas vibrisas son mayores a las que presentan las otras ocho. Así mismo, la vibrisa CAF1 fue la más larga encontrada en este estudio, con una longitud de 203 mm, la cual es muy cercana a la longitud máxima teórica (205.66 mm), según el modelo de crecimiento de Von Bertalanffy.

Las vibrisas de SB (Tabla 4), fueron mucho más cortas que las de AN, lo que implica poco tiempo de permanencia. En promedio, la duración de las vibrisas de AN fue de 5.5 meses, así como el de menor tiempo de duración (4 meses), en dos vibrisas de 101 mm y 111 mm de longitud.

7.3.2 Asociación entre patrones isotópicos y el calendario de eventos típicos en la especie

Se determinó la temporalidad para cada una de las vibrisas en los individuos muestreados de AN y SB, para corroborar si había, una asociación con los periodos de ayuno prolongado, (periodos de muda y reproducción), y los periodos de intensa alimentación en el mar. Para ello, se utilizó la ecuación 5.

En el caso de las vibrisas de AN, de las 13 analizadas siete (54%) presentaron alguna coincidencia entre las variaciones isotópicas con el tiempo en el que los individuos realizan actividades regulares. Mientras que en el caso de los individuos de SB, de los cuales se analizaron 9 vibrisas, ocho (89%) presentaron asociación de su perfil isotópico con las actividades que realiza la especie.

Reserva Estatal de Año Nuevo

Las graficas de los individuos de AN, que presentaron asociación entre los perfiles isotópicos con los periodos de alimentación y ayuno, se presenta en las figuras 14 y 15.

El perfil isotópico de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del individuo CAF1, coincidió con las actividades típicas que esta especie realiza. Su perfil isotópico esta marcado básicamente por elevaciones en los valores de nitrógeno y carbono en los meses de de mayo-99

como de octubre a diciembre-99 y en febrero-00. Mientras que se presenta una disminución de los valores en los meses de mayo a septiembre-99 y de enero a febrero-00 (Figura 14). El perfil isotópico de la parte final de la vibrisa (punta) representa casi un año de información. Esta fue la vibrisa más larga (~200 mm) con la que se trabajó en este estudio. El valor máximo y mínimo de $\delta^{13}\text{C}$ -15.1‰ y -16.4‰; y para el $\delta^{15}\text{N}$ 16.8‰ y 13.5‰.

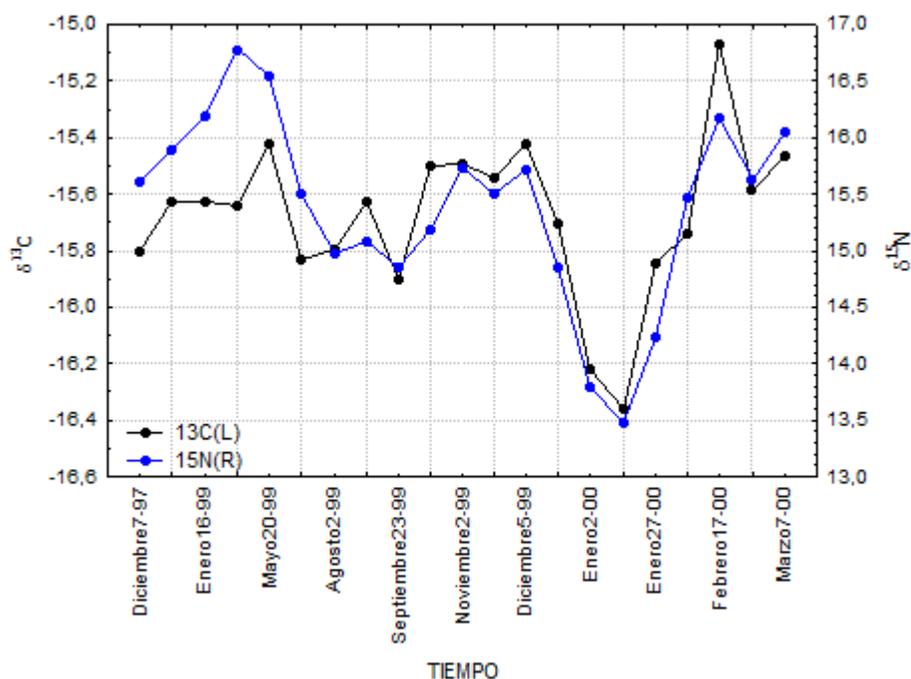


Figura 14. Perfil isotópico $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de la vibrisa del individuo CAF1 de AN, asociado con el tiempo.

En la figura 15 se presenta el perfil isotópico $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del individuo CAF4, determinado básicamente por una disminución en los valores de ambos isotopos en el mes de septiembre-97 y un aumento de los mismos desde octubre-97 hasta mediados de febrero-98, difiriendo en ese último mes los valores de carbono con los de nitrógeno, ya que mientras los valores de nitrógeno aumentan, los de carbono disminuyen. El rango de valores máximos y mínimos para el $\delta^{13}\text{C}$ fueron de -14.4‰ y -16.6‰, así mismo para el $\delta^{15}\text{N}$ de 16.7‰ y 13.5‰.

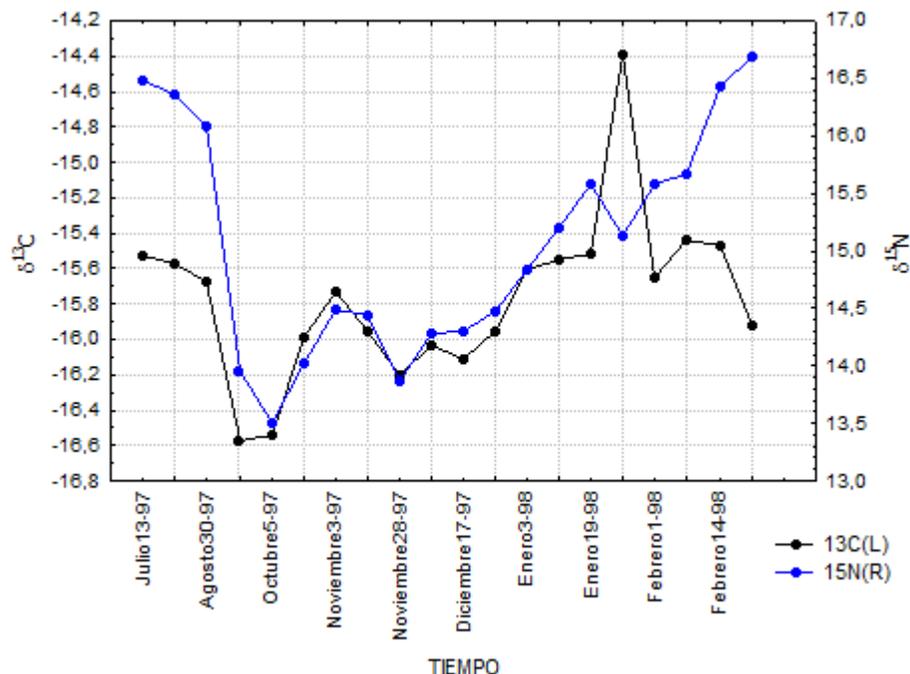


Figura 15. Perfil isotópico $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de la vibrisa del individuo CAF4 de AN, asociado con el tiempo.

Las demás graficas de los individuos de AN que reflejan una asociación entre el tiempo y la señal isotópica de las vibrisas se presentan en el anexo.

Islas San Benito

Algunas de las graficas de las vibrisas de individuos de SB que presentan una asociación entre los perfiles isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$, se muestran en las figuras 16 y 17.

En la figura 16 se presenta la historia isotópica de la vibrisa del individuo ISBW-F3, la cual fue de 8 meses. Ésta indica que desde el mes de octubre-04 hasta mediados de enero-05 se presentó un aumento de los valores isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$. Posteriormente se denota una disminución gradual de ambos isotopos a medida que el tiempo pasa. Por último se presenta un aumento gradual de los valores isotópicos desde abril-05 hasta mayo-05, momento en el cual termina el perfil. El valor máximo y mínimo de $\delta^{13}\text{C}$ fue -14.1‰ y -16.2‰ , mientras que en el caso del $\delta^{15}\text{N}$ fue 18.7‰ y 14.5‰ .

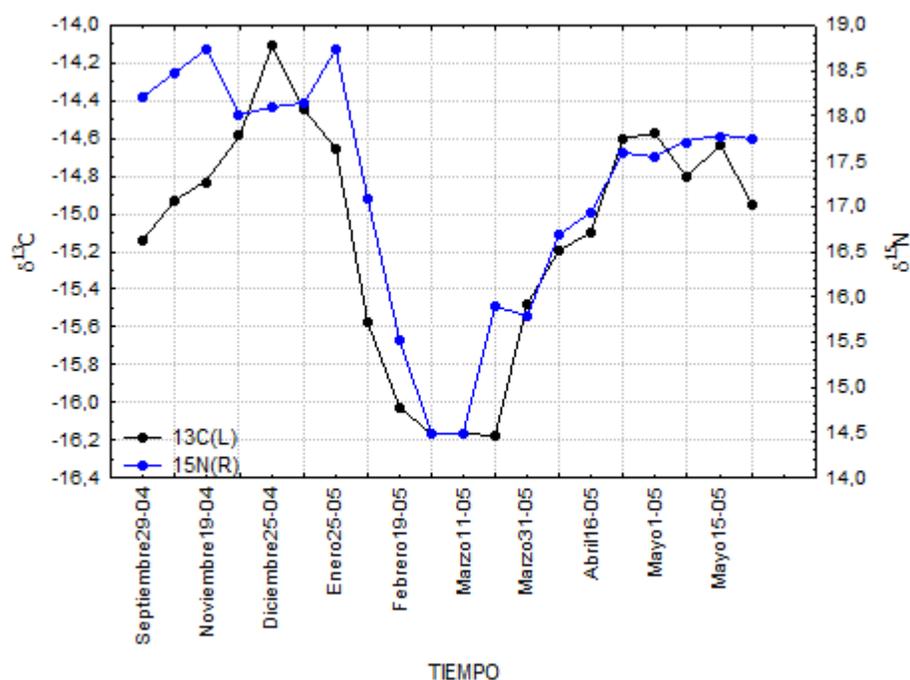


Figura 16. Perfil isotópico $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de la vibrisa del individuo ISBW-F3 de SB, asociado con el tiempo.

La vibrisa del individuo ISBW-F6 de SB (Figura 17), presenta información isotópica de 9 meses, empezando a finales del mes de agosto-04 con valores elevados tanto de $\delta^{13}\text{C}$ como de $\delta^{15}\text{N}$ hasta aproximadamente mediados de febrero-05, momento en el cual los valores de $\delta^{15}\text{N}$ presentan una disminución abrupta, hasta mediados de marzo. De marzo a abril, los valores son bajos y permanecen relativamente estables, seguidos de un aumento en los mismos desde abril hasta mayo. El valor máximo y mínimo de $\delta^{13}\text{C}$ fue -14.6‰ y -16.3‰ , mientras que en el caso del $\delta^{15}\text{N}$ fue 17.9‰ y 14.7‰ .

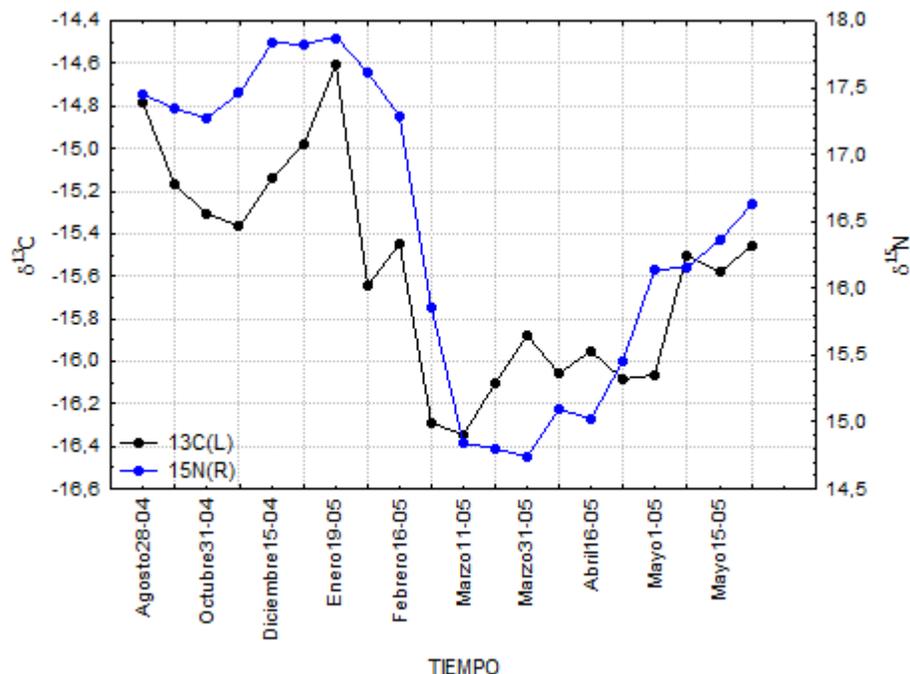


Figura 17. Perfil isotópico $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de la vibrisa del individuo ISBW-F6 de SB, asociado con el tiempo.

Las graficas del resto de los individuos de SB reflejan un patrón similar al descrito se encuentran en el anexo.

7.4 Cuantificación isotópica de carbono y nitrógeno entre las poblaciones de Islas San Benito y Año Nuevo

Se realizó un análisis exploratorio de los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (promedio, máximo y mínimo), de AN y SB.

El valor promedio de $\delta^{13}\text{C}$ para AN fue de -15.8‰ (-15.1‰ a -16.3‰). Para SB, el valor promedio fue de -15.1‰ (-14.1‰ a -15.6‰). La mayor variación se encontró en esta ultima ($-1,5\text{‰}$). En el caso de los valores de $\delta^{15}\text{N}$, el promedio para AN fue de 17.4‰ (14.0‰ a 17.2‰) mientras que el valor promedio para SB fue de 15.5‰ (16.0‰ a 18.8‰). La mayor diferencia en AN para este fue de 3.2‰ mientras que para SB fue de 2.8‰ (Tabla 5).

Tabla 5. Resumen de los valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en cada una de las poblaciones. (EE: Error estándar).

Población	Valores Promedio $\delta^{13}\text{C}$ (‰)			Valores Promedio $\delta^{15}\text{N}$ (‰)		
	Promedio (\pm EE)	Máx.	Mín.	Promedio (\pm EE)	Máx.	Mín.
Año Nuevo	-15.8 \pm 0.38	-15.1	-16.3	17.4 \pm 1.33	17.2	14.0
San Benito	-15.5 \pm 0.66	-14.1	-15.6	15.5 \pm 1.38	18.8	16.0

Para determinar las diferencias entre ambas poblaciones, se utilizaron los segmentos de la vibrisa que corresponden al momento de alimentación de los animales (AN= 67 y SB= 75). Esto se hizo, mediante la determinación de tiempo para cada segmento isotópico, ya que conociendo el tiempo se puede saber la actividad que el animal realizó.

Se selecciono el grupo de valores isotópicos para cada localidad, y se les aplicó la prueba *t-student*. Se encontraron diferencias significativas en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ ($t= -6.7458$; $gl= 138$; $p= <0.001$), así como entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ ($t= -10.2123$; $gl= 138$; $p= <0.001$) entre ambas localidades (Tabla 6).

Tabla 6. Resumen de los valores de la prueba *t-student*, de las variables $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los segmentos de la vibrisa que representan la época de alimentación entre las hembras de Año Nuevo e Islas San Benito.

	Promedio AN	Promedio SB	Diferencia	T	GI	P
$\delta^{13}\text{C}$	-16.0161	-15.1621	0.9	-6.7458	138	<0.001
$\delta^{15}\text{N}$	14.4282	16.5404	2.1	-10.2123	138	<0.001

Las figuras 18 y 19 presentan los valores isotópicos promedio de $\delta^{13}\text{C}$ y de $\delta^{15}\text{N}$ para cada una de las localidades.

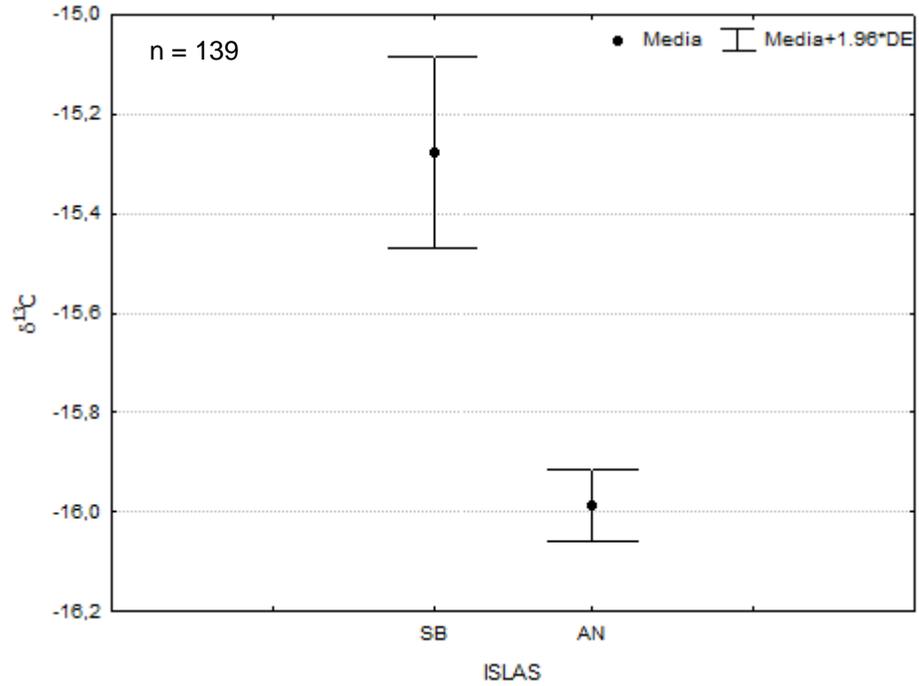


Figura 18. Comparación de las medias de $\delta^{13}\text{C}$ de los fragmentos de vibrisas de hembras de Año Nuevo, California e Islas San Benito, México.

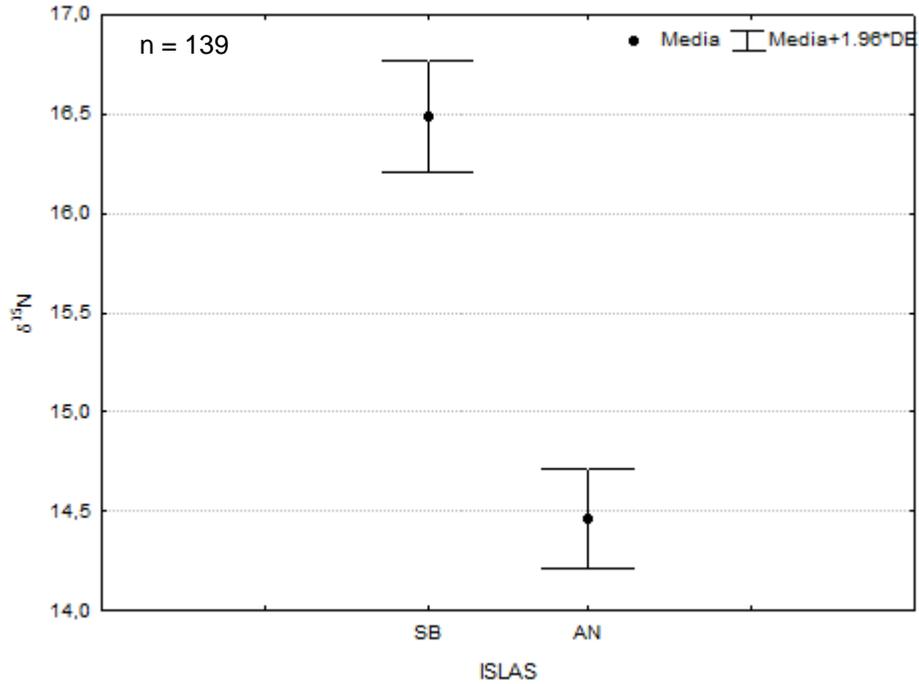


Figura 19. Comparación de las medias de $\delta^{15}\text{N}$ de fragmentos de vibrisas de hembras de Año Nuevo, California e Islas San Benito, México.

Se diseñó un mapa donde se ubicaron las señales isotópicas reflejadas en las vibras durante la alimentación. Se ubica la zona de alimentación aproximada de cada una de las poblaciones las cuales difieren significativamente. Hay que tener en cuenta que es una aproximación muy gruesa de la realidad.

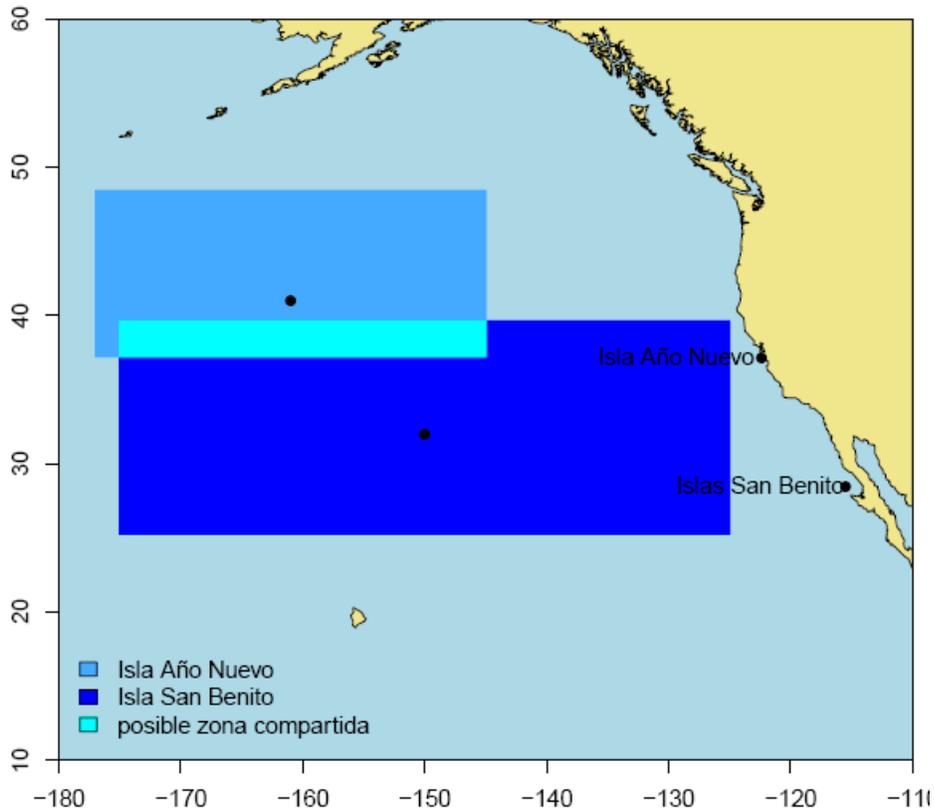


Figura 20. Zona de alimentación hipotética para cada una de las poblaciones AN y SB. Indicando una posible zona compartida de alimentación entre ambas. Los puntos negros indican el promedio de los valores isotópicos de cada una de ellas.

Como se observa en la figura 20, las áreas de alimentación aproximadas para cada una de las poblaciones, difieren una de la otra. En el caso de la población de AN, el punto medio aproximado de la zona de alimentación se ubicó en los 41.02°N y los 160°O, siendo los puntos extremos de su distribución 37.21°N y 48.42°N. Para el caso de la longitud, esta se determinó teniendo en cuenta la diferencia isotópica generada en el $\delta^{13}\text{C}$, indicando esta diferencia un rango de 145°O a 177°O (3768,89 km²). En el caso de la población de SB, el punto medio aproximado de la zona de alimentación se determinó en los 32.12°N y 150°O, determinado el rango latitudinal

entre 25.25°N y 39.62°N, mientras que en el caso de la longitud el rango estuvo entre 125°O a 175°O (6417,24 km²). Además de determinarse una posible área compartida la cual está establecida en las coordenadas 145°O a 175°O y 37.21°N a 39.62°N (2587,67 km²).

8. DISCUSIÓN

8.1 Tasa de crecimiento de las vibrisas de elefante marino del norte

Para la determinación de la tasa de crecimiento, se utilizó un marcador de glicina enriquecido en ¹⁵N, ya que a diferencia de otros aminoácidos el animal lo asimila rápidamente (5-8 días en foca de puerto; Hirons *et al.*, 2001a), y se incorpora de inmediato en la síntesis de proteínas de la vibrisa (Zhao y Schell, 2004). Además de ser mucho más barato que otros aminoácidos, gracias a su bajo peso molecular, requiere cantidades menores para producir el mismo enriquecimiento de ¹⁵N. Así mismo, presenta un elevado porcentaje de la composición de la vibrisa (8.6%) y le da la estructura queratinosa (Hirons *et al.*, 2001a). Por ello se ha utilizado previamente en diversos estudios para determinar la tasa de crecimiento en vibrisas para otros pinnípedos (Hirons *et al.*, 2001a, Zhao y Schell, 2004).

Para la determinación del pico de glicina (Figura 5), se tuvieron en cuenta algunos parámetros que estudios anteriores no tuvieron en cuenta (Hirons *et al.*, 2001a) al determinar la tasa de crecimiento de las vibrisas de la foca de puerto y del lobo marino de Steller (Figura 21). Uno de los parámetros fue el punto inicial de elevación de los valores isotópico por efecto de la glicina enriquecida, ellos simplemente tuvieron en cuenta el punto en el cual se presenta la máxima elevación y no el inicio de este. Posiblemente esto genera un desfase en el cálculo, puesto que la acción del enriquecimiento no se presenta inicialmente en el valor máximo de este, si no que hay varios cambios de la señal previo a ello.

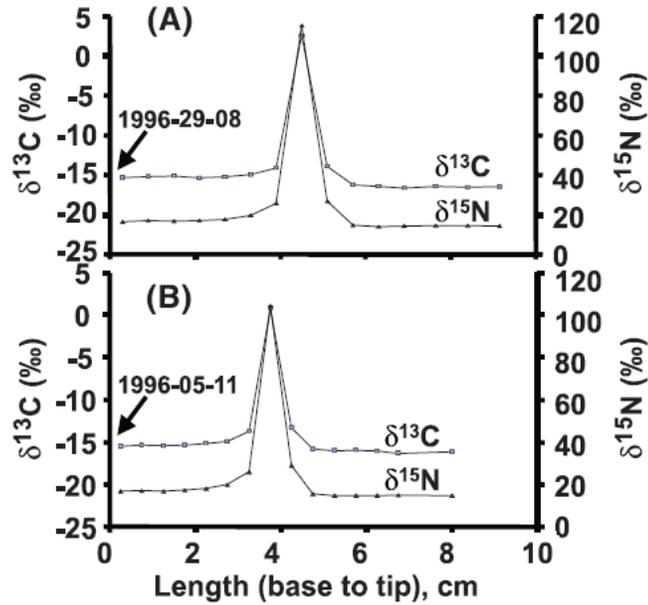


Figura 21. Graficas de isotopos estables a través de una vibrisa de foca de puerto en cautiverio. Vibrisas (A) y (B), tomadas del mismo animal, pero de diferentes fechas (Tomada de Hiron *et al.*, 2001a).

Las diferentes características encontradas en vibrisas inyectadas con marcador enriquecido en ^{15}N , permiten determinar algunos patrones. En el caso de la vibrisa M251L, el valor máximo en la concentración de $\delta^{15}\text{N}$ se debe a que la inyección de la glicina, cuya cantidad debe ser proporcional al peso del animal y no siempre se cumplió con este supuesto. Si bien, los animales estaban anestesiados al momento de la inyección, no fue posible pesarlos y la dosis sólo fue aproximada. Por esta misma razón se presentó una gran variación en el valor máximo de $\delta^{15}\text{N}$ en todas las demás vibrisas procesadas.

El hecho de que algunas vibrisas no presentaran una elevación en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ por efecto de la glicina enriquecida, puede deberse a que el tiempo de inyección no coincidiera con la fecha del experimento a la cual se creía pertenecía, y la presencia de dos picos en una misma vibrisa es indicativo de dos cosas. Primero, que las vibrisas están siendo reemplazadas por un periodo de aproximadamente un año; segundo que fueron vibrisas que crecieron después de realizarse la inyección, como el caso de la vibrisa con dos picos, el último permaneció 339 días, lo que también sugiere que el reemplazo es anual aunque no sincrónico como en el caso de

la muda anual de pelaje (Hirons *et al.*, 2001a, Greaves *et al.*, 2004). Una posible explicación es, que si al momento de inyectar la glicina la vibrisa era muy pequeña, el marcador se mueve a medida que la vibrisa crece, lo que permite que el pico se localice justo en el último segmento.

Lo que se observa en la figura 10, se debe a que se extrajeron dos vibrisas de diferente lado del hocico de un mismo animal, ambas con la misma tasa de crecimiento. Esto pudo deberse a que, vibrisas de longitudes similares en un mismo animal, pueden crecer a la misma velocidad.

El hecho de que la ubicación de las vibrisas difiere en todos los casos (Tabla 1), posiblemente no interfiere mucho al momento de realizar comparaciones, ya que las vibrisas de los fócidos son más uniformes en longitud que, por ejemplo, las de los otáridos (Hirons *et al.*, 2001a). Igualmente se ha determinado que el nivel de precisión al momento de obtener las vibrisas de elefante marino del sur no es requisito indispensable en todos los casos, ya que no hubo evidencias que indicaran la existencia de variación a través de la longitud de la vibrisa (Lewis *et al.*, 2006) es decir, en el género parece no haber diferencias en cuanto a longitud de las vibrisas.

Aunque es poca la información que se ha generado a partir de la concentración de isótopos en vibrisas, este tipo de análisis se ha realizado con algunas especies de pinnípedos (Tabla 7). Por ejemplo, en la foca de puerto, Hirons y colaboradores (2001a) determinaron por medio de glicina enriquecida en ^{15}N , que la tasa de crecimiento promedio a través de la vibrisa es de 0.33 mm/d. Esto sugiere, que el patrón de crecimiento es irregular a lo largo del año y que la pérdida de vibrisas es anual. Zhao y Schell (2004) mediante la técnica de marcaje con glicina enriquecida, encontraron resultados similares a los del presente trabajo: la tasa de crecimiento de la vibrisa, varía dependiendo de las estaciones del año en la latitud norte, siendo en verano-otoño de 0.78 mm/d mientras que en primavera de 0.075 mm/d (Tabla 7). En este caso, las vibrisas son mudadas una vez al año en mayo o junio, dependiendo del animal. Esta similitud con las vibrisas de *Mirounga aungustirostris* (Tabla 7) puede deberse a que ambas especies pertenecen a la familia Phocidae. Al igual que la foca de puerto, el elefante marino del norte presenta dos periodos diferentes de crecimiento en la vibrisa, aunque se debe tener en cuenta que entre estos dos

periodos puede haber tasas diferentes (Tabla 2); la primera es una tasa rápida (0.345 mm/d), la cual abarca el periodo de febrero a mayo (periodo de pos-reproducción) momento en el cual su alimentación es más intensa ya que deben recuperar la importante cantidad de masa corporal perdida durante el ayuno (~36% de su masa corporal; Le Boeuf *et al.*, 1988; Costa *et al.*, 1986; Worthy *et al.*, 1992; Kuhn *et al.*, 2009). De hecho se sabe, que los animales comienzan a alimentarse inmediatamente después de que entran al agua, (Stewart y Delong, 1995) para recuperar la gran cantidad de masa perdida. Posiblemente esta sea la explicación por la cual, aunque presentan dos migraciones alimenticias en el mismo año, una es más representativa y por ende la que ayuda a recuperar la masa muscular perdida durante este periodo, generando esto un crecimiento muy rápido de todos sus tejidos, incluyendo las vibrisas. La otra tasa, que es muy lenta (0.097 mm/d), aunque está representando igual un momento de alimentación en el mar, posiblemente no sea tan intenso como el primero. Al parecer las vibrisas de esta especie permanecen un año (aprox.) en el individuo, lo cual concordaría con el hecho de que para esa época las vibrisas ya han alcanzado cierta longitud de tal forma que ya el animal no invierta energía en un mayor crecimiento.

Tabla 7. Comparación de la tasa de crecimiento de las vibrisas de algunas especies de pinnípedos.

Especies	Tasa de crecimiento (mm d⁻¹)	Autor
<i>Phoca vitulina</i>	0.33 (media)	Hirons <i>et al.</i> , 2001a
<i>Eumetopias jubatus</i>	0.1 - 0.17 (lenta-rápida) 0.11-0.12 (media)	Hirons <i>et al.</i> , 2001a
<i>Halichoerus grypus</i>	0.24 (media)	Greaves <i>et al.</i> , 2004
<i>Phoca vitulina</i>	0.78 (verano - otoño) 0.075 (primavera)	Zhao y Schell, 2004
<i>Hydrurga leptonyx</i>	0.01- 0.23 (lenta-rápida) 0.10 (media)	Hall-Aspland <i>et al.</i> , 2005
<i>Mirounga angustirostris</i>	0.345 ± 0.07 (pos-reproducción) 0.097 ± 0.006 (pos-muda)	Este estudio

Otra especie de fócido a la que se ha determinado la tasa de crecimiento de las vibrisas es la foca gris (*Halichoerus grypus*; Greaves *et al.*, 2004). El estudio se hizo colocando marcadores visibles en las vibrisas de animales en cautiverio para conocer la longitud que estos recorrían durante 5 meses. Se encontró que el

crecimiento de la vibrisa puede ser estimado mediante la ecuación de crecimiento de Von Bertalanffy. La tasa calculada fue de 0.24 mm/d y sugiere que las vibrisas (y su recambio) no siguen un comportamiento de crecimiento continuo ni asincrónico (Greaves *et al.*, 2004; Tabla 7). Así mismo proponen que el mejor modelo que define el crecimiento de las vibrisas de la foca gris, es el modelo de Von Bertalanffy. Los presentes hallazgos apuntan a que para el elefante marino del norte este crecimiento es más rápido en las primeras etapas que en las finales, acercándose a la longitud asintótica.

De la misma manera Hall-Aspland y colaboradores (2005) calcularon la tasa de crecimiento promedio para las vibrisas de la foca leopardo (*Hydrurga leptonyx*), en 0.10 mm/d (Tabla 7) incluyendo también una diferencia en la tasa de crecimiento a lo largo de la misma. Teniendo en cuenta que la tasa promedio de crecimiento de las vibrisas de esta especie es lenta, en comparación con las demás especies. Se infiere que el reemplazo de las vibrisas de la mayoría de los fócidos posiblemente es de alrededor de un año (Hirons *et al.*, 2001a, Greaves *et al.*, 2004, Zhao y Schell, 2004), aunque las vibrisas de la foca leopardo permanecen más de ese tiempo en el animal (Hall-Aspland *et al.*, 2005). Hay evidencia de que las vibrisas de otras especies de fócidos se mantienen durante la fase anual de muda como es el caso del elefante marino del sur (*Mirounga leonina*). Esta especie no muda las vibrisas durante la muda anual del pelaje, si no de una forma irregular (Ling, 1977), ya que como es un órgano sensorial importante, cualquier reemplazamiento por pérdida o daño es más ventajoso si se hace individualmente y no en conjunto (Hirons *et al.*, 2001a).

En cuanto a la comparación de los valores de las tasas de crecimiento entre especies, es de notar que casi todos los valores son relativamente cercanos; por ejemplo en la foca de puerto es de 0.33 mm/d (Hirons *et al.*, 2001a; Tabla 7) y, en elefante marino del norte es de 0.34 mm/d. Sin embargo Zhao y Schell (2004), mencionan que las tasas de crecimiento de la foca de puerto en el periodo verano-otoño y primavera son diferentes entre sí. Como ya se mencionó, la explicación puede ser que, los organismos tienen un periodo anual de alimentación intensa correlacionado con una tasa de crecimiento más rápida.

En el caso de la foca gris, Greaves y colaboradores (2004) estimaron un valor medio de tasa de crecimiento sin cambios a través del tiempo. Considerando que la duración de ese estudio fue de cinco meses, no es posible realizar una comparación temporal. Aunque cabe resaltar que el valor medio que ellos obtuvieron es relativamente bajo si se compara con el valor de pos-reproducción y alto si se compara con el valor de pos-muda encontrado en el elefante marino del norte. Más bien se trata de un valor intermedio entre ambos periodos.

De igual forma, Hall-Aspland y colaboradores (2005) encontraron que para la foca leopardo también existen dos tasas de crecimiento y aunque no hacen referencia a algún tiempo específico para cada una, se sabe que son diferentes a las observadas en el elefante marino. Posiblemente estas diferencias se deban a la técnica aplicada. Los autores se basaron en intervalos de tiempo derivados de la longitud de la vibrisa y compararon las señales isotópicas de las presas que esta especie se alimenta. Este es un método poco convencional, ya que es muy difícil determinar exactamente las presas de las cuales el animal se está alimentando, así hallan registros previos, ya que mediante la técnica de isotopos estable no se puede inferir la presa exacta.

En el caso de los otáridos, solamente se ha estimado la tasas de crecimiento de las vibrisas en el lobo marino de Steller $0.11\text{mm/d} - 0.12\text{ mm/d}$ (Tabla 7; Hirons *et al.*, 2001a). Además establecieron que las vibrisas pueden ser retenida durante 735 días (aprox.), infiriendo que posiblemente las especies de esta familia retiene las vibrisas por más de un año (Hirons *et al.*, 2001a). Al comparar las tasas de crecimiento del lobo marino de Steller y del elefante marino del norte, ambas son tasas lentas, comparadas con las estimadas para los fócidos. Por otro lado, los patrones isotópicos repetitivos en las vibrisas del lobo marino de Steller son evidencia de la retención de sus vibrisas por varios años, indicando que estas solo son reemplazadas cuando están rotas o gastadas (Hirons *et al.*, 2001a). El hecho de que el crecimiento de las vibrisas de esta especie sea lento posiblemente genera que el recambio no sea tan rápido como en el caso de los fócidos. Siendo esta ultima característica la diferencia más pronunciada entre las vibrisas de los fócidos y los otáridos.

8.2 Patrones de variación isotópica a lo largo de la vibrisa y su asociación con el calendario de eventos de la especie

8.2.1 Edad de la vibrisa

Los resultados del modelo que representa el crecimiento de las vibrisas, indican que las tasas de crecimiento durante la pos-muda son menores en comparación a otros periodos. Esto puede implicar algún sesgo, ya que, las muestras se tomaron de animales en los que hubo periodos largos (~8 meses) entre la inyección y colecta de la vibrisa (Tabla 1). El tiempo transcurrido entre la inyección y colecta para el caso de las vibrisas del periodo pos-reproducción (tasas rápidas) fue menor de 3 meses. Si bien esto pudiera indicar que la tasa de crecimiento fue definida por el número de días transcurridos entre la inyección y colecta, no significa que la vibrisa no haya crecido durante el periodo pos-muda. Con los datos disponibles no es posible saber que patrón de crecimiento se presentó en el periodo pos-muda (~8 meses), pero al parecer es una fase por la cual todas las vibrisas de las especies de fócidos hasta ahora analizados presentan.

No obstante, debido al desconocimiento del patrón de crecimiento en ese lapso, las tasas lentas no se usaron para definir el modelo de crecimiento, y solamente fueron usadas las tasas rápidas para la determinación de la constante K de crecimiento del modelo de Von Bertalanffy, ya que el tiempo que representan estas tasas son periodos muy cortos de los cuales se sabe que no presentan tanta variabilidad.

La determinación del modelo de crecimiento de la vibrisa del elefante marino del norte se realizó luego de varios ensayos, en los que se aplicaron varias metodologías empíricas tratando de entender el comportamiento del crecimiento. Aunque todos los ensayos previos posiblemente podrían representar la forma de crecimiento de la vibrisa, los resultados obtenidos no reflejaron una edad consistente para las vibrisas. Al evaluar la edad de dos vibrisas mediante los ensayos empíricos, se estimó que la duración sobrepasaba dos años, lo cual no es concordante con los estudios previos realizados en fócidos. La mayoría de los experimentos han determinado que la

vibrisa dura aproximadamente un año en el animal (Hirons *et al.*, 2001a, Zhao y Schell, 2004, Greaves *et al.*, 2004, Hall-Aspland *et al.*, 2005).

Otro factor que influyó en la determinación del modelo fue emplear supuestos que difícilmente se cumplen, por ejemplo, un patrón de crecimiento alternado (cambio repentino de una tasa rápida a una lenta). Aunque otro de los ensayos se realizó asumiendo un cambio gradual en las tasas, éstas seguían sobrepasando el tiempo que se cree permanece la vibrisa en el animal. En el ensayo empírico en el que solamente se consideró una única tasa rápida constante, tampoco reflejó el crecimiento pues en ningún momento disminuye la velocidad de crecimiento a través del tiempo (Figura 12). Debido a esto ningún modelo empírico que se formuló fue adecuado para el modelo de crecimiento de la vibrisa, y se propuso finalmente el modelo de crecimiento Von Bertalanffy ya que capta gran parte de la variación observada y se ha aplicado al crecimiento de las vibrisas de otras especies de fócidos (Hall-Aspland *et al.*, 2005).

Las diferencias en la duración de las vibrisas en cada individuo de cada Isla se deben principalmente a la longitud de las mismas. Para el caso de las hembras de AN, el promedio de longitud es de 158 mm, mientras que el promedio para las hembras de SB es de 127 mm. Así mismo, esta diferencia probablemente se deba a que algunas de las vibrisas recolectadas en SB, no se obtuvieron desde la raíz, si no que fueron cortadas cerca de la base.

Al comparar las longitudes promedio de las vibrisas del elefante marino del norte con las de otros fócidos, se puede inferir que posiblemente esta especie presenta las vibrisas más largas. La longitud de las vibrisas de la foca de puerto es de 3 cm a 4 cm y hasta 10 cm (Hirons *et al.*, 2001a; Zhao y Schell, 2004), la foca leopardo presento vibrisas de 5 cm a 7 cm (Hall-Aspland, *et al.*, 2005) y la foca gris presentó vibrisas con longitudes de 3 cm a 7 cm (Greaves *et al.*, 2004) siendo la longitud promedio de las reportadas en este estudio para AN de 16 cm y para SB 13 cm. El hecho de que el elefante marino presente longitudes mayores en las vibrisas

respecto a las demás especies de fócidos, posiblemente se debe a que su tamaño corporal es mucho mayor con respecto a las demás especies. Otra posibilidad puede ser la utilización de las mismas en la alimentación nocturna, por lo cual requieren que estas sean mucho más grandes.

8.2.2 Asociación de patrones isotópicos con el calendario de eventos típico en la especie

Los análisis longitudinales de las vibrisas pueden potencialmente permitir un registro histórico de cambios en la dieta deducidos por el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno (Stegall *et al.*, 2008) lo que permite estimar cambios en su dieta, la inferencia de movimientos alimenticios de los animales, el estudio de su condición fisiológica, y la asimilación de nutrientes en ecosistemas tanto terrestres como marinos (Hobson, 1999; Stegall *et al.*, 2008, Cherel *et al.*, 2009). Aunque se realizó un estudio previo que justamente revisa las variaciones isotópicas en vibrisas del elefante marino del norte (Acosta-Pachón, 2007), este básicamente se centra en un estudio exploratorio, sin poder llegar a establecer más que diferencias en las proporciones isotópicas a través de la vibrisa sin poder determinar debido a que se generan.

Ya que el elefante marino del norte es una especie que presenta una extensa migración tanto en tiempo como en espacio (Le Boeuf *et al.*, 2000). Este tipo de análisis es muy útil, ya que permite inferir el nivel trófico incluso en el tiempo en que los animales no pueden ser muestreados (Polischuk *et al.*, 2001), así como el movimiento que realiza entre redes alimenticias que dejan firmas isotópicas diferentes en los tejidos. El análisis permite la retención de información en periodos de alimentación previos, dependiendo de la tasa de recambio del tejido analizado (Hobson y Clark, 1992) que para el caso de la vibrisa abarca información isotópica de un año, incluyendo los periodos de migración.

Las graficas de los perfiles isotópicos de carbono y nitrógeno se analizaran por separado para cada uno de los isotopos estables, sin hacer una separación por localidad.

Perfil Isotópico de Nitrógeno

Los patrones isotópicos en las figuras 14 y 15 reflejan elevaciones y disminuciones en los valores de nitrógeno que coinciden con los periodos de alimentación y ayuno (reproducción y muda). El patrón observado en la figura 22 también muestra que el patrón de crecimiento de la vibrisa es consistente con periodos de muda, de alimentación y reproducción. Así, para AN siete de los 13 perfiles y para SB ocho de los nueve perfiles analizados son consistentes con el ejemplo para cada una de las Islas.

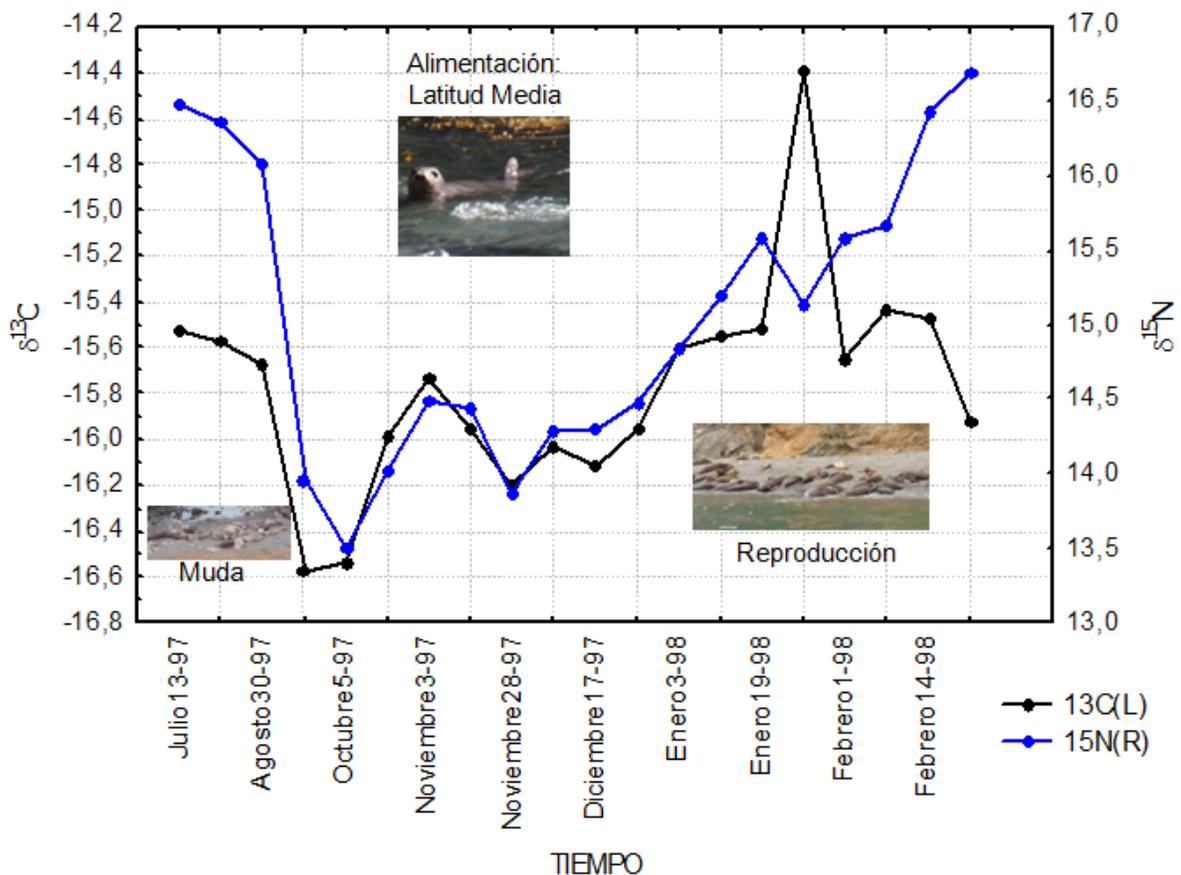


Figura 22 Perfil isotópico de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de una hembra de AN (CAF 7), en la cual se muestran los periodos de ayuno (muda y reproducción) y alimentación, determinado mediante la temporalidad adjudicada a cada valor isotópico.

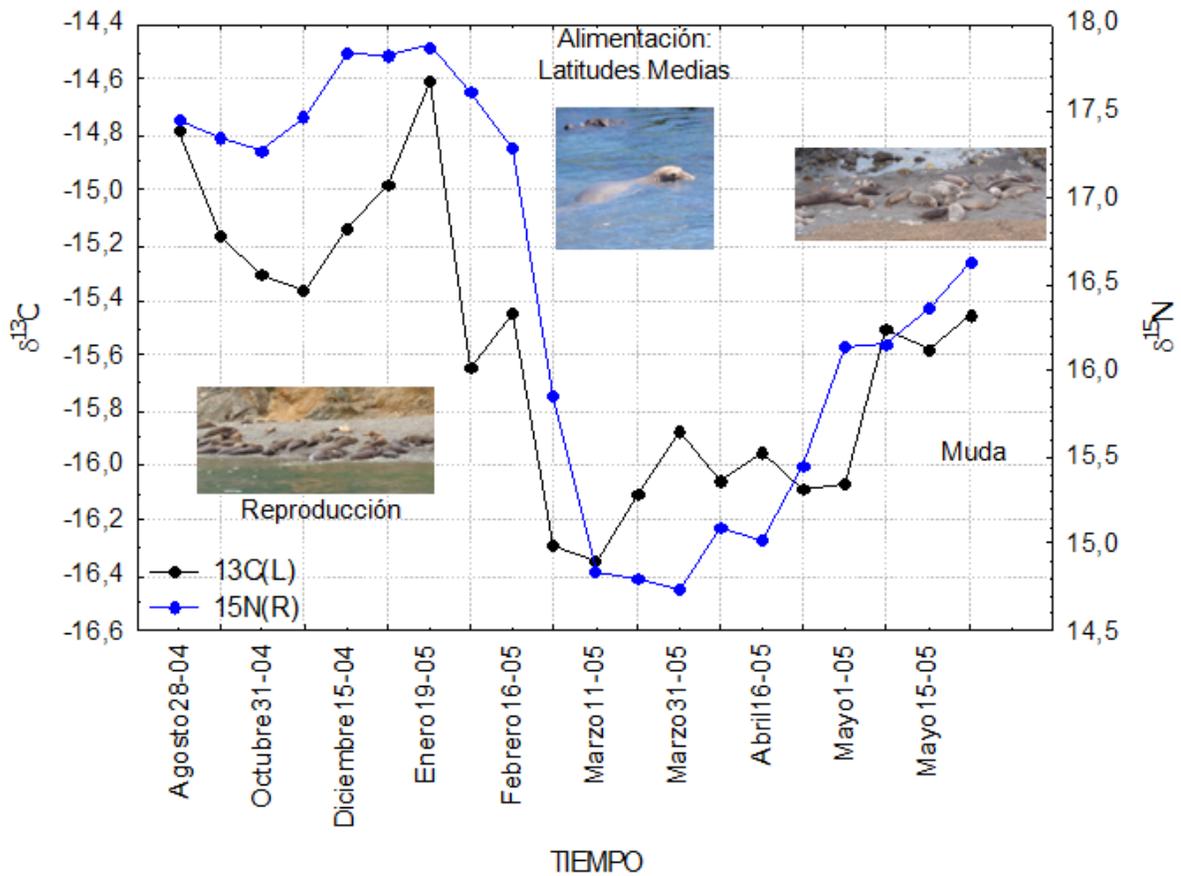


Figura 23. Perfil isotópico de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de una hembra de SB (ISBW-6), en la cual se muestran los periodos de ayuno (muda y reproducción) y alimentación, determinado mediante la temporalidad adjudicada a cada valor isotópico.

La disponibilidad de nitrógeno para la síntesis de proteínas en el cuerpo depende del reciclamiento de aminoácidos en los periodos de ayuno, y de la entrada de alimento asimilado cuando se alimentan (Hobson *et al.*, 1993). La relación entre los valores de nitrógeno y el ayuno se debe a que la prolongada falta de alimento, provoca un balance negativo de nitrógeno en el animal, ocasionando que el nitrógeno disponible para la síntesis de proteínas se enriquezca en ^{15}N . Cuando un animal esta ayunando o mantiene un dieta baja en proteínas, el balance de nitrógeno es mantenido a través del reciclamiento del mismo. El nitrógeno que se deriva de la urea es en gran parte retenido, en el nitrógeno metabólico, el cual es usado para la síntesis de aminoácidos (Hobson *et al.*, 1993; Kurle y Worthy, 2002; McCutchan *et al.*, 2003).

De la misma manera, durante el ayuno se presenta un aumento en los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ ya que cuando esto sucede el cuerpo retiene preferiblemente los isotopos pesados liberando durante el catabolismo de proteínas los ligeros. Animales que ayunan o no tienen una buena alimentación parecen “vivir de su propia carne” y consecuentemente aumenta la concentración de ^{15}N (Polischuk *et al.*, 2001, Kempster *et al.*, 2007).

Se ha demostrado que en varias especies, al ayunar, disminuye la producción de nitrógeno derivado de la urea (Kurle y Worthy, 2002), lo que genera un incremento en los valores de nitrógeno ^{15}N . Steele y Daniel (1978) encontraron que cuando el ganado se está alimentando produce orina y heces con niveles más bajos en ^{15}N relativo a la dieta. En cambio los animales que están en la fase de ayuno y el alimento es bajo en proteínas, excreta preferiblemente ^{14}N a través de la urea. De esta forma los animales sometidos a reciclaje de nitrógeno preferentemente retoman ^{15}N del nitrógeno disponible para la síntesis de proteínas (Kurle y Worthy, 2002).

Por otro lado, Cherel y colaboradores (2005) determinaron que el ayuno en el pingüino rey (*Aptenodytes patagonicus*), induce enriquecimiento de ^{15}N en los tejidos constituidos por queratina (1.68‰), estimado por las bajas señales de nitrógeno en los nuevos tejidos sintetizados en el mar mientras se alimentan. En el periodo de ayuno usan los nutrientes almacenados “alimentándose de ellos mismos” generando que el ^{14}N sea excretado preferiblemente debido a que las proteínas deben ser enriquecidas progresivamente en ^{15}N (Hobson *et al.*, 1993).

Kempster y colaboradores (2007) infirieron los periodos de ayuno de una especie de loro (*Melospiza melodia*) por medio de las variaciones isotópicas presentes en las plumas. Encontraron que las diferencias isotópicas entre individuos que se alimentan con los que no lo hacían, no fueron significativas. Sugieren que hay un umbral de estrés nutricional por debajo del cual los cambios en la composición isotópica son despreciables. Existen algunos ejemplos de especies que sobre pasan este estrés nutricional, como la codorniz japonesa (*Coturnix japonica*; Hobson *et al.*, 1993), ballena franca austral (*Eubalena australis*; Hobson, 1999) y el pingüino rey (Cherel *et al.*, 2005). Estas especies ayunan durante la incubación y claramente experimentan un estrés nutricional extremo (Kempster *et al.*, 2007), siendo este el mismo caso del

elefante marino del norte, el cual ayuna en la temporada de reproducción y lactancia (caso de las hembras) y en el periodo de muda.

La migración latitudinal de los animales para alimentarse también juega un papel importante en la fijación de la firma isotópica. El elefante marino del norte realiza dos migraciones de alimentación en un año (Le Boeuf y Panken, 1977, Le Boeuf, 1994, Stewart y DeLong, 1995), y se sabe que el área de alimentación para las hembras adultas de AN y SB es más allá de las 100 millas mar afuera entre las latitudes 35°N y 45°N (Le Boeuf *et al.*, 2000; Auriolles *et al.*, 2006). El hecho de que las hembras se alimenten en zonas norteñas y luego migren hacia el sur alimentándose en el camino hacia las islas para reproducirse y mudar, posiblemente genere un incremento en los valores de $\delta^{15}\text{N}$. Este incremento se debe a que conforme se mueven al sur se acercan a zonas influenciadas por desnitrificación asociada a la capa mínima de oxígeno (300 m – 900 m) y más amplias en latitudes medias y bajas (Stramma *et al.*, 2008). En estas áreas de desnitrificación los altos niveles de producción regenerada por bacterias heterótrofas producen una gran cantidad de nitratos enriquecidos disponibles en el medio en ^{15}N que pueden ser utilizados por el fitoplancton, aumentando de esta forma sus valores de $\delta^{15}\text{N}$ (Voss *et al.*, 2001) que influyen a otros niveles de la red trófica. No obstante la influencia de las grandes zonas de desnitrificación del Pacífico Oriental tropical probablemente tiene poco impacto en los valores de isotópicos de las hembras de elefante marino ya que estas se alimentan en regiones mucho más norteñas (Le Boeuf, 1994; Le Boeuf *et al.*, 2000), donde las capas de mínimo oxígeno son menos marcadas que en el sur (Altabet, 1996; Altabet *et al.*, 1999; Sigman *et al.*, 2005) puesto que hay poca presencia de zonas mínimas de oxígeno en estas latitudes (Stramma *et al.*, 2008). La principal zona de mínimo de oxígeno que permiten la actividad bacteriana en la toma de nitratos se presenta en el Océano Pacífico entre las latitudes 30°N a 20°S (Stramma *et al.*, 2008).

El hecho de que el $\delta^{15}\text{N}$ aumente en estas zonas de mínimo de oxígeno posiblemente se deba a la coocurrencia de la fijación biológica de nitrógeno y la desnitrificación, lo cual podría confundir de alguna forma la determinación del proceso que está influenciado este aumento. Este puede ser medido mediante la

desviación en la relación de $[\text{NO}_3^-]$ y $[\text{PO}_4^{3-}]$ relativo a la constante “Redfield” (Sigma *et al.*, 2005). La mayoría de las partes profundas del océano (>2 km) son homogéneas en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los nitratos que, son $\sim 5\text{‰}$ relativo al nitrógeno atmosférico. Mientras que la fijación de nitratos en el océano introduce nitrógeno nuevo fijado con un $\delta^{15}\text{N}$ de $\sim -2\text{‰} - 0\text{‰}$ relativo al nitrógeno atmosférico (Sigma *et al.*, 2005), estableciéndose de esta forma un proceso que influya en la señal isotópica de nitrógeno de áreas superficiales del océano.

Igualmente, a partir de datos generados mediante trampas y núcleos de sedimento superficial se sabe que existe un incremento de 1‰ en $\delta^{13}\text{C}_{\text{MOP}}$ por cada $\sim 5^\circ$ de decremento en la latitud y 1‰ de incremento en $\delta^{15}\text{N}_{\text{MOP}}$ por cada $\sim 4^\circ$ de decremento en la latitud (Aurioles *et al.*, 2006). Según se observa en las figuras 22 y 23 los cambios en las proporciones isotópicas debido a periodos de ayuno y alimentación no son abruptos, ya que mientras están en el mar migrando desde o hacia las Islas, todo el tiempo se están alimentando en varios puntos de forrajeo (Le Boeuf, 1994; Simmons *et al.*, 2007), lo que se refleja en las variaciones isotópicas a lo largo de un ciclo anual.

El hecho de que los organismos se alimenten en latitudes más elevadas en comparación con las colonias (Islas) y que concentren su esfuerzo de forrajeo en las zonas relativamente más frías en relación a las Islas, posiblemente se debe a una mayor concentración de las presas que en las aguas más frías y en frentes oceánicos (Condit y Le Boeuf, 1984; Simmons *et al.*, 2007). Lo anterior puede indicar que las presas cumplen con los requerimientos tanto de calidad y cantidad que no se presenta en áreas cercanas a la colonia (Kuhn *et al.*, 2009).

Se puede ver reflejado en los valores de ^{15}N de las hembras de AN y SB (Figuras 22 y 23) que los valores máximos coinciden con el momento en el cual los animales se reproducen o mudan. Posteriormente, a medida que su número disminuye, se observa que se desplazan hacia latitudes medias. Los valores más bajos de ^{15}N , se presentan en el periodo de alimentación y conforme el tiempo pasa los valores empiezan a elevarse de nuevo, indicando el movimiento de latitudes medias a

latitudes más bajas, ya que todo el tiempo que están en el mar lo aprovechan para alimentarse.

Aunque mediante esta técnica es posible determinar el nivel trófico de los individuos pero, en el caso particular de esta especie que migra grandes distancias es complicado porque la proporción de isotopos varía entre productores primarios en ecosistemas marinos sobre la geografía, estaciones y tiempo de escala anual. Estas diferencias son transferidas a través de las redes tróficas, y tienen implicaciones en el enriquecimiento de nitrógeno en depredadores que se alimentan mientras migran entre cuerpos de agua que contienen zooplancton y presas con diferencias en $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ (Kurle y Worthy, 2002).

Perfil Isotópico de Carbono

El perfil isotópico de carbono, al igual que el de nitrógeno, presenta cierto patrón a través de la vibrisa y que además es consistente con los tiempos de aumento y disminución de $\delta^{15}\text{N}$ (Figuras 16 y 17; anexo 2 y 3).

En el caso del isotopo de carbono, varios estudios mencionan que (Hobson y Clark, 1992; Hobson *et al.*, 1993) éste no es útil para conocer periodos de ayuno. Así mismo, en un estudio en el plasma sanguíneo de oso polar (*Ursus maritimus*; Polischuk *et al.*, 2001) se encontró que durante el periodo de ayuno la sangre se empobrece en ^{13}C , lo que sugiere que el tejido adiposo fue usado principalmente como fuente de carbono. Además determinaron que los osos no usan sus proteínas de reserva en el periodo de ayuno, puesto que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ no se enriquecieron como se esperaba cuando ocurre catabolismo en el músculo (Polischuk *et al.*, 2001).

Las proporciones isotópicas de carbono son influenciadas por las fuentes de producción primaria las cuales reflejan distintas áreas de alimentación, haciendo posible rastrear el movimiento y patrones de migración de regiones geográficas diferentes. En el hemisferio Norte, las fuentes de producción primaria presentan patrones geográficos en cuanto a valores de $\delta^{13}\text{C}$ a medida que la latitud incrementa (Hobson *et al.*, 1997; Burton y Koch, 1999; Kurle y Worthy, 2002; Auriolles *et al.*,

2006), valores elevados de $\delta^{13}\text{C}$ en los océanos del norte vs los océanos del sur, y valores elevados de $\delta^{13}\text{C}$ en hábitats pelágicos vs bentónicos; y en redes tróficas cercanas a la costa vs redes tróficas lejanas de la costa (France y Peters, 1997; Hobson, 1999; Kurle y Gudmundson, 2007).

El factor que podría estar haciendo que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ disminuyan justo en el momento en que los animales se están alimentando (Figura 22 y 23) es la disminución en los valores de este isótopo conforme aumenta la latitud (Rau *et al.*, 1982; Hobson y Schell, 1998; Burton y Koch, 1999; Kurle y Worthy, 2002), coincidiendo con el hecho de que esta especie se alimenta en latitudes norteñas, no muy cerca al lugar donde se reproducen o mudan (Le Boeuf *et al.*, 2000; Aurioles *et al.*, 2006). Esta disminución se debe a que en elevadas latitudes las bajas temperaturas permiten una disminución en la tasa de fijación del isótopo estable de carbono (^{13}C). Además el aumento en la solubilidad de CO_2 hace que se incremente su concentración en el medio y como este es enriquecido en ^{12}C hace que la razón de $\delta^{13}\text{C}$ disminuya (Goericke y Fry, 1994; Michener y Schell, 1994; Elorriaga-Verplancken, 2009). Otro factor importante en la disminución de $\delta^{13}\text{C}$, son los valores de plancton que en latitudes norteñas están en un rango de -18.4 a -23.3‰, siendo este un valor bajo comparado con los valores en latitudes bajas (Rau *et al.*, 1982). Este patrón se ve reflejado en la disminución de los valores de ^{13}C a lo largo de toda la trama trófica.

Además, en regiones frías, el $[\text{CO}_2]$ acuoso se eleva debido a las bajas tasas fotosintéticas estacionales causadas por limitaciones de luz y de metales traza, mezcla vertical por la débil estratificación que se presenta en la columna de agua y la mayor solubilidad del CO_2 en comparación a la que existe en aguas tropicales (Graham *et al.*, 2009). Bajo estas elevadas concentraciones de $[\text{CO}_2]$ acuoso, la fracción que se asocia con la toma de CO_2 (^{12}C) en la fotosíntesis tiene clara una señal isotópica, reflejada en valores bajos de ^{13}C , así como la utilización de NO_3^- por el fitoplancton. Ocurriendo lo contrario en las aguas luminosas, cálidas y estratificadas de las latitudes templadas y tropicales (Graham *et al.*, 2009).

El estudio de las proporciones isotópicas permite definir zonas de forrajeo de especies que migran para alimentarse, debido a que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ son afectados por el nivel primario de la producción, crecimiento de fitoplancton, entre otros, actuando como un indicador del hábitat usado por los individuos (Wada *et al.*, 1987; Kurlle y Worthy, 2002). Auriolles y colaboradores (2006) definieron posibles zonas de alimentación de hembras de elefante marino del norte de dos poblaciones, analizando isótopos en pelo de crías. Encontraron que las hembras de la población de SB se alimentan $\sim 8^\circ$ latitudinales al sur de la población de AN, basándose en el supuesto de que por cada aumento de 1‰ en $\delta^{13}\text{C}_{\text{MOP}}$ se presenta una disminución latitudinal de $\sim 5^\circ$.

Cherel y colaboradores en el 2009, analizando vibrisas de focas del Antártico (*Arctocephalus gazella*), detectaron que los valores $\delta^{13}\text{C}$ en las vibrisas presentan oscilaciones que posiblemente representan movimientos latitudinales regulares de las focas. Al nivel de población, el rango de valores $\delta^{13}\text{C}$ y la estimación isotópica de la posición de los frentes oceánicos muestra que los machos de las focas forrajean preferentemente en la zona Sub-Antártica (46% de los 710 fragmentos de las vibrisas) y en la zona Antártica (45%), en menor proporción en la zona Sub-Tropical (9%). Esto es, la composición isotópica de un animal puede ser usada como una guía de sus movimientos a través de distintos hábitats (Graham *et al.*, 2009). Para las hembras del elefante marino del norte, mediante el análisis del isótopo de C, no fue posible determinar el lugar exacto de alimentación: pelágico o bentónico, costero u oceánica. No obstante se ha mencionado que se alimenta en zona meso-pelágica en el océano abierto (Le Boeuf y Panken, 1977; Le Boeuf, 1994) y que presentan tres tipos de forrajeo: costero, oceánico y costero-oceánico (Simmons *et al.*, 2007).

El hecho de que no todas las hembras del elefante marino del norte hayan cumplido con el patrón descubierto se puede deber a varios factores. Primero, la condición fisiológica. Puesto que la masa corporal, el tamaño del cuerpo y la edad son factores que afectan el tiempo y lugar donde se alimentaran (Andrews *et al.*, 1997). En los eventos de forrajeo, el tiempo, la frecuencia y locación juegan un papel importante, ya que hembras de la misma colonia (AN) pueden presentar varios tipos

de forrajeo (Kuhn *et al.*, 2009). Segundo la diferencia en el año de muestreo para la colonia de AN, aunque no se encontraron diferencias específicas debido a esta diferencia.

El tiempo de llegada y salida de las hembras a las colonias y el aumento y disminución de la población son diferentes en cada una de las Islas. La llegada de la primera hembra para reproducirse en AN se da a mediados de diciembre. A partir de entonces hay un intenso flujo de entradas y salidas de hembras hasta mediados de marzo (Le Boeuf y Laws, 1994). En SB la primera llegada se presenta a inicios de diciembre fluctuando con la llegada de las últimas hembras hasta inicios de marzo (García-Aguilar, 2004b). El pico poblacional de la temporada reproductiva en SB se presenta el 19 de enero, mientras que para AN fue del 26 de enero al 2 de febrero. Otra diferencia importante es el pico de nacimientos, que en SB ocurre en las dos primeras semanas de enero (cerca 47%), comparada con el máximo de AN el cual se presentó las dos últimas semanas de enero (50%; Le Boeuf y Laws, 1994; García-Aguilar, 2004b). Siendo posible que este factor influya en el hecho de que no todos los perfiles isotópicos se ajustaran al supuesto establecido, y que todas las hembras no llegaran al mismo tiempo a la colonia.

Se puede concluir que el isótopo de nitrógeno ayuda a determinar periodos prolongados de ayuno y en el caso del isótopo de carbono como una aproximación latitudinal a la zona de forrajeo.

8.3 Diferencias isotópicas de carbono y nitrógeno entre las poblaciones de Islas San Benito y Año Nuevo

De la población de AN se ha generado información acerca no sólo de su permanencia en la Isla, sino también sobre sus viajes alimentarios, así como detalles de las zonas en las cuales se alimentan específicamente, gracias a la telemetría satelital (Le Boeuf *et al.*, 2000; Simmons *et al.*, 2007). Caso contrario se presenta en la población de SB, ya que solamente hay información basada en el momento en el que los animales están en tierra reproduciéndose o mudando. De los viajes migratorios alimentarios de la población mexicana poco se conoce. Le Boeuf (1994)

sugirió que tanto las poblaciones del norte como las del sur del elefante marino, se alimentan en la misma zona latitudinal.

Considerando que la distancia entre las colonias de AN y SB es de aproximadamente 1,170 km, las hembras de SB deberían viajar a una mayor velocidad o invertir menos tiempo en el cuidado parental para cumplir con el esquema anual de crianza, alimentación y muda (Le Boeuf, 1994). Si el supuesto de que los individuos de ambas localidades se alimentan en la misma zona fuera cierta, entonces las hembras de SB se verían afectadas tanto por estrés fisiológico como por los efectos de un mayor gasto energético en la dinámica poblacional (Aurioles *et al.*, 2006).

Al realizar la comparación de la señal isotópica de los fragmentos de las vibrisas que pertenecen al periodo de alimentación en las hembras de AN y SB, se encontró que éstas son significativamente diferentes tanto en $\delta^{13}\text{C}$ como en $\delta^{15}\text{N}$. Según Aurioles *et al.*, (2006) estas diferencias, usando pelo de crías, pueden deberse a: (1) las hembras de las dos regiones se alimentan en las mismas áreas pero se alimentan de diferentes presas; o (2) las hembras de las dos regiones se alimentan de diferentes tipos de presas en diferentes regiones.

La diferencia observada en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ aporta información para rechazar la hipótesis 1, ya que estos valores están influenciados no sólo por el tipo de presa que los animales consumen, sino también por la latitud en la cual se están alimentando (Hobson, 1999; Bearhop *et al.*, 2004; Aurioles *et al.*, 2006; Graham *et al.*, 2009). En general se ha observado que los pinnípedos que residen en latitudes altas, tienen valores más bajos de $\delta^{13}\text{C}$ que los que residen más al sur. Este patrón refleja la tendencia observada en el fitoplancton del Pacífico Norte que presenta valores bajos de $\delta^{13}\text{C}$ a latitudes altas (ej. -22,0‰ a 71°N) en comparación al que se encuentra más al sur (ej. -20,3‰ a 28°N; Rau *et al.* 1982; Goericke y Fry, 1994, Hobson *et al.*, 1997).

Si la población de SB se alimentara en la misma latitud donde lo hace la población de AN, generaría un mayor gasto energético (Aurioles *et al.*, 2006), ya que tendrían que invertir mucho menos tiempo en el mar para poder cumplir con las

actividades en tierra (muda y reproducción), lo que se reflejaría en una alimentación de menor tiempo y menos intensa.

Los valores isotópicos obtenidos en este estudio (Tabla 6), son similares a los valores isotópicos de pelo de cría obtenidos por Auriolles y colaboradores (2006). Los autores consideraron el punto medio de alimentación de la población de AN (~45°N) y asumieron que por cada aumento de 1‰ en $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ se presenta una disminución en latitud de 4° y 5°, respectivamente. Usando la diferencia en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre los individuos de ambas poblaciones, determinaron el rango aproximado de latitud en el cual la población de SB se está alimentando. Mediante esa misma técnica, se estimaron las áreas de alimentación aproximadas para cada población (Figura 20). Se detectó una sobreposición de las áreas de alimentación, ubicada entre el límite sureño del área de alimentación de las hembras de AN y el límite norteño de las hembras de SB (Auriolles *et al.*, 2006).

Es posible que las hembras de SB se alimenten de una gama más variada de fuentes de carbono que las de AN, ya que el rango de valores de $\delta^{13}\text{C}$ en AN es más amplio que en SB (Figura 20). Dicha gama puede provenir de hábitats cercanos y lejanos de la costa (Le Boeuf *et al.*, 2000; Simmons *et al.*, 2007). Mediante un estudio de telemetría satelital se mostró que las hembras de AN realizan tres tipos de migración alimentaria: costeras, oceánicas y costero-oceánicas (Figura 24; Simmons *et al.*, 2007). Esto sugiere que aunque cada una de las poblaciones presenta un rango de valores $\delta^{13}\text{C}$, es difícil poder determinarlo con exactitud ya que al parecer todas las hembras presentan al menos una de estas tres formas de alimentación migratoria.

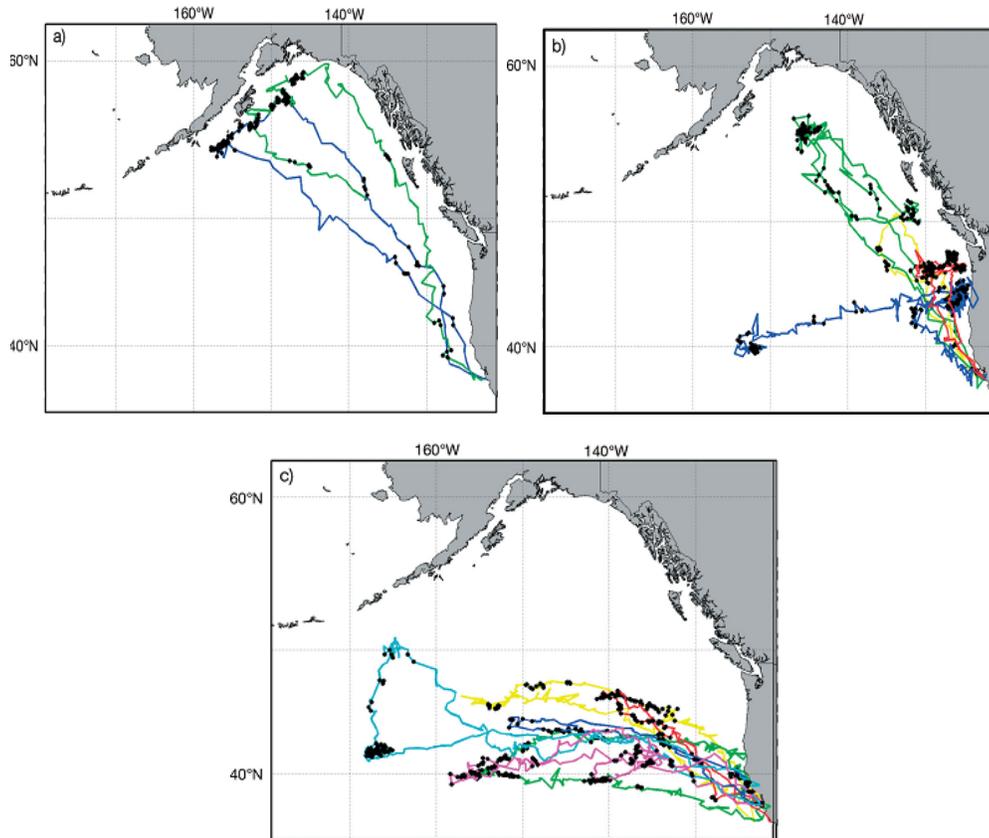


Figura 24. Seguimiento de 12 hembras mostrando las áreas focales de forrajeo dividida por regiones oceanográficas. (a) Hembras costeras ($n=2$), (b) hembras costero-oceánicas ($n=4$) y (c) hembras oceánicas ($n=6$). El seguimiento de cada hembra es representado por un color diferente (Tomado de Simmons *et al.*, 2007).

Para cada una de las rutas migratorias hay factores particulares que son determinantes en la elección del área de alimentación. Cuando se trata de hembras con hábitos costeros y oceánicos, entonces la temperatura superficial del mar (SST) y profundidad oceánica aparecen como factores importantes. En contraste, la anomalía del nivel del mar (SLA) y el gradiente de temperatura superficial del mar (SSTg) fueron las variables que guardaban una relación más estrecha con las áreas de alimentación de las hembras costero-oceánicas. Los rangos de forrajeo de estas hembras incluyen el giro y la Corriente de Alaska. Dentro de estas regiones también se han observado varios eddies anticiclónicos de mesoescala y a menudo de larga duración (Simmons *et al.*, 2007).

Se estimó que el punto medio del área de alimentación para las hembras de AN fue 41.02°N 160°O y para las de SB fue 32.12°N y 150°O. La probabilidad de que las hembras de SB viajen a los mismos sitios de alimentación es muy poca. Los individuos de cada isla tendrían que viajar más de 3000 km para coincidir en la misma zona de alimentación. Estas diferencias son consideradas cuando se realizan viajes completos, alternando con forrajeo, ya que la demanda en términos energéticos es bastante considerando que el área de alimentación de las hembras de SB se localiza en promedio ~9°S que la de las hembras de AN.

Así mismo, Simmons y colaboradores (2010) determinó que las zonas donde hay un mayor presencia de hembras de AN en el periodo de alimentación es la zona de transición en el Pacífico oriental, la cual es delimitada por temperatura superficial del mar (12.1°C a 17.9°C). Esta puede estar influenciada por frentes que se pueden presentar en cualquier momento debido a *eddies* de mesoescala aumentando la productividad a escalas intermedias.

Por último, se realizó una comparación entre los resultados de este estudio y los valores isotópicos obtenidos por Auriolles y colaboradores (2006) en pelo de cría, para determinar fraccionamiento isotópico entre hembras adultas y crías de las mismas poblaciones. El hecho de que en su fase de lactancia la cría se alimente exclusivamente de leche materna, genera un símil al consumo de una sola presa haciendo que el tejido de las crías sea más enriquecido que el de las hembras, como si la cría fuera el predador y la hembra su única presa (Hobson y Sease, 1998; Newsome *et al.*, 2006). Esto se ha observado en diferentes tejidos analizados mediante $\delta^{15}\text{N}$ en varias especies de pinnípedos. Elorriaga-Verplancken (2009) determinó que las crías de *Zalophus californianus* presentan un valor promedio de 1.7‰ de enriquecimiento con respecto a las hembras (Golfo de California, Santa Margarita y San Benito), y para *Zalophus wollebaeki* de 2.2‰ en Galápagos. Hobson y Sease (1998), determinaron que el enriquecimiento para las crías del lobo marino de Steller es de 2‰ a 3‰ (Mar de Bering/Golfo de Alaska). Newsome y colaboradores (2006) encontraron que el enriquecimiento de crías de lobo fino del Norte es de 3‰ (Islas Pribilof). Por último, Riofrio-Lazo (2009) estableció que en

crías de elefante marino del norte de SB el enriquecimiento es de 1.87‰, todos los estudios anteriormente descritos analizaron colágeno dental. Para este tipo de análisis, no se tienen en cuenta los valores de $\delta^{13}\text{C}$ ya que no generan ningún reflejo a lo largo de los perfiles ontogénicos (Elorriaga-Verplancken, 2009).

Al comparar los datos isotópicos obtenidos en pelo de crías (Aurioles *et al.*, 2006), y los datos isotópicos de vibrisas de hembras de elefante marino del norte de AN y SB, se infiere que el fraccionamiento que se presenta para $\delta^{15}\text{N}$ es bajo (0.1‰) y es el mismo para ambas poblaciones (Tabla 8). Mientras que $\delta^{13}\text{C}$ presentó un enriquecimiento de -1.8‰ en AN y de -1.2‰ en SB.

Tabla 8. Fraccionamiento de los valores isotópicos de crías y hembras de AN y SB.

	AN			SB		
	Crías	Hembras	Fraccionamiento	Crías	Hembras	Fraccionamiento
$\delta^{15}\text{N}$	15.6	15.5	0.1	17.7	17.6	0.1
$\delta^{13}\text{C}$	-17.6	-15.8	-1,8	-16.1	-14.9	-1,2

El hecho de que no se encontrara un fraccionamiento elevado en el nitrógeno puede ser porque los tejidos utilizados en cada uno de los estudios proviene de distintas fuentes a pesar de que química y estructuralmente sean similares (pelo y vibrisa), el tiempo de información isotópica que cada uno almacena es diferente. Para el caso del pelo éste integra información de 2 a 3 meses (Hobson *et al.*, 1997; Kurle y Worthy, 2001; Aurioles *et al.*, 2006), mientras que, como se pudo determinar en este estudio, las vibrisas integran información isotópica de alrededor de un año. El hecho de que se haya presentado una disminución en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en las crías posiblemente se deba a la composición de la leche, ya que los lípidos tienen baja concentración de ^{13}C relativo a los otros tejidos del cuerpo (4‰ a 6‰) lo que permite intuir que una mayor proporción de grasa endógena de la síntesis de proteínas puede producir bajos valores de ^{13}C en la leche y bajos valores de ^{13}C en las crías (Aurioles *et al.*, 2006). Sin embargo, el hecho de que los tejidos analizados en cada uno de los estudios sea diferente es un factor que puede estar interfiriendo en los cálculos del fraccionamiento cría-hembra.

9. CONCLUSIONES

- El 37% de las vibrisas colectadas de animales experimentales no mostraron picos de glicina, posiblemente debido a:
 - a. Que la dosis no fue suficiente
 - b. Que el animal haya perdido todas las vibrisas marcadas antes de la recolecta y/o
 - c. Que el crecimiento de la vibrisa haya iniciado después de que la glicina enriquecida fuera metabolizada por el animal.
- Los resultados de este estudio y observaciones de campo sugieren que los animales siempre tienen vibrisas, por lo que su recambio es independiente al proceso de muda en el que se reemplaza todo el pelaje (abril-junio).
- La duración del pico de glicina estuvo asociada al valor máximo de $\delta^{15}\text{N}$ del pico, lo que sugiere que la duración estuvo determinada por la dosis de la inyección.
- Tanto el mayor crecimiento en el periodo pos-reproductivo (3.5 veces) como el hecho de que las vibrisas sean más cortas en febrero que en mayo, sugieren que un mayor número de vibrisas comienzan su crecimiento antes o durante el periodo reproductivo.
- La vibrisa de *M. angustirostris* presenta varios periodos de crecimiento, pero solo dos pudieron ser estimados, uno rápido cuando apenas empieza a crecer la vibrisa (0.345mm/d) y el segundo más lento (0.097mm/d) cuando ya ha alcanzado una longitud suficiente.
- El modelo matemático ensayado que mejor describió el crecimiento de las vibrisas del elefante marino del norte es el modelo de Von Bertalanffy.

- De acuerdo al modelo de Von Bertalanffy aplicado al crecimiento de las vibrisas, se concluye que la vibrisa de las hembras adultas de elefante marino del norte integra aproximadamente un año en información isotópica.
- El aumento en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ a través de las vibrisas de las hembras, reflejan su migración desde las zonas de alimentación en latitudes altas hacia las islas (latitudes medias) para mudar y reproducirse, momento en el cual es más notorio el aumento. Mientras que la disminución de los mismos, refleja la migración de las hembras desde las islas, hacia las zonas de alimentación, momento en el cual se alimentan, en ambas poblaciones.
- Los datos de este estudio apoyan la separación de las aéreas de alimentación de ambas poblaciones.

LITERATURA CITADA

ACOSTA-PACHON, T. 2007. Estudio de la variación isotópica de carbono y nitrógeno en vibrisas de elefante marino (*Mirounga angustirostris*) en Islas San Benito e Isla Guadalupe, Baja California Sur, México e Isla Año Nuevo, California, USA. Bogotá, Colombia, 101p. Tesis de grado para optar por el Título Biólogo Marino. Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano.

ALTABET, M. 1996. 8. Nitrogen and Carbon Isotopic Tracers of the Source and Transformation of Particles in the Deep Sea. En: Particle Flux in the Ocean. Ed. Ittekkot, V., Schäfer, P., Honjo, S. y Depetris, P. Published by John Wiley & Sons Ltd.

ALTABET, M., PILSKALN, C., THUNELL, R., PRIDE, C., SIGMAN D., CHAVEZ, F., y FRANCOIS, R. 1999. The nitrogen isotope biogeochemistry of sinking particles from the margin of the Eastern North Pacific. Deep-Sea Research I 46: 655 – 679.

ANDREWS, R., JONES, D., WILLIAMS, D., THORSON, P., OLIVER, G., COSTA, D., y LE BOEUF, B. 1997. Heart Rates of Northern Elephant Seals Diving at Sea and Resting on the Beach. The Journal of Experimental Biology (200): 2083–2095.

ANTONELIS, G. y FISCUS, C. 1980. Pinnipeds of the California current. CalCOFI Rep., Vol. XXI, p. 68-78.

AURIOLES, D., KOCH, P., y LE BOEUF, B. 2006. Differences in foraging location of Mexican and California elephant seals: evidence from stable isotopes in pups. Marine Mammal Science. 22 (2): 326–338.

BEARHOP, S., ADAMS, C., WALDRON, S., FULLER, R., y MACLEOD, H. 2004. Determining trophic niche width: A novel approach using stable isotope analysis. Journal of Animal Ecology. 73: 1007–1012.

BERTA, A. 2009. Pinnipedia, Overview. En: Encyclopedia of Marine Mammals. 2nd ed. Eds. PERRIN, W., WURSIG, B. y THEWISSEN, J.G.M. Academic Press, San Diego. p., 878-885.

BOSWALL, J. 1978. The birds of the San Benito Islands lower California, Mexico. *Bristol Ornithology*. 11: 23-30.

BURTON, K., y KOCH, P. 1999. Isotopic tracking of foraging and long-distance migration in northeastern Pacific pinnipeds. *Oecologia*. 199 (4): 578-585.

BURTON, R. K., SNODGRASS, J. J., GIFFORD-GONZALEZ, D., GUILDERSON, T., BROWN, T. Y KOCH, P. 2001. Holocene changes in the ecology of northern fur seals: insights from stable isotopes and archaeofauna. *Oecologia*. 128: 107–115.

CARRETTA, J., FORNEY, K., MUTO, M., BARLOW, J., BAKER, J. y LOWRY, M. 2004. U.S. Pacific Marine Mammal Stock Assessments: 2003. NOAA Tech. Memo. NMFS-SWFSC-358, U.S. Department of Commerce. <http://www.nmfs.noaa.gov/pr/pdfs/sars/po2003.pdf>

CHEREL, Y., HOBSON, K., BAILLEUL, F., y GROSCOLAS, R. 2005. Nutrition, Physiology, and Stable Isotopes: New Information from Fasting and Molting Penguins. *Ecology*, 86(11): 2881–2888.

CHEREL, Y., KERNALÉGUEN, L., RICHARD, P. y GUINET, C. 2009. Whisker isotopic signature depicts migration patterns and multi-year intra- and inter-individual foraging strategies in fur seals. *Biol. Lett.* 5: 830–832.

CONDIT, R., y LE BOEUF, B. 1984. Feeding Habits and Feeding Grounds of the Northern Elephant Seal. *Journal of Mammalogy*. 65 (2): 281-290.

COSTA D., LE BOEUF, B., HUNTLEY, A., y ORTIZ, C. 1986. The energetics of lactation in the Northern elephant seal, *Mirounga angustirostris*. Journal of Zoology. 209: 21-33.

CULLEN, J., ROSENTHAL, Y. y FALKOWSKI, P. 2001. The effect of anthropogenic CO₂ on the carbon isotope composition of marine Phytoplankton. Limnol. Oceanogr. 46 (4): 996–998.

DARIMONT, C. y REIMCHEN, T. 2002. Intra-hair stable isotope analysis implies seasonal shift to salmon in Gray wolf diet. Can J Zool. 80: 1638–1642.

DEHNHARDT, G. y KAMINSKI, A. 1995. Sensitivity of the mystacial vibrissae of Harbour Seals (*Phoca Vitulina*) for size differences of actively touched objects. The Journal of Experimental Biology. 198: 2317–2323.

DENHARDT, G., MAUCK, B., HANKE, W., y BLECKMANN, H. 2001. Hydrodynamic trail-following in Harbor Seals (*Phoca vitulina*). Science. 293: 102 – 104.

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

DENIRO, M. y EPSTEIN, S. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. Geochimica et Cosmochimica Acta. 45: 341-351.

DESCOLAS-GROS, C. y FONTUGNE, M. 1990. Stable carbon isotope fractionation by marine phytoplankton during photosynthesis. Plant, Cell Environ. 13: 207-218.

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 de grado para optar por el Título Doctor en Ciencias, CICIMAR-IPN, 142 p.

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

FRANCE, R. y PETERS, R. 1997. Ecosystem differences in the trophic enrichment of ^{13}C in aquatic food webs. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 1255-1258.

GARCÍA-AGUILAR, M. C. 2004a. Demografía y Ecología de la conducta del elefante marino del norte (*Mirounga angustirostris*) en las Islas San Benito, México, 139p. Tesis de grado para optar por el Título Doctor en Ciencias con especialidad en Ecología Marina. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, CICESE.

GARCÍA-AGUILAR, M. 2004b. Breeding Biology of the Northern Elephant Seal (*Mirounga angustirostris*) at the Isla San Benito del Oeste, Eastern Pacific, Mexico. *Aquatic Mammals*, 30 (2): 289-295.

GINTER, C., FISH, F., y MARSHALL, C. 2010. Morphological analysis of the bumpy profile of phocid vibrissae. *Marine Mammals Science*. En prensa. DOI: 10.1111/j.1748-7692.2009.00365.

GRAHAM, B., KOCH, P.L., NEWSOME, S.D., MCMAHON, K., y AURIOLES, D. 2009. Using isoscapes to trace the movement and foraging behavior of top predators in oceanic ecosystems. In press, In *Isoscapes: Understanding Movement, Pattern, and Process on Earth through Isotope Mapping*, J.B. West, G.J. Bowen, T.E. Dawson TE, K.P. Tu, editors. Springer-Verlag, Berlin.

GREAVES, D., HAMMILL, K., EDDINGTON, D., TTIPAS R. y SCHREER, J. 2004. Growth rate and shedding of vibrissae in the gray seal, *Halichoerus grypus*: A cautionary note for stable isotope diet analysis. *Marine mammal science*, 20 (2): 296-304.

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

HALL-ASPLAND, A., ROGERS, T., y CANFIELD, R. 2005. Stable carbon and nitrogen isotope analysis reveals seasonal variation in the diet of leopard seals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 305: 249–259.

HIRONS, A., SCHELL, D. y AUBIN, D. 2001a. Growth rates of vibrissae of harbor seals (*Phoca vitulina*) and Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*). *Can. J. Zool.* 79: 1053–1061.

HIRONS, A., SCHELL, S. y BRUCE F. 2001b. Temporal records of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in North Pacific Pinnipeds: Inferences regarding environmental change and diet. *Oecologia*. 129: 591–601.

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

HOBSON, K. A. y CLARK., R. 1992. Assesing avian diets using stable isotopes. II: Factors influencing diet-tissue fractionation. *Condor* 94:187-195.

HOBSON, K., ALISAUSKAS, R., y CLARK, R. 1993. Stable-Nitrogen Isotope Enrichment in Avian Tissues Due to Fasting and Nutritional Stress: Implications for Isotopic Analyses of Diet. *The Condor*, 95 (2): 388-394.

HOBSON, K., SCHELL, D., RENOUF, D. y NOSEWORTHY, E. 1996. Stable-carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissues of captive seals: Implications for dietary reconstructions involving marine mammals. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 528–533.

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

HOBSON, K., y SCHELL, D. 1998. Stable carbon and nitrogen isotope patterns in baleen from eastern Arctic bowhead whales (*Balaena mysticetus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 2601–2607.

HOBSON, K., y SEASE, J. 1998. Stable isotope analyses of tooth annuli reveal temporal dietary records: an example using Steller sea lions. *Marine mammal science*, 14(1):116-129.

HOBSON, K. 1999. Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia*, 120: 314–326.

HYVÄRINEN, H. 1989. Diving in darkness: Whiskers as sense organs of the Ringed Seal (*Phoca hispida*). *J. Zool., Lond.* 218: 663–678.

JUNAK, S.A. y PHILBRICK, R. 2000. Flowering plants of the San Benito Islands, Baja California, México. En: *Proceedings of the Fifth California Islands Symposium*. Browne, D., Haney, H. y Mitchell, K. (Eds). Camarillo, CA: US Minerals Management Service, Pacific OCS Region. p. 235–246.

KEMPSTER, B., ZANETTE, L., LONGSTAVE, F., MACDOUGALL-SHACKLETON, S., WINGWELD, J., CLINCHY M. 2007. Do stable isotopes reflect nutritional stress? Results from a laboratory experiment on song sparrows. *Oecologia* 151: 365–371.

KING, J. E. 1983. *Seals of the world*. Second ed. Ithaca, New York: Comstock Publishing Associates, p. 240.

KIRBY V. L. y ORTIZ, C. L. 1994. Hormones and Fuel Regulation in Fasting Elephant Seals. En: Elephant seals. Population ecology, behavior and physiology. Le Boeuf, B y Laws, R. (Eds). California: University of California Press, p. 374-386.

KUHN C., CROCKER, D., TREMBLAY, Y., y COSTA, D. 2009. Time to eat: measurements of feeding behavior in a large marine predator, the northern elephant seal *Mirounga angustirostris*. *Journal of Animal Ecology*. 78: 513–523

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

KURLE, C. 2002. Stable-isotope ratios of blood components from captive northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) and their diet: applications for studying the foraging ecology of wild otariids. *Can. J. Zool.* 80: 902–909.

KURLE, C. y WORTHY, G. 2002. Stable nitrogen and carbon isotope ratios in multiple tissues of the northern fur seal *Callorhinus ursinus*: implications for dietary and migratory reconstructions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 236: 289–300.

KURLE, C. y GUDMUNDSON, C. 2007. Regional differences in foraging of young-of-the-year Steller sea lions *Eumetopias jubatus* in Alaska: Stable carbon and nitrogen isotope ratios in blood. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 342: 303–310.

LE BOEUF, B. y PANKEN, K. 1977. Elephant seals breeding on the California mainland. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 41: 267-280.

LE BOEUF, B. y MATE, B. 1978. Elephant seals colonize additional California islands. *J. Mammal.* 59: 621-622.

LE BOEUF, B. COSTA, D., HUNTLEY, A. y FELDKAMPS, S. 1988. Continuous, deep diving in female northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. Can. J. Zool. 66: 446-458.

LE BOEUF, B., y BONNELL, M. 1980. Pinnipeds of the California Channel Islands: abundance and distribution. The California Islands. Santa Barbara Museum of Natural History. p. 475-493.

LE BOEUF, B. 1994. Variation in the diving pattern of northern elephant seals with age, mass, sex and reproductive condition. En: Elephant Seals. Population ecology, Behavior, and Physiology. Le Boeuf, B y Laws, R. (Eds). California: University of California Press, p. 237-252.

LE BOEUF, B., y LAWS, R. 1994. Elephant Seals: An Introduction to the Genus. En: Elephant Seals. Population ecology, Behavior, and Physiology. Le Boeuf, B y Laws, R. (Eds.) California: University of California Press, p. 237-252.

LE BOEUF, B., CROCKER, D., COSTA, D., BLACKWELL, S., WEBB, P. y HOUSER, D. 2000. Foraging ecology of Northern Elephant Seals. Ecological Monographs. Vol. 70, No. 3, p. 353–382.

LEWIS, R., O'CONNELL, T., LEWIS, M., CAMPAGNA, C., y HOELZEL, R. 2006. Sex-specific foraging strategies and resource partitioning in the southern elephant seal (*Mirounga leonina*). Proc. R. Soc. B. 273: 2901–2907.

LING, J. 1977. Vibrissae of marine mammals. En: Functional Anatomy of Marine Mammals. Vol. 3 Harrison, R. (ed.) London: Academic Press, p. 387-415.

MAUCK, B., EYSEL, U., y DEHNHARDT, G. 2000. Selective heating of vibrissal follicles in Seals (*Phoca vitulina*) and dolphins (*Sotalia fluviatus guianensis*). J. Exp. Biol. 203: 2125 – 2131.

McCUTCHAN, J., LEWIS, W., KENDALL, C. y MCGRATH, C. 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. – *Oikos* 102: 378–390.

MESNICK, S., GARCÍA RIVAS, M., LE BOEUF, B. y PETERSON S. 1998. Northern elephant seals in the Gulf of California, Mexico. *Marine mammal science*, 14(1): 171-178.

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

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

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

National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA). 2000. National Ocean Service. Monterey Bay National Marine Sanctuary Kelp Management Report. Background, Environmental Settings, and Recommendations (Final Release) [en línea].

<http://bonita.mbnms.nos.noaa.gov/research/techreports/kelpreportfinal/kelp20.html>.

ORR, R. y POULTER, T. 1965. The pinnipeds population of Año Nuevo Island, California. *Proceeding of the California Academy of Sciences*. 32: 377-404.

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

PABLO-RODRÍGUEZ, N. 2009. Amplitud, Nivel y Superposición trófica de los pinnípedos de Islas san Benito B.C. México, 90p. Tesis para optar por el grado de Maestría en Ciencias en Manejo de Recursos Marinos. La Paz, B.C.S, México. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, CICIMAR-IPN.

POLISCHUK, S., HOBSON, K., y RAMSAY, M. 2001. Use of stable-carbon and nitrogen isotopes to assess weaning and fasting in female polar bears and their cubs. *Can. J. Zool.* 79: 499–511.

POST, D. M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology.* 83 (3): 703-718.

RAU G., SWEENEY, R., y KARPLAN I. 1982. Plankton ^{13}C : ^{12}C ratio changes with latitude: differences between northern and southern oceans. *Deep-Sea Research*, 29 (8A): 1035-1039.

RAU G., MEARNES A., YOUNG D., OLSON R., SCHAFER H., y KAPLAN I. 1983. Animal $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ correlates with trophic level in pelagic food webs. *Ecology.* 64 (5): 1314-1318.

RIOFRIO-LAZO, 2009. Ontogenia alimentaria del elefante marino del norte, *Mirounga angustirostris*: Análisis de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en colágeno dental. 105p. Tesis para optar por el grado de Maestría en Ciencias en Manejo de Recursos Marinos. La Paz, B.C.S, México. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, CICIMAR-IPN.

SANTIAGO, L., SILVERA, K., ANDRADE, J., y DAWSON, T. 2005. El uso de Isótopos Estables en Biología Tropical. En: *Interciencia.* 30 (009): 536-542.

SCHEFFER, V. 1958. Seals, Sea Lions and Walruses. A review of the Pinnipedia. Stanford University Press. Stanford, California. London; Oxford University press.

SIGMAN, D., GRANGER, J., DIFIORE, P., LEHMANN, M. HO, R., CANE, G., y VAN GEEN, A. 2005. Coupled nitrogen and oxygen isotope measurements of nitrate along the eastern North Pacific margin. *Global Biogeochemical Cycles*, VOL. 19, GB4022.

SIMMONS, S., CROCKER, D., KUDELA, R., y COSTA, D. 2007. Linking foraging behaviour of the northern elephant seal with oceanography and bathymetry at mesoscales. *Mar Ecol Prog Ser.* 346: 265–275.

SIMMONS, S., CROCKER, D., HASSRICK, J., KUHN, C., ROBINSON, P., TREMBLAY, Y., y COSTA, D. 2010. Climate-scale hydrographic features related to foraging success in a capital breeder, the northern elephant seal *Mirounga angustirostris*. *Endang Species Res.* 10: 233–243

SPARRE, P. y VENEMA, S.C. 1997. Introducción a la Evaluación de Recursos Pesqueros Tropicales - Parte 1: Manual. FAO Documento tecnico de pesca. N° 306.1, Rev. 2. Roma.

STEELE, K. W., AND R.M.J. DANIEL. 1978. Fractionation of nitrogen isotopes by animals: a further complication to the use of variations in the natural abundance of ¹⁵N for tracer studies. *J. Agric. Sci.* 90:7-9.

STEGALL, V., FARLEY, S., REA, L., PITCHER, K., RYE, R., KESTER, C., STRICKER, C., y BERN, C. 2008. Discrimination of carbon and nitrogen isotopes from milk to serum and vibrissae in Alaska Steller sea lions (*Eumetopuas jubatus*). *Can. J. Zool.* 86: 17-23

STEWART, B. y HUBER, H. 1993. *Mirounga angustirostris*. *Mammalian Species*. The American Society of Mammalogists, 449: 1-10.

STEWART, B. y DELONG, R. 1994. Postbreeding foraging migrations of northern elephant seals. En: *Elephant Seals. Population ecology, Behavior, and Physiology*. Le Boeuf, B. y Laws, R. (Eds). California: University of California Press, p. 290-309.

STEWART, B. y DELONG, R. 1995. Double Migrations of the Northern Elephant Seal, *Mirounga angustirostris*. *Journal of Mammalogy*, 76(1):196-205.

STRAMMA, L., JOHNSON, G., SPRINTALL, J., y MOHRHOLZ, V. 2005. Expanding Oxygen-Minimum Zones in the Tropical Oceans. *SCIENCE*. 320: 655 – 658.

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

TIESZEN, L.L., BOUTTON, T.W., TESDAHL, K.G y SLADE, N.A. 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia*. 57: 32-37.

VANDER ZANDEN, M., SHUTER, B., LESTER, N., y RASMUSSEN, J. 1999. Patterns of Food Chain Length in Lakes: A Stable Isotope Study. *The American Naturalist*. 154: 406–416.

VOSS, M., DIPPNER, J., y MONTOYA, J. 2001. Nitrogen isotope patterns in the oxygen-deficient waters of the Eastern Tropical North Pacific Ocean. *Deep-Sea Research I*. 48: 1905-1921

WADA, E., TERAZAKI, M., KABAYA, Y., y NEMOTO, T. 1987. $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ abundance in the Antarctic Ocean with emphasis on the biogeochemical structure of the food web. *Deep-Sea Res.* 34: 829–841.

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

WORTHY, G., MORRIS, P., COSTA, D., y LE BOEUF, B. 1992. Molt energetic of the northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*). *J. Zool., Lond.* 227: 257–265.

YOSHII, K., MELNIK, N., TIMOSHKIN O., BONDARENKO, N., ANOSHKO, P., YOSHIOKA, T. y WADA, E. 1999. Stable isotope analyses of the pelagic food web in Lake Baikal. *Limnol. Oceanogr.* 44: 502-511.

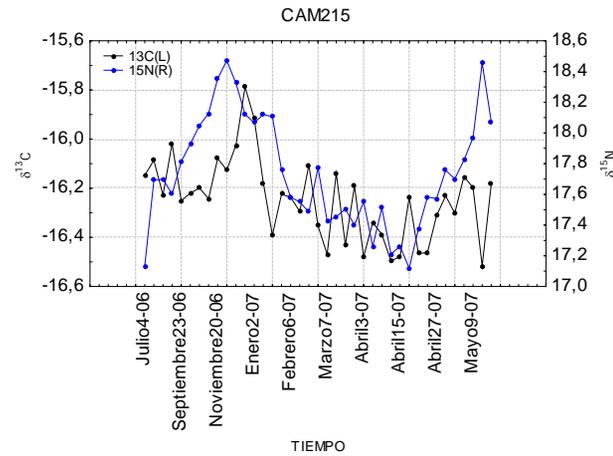
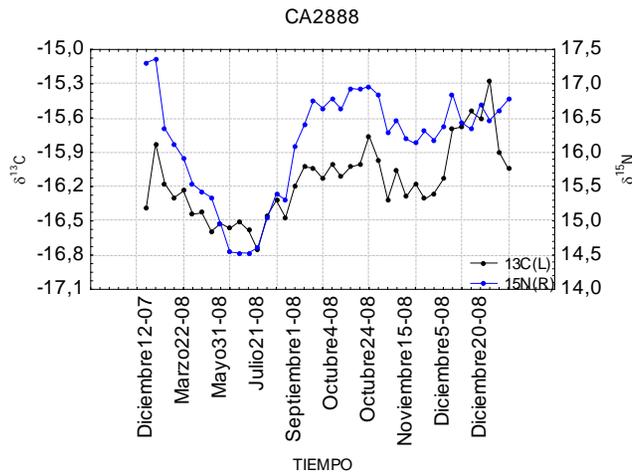
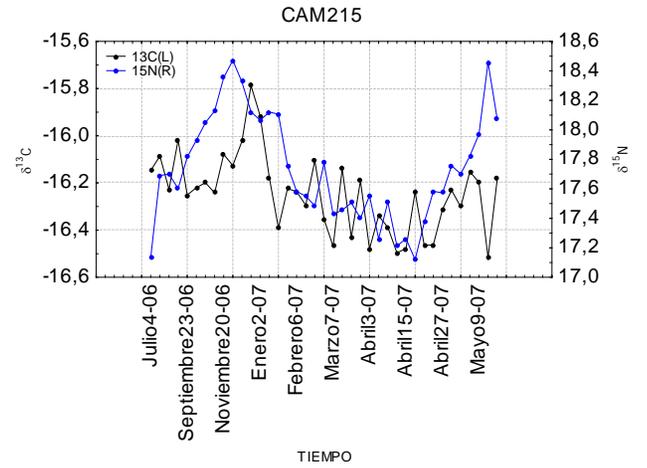
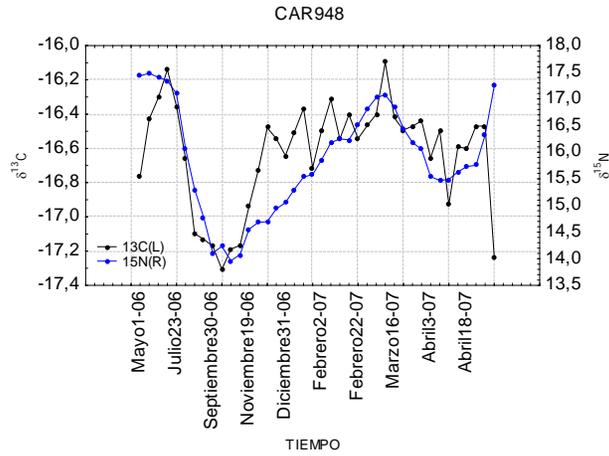
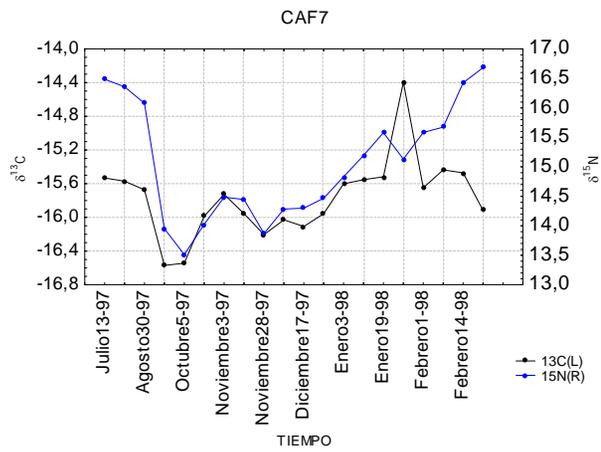
ZHAO, L., y SCHELL, D. 2004. Stable isotope ratios in harbor seal *Phoca vitulina* vibrissae: effects of growth patterns on ecological records. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 281: 267–273.

ANEXOS

Anexo 1. Tabla resumen de las vibrisas utilizadas en cada uno de los procedimientos realizados.

Procedimiento	Individuo	Vibrisa empleada	Tasa de Crecimiento (mm/d)	Perfil isotópico (concordante)
Experimento de Glicina	R94	R94	0.346	Ninguna vibrisa del experimento de Glicina con tasa de crecimiento se utilizó para corroborar su perfil isotópico
	R541	R541	0.423	
	1968	1968	0.095	
	1361	1361(2)	0.103	
		1361R	0.391	
		1361L	0.391	
	M251	M251L	0.102	
	1968	1968R	0.236	
0.088				
S122	S122R	0.284		
Vibrisas Naturales de AÑO NUEVO	CAF1	CAF1	-----	Si
	CAF2	CAF2	-----	No
	CAF3	CAF3	-----	No
	CAF4	CAF4	-----	Si
	CAF5	CAF5	-----	No
	CAF6	CAF6	-----	No
	CAF7	CAF7	-----	Si
	CAF8	CAF8	-----	No
	CAF9	CAF9	-----	No
	CAR948	CAR948	-----	Si
	CAM215	CAM215	-----	Si
	CA2888	CA2888	-----	Si
	CAM251	CAM251	-----	Si
Vibrisas Naturales de SAN BENITO	ISBCF1	ISBCF1	-----	Si
	ISBCF1	ISBCF1	-----	Si
	ISBWM2	ISBWF2	-----	No
	ISBWF3	ISBWF3	-----	Si
	ISBCF4	ISBCF4	-----	Si
	ISBWF5	ISBWF5	-----	Si
	ISBWF6	ISBWF6	-----	Si
	ISBC7	ISBC7	-----	Si
	ISBCF8	ISBCF8	-----	Si
	ISBCF9	ISBCF9	-----	No
ISBCF10	ISBCF10	-----	Si	

Anexo 2. Perfiles isotópicos ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) de hembras de elefante marino del norte, *Mirounga angustirostris*, de Isla Año Nuevo, California, correspondientes a las hembras que presentar perfil concordante con periodos de ayuno y alimentación (n=7).



Anexo 3. Perfiles isotópicos ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) de hembras de elefante marino del norte, *Mirounga angustirostris*, de Islas San Benito, Baja California Sur, correspondientes a las hembras que presentar perfil concordante con periodos de ayuno y alimentación (n=6).

