



Instituto Politécnico Nacional
Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas



HÁBITOS ALIMENTARIOS DE LOS DELFINES MOTEADO (*Stenella attenuata*) Y TORNILLO (*Stenella longirostris*) EN LA COSTA CENTRAL DE OAXACA INFERIDOS MEDIANTE ISÓTOPOS ESTABLES DE N Y C

TESIS

Que para obtener el grado de
Maestría en Ciencias en Manejo de Recursos Marinos

Presenta

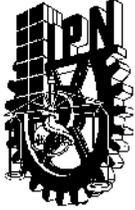
Arturo Bell Enríquez García

Director 1

Director 2

Dr. Fernando R. Elorriaga Verplancken M. en C. Francisco Villegas Zurita

Av. Instituto Politécnico Nacional, Colonia Palo de Santa Rita, Baja California Sur, México, 2020.



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de siendo las horas del día del mes de del se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Posgrado de: para examinar la tesis titulada: del (la) alumno (a):

Apellido Paterno:	ENRIQUEZ	Apellido Materno:	GARCÍA	Nombre (s):	ARTURO BELL
-------------------	----------	-------------------	--------	-------------	-------------

Número de registro: Aspirante del Programa Académico de Posgrado:

Una vez que se realizó un análisis de similitud de texto, utilizando el software antiplagio, se encontró que el trabajo de tesis tiene 3 % de similitud. **Se adjunta reporte de software utilizado.**

Después que esta Comisión revisó exhaustivamente el contenido, estructura, intención y ubicación de los textos de la tesis identificados como coincidentes con otros documentos, concluyó que en el presente trabajo **SI** **NO** **SE CONSTITUYE UN POSIBLE PLAGIO.**

JUSTIFICACIÓN DE LA CONCLUSIÓN:

El porcentaje de similitud es por aspectos metodológicos adecuadamente referidos a fuente original.

****Es responsabilidad del alumno como autor de la tesis la verificación antiplagio, y del Director o Directores de tesis el análisis del % de similitud para establecer el riesgo o la existencia de un posible plagio.**

Finalmente y posterior a la lectura, revisión individual, así como el análisis e intercambio de opiniones, los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR** **SUSPENDER** **NO APROBAR** la tesis por **UNANIMIDAD** o **MAYORÍA** en virtud de los motivos siguientes:

Satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

COMISIÓN REVISORA DE TESIS


Fernando Ricardo Elorriaga Verplancken

Director de Tesis
Nombre completo y firma

Nombre completo y firma

Nombre completo y firma


Francisco Villegas Zurita

2° Director de Tesis (en su caso)
Nombre completo y firma

Nombre completo y firma

Nombre completo y firma
PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 08 del mes de Junio del año 2020

El (la) que suscribe BIOL. MAR. ARTURO BELL ENRÍQUEZ GARCÍA Alumno (a) del Programa
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

con número de registro B180561 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DR. FERNANDO RICARDO ELORRIAGA VERPLANCKEN Y M. EN C. FRANCISCO VILLEGAS ZURITA

y cede los derechos del trabajo titulado:

"HÁBITOS ALIMENTARIOS DE LOS DELFINES MOTEADO (*Stenella attenuata*) Y TORNILLO (*Stenella Longirostris*) EN LA COSTA CENTRAL DE OAXACA INFERIDOS MEDIANTE ISÓTOPOS ESTABLES DE N Y C"

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

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: aenriquezg1700@alumno.ipn.mx - arturo.bell.eg@gmail.com - felorriaga@ipn.mx - fvillegasz@hotmail.com

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

BIÓL. MAR. ARTURO BELL ENRÍQUEZ GARCÍA

Nombre y firma del alumno

Arturo Bell Enriquez Garcia

Tesis11062020ABEG.docx

Resumen de fuentes

3%

SIMILITUD GENERAL

1	www.scielo.org.mx INTERNET	<1%
2	www.ciesas-golfo.edu.mx INTERNET	<1%
3	www.scielo.sa.cr INTERNET	<1%
4	www.humedalesbahiadepanama.org INTERNET	<1%
5	Universidad Cooperativa de Colombia on 2019-11-09 TRABAJOS ENTREGADOS	<1%
6	BENEMERITA UNIVERSIDAD AUTONOMA DE PUEBLA BIBLIOTECA on 2019-06-26 TRABAJOS ENTREGADOS	<1%
7	aquaticcommons.org INTERNET	<1%
8	diariooficial.segob.gob.mx INTERNET	<1%
9	BENEMERITA UNIVERSIDAD AUTONOMA DE PUEBLA BIBLIOTECA on 2019-10-18 TRABAJOS ENTREGADOS	<1%
10	eprints.ucm.es INTERNET	<1%
11	es.scribd.com INTERNET	<1%
12	issuu.com INTERNET	<1%
13	tesis.ipn.mx:8080 INTERNET	<1%
14	u.jimdo.com INTERNET	<1%
15	www.tdx.cat INTERNET	<1%
16	www.biblioteca.cicimar.ipn.mx INTERNET	<1%
17	cienciaergosum.uaemex.mx INTERNET	<1%
18	www.funsalud.org.mx INTERNET	<1%
19	www.repositoriodigital.ipn.mx INTERNET	<1%
20	CONACYT on 2017-11-23 TRABAJOS ENTREGADOS	<1%
21	Instituto Politecnico Nacional on 2020-05-19 TRABAJOS ENTREGADOS	<1%
22	University of South Florida on 2020-03-09 TRABAJOS ENTREGADOS	<1%
23	afspubs.onlinelibrary.wiley.com INTERNET	<1%
24	scholarworks.alaska.edu INTERNET	<1%



25	www.humedalesibericos.com INTERNET	<1%
26	Krishna Das, Ophélie Holleville, Conor Ryan, Simon Berrow, Anita Gilles, Denis Ody, Loïc N. Michel. "Isotopic niches of fin whales from the Mediterranean Sea and the Celtic Sea (North Atl... CROSSREF	<1%
27	diposit.ub.edu INTERNET	<1%
28	documents.mx INTERNET	<1%
29	es.m.wikipedia.org INTERNET	<1%
30	mexicoambiental.com INTERNET	<1%
31	patents.google.com INTERNET	<1%
32	pmcarbono.org INTERNET	<1%
33	repositorio.uam.es INTERNET	<1%
34	repositoriodigital.ipn.mx INTERNET	<1%
35	ruc.udc.es INTERNET	<1%
36	www.agendadelmar.com INTERNET	<1%
37	www.aoaxaca.com INTERNET	<1%
38	www.aulamedicamultimedia.com INTERNET	<1%
39	www.redalyc.org INTERNET	<1%
40	www.scribd.com INTERNET	<1%

Se excluyeron los depósitos de búsqueda:

- Ninguno

Excluido del Informe de Similitud:

- Bibliografía
- Citas
- Citations
- Coincidencias menores (10 palabras o menos)

Se excluyeron las fuentes:

- Ninguno



Resumen

La coexistencia entre especies simpátricas requiere de cierto grado de repartición de recursos. En este sentido, existe desconocimiento sobre *S. attenuata* (SA) y *S. longirostris* (SL) en México, por lo que se utilizó el análisis de isótopos estables para investigar diferencias en sus hábitos alimentarios, particularmente en posición/amplitud trófica y uso de hábitat ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$, respectivamente; comparaciones y estimaciones Bayesianas de nichos isotópicos y niveles tróficos), identificar relaciones tróficas con otras especies de la región (modelo de mezcla Bayesiano), así como explorar la posible diversificación alimentaria intra-específica relacionando los valores isotópicos de cada especie con sus linajes maternos (ADNmt, Clasificador por Bosques Aleatorios). La obtención de muestras de piel se realizó en la Costa Central de Oaxaca, desde 2016 hasta 2019 (temporadas secas). Se encontró una tendencia a la segregación alimentaria entre ambos delfínidos, especialmente en fuentes de carbono ($\delta^{13}\text{C}$: $P(\text{SA} > \text{SL}) = 100\%$); además, SA ($n=22$) presentó un nicho isotópico mayor que SL ($n=25$; SIBER; $\text{SEAc} = 0.90\%_0^2$ vs $0.76\%_0^2$) y valores de $\delta^{15}\text{N}$ más positivos, con un traslape del 33%, sugiriendo hábitos más costeros de SA. Se encontró una variación interanual para ambas proporciones isotópicas en ambas especies, principalmente en 2018, posiblemente debido a señales provenientes de isoterrenos distintos, aunque no se descartan cambios en el espectro trófico. En SL, estas diferencias isotópicas estuvieron relacionadas con la presencia de diferentes grupos haplotípicos con distintos valores y amplitudes de nichos isotópicos en cada año. Las presas más relevantes fueron *Benthosema panamense* e *Hyporhamphus naos* ($\sim 50\%$), aunque *B. panamense* fue más dominante para 2017SL respecto a 2016-17SA ($P(\%17\text{SL} > \%16-17\text{SA}) = 89\%$). Los niveles tróficos fueron 4.1 y 3.8 para SA y SL, respectivamente. Este trabajo evidencia una repartición de recursos entre y dentro de ambas especies de delfínidos presentes en la Costa Central de Oaxaca.

Palabras clave: Delfín moteado pantropical, delfín tornillo, partición de nicho, Pacífico Sur Mexicano, ecología trófica, ADN mitocondrial, haplotipos, aprendizaje automatizado.

Abstract

Coexistence among sympatric species requires a certain degree of resource partitioning. In this regard, there is a lack of knowledge regarding *S. attenuata* (SA) and *S. longirostris* (SL) in Mexico; hence, the stable isotope analysis was used to assess the differences between their feeding habits, particularly in trophic position/amplitude and habitat use ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$, respectively; Bayesian comparisons and estimations of isotopic niches and trophic levels), to identify trophic relationships with other species from the region (Bayesian mixing model). Additionally, the possible intra-specific feeding diversification was explored by linking the isotopic values of both species with their matrilineages (mtDNA, Random Forest Classifier). Surveys were performed in the Central Coast of Oaxaca, from 2016 to 2019 (dry seasons). A trend towards feeding segregation was found between both delphinids, especially in carbon sources ($\delta^{13}\text{C}$, $p(\text{SA} > \text{SL}) = 100\%$); furthermore, SA ($n=22$) presented a higher isotopic niche than SL ($n=25$; SIBER, $\text{SEAc} = 0.9\text{‰}^2$ vs 0.7‰^2) and more positive $\delta^{13}\text{C}$, with an 33% overlap, which suggests more coastal habits of SA. An interannual variation for both isotopes of both species was found, mainly in 2018, possibly due to signals coming from different isoscapes, although changes in the trophic spectrum are not discarded. In SL, these isotopic differences were related with the presence of different haplotypic groups with distinct isotopic values and isotopic niche amplitude each year. The most relevant prey species were *Benthosema panamense* and *Hyporhamphus naos* ($\sim 50\%$), although *B. panamense* was more dominant for SL ($p(\% \text{SL} > \% \text{SA}) = 89\%$). Calculated trophic levels were 4.1 and 3.8 for SA and SL, respectively. This work provides evidence of a resource partitioning between and within both dolphin species that inhabit the Central Coast of Oaxaca.

Key words: Pantropical spotted dolphin, spinner dolphin, niche partitioning, Mexican South Pacific, trophic ecology, mitochondrial DNA, haplotypes, machine learning.

Índice general

1. Introducción	1
2. Antecedentes	8
2.1. Dieta de <i>S. attenuata</i> y <i>S. longirostris</i>	8
2.2. Repartición de nicho interespecífica	9
2.3. Repartición de nicho intraespecífica	11
3. Justificación	13
4. Hipótesis y objetivos	14
4.1. Hipótesis	14
4.2. Objetivos	14
4.2.1. Objetivo general	14
4.2.2. Objetivos particulares	14
5. Materiales y Métodos	16
5.1. Área de estudio	16
5.2. Obtención de muestras	16
5.3. Procesamiento de muestras	20
5.4. Análisis de isótopos estables	21
5.4.1. Amplitud trófica	22
5.4.2. Nivel Trófico	23
5.4.3. Modelos de mezcla	24
5.5. Variabilidad ambiental interanual	25
5.6. Diversificación alimentaria intra-específica	26
5.6.1. Extracción de ADN	26
5.6.2. Amplificación y secuenciación de región control de ADNmt	27
5.6.3. Procesamiento de secuencias	28
5.6.4. Relación entre grupos y valores isotópicos	30

6. Resultados	34
6.1. Análisis de isótopos estables	34
6.1.1. Comparación interespecífica	34
6.1.2. Comparación interespecífica entre años	36
6.1.3. Nivel trófico y Contribuciones de presas potenciales a las dietas de <i>S. attenuata</i> y <i>S. longirostris</i>	41
6.2. Variabilidad ambiental interanual	47
6.3. Diversificación alimentaria intra-específica	48
6.3.1. <i>S. attenuata</i>	48
6.3.2. <i>S. longirostris</i>	53
7. Discusión	61
7.1. Análisis de Isótopos Estables	61
7.1.1. Comparación interespecífica	61
7.1.2. Comparación interespecífica entre años	65
7.1.3. Variabilidad ambiental interanual	68
7.1.4. Nivel trófico y contribuciones de presas potenciales a las dietas de <i>S. attenuata</i> y <i>S. longirostris</i>	69
7.2. Diversificación alimentaria intra-específica	78
8. Conclusiones	80
Referencias	81

Índice de tablas

5.I. Ejemplo de matriz de confusión para un clasificador con dos clases, A (positivo) y B (negativo). VP: verdaderos positivos, VF: verdaderos negativos, FP: falsos positivos, FN: falsos negativos.	33
6.I. Tabla con tamaños de muestra y medias \pm desviación estándar cada especie e isótopo analizado. SA o SL son <i>S. attenuata</i> o <i>S. longirostris</i> , respectivamente, para los años 2016 a 2019, según corresponda.	41
6.II. Resultados de las pruebas de normalidad y homocedasticidad para ambos isótopos y ambas especies. SA o SL son <i>S. attenuata</i> o <i>S. longirostris</i> , respectivamente, para los años 2016-2019, según corresponda. *: debido al tamaño de muestra (< 5), estos resultados no son tomados en cuenta.	43
6.III. Resultados de la prueba <i>post-hoc</i> de comparaciones múltiples Tukey HSD para <i>S. attenuata</i> y <i>S. longirostris</i> para ambos isótopos. Arriba de las diagonales se encuentran las diferencias de medias entre los grupos, debajo los valores de p para cada comparación. Se marcan con * las comparaciones significativas a un $\alpha = 0.05$. SA o SL son <i>S. attenuata</i> o <i>S. longirostris</i> , respectivamente, para los años 2016-2019, según corresponda.	45
6.IV. Tabla con tamaños de muestra y medias \pm desviación estándar para cada isótopo y especie analizada. * ^C : Corrección por lípidos por C:N > 4 utilizando la ecuación de Post <i>et al.</i> (2007).	45
6.V. Tabla con las áreas de los nichos isotópicos ocupados por cada especie de presa potencial.	46
6.VI. Niveles tróficos para los delfínidos y presas potenciales para el periodo de muestreo de las presas potenciales. SA o SL son <i>S. attenuata</i> o <i>S. longirostris</i> , respectivamente, para los años 2016-2017. Abreviaturas: b.epi: organismo base <i>Hiporhamphus naos</i> , b.meso: organismo base <i>B. panamense</i> , B.: Bayesiano, 1b: una línea base, 2b: dos líneas base, y B.2c corresponde al modelo con ambos isótopos y ambas líneas base. Los niveles de los modelos bayesianos son las modas de las distribuciones posteriores.	47

6.VII Contribuciones porcentuales de cada presa potencial a la dieta de los delfínidos estimadas por el modelo de mezcla.	49
6.VIII Resultados de las pruebas de Mantel entre las matrices de distancias euclidianas entre años para temperatura superficial del mar y valores isotópicos de ambos delfínidos.	49
6.IX. Resultados del Clasificador por Bosques Aleatorios para <i>S. attenuata</i>	53
6.X. Resultados del Clasificador por Bosques Aleatorios para <i>S. longirostris</i>	55

Índice de figuras

1.1.	Delfín moteado (adulto) <i>S. attenuata</i> . Foto: Arturo Bell Enríquez García. . .	3
1.2.	Delfín tornillo <i>Stenella longirostris</i> . Foto: Arturo Bell Enríquez García. . . .	5
5.1.	Mapa del área de estudio. El polígono azul representa la zona donde se realizaron los muestreos. El Golfo de Tehuantepec forma parte de la ecorregión de Chiapas-Nicaragua.	17
5.2.	Puntas adaptadas para la obtención de biopsias.	19
5.3.	Disparo a un ejemplar de <i>S. attenuata</i>	20
5.4.	Mapa del área de las imágenes satelitales de temperatura superficial del mar (Aqua MODIS, erdMBSstdmday). El polígono azul oscuro representa a Oaxaca, mientras que la zona sombreada en azul claro el área abarcada con las imágenes satelitales.	26
5.5.	Gel de agarosa después de la electroforesis. Primera columna (carril): escalera de peso molecular, una banda por cada 100 pares de bases, con los fragmentos más grandes arriba y los más pequeños abajo. Los siguientes carriles muestran las amplificaciones positivas (banda intensa) o negativas (sin banda o banda tenue) por la PCR de una serie de muestras.	29
5.6.	Fragmento de un cromatograma de un individuo de <i>S. attenuata</i> . El fragmento señalado con azul corresponde a una zona con un error de asignación de base, señalado en rojo.	30
6.1.	Frecuencias de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ para la piel de ambas especies de delfínidos.	35
6.2.	Prueba de t mediante el método bayesiano. Las barras negras horizontales representan el intervalo de alta densidad del 95 % (HDI; <i>i.e.</i> , los valores más probables), mientras que la línea punteada indica la posición donde la diferencia de medias es igual a 0.	36
6.3.	Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ para los <i>S. attenuata</i> (negro) y <i>S. longirostris</i> (rojo), con una Elipse Estándar Corregida y una Envoltura Convexa por especie. . .	37

6.4.	Variación interanual de la distribución de frecuencias de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ para la piel de ambas especies de delfínidos.	39
6.5.	Distribuciones posteriores de las diferencias de medias de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ entre años, intra- e interespecíficas, para la piel de ambas especies de delfínidos. Las barras negras horizontales representan el Intervalo de más Alta Densidad y la línea verde punteada la diferencia de medias igual a 0.	40
6.6.	Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ para <i>S. attenuata</i> y <i>S. longirostris</i> , con una Elipse Estándar Corregida y una Envoltura Convexa por especie y por año.	42
6.7.	Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ para <i>S. attenuata</i> (negro), <i>S. longirostris</i> (rojo) (años 2016-2017) y especies seleccionadas como presas potenciales, con una Elipse Estándar Corregida y una Envoltura Convexa por especie.	44
6.8.	Distribuciones posteriores de la estimación bayesiana de los niveles tróficos para ambos delfínidos (SA: <i>S. attenuata</i> ; SL: <i>S. longirostris</i>).	48
6.9.	Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para <i>S. attenuata</i> (círculos) y <i>S. longirostris</i> (triángulos) y los corregidos para las presas potenciales. El polígono azul muestra la zona de mezcla isotópica.	50
6.10.	Distribuciones posteriores de las contribuciones porcentuales probables de las presas potenciales a las dietas de ambos delfínidos.	51
6.11.	Correlaciones entre las distribuciones posteriores de las contribuciones porcentuales probables de las presas potenciales a las dietas de ambos delfínidos.	52
6.12.	Imágenes de satélite de temperatura superficial del mar. Compuestos trimestrales para cada año comprendido en el periodo de muestreo.	56
6.13.	Árboles filogenéticos de <i>S. attenuata</i>	57
6.14.	Nichos isotópicos de los grupos genéticos establecidos para <i>S. attenuata</i>	58
6.15.	Árboles filogenéticos de <i>S. longirostris</i>	59
6.16.	Nichos isotópicos de los grupos genéticos establecidos para <i>S. longirostris</i>	60

7.1. Mapa con la ubicación del área de estudio (polígono azul claro); poblaciones propuestas por Escorza-Treviño <i>et al.</i> (2005) (límites en verde, MN: México Norte, AC: América Central, CR: Costa Rica, E: Ecuador); sitios 4, 5 y 6 de Roman-Reyes (2005).	63
7.2. Índice Multivariado del ENSO (MEI), v2. Datos obtenidos de 2010 a 2019 desde https://www.esrl.noaa.gov/psd/enso/mei/	70

Introducción

La dieta y los hábitos alimentarios determinan la posición de los animales en las redes tróficas y definen su papel ecológico (Pauly *et al.* 1998); además, diferencias en estos atributos entre individuos de una misma especie pueden promover diferencias genéticas, tal y como ha sido evidenciado en orcas (*Orcinus orca* (Linnaeus, 1758), Hoelzel *et al.* 2007). En el caso de los cetáceos (Mammalia: Cetartiodactyla), la mayor parte de los estudios que analizan los hábitos alimentarios se basan en la determinación de la dieta a nivel específico mediante análisis de contenido estomacal de individuos varados (*e.g.* Odell y McClune 1999; Fernández *et al.* 2011); sin embargo, existen otras técnicas más recientes como la del análisis de isótopos estables.

Las proporciones de los isótopos estables pesados con respecto a los ligeros se obtienen mediante una cromatografía de gases seguida por una espectrometría de masas de relaciones isotópicas (Sulzman 2007). Dichas proporciones, también llamadas señales o valores, proveen información sobre diferentes aspectos asociados a las cadenas tróficas; por ejemplo, las señales isotópicas de carbono y nitrógeno de un organismo proveen información alimentaria valiosa (Walker *et al.* 1999), ya que las proporciones $\delta^{15}\text{N}$ reflejan el estatus trófico, en términos de posición y amplitud, en la mayor parte de las redes alimentarias de un ecosistema, y en una menor proporción, el estatus nutricional (Michener y Kaufman 2007). Por su parte, las señales de $\delta^{13}\text{C}$ permiten la ubicación de fuentes de energía dentro de un ecosistema, y en el caso de especies migratorias puede reflejar su alimentación en áreas lejanas al medio en el que fueron muestreadas (Minagawa y Wada 1984; Newsome *et al.* 2007; Elorriaga-Verplancken *et al.* 2018). Lo anterior se basa en la ventana de tiempo representada en el análisis, la cual se encuentra en función de la tasa de recambio isotópica en el tejido, dada la actividad metabólica del mismo (Busquets-Vass *et al.* 2017). En el caso de la piel de odontocetos en cautiverio (tursiones, *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821); belugas, *Delphinapterus leucas* (Pallas, 1776)) se ha estimado que esta ventana de tiempo es de dos a tres meses previos al momento del muestreo (Hicks *et al.* 1985; St. Aubin *et al.* 1990; Browning *et al.* 2015; Giménez *et al.* 2016).

Una de las aplicaciones más comunes del análisis de isótopos estables es la estimación de

la contribución porcentual de un conjunto de fuentes isotópicas a una mezcla, destacando la reconstrucción de la dieta de los animales como el uso más frecuente (Phillips 2012; Phillips *et al.* 2014). Estas reconstrucciones están basadas en que la composición isotópica de un consumidor refleja la composición de su dieta, según las proporciones de los ítems en ella (DeNiro y Epstein 1976).

Un aspecto relacionado con los hábitos alimentarios, y que se ha enlazado con el análisis de isótopos estables, es el concepto de nicho ecológico. Este se define como un hipervolumen n -dimensional que puede ser particionado en ejes scenopoéticos, representando los componentes ambientales (*e.g.* marino o terrestre, costero u oceánico, latitud, temperatura, altitud, etc.) y bionómicos, que se refieren principalmente a los componentes tróficos (*e.g.* nivel trófico, amplitud trófica; Hutchinson 1978; Jackson *et al.* 2011; Yeakel *et al.* 2016). Se ha propuesto que estos ejes pueden ser cuantificados de modo aproximado utilizando las proporciones de isótopos estables (Newsome *et al.* 2007); ya que, el $\delta^{15}\text{N}$ incrementa de manera escalonada con cada nivel trófico (Minagawa y Wada 1984) y es, por tanto, análogo a un eje bionómico. Por otra parte, aunque el $\delta^{13}\text{C}$ varía ligeramente con el nivel trófico, refleja principalmente las fuentes de carbono dentro de una red trófica y puede ser considerado como un eje tanto bionómico como scenopoético (Jackson *et al.* 2011).

En consecuencia, el nicho isotópico de un consumidor es una especificación reducida del nicho de Hutchinson (Newsome *et al.* 2007), definido como la distribución isotópica de un consumidor en las dimensiones determinadas por el número de isótopos empleados (Newsome *et al.* 2007). Aunque estrictamente el nicho isotópico no es lo mismo que el nicho trófico, estos están fuertemente correlacionados (Jackson *et al.* 2011), a tal punto de ser considerados sinónimos cuando el nicho isotópico es conducido principalmente por interacciones consumidor-recurso (Yeakel *et al.* 2016). Los cambios en el tamaño del nicho isotópico se han relacionado con la fragmentación de los ecosistemas, diversificación evolutiva, e incluso respuestas individuales a ambientes estacionales (Yeakel *et al.* 2016).

Dentro de la teoría del nicho, el principio de exclusión competitiva (Gause 1934; Hardin 1960) indica que la coexistencia de especies simpátricas requiere de cierto grado de partición de recursos, el cual en cetáceos es alcanzado mediante el uso diferencial de microhábitats, variaciones temporales en el uso de hábitat o diferentes estrategias de forrajeo (Loizaga de

Castro *et al.* 2017; Giménez *et al.* 2017).

En este sentido, los delfines moteado pantropical *Stenella attenuata* (Gray, 1866) y tornillo *Stenella longirostris* (Gray, 1828) son dos especies simpátricas poco estudiadas en términos de sus hábitos alimentarios y su relación de simpatría, no solo en México, sino a nivel mundial.

El delfín moteado es una especie de cetáceo odontoceto perteneciente a la familia Delfinidae (Perrin *et al.* 2009). Son animales delgados e hidrodinámicos que se caracterizan por un hocico alargado y delgado, que se separa del melón por un evidente pliegue; la aleta dorsal es angosta, falcada y comúnmente termina en punta (Fischer *et al.* 1995). Al nacer su coloración es uniforme, pero los adultos presentan una capa dorsal oscura que se atenúa debajo de la aleta dorsal y manchas blancas que varían en cantidad (Fig. 1.1) (Jefferson *et al.* 2011). Los adultos maduros sexualmente miden entre 170 y 240 cm (Allen *et al.* 2011), y pueden llegar a pesar hasta 119 kg (Perrin 2001).



Figura 1.1. Delfín moteado (adulto) *S. attenuata*. Foto: Arturo Bell Enríquez García.

El delfín moteado habita en todas las aguas tropicales y subtropicales del mundo; sin

embargo, es particularmente abundante en el Pacífico Oriental Tropical (POT) y en las costas de Oaxaca, México (Meraz y Sánchez-Díaz 2008). Existen dos subespecies: *S. attenuata attenuata*, la cual se distribuye en las aguas oceánicas del sur de México, en Centroamérica y Ecuador, conformando grupos de más de 300 individuos; y *S. attenuata graffmani*, el cual habita las aguas costeras a lo largo de una franja de 200 km de ancho desde México hasta Perú (Dinzon *et al.* 1994). La especie presenta una preferencia por aguas de entre 850 m hasta 4900 m de profundidad y forma grupos que varían entre 3 y 250 delfines (Moreno *et al.* 2005). Se han realizado algunas estimaciones de la abundancia (\pm CV) del delfín moteado costero en el POT, las cuales variaron entre $96,738 \pm 38.6\%$ y $228,038 \pm 34.3\%$ individuos durante el periodo 1998 - 2000 (Gerrodette y Forcada 2002) y de $278,155 \pm 59\%$ individuos en el 2006 (Gerrodette *et al.* 2008).

El delfín moteado oceánico se alimenta principalmente de peces epipelágicos y mesopelágicos, calamares y crustáceos (Robertson y Chivers 1997). Por otra parte, la dieta del delfín moteado costero es menos conocida; sin embargo, ha sido reportado como un depredador mayoritariamente ictiófago, especialmente de especies que viven en el fondo (Perrin 2001; Perrin *et al.* 2009). Se han reportado también diferencias entre las dietas de hembras lactantes y no lactantes (Bernard y Hohn 1989).

Por su parte, el delfín tornillo (Fig. 1.2) es el cetáceo pequeño más común en aguas tropicales. Es posible verlo a la distancia cuando salta, gira en el aire y cae en el agua causando una gran salpicadura. Puede ser identificado externamente por su hocico relativamente largo y delgado, con una marcada separación del melón; por su patrón de coloración y su aleta dorsal a la mitad del cuerpo. Es pequeño y delgado; los adultos maduros sexualmente, miden entre 129 y 235 cm y pesan entre 23 y 78 kg. El patrón de coloración más común es tripartita, el cual consiste en una capa dorsal gris oscuro, campos laterales más claros y una zona ventral blanca o gris claro (Perrin 1998).

Se conocen tres subespecies en la actualidad (Perrin 1990): *Stenella longirostris longirostris*: delfines tornillo de Gray, que presentan el patrón de coloración tripartita antes mencionado y un ligero dimorfismo sexual; *Stenella longirostris orientalis*: delfines tornillo orientales, cuentan con un patrón de coloración gris acero monótono con parches blancos alrededor de los genitales y las axilas, presentan el dimorfismo sexual más marcado; *Stenella*



Figura 1.2. Delfín tornillo *Stenella longirostris*. Foto: Arturo Bell Enríquez García.

longirostris centroamericana: antes llamados tornillos de Costa Rica, los cuales son los menos conocidos pero parecen tener un patrón de coloración similar a los orientales aunque puede que carezcan de los parches blancos presentes en estos últimos. Además, se describió un tipo más en el Pacífico Oriental Tropical (Perryman y Westlake 1998), comúnmente llamado delfín tornillo de vientre blanco, el cual parece representar un híbrido entre los tornillos orientales y de Gray (Jefferson *et al.* 2011).

Los delfines tornillo orientales son comúnmente encontrados en grupos de alrededor de 100 individuos, aunque en ocasiones se juntan en grupos con más de 1000 animales. El tamaño del grupo tiende a ser mayor por las mañanas y disminuir en la tarde, lo cual se ha relacionado con procesos sociales tales como comportamientos de afiliación (caricias, interacciones sexuales y pseudosexuales) posteriores a la alimentación nocturna y previos a su fase de descanso durante la tarde (Lammers 2004). También pueden congregarse con manadas de delfines moteados y tornillos de vientre blanco en grandes grupos de alimentación, los

cuales a menudo se encuentran en asociación con bancos de atún aleta amarilla (Allen *et al.* 2011). Jefferson *et al.* (2011) mencionan que su distribución es prácticamente idéntica a la del delfín moteado, con límites cerca de los 40°N y 40°S. Se han realizado algunas estimaciones de la abundancia (\pm CV) del delfín tornillo oriental en el POT, la cual varió entre 271,322 \pm 38.2 % y 734,071 \pm 40.9 % individuos durante el periodo 1979 - 2000 (Gerrodette y Forcada 2002) y fue de 1,062,879 \pm 26 % individuos en el 2006 (Gerrodette *et al.* 2008).

La dieta de esta especie en el Pacífico Oriental Tropical incluye principalmente peces mesopelágicos pequeños (menores a 20 cm) y camarones sergéstidos obtenidos en inmersiones de al menos 200-300 m (Perrin 1998).

En la actualidad, *S. attenuata* se encuentra en la categoría de preocupación menor (LC) en la lista roja de la IUCN (Hammond *et al.* 2012) y en el apéndice II de CITES. Por otra parte, *S. longirostris* se encuentra en la categoría de datos deficientes (DD) de la lista roja de la IUCN (Bearzi *et al.* 2012) y en el apéndice II de CITES. En México ambas especies se encuentran protegidas por la NOM-059-SEMARNAT-2010 en la categoría de "Sujeta a Protección Especial" (Pr, Anónimo 2010).

Debido a que incluso las poblaciones de animales altamente móviles se adaptan a condiciones locales y eventualmente divergen, esto causa que las especies evolucionen (Escorza-Treviño *et al.* 2005); por lo tanto, en términos de manejo y conservación, es clave definir stocks y/o poblaciones de manera clara (Brotons *et al.* 2019), ya que, si durante la toma de decisiones se considera a las especies como una sola entidad, ignorando la variación intra-específica, las medidas resultantes pueden ser inválidas (Coyle 1998). En este sentido, es importante mencionar que la estructura genética poblacional puede estar afectada por factores como límites geográficos o patrones de comportamiento (Hoelzel y Dover 1991). A escala regional en los océanos, sin embargo, los límites son difusos; por lo tanto, las diferencias interindividuales en el nicho ecológico pueden ser motores de segregación intra-específica (Giménez *et al.* 2017), y eventualmente de divergencias genéticas (Hoelzel *et al.* 2007).

La región control del ADN mitocondrial ha sido utilizada ampliamente como un marcador molecular para inferir divergencias genéticas recientes entre poblaciones (*e.g.* Hoelzel y Dover 1991; Hoelzel *et al.* 1998; Hoelzel *et al.* 2007), debido a que es una región no codificante que acumula mutaciones a una tasa hasta 10 veces más alta que en regiones codificantes, lo

cual puede ser explicado por la falta de un sistema eficiente de reparación de ADN y de histonas protectoras. Además, es importante mencionar que las inferencias realizadas son sobre linajes maternos debido a la herencia matrilineal del ADN mitocondrial (Galtier *et al.* 2009; Lembring 2013).

Tomando en cuenta lo anterior, en este trabajo se utilizará el análisis de isótopos estables de nitrógeno y carbono como un indicador de los hábitos alimentarios de dos especies simpátricas de delfines, *S. attenuata* y *S. longirostris*, en la Costa Central de Oaxaca, México, así como para inferir una posible segregación alimentaria entre ambas. Además, se buscará conocer la contribución porcentual probable de presas potenciales que forman parte de la pesca ribereña local a la dieta de ambas especies. Además, se emplearán marcadores moleculares para investigar la existencia de una posible segregación alimentaria intraespecífica por linajes maternos (haplotipos, región control de ADN mitocondrial).

Antecedentes

2.1 Dieta de *S. attenuata* y *S. longirostris*

Existen diversos estudios en donde se ha reconstruido la dieta *S. attenuata* o bien sus hábitos alimentarios en general, principalmente a nivel oceánico. Fitch y Brownell (1968) realizaron un análisis de otolitos a partir de contenido estomacal de distintas especies de cetáceos provenientes de diversos lugares alrededor del mundo. En el caso de *S. attenuata* en el POT, la familia Myctophidae fue la más abundante, seguida de las familias Centrolophidae y Exocoetidae. Estos resultados concuerdan con lo encontrado por Robertson y Chivers (1997), quienes determinaron que aproximadamente un 60 % de la dieta de *S. attenuata* en el POT estaba compuesta por peces mesopelágicos de la familia Myctophidae, así como lo encontrado en Taiwán por Wang *et al.* (2003), quienes reportaron que el 49 % de las presas correspondían a esta familia. Sin embargo, contrastan con lo encontrado por Perrin *et al.* (1973) en el POT, quienes resaltaron a las familias de peces epipelágicos Exocoetidae y Scombridae como importantes en la dieta de *S. attenuata*.

En el caso de *S. longirostris* en el POT, Perrin *et al.* (1973) revisaron 46 estómagos de individuos pertenecientes a esta especie, y encontraron que *Diogenichtys* sp., *Benthoosema panamense* (Tåning, 1932) (Myctophiformes: Myctophidae), *Vincigerria* sp. (Stomiiformes: Phosichthyidae) y *Bregmaceros* sp. (Gadiformes: Bregmacerotidae) fueron importantes solo para esta especie. Los autores destacan a un calamar ommastréfido (Oeopsida: Ommastrephidae), probablemente *Dosidicus gigas* (d'Orbigny 1835), como la presa más importante en términos de co-ocurrencia entre el delfín moteado y el atún de aleta amarilla.

Pauly *et al.* (1998), basándose en la información sobre dietas y niveles tróficos disponible en publicaciones sobre mamíferos marinos, reportaron que, en el POT, la dieta de *S. attenuata* está compuesta en un 30 % calamares pequeños, 20 % por calamares grandes, 10 % por pelágicos pequeños y un 40 % por peces misceláneos; mientras que la de *S. longirostris* en un 20 % por calamares pequeños, 20 % por calamares grandes, 40 % por mesopelágicos y 20 % por peces misceláneos. El nivel trófico para ambos delfínidos fue de 4.3.

En cuanto a estudios de alimentación utilizando isótopos estables, hay una escasez importante con respecto a *S. attenuata* y *S. longirostris*. No obstante, se han realizado diversos

trabajos de este tipo en otros odontocetos.

2.2 Repartición de nicho interespecífica

Ortega-Ortiz *et al.* (2014) realizaron un trabajo sobre orcas falsas, *Pseudorca crassidens* (Owen, 1846), en el Pacífico Central Mexicano, en el que se determinó por medio de $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$, y su fraccionamiento con respecto a algunas presas potenciales (peces y calamares), que los individuos muestreados podrían estarse alimentando en el área de estudio (Pacífico Central Mexicano) durante aproximadamente 69 días previos al muestreo, resaltando la importancia de la zona como área de alimentación de esta especie. Este es de los pocos estudios isotópicos en mamíferos marinos de la región; sin embargo, debido al bajo tamaño de muestra ($n=10$), los autores recomiendan que esta información se tome con precaución.

Existen trabajos sobre repartición de hábitat y recursos involucrando a las especies de este trabajo, desarrollados en otras cuencas oceánicas y utilizando análisis de isótopos estables, tales como los de Gross *et al.* (2009), Bisi *et al.* (2013), y Liu *et al.* (2015). Gross *et al.* (2009) analizaron la repartición de recursos y uso de hábitat en las especies *Peponocephala electra*, *Tursiops aduncus*, *S. attenuata* y *S. longirostris* en la Isla Mayotte en el Océano Índico Sudoriental, encontrando una segregación de *P. electra* con respecto a *S. attenuata* y *S. longirostris*. Además, encontraron un aislamiento de *T. aduncus* con respecto al resto de especies. Por su parte, Bisi *et al.* (2013) analizaron las señales isotópicas de C y N para determinar el uso de hábitat e investigar la existencia de alguna posible competencia por alimento entre delfines de la costa sudoriental de Brasil. Los autores clasificaron a *S. attenuata* como una especie de plataforma-pendiente continental y a *S. longirostris* como una especie oceánica. Además, *S. attenuata* y los delfines de Risso, *Grampus griseus* (G. Cuvier, 1812), mostraron valores bajos y similares de $\delta^{15}\text{N}$ indicando una posible superposición en sus hábitos alimentarios. Finalmente, Liu *et al.* (2015), estimaron el nivel trófico, la repartición de nicho y las concentraciones de cadmio y arsénico en *G. griseus*; cachalotes enanos, *Kogia sima* (Owen, 1866); delfines de Fraser *Lagenodelphis hosei*, Fraser, 1956; marsopas lisas, *Neophocaena phocaenoides* (Cuvier, 1829); delfines jorobados del Pacífico, *Sousa chinensis* (Osbeck, 1765); y *S. attenuata*, así como de el rorcual de Omura, *Balaenoptera omurai* Wada, Oishi & Yamada, 2003, utilizando $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ presentes en aguas de Taiwán (Pacífico Occidental). Uno de sus resultados más relevantes es la determinación de tres

grupos ecológicos: oceánico, nerítico y costero, lo cual evidencia la capacidad del análisis de isótopos estables para hacer distinguir los hábitos alimentarios de especies que se distribuyen en la misma zona. El primer grupo correspondió a *B. omurai*, con los valores más bajos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. El segundo grupo se formó con los valores intermedios de las especies: *L. hosei*, *K. sima*, *S. attenuata* y *G. griseus*. El tercer grupo estuvo formado por las especies con los valores más altos: *N. phocaenoides* y *S. chinensis*.

Es importante mencionar un trabajo no publicado realizado por Roman-Reyes (2005) en el Pacífico Oriental mexicano, quien conjunta el análisis de isótopos estables en músculo con el análisis de contenido estomacal para investigar la asociación entre el atún de aleta amarilla, *Thunnus albacares* (Bonnaterre, 1788), y los delfines *S. longirostris* y *S. attenuata*, encontrando diferencias tanto en valores isotópicos, como en la composición taxonómica de las presas de las tres especies. En términos isotópicos, *S. longirostris* presentó los valores de $\delta^{15}\text{N}$ más bajos, indicando un menor nivel trófico; mientras que *S. attenuata* presentó valores intermedios y con mayor variación. En términos de $\delta^{13}\text{C}$, las tres especies tuvieron valores similares, lo cual indica un posible aprovechamiento de las mismas áreas de alimentación.

Se han realizado otros trabajos abordando la partición del nicho trófico en cetáceos, tales como el de Fernández *et al.* (2011), quienes comprobaron la existencia de dos poblaciones (norte y sur) de turisiones, *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821), en España mediante el uso de isótopos estables. Uno de los más recientes es el de Witteveen y Wynne (2016), en el cual se prueba la hipótesis de que los rorcuales jorobado, *Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1781), y de aleta, *Balaenoptera physalus* (Linnaeus, 1758), del Golfo de Alaska exhiben partición en su nicho trófico. La comparación de los nichos isotópicos y los modelos de mezcla empleados apoyaron esta idea, con las ballenas de aleta alimentándose principalmente de zooplancton y las jorobadas de zooplancton y pequeños peces. Los autores concluyen que la partición de nicho entre especies simpátricas puede variar por región y puede ser el resultado de la disponibilidad de presas, preferencia sobre las mismas, o ambos. Un trabajo más reciente es el de Loizaga de Castro *et al.* (2017), quienes investigaron la partición de nicho entre delfines comunes, *Delphinus delphis* Linnaeus, 1758, y delfines de Fitzroy, *Lagenorhynchus obscurus* (Gray, 1828), en el Atlántico Sudoccidental, encontrando que ambas especies explotan nichos diferentes y, por tanto, la formación de grupos mixtos de ambas especies es temporal. Además,

los autores resaltan que, según la teoría del nicho, la coexistencia de especies simpátricas requiere de algún tipo de partición de recursos, y que en el caso de la familia Delphinidae, las especies usualmente difieren en la dieta o en el uso de hábitat.

2.3 Repartición de nicho intraespecífica

En cuanto a partición intraespecífica del nicho, Hoelzel y Dover (1991), Hoelzel *et al.* (1998) y Hoelzel *et al.* (2007) realizaron trabajos con orcas en distintas zonas geográficas, encontrando que la estructura poblacional de orcas a nivel regional está fuertemente relacionada con la diferenciación en comportamientos alimentarios de dos ecotipos, uno residente especializado en peces y otro transeúnte especializado en otros mamíferos marinos. Dichas diferencias alimentarias están complementadas por una alta asociación matrilineal en la especie, lo cual posiblemente llevó a que existan pocas similitudes genéticas entre ecotipos. Por otra parte, Giménez *et al.* (2017) encontraron que en delfines listados, *Stenella coeruleoalba* (Meyen, 1833), del Mar Mediterráneo pueden existir cambios ontogénicos en la dieta, dada la variación de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ con la longitud de los individuos. Además, recientemente Brotons *et al.* (2019) encontraron evidencia de diferencias poblacionales tanto genéticas (microsatélites, y región control de ADN mitocondrial) como en valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en tursiones, *T. truncatus*, alrededor de las Islas Baleares, indicando que esta divergencia poblacional se encuentra ligada a una segregación alimentaria.

Siguiendo en esta línea, tanto para *S. attenuata* como para *S. longirostris* se han identificado diferencias genéticas asociadas a regiones geográficas o subespecies. Con respecto a la primera, (Escorza-Treviño *et al.* 2005) analizaron secuencias de región control de ADN mitocondrial, y reportaron la posible existencia de una estructuración poblacional a dos niveles, de manera general entre la subespecie costera y la oceánica, y de manera regional entre cuatro posibles poblaciones costeras (Norte de México, América Central, Costa Rica y Ecuador). Para *S. longirostris*, (Oremus *et al.* 2007) encontraron evidencia que sugiere una estructuración poblacional entre seis islas del Archipiélago de Sociedad en el Pacífico Sur (Moorea, Tahití, Huahine, Raiatea, Tahaa y Bora Bora), utilizando tanto secuencias de ADN mitocondrial como microsatélites. Finalmente, Leslie y Morin (2018) analizaron datos de SNPs (Polimorfismos de Nucleótido Simple, por sus siglas en inglés) de *S. attenuata* y *S. longirostris* del POT, encontrando una diferenciación genética significativa entre casi todas

sus subespecies. Además, la diferenciación genética más importante que encontraron para *S. attenuata* fue entre la forma costera y la oceánica.

El presente estudio constituye una contribución valiosa al conocimiento sobre la ecología trófica de *S. attenuata* y *S. longirostris*, especialmente por la escasez de información que hay acerca de estas especies, particularmente en cuanto a la alimentación y la repartición de recursos y hábitat de estas especies dentro del área de estudio, en las costas de Oaxaca, México.

Justificación

S. attenuata y *S. longirostris* son dos especies simpátricas de delfínidos ampliamente distribuidas en las aguas tropicales de todos los océanos del mundo, las cuales son abundantes en el Pacífico Central Mexicano, y particularmente en las costas de Oaxaca (Meraz y Sánchez-Díaz 2008). La información que se tiene acerca de sus hábitos alimentarios se ha generado a partir de contenido estomacal de ejemplares varados, e inclusive de animales atrapados en la pesca de atún en el POT, generando información alimentaria en una ventana de tiempo de días previos al muestreo. El presente estudio es particularmente importante debido a que permitirá conocer más acerca de los hábitos alimentarios de estas especies y su relación de simpatría en aguas mexicanas. Además, al tratarse especies conspicuas, longevas y que son consideradas depredadores tope, pueden fungir como centinelas del ecosistema. Otro factor por el que estas especies son importantes es que son aprovechadas de manera no extractiva mediante la observación en su hábitat, como parte del turismo náutico, y es necesario generar conocimiento para proponer estrategias de conservación a nivel local y regional.

Hipótesis y objetivos

4.1 Hipótesis

Con base en el conocimiento sobre las presas de ambos delfínidos en el POT (Fitch y Brownell 1968; Perrin *et al.* 1973; Robertson y Chivers 1997), la probable alta diversidad de especies presa en la costa de Oaxaca (Bastida-Zavala *et al.* 2013), y los distintos nichos ecológicos que estas ocupan, i) los delfines *S. attenuata* y *S. longirostris* de esta zona presentan una dispersión alta de las proporciones isotópicas $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, ii) denotando una posible diversificación inter-individual de la dieta, indicada por la relación de los marcadores moleculares con las señales isotópicas. Así mismo, iii) las señales de ambas proporciones isotópicas (nichos isotópicos) presentan diferencias asociadas a una segregación interespecífica, como posible estrategia para evitar una competencia potencial por recursos (Loizaga de Castro *et al.* 2017; Giménez *et al.* 2017). Finalmente, iv) el fraccionamiento isotópico entre ambos delfínidos y sus presas potenciales indicará un aprovechamiento local de recursos.

4.2 Objetivos

4.2.1 Objetivo general

1. Conocer y comparar los hábitos alimentarios de los delfines moteados (*S. attenuata*) y tornillo (*S. longirostris*) en la costa de Oaxaca a partir de las proporciones de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en piel de individuos de ambas especies.

4.2.2 Objetivos particulares

1. Determinar el nivel trófico y la amplitud trófica de ambas especies en la costa central de Oaxaca utilizando la proporción isotópica $\delta^{15}\text{N}$.
2. Identificar una posible preferencia de hábitats de alimentación de ambas especies con base en la proporción isotópica $\delta^{13}\text{C}$.
3. Conocer posibles relaciones tróficas entre ambas especies de delfínidos y sus presas potenciales de la región a partir de las proporciones $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$.

4. Identificar una posible diversificación alimentaria interespecífica a partir de las proporciones $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$.
5. Identificar una posible diversificación alimentaria intraespecífica a partir de las proporciones $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ y su relación con marcadores moleculares.

Materiales y Métodos

5.1 Área de estudio

El presente estudio se realizó en la costa central de Oaxaca, cuyos límites se encuentran en la playa La Escobilla ($15^{\circ}43' N$ y $96^{\circ}45' O$) al noroeste, y la isla Montosa ($15^{\circ}45' N$ y $96^{\circ}4' O$) al sureste (Meraz y Sánchez-Díaz 2008). Esta zona se encuentra en el límite de las ecorregiones del Pacífico Tropical Mexicano y Chiapas-Nicaragua, dentro de la provincia del POT (Spalding *et al.* 2007). La primera ecorregión comprende desde Cabo San Lucas, Baja California Sur, hasta el límite Norte del Golfo de Tehuantepec en Puerto Ángel, Oaxaca. En esta zona predominan corrientes débiles y variables que en invierno tienen una dirección hacia el sureste y en verano hacia el noroeste. Por otra parte, la segunda ecorregión comprende desde el Golfo de Tehuantepec hasta Panamá. El Golfo de Tehuantepec es considerado como una de las tres zonas centroamericanas del Pacífico Tropical Oriental con altos niveles de productividad primaria, los cuales derivan del desarrollo invernal de surgencias costeras y una fuerte mezcla vertical por viento perpendicular a la costa, proceso que provee nutrientes a la capa superficial (Trasviña *et al.* 1995; Ortega-García *et al.* 2000).

Desde el punto de vista geológico, las costas de Oaxaca y Chiapas se pueden dividir también en dos regiones, una que comprende la mayor parte del Golfo de Tehuantepec (desde Salinas del Marqués, Oaxaca al Río Suchiate, Chiapas) que se caracteriza por una plataforma amplia de fondos blandos y otra de escasa plataforma continental de litoral rocoso que comprende la parte oeste de la costa de Oaxaca a partir de Salinas del Marqués hasta los límites con el estado de Guerrero (Ortega-García *et al.* 2000).

En términos de isotopía, y debido a que en el área hay fuertes procesos de desnitrificación a profundidad, los valores de $\delta^{15}N$ a nivel basal tienden a ser más altos que en otras zonas como el Pacífico Central Occidental o el Caribe (Takai *et al.* 2000), aunque son menores a los especialmente altos encontrados en el Golfo de California (Auriol-Gamboa *et al.* 2013; Elorriaga-Verplancken *et al.* 2018).

5.2 Obtención de muestras

Los muestreos se realizaron entre cinco y ocho km mar adentro, en el área comprendida entre las barras de Tonameca ($15^{\circ}39'24.45'' N$, $96^{\circ}46'54.46'' O$) y Bajos de Coyula ($15^{\circ}36'48.89''$

N, $96^{\circ}17'21.00''$ O) (Fig. 5.1), pertenecientes a los municipios de Santa María Tonameca y San Pedro Pochutla, Oaxaca, respectivamente.

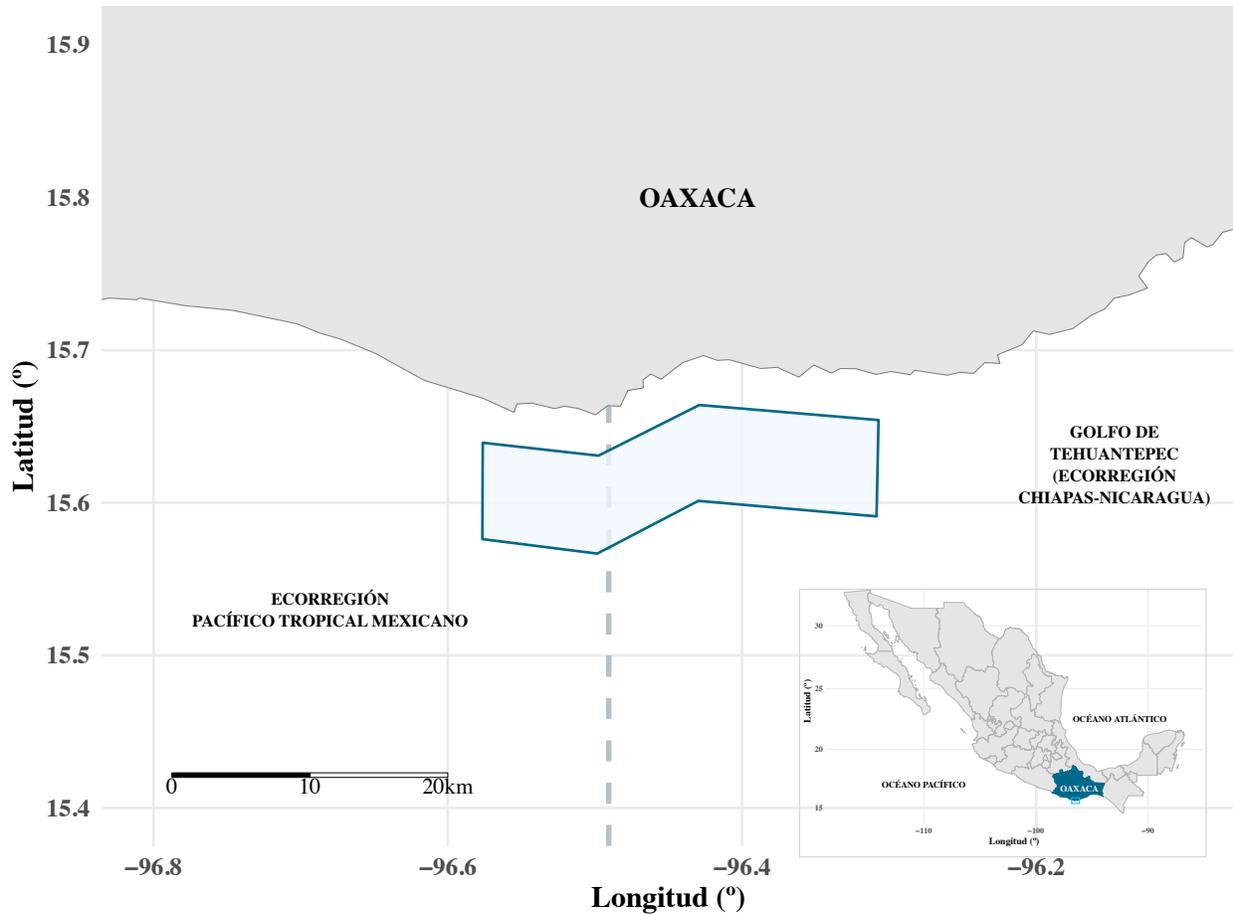


Figura 5.1. Mapa del área de estudio. El polígono azul representa la zona donde se realizaron los muestreos. El Golfo de Tehuantepec forma parte de la ecorregión de Chiapas-Nicaragua.

Se realizaron navegaciones en la Costa Central de Oaxaca durante el periodo de abril 2016 a abril 2019, particularmente durante la temporada seca de cada año. Parte del muestreo se realizó en conjunto con las navegaciones del Programa de Monitoreo de Ballena Jorobada en la Costa de Oaxaca, temporadas 2015-2016 y 2016-2017 que realizó la asociación civil Mamíferos Marinos de Oaxaca Biodiversidad y Conservación (MMOBiDiC A. C.). Los muestreos correspondientes a los años 2018 y 2019 se realizaron en conjunto con el Grupo de Investigación de Mamíferos Marinos de la Universidad del Mar (GRIMMOX-UMAR). Las navegaciones se llevaron a cabo en embarcaciones de 7 m de eslora con motor fuera de

borda de 60 HP a una velocidad constante de entre 8 y 10 km/h, con cuatro observadores quienes realizaron barridos visuales de 180° para la búsqueda de grupos de delfines. Una vez identificada la especie, la embarcación se aproximaba al grupo realizando maniobras para la obtención de muestras.

Se colectaron muestras de piel de delfín moteado *S. attenuata* y delfín tornillo *S. longirostris* utilizando el sistema propuesto por Jefferson y Hung (2008), con modificaciones. Este sistema consiste en disparar flechas de fibra de carbono (CETA-DART), y a diferencia de la ballesta de 150 lb de potencia empleada por los autores, se empleó una ballesta de 60 lb de potencia. Adicionalmente se probó una ballesta con potencia de 15lb. Sin embargo, el planteamiento original fue utilizar el método de Bilgmann *et al.* (2007), utilizando un bastón o "pole" de aluminio con longitud extensible de 1.5 a 3 m con una punta especial para la retención de biopsias. Esto con la intención de no causar daños severos al animal derivados del uso de la ballesta e incrementar la probabilidad de obtención de biopsias debido al comportamiento curioso de las especies y su tendencia a acercarse a la embarcación. No obstante, debido a que los animales mostraron una conducta evasiva hacia este método, se optó por utilizar las ballestas de 15 y 60 lb para disparar flechas con puntas de acero inoxidable muy similares a las empleadas con el pole. Las puntas consisten en un cilindro de acero inoxidable de 23 mm de largo, con un orificio para circulación de aire, el borde anterior afilado y tres dientes en su interior para retener las biopsias (Fig. 5.2). Debido a que ambas especies de delfines se encuentran listadas en la NOM-059-SEMARNAT-2010 dentro de la categoría de riesgo de extinción "Sujeta a protección especial (Pr)" (Anónimo 2010), se tramitaron Licencias de Colecta Científica ante la Dirección General de Vida Silvestre, con los números SGPA/DGVS/00049/16 y SGPA/DGVS/04890/17. En la Fig. 5.3 se muestra el momento del disparo a un ejemplar de *S. attenuata*.

Previo al trabajo en campo, las puntas para la obtención de biopsias fueron lavadas y posteriormente desinfectadas mediante inmersiones sucesivas en etanol al 70 % y en etanol al 96 %. Finalmente, eran hervidas por 10-15 minutos.

En cuanto a las muestras de presas potenciales para la obtención de sus contribuciones porcentuales probables a las dietas de ambos delfínidos, porciones de piel (neonatos de tortugas) y músculo dorsal (peces) fueron obtenidas mediante visitas a campamentos tortugueros



Figura 5.2. Puntas adaptadas para la obtención de biopsias.

y pescaderías de la zona. Las muestras fueron obtenidas en 2017. Las especies de presas potenciales fueron seleccionadas por ser parte de la pesca artesanal de la zona, ser equivalentes ecológicos de especies reportadas en contenido estomacal de ambos delfínidos o, en el caso de las crías de tortugas, por comentarios de pescadores locales sobre actividad de delfines cerca de la costa poco tiempo después de una liberación de neonatos de tortuga. Las especies muestreadas fueron: el pez linterna de Panamá, *Benthosema panamense* (Tåning, 1932) (Pisces: Myctophidae); el dorado, *Coryphaena hippurus* Linnaeus, 1758 (Pisces: Coryphaenidae); el barrilete negro, *Euthynnus lineatus* Kishinouye, 1920 (Pisces: Scombridae); el pajarito blanco del Pacífico *Hyporhamphus naos* Banford y Collette (2001) (Pisces: Hemiramphidae) el pez vela, *Istiophorus platypterus* (Shaw, 1792) (Pisces: Istiophoridae); el atún de aleta amarilla, *Thunnus albacares* (Bonnaterre, 1788) (Pisces: Scombridae); la tortuga golfina, *Lepidochelys olivacea* (Eschscholtz, 1829) (Testudines: Cheloniidae); y la tortuga prieta *Chelonia mydas* (Linnaeus, 1758) (Testudines: Cheloniidae).

Las muestras fueron preservadas en frío depositándolas en tubos Eppendorf de 2 ml que después eran colocados en una nevera comercial llena con hielo y sal (NaCl). En el laboratorio, y aunque Payo-Payo *et al.* (2013) reportaron que la descomposición tisular no tiene efectos en las proporciones $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, se siguió la recomendación de Kaehler y Pakhomov (2001);



Figura 5.3. Disparo a un ejemplar de *S. attenuata*.

por lo tanto, todas las muestras fueron mantenidas en un ultracongelador a -40°C hasta su procesamiento.

5.3 Procesamiento de muestras

Las muestras de delfínidos fueron separadas en dos porciones, una para realizar el análisis de isótopos estables y otra para el análisis molecular. El procesamiento de las muestras para análisis isotópicos fue el siguiente: *i*) separar la piel de la grasa y colocarla en tubos Eppendorf de 2ml; *ii*) las muestras fueron secadas en un horno a 60°C por 36-48 h; *iii*) se llenó los tubos con una solución 1:1 de cloroformo-metanol y las muestras se mantuvieron inmersas por 48 h para realizar la extracción de lípidos (Ortega-Ortiz *et al.* 2014; Busquets-Vass *et al.* 2017). No se extrajeron lípidos de las muestras de presas potenciales, ya que esto no se recomienda al comparar sus valores con tejido queratinoso de los depredadores (Newsome *et al.* 2010a). Transcurrido el tiempo, se secaron nuevamente en un horno a 60°C por 36-48 h. Una vez secas, se procedió a realizar la homogeneización de cada muestra mediante pequeños cortes

utilizando tijeras de uso rudo de acero inoxidable. Se empleó este método ya que la dureza del tejido seco no permitió la maceración en un mortero de ágata. Finalmente, se pesó entre 0.8 y 1.2 mg de muestra utilizando una microbalanza Radwag MYA 2.3Y (precisión de ± 0.001 mg) en el Laboratorio de Química Orgánica del Centro Interdisciplinario de Ciencias del Mar del Instituto Politécnico Nacional (CICIMAR-IPN), los cuales se colocaron en cápsulas de estaño de 8x5 mm. Una vez dentro de las cápsulas, fueron enviadas al Laboratorio de Isótopos Estables de la Universidad de Nuevo México (EUA) para la realización de la espectrometría de masas de relaciones isotópicas.

5.4 Análisis de isótopos estables

Las proporciones de isótopos estables de N y C se representan utilizando la notación delta (δ). DeNiro y Epstein (1978) propusieron la siguiente ecuación para su determinación (ecuación 5.1):

$$\delta^{13}\text{C} \text{ o } \delta^{15}\text{N} = 1000 * [(R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}}) - 1] \quad (5.1)$$

Donde $\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$ se refiere a la diferencia expresada en partes por mil (‰) entre el contenido de ^{13}C y ^{15}N de la muestra con respecto al estándar de cada elemento. R_{muestra} y $R_{\text{estándar}}$ son las razones ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ o $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) para la muestra y el estándar, respectivamente. Los estándares reconocidos internacionalmente para estos elementos son: para el carbono, el estándar Vienna Belemita PeeDee (VPDB) con un valor de 0.011‰; y para el nitrógeno, el nitrógeno atmosférico N_2 , con un valor de 0.004‰. En los casos en los que las proporciones C:N fueron > 4 , los $\delta^{13}\text{C}$ se normalizaron para el contenido lipídico utilizando la ecuación de Post *et al.* (2007) (ec. 5.2), donde $\delta^{13}\text{C}$ es el cambio en $\delta^{13}\text{C}$ causado por los lípidos y C:N es la proporción carbono:nitrógeno (por masas) de la muestra. Lo anterior debido a que los lípidos se encuentran enriquecidos en ^{12}C con respecto a las proteínas y, por tanto, generan valores de $\delta^{13}\text{C}$ más negativos (Post *et al.* 2007).

$$\Delta^{13}\text{C} = -3.32 + 0.99 \cdot \text{C} : \text{N} \quad (5.2)$$

Se realizó un gráfico de frecuencias partiendo del valor mínimo hasta el máximo de la base de datos en intervalos de 0.5‰ de cada isótopo estable. Se realizó la prueba de normalidad

de Shapiro-Wilk's para cada grupo a comparar (especies o tejidos). Si los datos se ajustaron a una distribución normal se les realizó una prueba de comparación T^2 de Hotelling, la cual es una generalización multivariada de la prueba t de Student (King y Eckersley 2019), para comparar en su conjunto las señales isotópicas de ambas especies. En caso de encontrarse diferencias significativas entre especies se realizó la prueba t de Welch para cada proporción isotópica, la cual no asume igualdad de varianzas y, que de cumplirse los supuestos, sus resultados son equivalentes a la prueba t de Student (Ruxton 2006). Para analizar la variación isotópica interanual se realizó un análisis de la varianza de una vía (ANOVA) paramétrico, o en caso de que los datos no se ajustaran a una distribución normal el ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis para conocer si existieron diferencias significativas en los valores de cada isótopo entre ambas especies, a un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$.

Aunque la forma tradicional, también llamada frecuentista, de probar la significancia de una hipótesis de nulidad ha sido útil en la ecología, esta ha sido criticada (Hobbs e Hilborn 2006; Ellison 2004) y se ha sugerido que en su lugar se realicen inferencias a partir de modelos, relaciones de verosimilitud o en términos probabilísticos (inferencia bayesiana, Gerrodette 2011). De manera general, la inferencia bayesiana está basada en la recolocación de confiabilidad a través de un espacio de posibilidades candidatas, utilizando el teorema de Bayes para evaluar la credibilidad del valor de un parámetro dados los datos (Bolstad 2004; Kruschke 2015). Tomando en cuenta lo anterior, se realizó la comparación de los valores isotópicos de ambos delfínidos mediante el método bayesiano, utilizando la paquetería BEST (ver. 0.5.1, Kruschke 2012) en R (ver. 3.5.3, R Development Core Team 2008), la cual utiliza la distribución t-student, con colas más altas que la distribución normal, solo como un descriptor de los datos y no para realizar los contrastes.

5.4.1 Amplitud trófica

Los nichos isotópicos de los delfínidos *S. attenuata*, *S. longirostris* y sus presas potenciales fueron estimados utilizando áreas de envoltura convexa (polígonos), las cuales se basan en la totalidad de los datos tanto de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Estos fueron determinados utilizando la librería SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipse in R, ver. 2.1.4, Jackson *et al.* 2011). Este análisis provee, además, áreas de elipse estándar corregidas (SEAc) para muestras pequeñas,

reflejando las áreas de mayor confiabilidad dentro de cada especie. Las áreas de las elipses son calculadas mediante inferencia bayesiana, tomando como base la distribución de datos dentro de un intervalo de confiabilidad del 95 % (de ambos isótopos estables), a partir de 10,000 permutaciones en Cadenas de Markov-Monte Carlo. Debido a lo anterior, las elipses no engloban puntos extremos y sus áreas se consideran como un buen estimador de la amplitud de nicho isotópico poblacional (Jackson *et al.* 2011).

5.4.2 Nivel Trófico

El nivel trófico para ambas especies de delfínidos se obtuvo utilizando la ecuación propuesta por (Post 2002), donde NT es el nivel trófico, $\delta^{15}\text{N}_c$ es el valor de $\delta^{15}\text{N}$ del depredador, $\delta^{15}\text{N}_b$ es el valor de $\delta^{15}\text{N}$ de la base o un organismo cercano a ella (nivel trófico máximo = 2), λ es el nivel trófico del organismo utilizado para estimar la base y δn es el factor de discriminación trófica promedio:

$$\text{NT} = \lambda + \frac{(\delta^{15}\text{N}_c - \delta^{15}\text{N}_b)}{\Delta n} \quad (5.3)$$

Además, se realizó la estimación bayesiana del nivel trófico utilizando la librería tRop-hicPosition en R (Quezada-Romedialli *et al.* 2017), en la cual se proponen tres modelos para la estimación del nivel trófico:

1. Un modelo de un isótopo con una sola línea base que corresponde con la ecuación de Post (2002) (ecuación 5.4:)

$$\delta^{15}\text{N}_c = \delta^{15}\text{N}_b + \Delta N(\text{NT} - \lambda) \quad (5.4)$$

2. Un modelo de dos isótopos de una sola línea base (ecuaciones 5.5), donde los $\delta^{13}\text{C}_{b1}$ y $\delta^{13}\text{C}_{b2}$ y $\delta^{15}\text{N}_{b1}$ y $\delta^{15}\text{N}_{b2}$ representan los valores de las bases 1 y 2 para cada isótopo, y α es la proporción de N derivada de la línea base 1:

$$\begin{aligned} \delta^{15}\text{N}_c &= \Delta^{15}\text{N}(\text{NT} + \lambda) + \alpha(\delta^{15}\text{N}_{b1} + \delta^{15}\text{N}_{b2}) - \delta^{15}\text{N}_{b2} \\ \delta^{13}\text{C}_c &= \delta^{13}\text{C}_{b1}\alpha + \delta^{13}\text{C}_{b2}(1 - \alpha) \end{aligned} \quad (5.5)$$

3. Finalmente, el modelo completo se basa en la ecuación 5.4, pero α incluye el factor de discriminación trófica para el carbono (ecuación 5.6):

$$\alpha = \frac{[\delta^{13}\text{C}_{\text{b2}} - (\delta^{13}\text{C}_{\text{c}} + \Delta^{13}\text{C})]/(\text{NT} - \lambda)}{\delta^{13}\text{C}_{\text{b2}} + \delta^{13}\text{C}_{\text{b1}}} \quad (5.6)$$

Para determinar a los organismos indicadores de la línea base se utilizó la ecuación 5.3 con todas las presas potenciales y se seleccionó a los que tuvieran el menor nivel trófico resultante, tomando como línea base los valores de $\delta^{15}\text{N}$ reportados por Thunnel y Kepple (2004) para el Golfo de Tehuantepec.

5.4.3 Modelos de mezcla

Los modelos de mezcla pueden representarse matemáticamente como sistemas de ecuaciones lineales cuadrados con una solución determinística, con un número de presas limitado al número de isótopos bajo análisis más uno (Phillips 2012); sin embargo, existen otras alternativas para situaciones con una solución no determinística (Phillips *et al.* 2014), tal y como el desarrollo de los modelos de mezcla mediante inferencia bayesiana (Phillips 2012). En este sentido, se utilizará el paquete SIMMR (Stable Isotopes Mixing Models in R, por sus siglas en inglés, ver. 0.3, Parnell *et al.* 2013). En él, se especifica cualquier conocimiento *a priori*, o falta de este como una distribución previa laxa y poco informativa, sobre las proporciones de mezcla, los datos isotópicos para los consumidores y las fuentes, los factores de corrección de discriminación dieta-tejido, y opcionalmente, las concentraciones elementales de la fuente. El modelo genera aleatoriamente un gran número de conjuntos de combinaciones de proporciones de mezcla (f_{q}). La distribución posterior de probabilidades de cada uno de estos conjuntos de proporciones, dados los datos observados ($P(f_{\text{q}}|\text{datos})$), es estimada con base en la verosimilitud de los datos observados dado este conjunto de proporciones ($L(\text{datos}|f_{\text{q}})$) y la probabilidad del conjunto en la distribución previa, tal y como se define en el teorema de Bayes (Phillips 2012):

$$P(f_{\text{qi}}|\text{datos}) = \frac{P(f_{\text{qi}}) * L(\text{datos}|f_{\text{qi}})}{\sum_{\text{j}} P(f_{\text{qj}}) * L(\text{datos}|f_{\text{qj}})} \quad (5.7)$$

Debido a la falta de conocimiento en términos isotópicos y las proporciones, la distribución previa utilizada fue una distribución laxa poco informativa, con el fin de que esta no tuviera influencia sobre la distribución posterior (Phillips *et al.* 2014). Los parámetros para la modelación fueron 4 cadenas de MCMC con 10,000 iteraciones cada una, 1000 iteraciones de calentamiento, adelgazamiento de las cadenas cada 10 iteraciones (*i.e.*, se consideran solo los resultados de cada décima iteración).

5.5 Variabilidad ambiental interanual

Tomando en consideración la alta movilidad y la amplia distribución de estos organismos, la posible coexistencia de formas tanto oceánicas como costeras de ambas especies, que los muestreos se realizaron a través de tres años y que la variabilidad ambiental es un factor capaz de influenciar la disponibilidad de presas (*e.g.* Croll *et al.* 2005; Woodward *et al.* 2011; Elorriaga-Verplancken *et al.* 2016) o procesos bioquímicos que modifiquen las señales isotópicas basales (*e.g.* Brandes y Devol 2002; Dore *et al.* 2002), se obtuvieron mediciones satelitales de temperatura superficial del mar (TSM) para el área comprendida entre 127°O a 77°O y 9°S a 20°N (fig. 5.4). El área fue definida considerando, en términos latitudinales, el punto más alejado de la costa en el que Roman-Reyes (2005) obtuvo muestras de alguno de los dos delfínidos y, en términos longitudinales, la subpoblación costera más sureña de *S. attenuata*, según lo sugerido por Escorza-Treviño *et al.* (2005). Las mediciones satelitales provienen del sensor Aqua MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer), con una resolución de pixel de aproximadamente 2.7 km (cuadrícula espacial de 0.025°). Las mediciones satelitales son procesadas por el Goddard's Ocean Biology Processing Group (OBPG) de la NASA. Las imágenes fueron obtenidas mediante el sistema de acceso a bases de datos gridap del servidor de datos ERDDAP (ID del set de datos: erdMBSstdmday) utilizando R. Las imágenes fueron descargadas en archivos NetCDF (*.nc) y los datos se extrajeron utilizando la paquetería ncdf4. Las imágenes de estos sets de datos son compuestos mensuales (medias de las mediciones diarias de cada celda en un mes), los cuales se obtuvieron para los meses febrero a junio para cada año de 2015 a 2019. Con estos datos se formaron dos compuestos trimensuales por año, uno de febrero a abril y otro de abril a junio. Uno de los objetivos de realizar imágenes compuestas es reducir los errores de cuantificación causados por nubosidad, aerosoles, polución, áreas no barridas por los sensores, etc. (Cervantes-Hernández

y Manzano-Sarabia 2017); sin embargo, en este trabajo tiene también como objetivo incluir la información ambiental en una ventana de tiempo similar a la tasa de recambio isotópica en la piel de los delfines (estimada entre 2 y 3 meses, Browning *et al.* 2015; Giménez *et al.* 2016).

Para probar si las condiciones de TSM y los valores isotópicos de ambos delfínidos están correlacionados se utilizó la prueba de Mantel, en la cual se calcula la correlación entre dos matrices de distancias (Legendre y Fortin 2010). En este caso, las matrices contrastadas son una matriz de distancias euclidianas entre los años 2017-2019 de TSM contra las matrices de distancias euclidianas entre el mismo periodo de ambas proporciones isotópicas para ambas especies.



Figura 5.4. Mapa del área de las imágenes satelitales de temperatura superficial del mar (Aqua MODIS, erdMBSstdmday). El polígono azul oscuro representa a Oaxaca, mientras que la zona sombreada en azul claro el área abarcada con las imágenes satelitales.

5.6 Diversificación alimentaria intra-específica

5.6.1 Extracción de ADN

La porción de las muestras correspondiente a los análisis moleculares fue preservada en congelación a al menos -18°C y en alcohol etílico al 70%. El ADN fue extraído utilizando

el kit Qiagen Puregene Core kit A, siguiendo el protocolo para tejidos (*e.g.*, Manlik *et al.* 2018). Este protocolo consiste en: *i*) lisis celular: disectar entre 5-10 mg de tejido, agregar 300 μ l de solución de lisis, añadir 1.5 μ l de proteinasa K, mezclar por inversión e incubar toda la noche a 55°C; *ii*) precipitación de proteínas: pasada la noche, se añade 1.5 μ l de RNAsa A, se mezcla por inversión y se incuba a 38°C por 15-60 min, posteriormente, se incuba por un minuto en hielo, se añaden 100 μ l de Solución Precipitadora y se mezcla con vortex a velocidad alta por 20s para después centrifugar por 3 minutos a 13k-15k g (gravidades) para formar un pellet compacto de proteínas; *iii*) precipitación de ADN: se agregan 300 μ l de isopropanol en un tubo de centrifuga de 1.5 μ l limpio al que se agrega el sobrenadante del paso previo, se mezcla por inversión suave 50 veces, se centrifuga un minuto a 13-16k g, se descarta el sobrenadante; *iv*) lavado de ADN: se añaden 300 μ l de etanol al 70 % y se invierte varias veces, se centrifuga por un minuto a 13k-16k g, se descarta el sobrenadante y se deja ventilar por 5 min; *v*) hidratación de ADN: se añaden 100 μ l de Solución Hidratante de ADN y se mezclan con vortex por 5s a media velocidad, se incuba a 65°C por una hora para disolver el ADN y por último se dejan incubar a temperatura ambiente toda la noche.

5.6.2 Amplificación y secuenciación de región control de ADNmt

Para la amplificación de la región control de ADNmt se utilizó la reacción en cadena de la polimerasa (PCR, por sus siglas en inglés), la cual consta de tres pasos (Espinosa-Asuar 2007): *i*) Desnaturalización: la doble cadena del ADN es desnaturalizada con altas temperaturas, quedando solo las cadenas sencillas que servirán como molde para la síntesis de nuevas cadenas complementarias; *ii*) Alineamiento: una vez que el ADN se separó en cadenas sencillas, se disminuye la temperatura y los iniciadores oligonucleótidos (*primers*) se alinean a sitios específicos complementarios de las cadenas sencillas de la región a amplificar; *iii*) Extensión: finalmente, se incrementa la temperatura, generalmente a 72°C, temperatura en la cual la ADN polimerasa alcanza su máxima actividad y sintetiza una nueva cadena en sentido 5'-3'. Estos pasos conforman un ciclo. En el primer ciclo los fragmentos no tendrán el tamaño esperado, serán un poco más grandes debido a la acción de la ADN polimerasa. En el segundo ciclo, los oligonucleótidos se unen tanto al ADN inicial como a los fragmentos recién sintetizados, por lo que la ADN polimerasa sintetizará fragmentos copiados directamente del

ADN original y de los fragmentos sintetizados. De esta forma, con cada ciclo incrementa el número de fragmentos del tamaño deseado (Espinosa-Asuar 2007).

Los parámetros de PCR fueron los siguientes: primera desnaturalización y activación de la Polimerasa Taq a 95°C por 4 minutos, seguida por 30 ciclos de 94°C por 45s, alineamiento a 51°C por 60 s, y extensión a 72°C por 60s; la extensión final se realizó a 72°C por 5 minutos. Todas las reacciones se realizaron con un volumen de 15 μ l, formados por: 1.5 μ l de búffer (-MgCl₂), 0.45 μ l de MgCl₂, 0.30 μ l de dNTPs, 0.14 μ l de Taq Polimerasa, 0.25 μ l de primer F₂ forward y 0.25 μ l de primer F₂ reverse (LeDuc *et al.* 1999; Islas-Villanueva 2010), 2 μ l de ADN y 10 μ l de H₂O. Se verificó la amplificación de la región control de ADN mitocondrial (~600 pares de bases) mediante electroforesis en geles de agarosa al 1.5 % (*e.g.* 35ml de TAE, 0.525 g de agar y 3.5 μ l de bromuro de etidio) por 30 minutos (figura 5.5) y su visualización en una lámpara UV. Tanto la extracción de ADN como la amplificación de la región control fueron realizadas en el Laboratorio de Genética de la Universidad del Mar, campus Puerto Ángel. Una vez corroborada la amplificación, se envió 2 μ l de cada producto de PCR para su secuenciación en la Universidad de Illinois.

5.6.3 Procesamiento de secuencias

Los errores de asignación de bases de cada secuencia fueron corregidos mediante la revisión de los cromatogramas (fig. 5.6) utilizando el programa BioEdit (v. 7.2.5, Hall 1999). La longitud del fragmento final analizado fue la longitud de la secuencia más corta para cada especie. El análisis de las secuencias se realizó en el programa MEGA X (v. 10.1.7; Kumar *et al.* 2018). La alineación múltiple de secuencias se realizó mediante el algoritmo CLUSTALW. De manera general, la alineación múltiple de secuencias busca acomodar una serie de secuencias de una forma que la mayor cantidad de caracteres de cada secuencia estén emparejados según una función de puntuación, lo cual se consigue mediante la combinación de alineamientos pareados, comenzando con el par más similar y progresando al par menos similar (Guzzi 2019). Una vez alineadas, fueron agrupadas mediante árboles filogenéticos construidos mediante el método de Máxima Verosimilitud y el modelo de sustitución molecular Kimura 2-parámetros (Kimura 1980) y 500 réplicas Bootstrap (Felsenstein 1985). Los modelos de sustitución molecular filtran la complejidad del proceso de mutación biológica

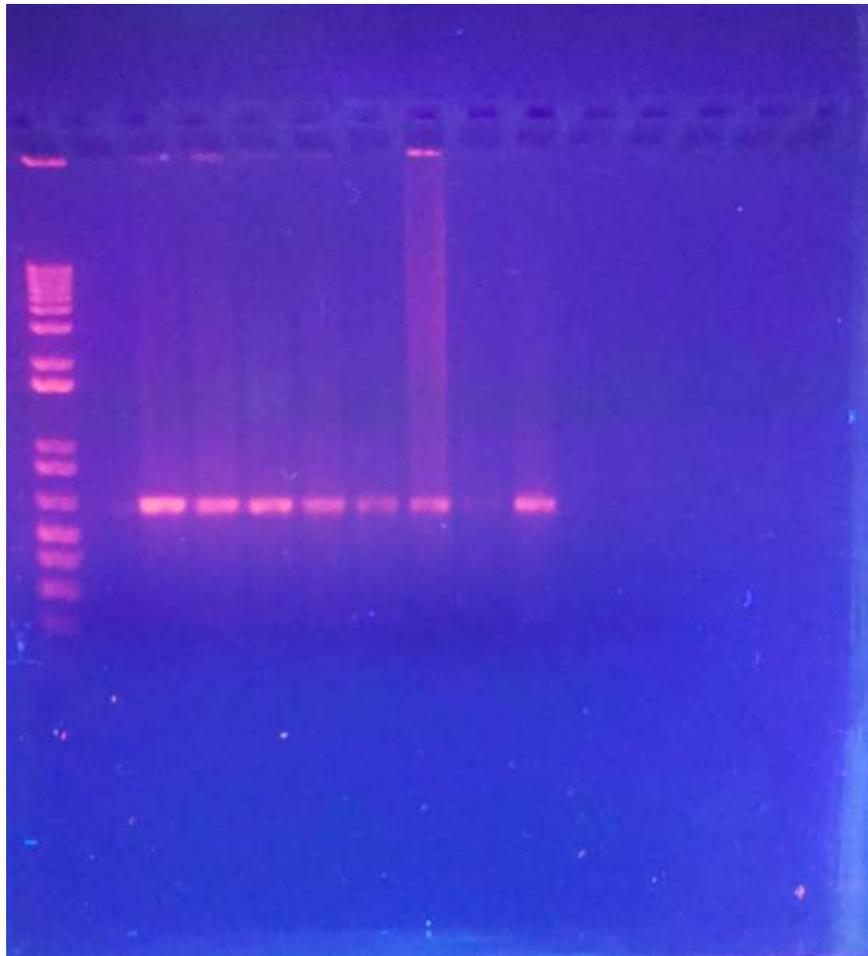


Figura 5.5. Gel de agarosa después de la electroforesis. Primera columna (carril): escalera de peso molecular, una banda por cada 100 pares de bases, con los fragmentos más grandes arriba y los más pequeños abajo. Los siguientes carriles muestran las amplificaciones positivas (banda intensa) o negativas (sin banda o banda tenue) por la PCR de una serie de muestras.

en patrones más simples que pueden ser descritos y predichos utilizando un pequeño número de parámetros, de modo que intentan predecir la tasa de sustitución de nucleótidos en un sitio dado, y también la distribución de estas a lo largo de la secuencia completa (Choudhuri 2014). El modelo Kimura 2-parámetros compensa el hecho de que las mutaciones transicionales son más comunes que las transversionales, propone que las primeras proveen una mejor estimación de la divergencia evolutiva y asume que todos los nucleótidos tienen la misma frecuencia (Kimura 1980; Choudhuri 2014). Los árboles iniciales para la búsqueda heurística fueron obtenidos al aplicar algoritmos *Neighbor-Join* (NJ) y BioNJ a una matriz

de distancias pareadas estimada a través de la aproximación de Máxima Verosimilitud Compuesta (MCL, por sus siglas en inglés), y después seleccionando la topología con el mayor valor de log-verosimilitud. El árbol consenso inferido de 500 réplicas representaría la historia evolutiva de los grupos analizados.

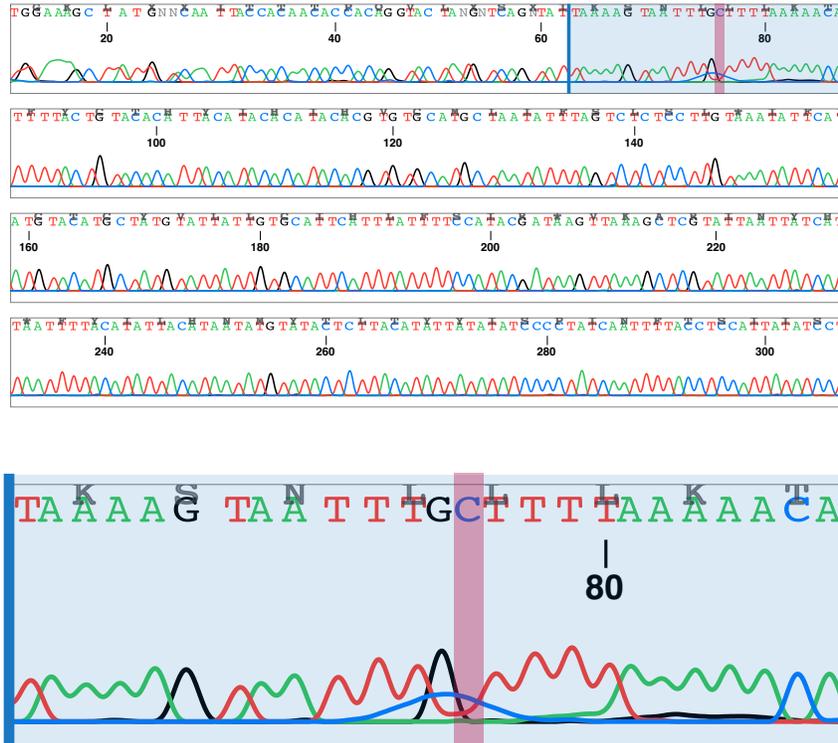


Figura 5.6. Fragmento de un cromatograma de un individuo de *S. attenuata*. El fragmento señalado con azul corresponde a una zona con un error de asignación de base, señalado en rojo.

5.6.4 Relación entre grupos y valores isotópicos

Para identificar una posible relación entre los grupos de individuos con linajes maternos cercanos, sus valores isotópicos y los años en que fueron muestreados, se utilizó el método de aprendizaje automático ("Machine Learning") de Bosques Aleatorios. Este método consiste en clasificar objetos, en este caso individuos, mediante la creación de T árboles de decisión no correlacionados entre sí (*i.e.*, contruidos de manera paralela), y tomar la clasificación más frecuente entre ellos (Carvajal *et al.* 2018). Este método es una aproximación de ensemble, por lo que está basado en la premisa de que un grupo de modelos o algoritmos de

aprendizaje débiles pueden unirse para formar uno fuerte; en otras palabras, los métodos de ensamble utilizan múltiples algoritmos para obtener una mejor capacidad predictiva que la que se obtendría de cada uno de ellos (Castelli *et al.* 2018). Cada árbol en el ensamble es construido con base en el principio de partición recursiva, donde el espacio de características es partido recursivamente en regiones que contienen valores de respuesta similares (Strobl *et al.* 2009). Esta clasificación deriva de dos conceptos principales (Pal 2017): i) agregación Bootstrap ("Bagging"): en la que los conjuntos de entrenamiento son generados utilizando un remuestreo Bootstrap, o en otras palabras, se generan conjuntos de n muestras utilizando muestreos con reemplazo del conjunto original de entrenamiento; y ii) Selección aleatoria de características, la cual puede ser considerada como una forma de agregación Bootstrap para los predictores, en la que las características consideradas en cada nodo son un subconjunto aleatorio de las características originales. La aproximación mediante bosques aleatorios es considerada como una de las técnicas predictivas de aprendizaje automático más eficientes debido a que (Carvajal *et al.* 2018): i) los árboles individuales no están correlacionados; ii) las variables predictoras pueden ser de cualquier tipo (numéricas, categóricas, continuas, o discretas); iii) dada su estructura jerárquica, el método automáticamente incluye la interacción entre los predictores; iv) son insensibles a distribuciones sesgadas (*i.e.*, no suponen normalidad estadística de las variables), datos extremos, y datos faltantes. Los Bosques Aleatorios fueron construidos utilizando la librería "caret"(Classification And REgression Training, Kuhn 2008) con el método randomForest (Liaw y Wiener 2002) en R. Para comprobar si los modelos se encontraban sobre-ajustados (*i.e.*, una aparente alta precisión con los datos de entrenamiento, Subramanian y Simon 2013) se contrastó la precisión del modelo de entrenamiento con respecto al modelo de prueba. Los conjuntos de entrenamiento consistieron en el 75 % de las bases de datos originales, y el modelo final fue probado con el 25 % restante. La capacidad predictiva de los modelos fue evaluada a través de una matriz de confusión (*e.g.*, tabla 5.I) generada a partir de los datos de prueba y las siguientes medidas diagnósticas (Sim y Wright 2005; Kuhn 2008):

1. Precisión (Prec.): Proporción de objetos correctamente clasificados (verdaderos positivos, diagonal de la matriz) con respecto al número total de objetos a clasificar.

2. Tasa de No Información (TNI): La proporción que representa la clase observada con el mayor número de objetos.
3. Significancia de [Prec. >TNI] ($p[\text{Prec.} > \text{TNI}]$): Una prueba binomial de una sola cola para probar si la precisión del modelo es mejor (mayor) que la tasa de no información; en otras palabras, si la precisión del modelo es mejor que si se categorizara tomando la clase mayoritaria.
4. Kappa de Cohen: Referida como Kappa. Es una medida de concordancia para datos categóricos que mide el grado de acuerdo entre clasificadores relativo a lo que sería esperable por azar. Valores cercanos a 1 indican un acuerdo perfecto (no azar) y valores cercanos a 0 una falta de consenso (azar). En el caso en el que una de las clases corresponda a una pequeña porción de los datos, Kappa es una mejor medida que la precisión; ya que, un modelo alcanzaría valores de precisión altos simplemente asignando la clase con un mayor número de datos (alta TNI), mientras que Kappa resultaría en valores cercanos a 0.
5. Sensibilidad: Proporción de verdaderos positivos con relación al número total de positivos (verdaderos + falsos). También conocida como tasa de verdaderos positivos.
6. Especificidad: Equivalente de la sensibilidad para los negativos; es decir, la proporción de verdaderos negativos con relación al número total de negativos.

Por otra parte, los predictores más importantes fueron seleccionados utilizando el Decremento Promedio en Gini ("Mean Decrease in Gini", MDG, por sus siglas en inglés). El índice de impureza de Gini generaliza la impureza de la varianza (*i.e.*, la varianza de una distribución asociada con dos clases i y j); sin embargo, puede ser considerado como la tasa de error esperada si la etiqueta de una clase es escogida aleatoriamente de la distribución de clases a cada nodo (Brown y Myles 2009). En este sentido, un buen predictor es aquel que parta los datos de modo que cada nodo sucesor sea lo más puro posible; es decir, que la distribución de instancias en el set de datos de cada nodo debe contener instancias de una sola clase (Shoga y Rangaswamy 2018). En el caso de bosques aleatorios, la precisión (índice Gini) en la porción de los datos fuera-de-bolsa (no considerada, "out-of-bag", OOB)

de cada árbol es registrada; posteriormente, lo mismo es realizado después de permutar cada variable predictora y, finalmente, la diferencia entre las dos precisiones es promediada entre todos los árboles y normalizada por el error estándar (Kuhn 2008). En otras palabras, la importancia de cada predictor es estimada mediante el aumento en el error de predicción (Decremento en Gini) cuando los datos OOB para esa variable son permutados y los demás se mantienen igual (Liaw y Wiener 2002). Debido a que los valores de MDG se interpretan de manera relativa, a diferencia del índice Gini que está contenido entre 0 y 1, y para facilitar la interpretación, la importancia de las variables también se expresó como la proporción (%) de MDG de cada variable con respecto a la que tuvo el MDG más alto. Finalmente, debido a que la técnica de bosques aleatorios es una técnica predictiva y no descriptiva, y a que la visualización de T árboles de decisión es inviable, se realizó el análisis de nichos isotópicos a los grupos genéticos.

Tabla 5.I. Ejemplo de matriz de confusión para un clasificador con dos clases, A (positivo) y B (negativo). VP: verdaderos positivos, VF: verdaderos negativos, FP: falsos positivos, FN: falsos negativos.

		Observado (referencia)	
		A	B
Predicción (Bosque Aleatorio)	A	VP	FP
	B	FN	VN

Resultados

6.1 Análisis de isótopos estables

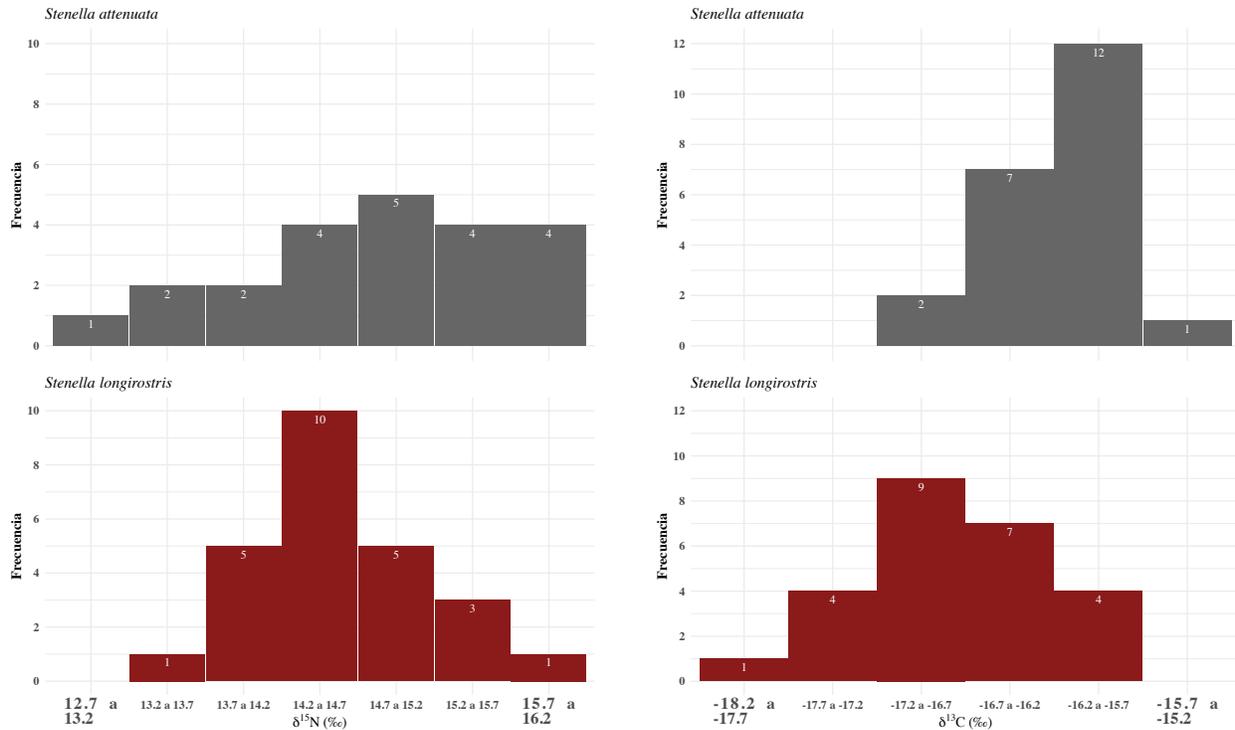
6.1.1 Comparación interespecífica

Distribución de frecuencias

Considerando todos los años de muestreo, *S. attenuata* ($n = 22$) presentó valores de $\delta^{13}\text{C}$ promedio de $-16.16 \pm 0.4\text{‰}$; mientras que para $\delta^{15}\text{N}$ estos fueron de $14.89 \pm 0.84 \text{‰}$, respectivamente. Por su parte, *S. longirostris* ($n = 25$) tuvo valores promedio de $-16.74 \pm 0.49\text{‰}$ y $14.6 \pm 0.57\text{‰}$ para $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, respectivamente. En términos de la distribución de frecuencias, es posible observar que *S. attenuata* tuvo una dispersión mayor de $\delta^{15}\text{N}$, abarcando desde el intervalo mínimo hasta el máximo observado (fig. 6.1a); en contraste, *S. longirostris* presentó un intervalo de variación más angosto, sin valores en el intervalo menor y con el 40 % de los individuos en el intervalo central (14.2 a 14.7 ‰). Por otra parte, en $\delta^{13}\text{C}$ es posible observar una clara tendencia de *S. attenuata* hacia valores menos negativos, con el 54 % de los individuos muestreados dentro del intervalo -16.2 a -15.2 ‰, y de *S. longirostris* hacia valores más negativos y con una mayor dispersión, con la moda (36 %) en el intervalo -17.2 a -16.7 ‰ (fig. 6.1b).

Comparación estadística

Los valores de ambas proporciones isotópicas para las dos especies se ajustaron a una distribución normal de acuerdo con la prueba de Shapiro-Wilk's ($W > 0.94$, $p > 0.23$); además, las muestras de ambas especies fueron homocedásticas para ambas proporciones (prueba de Bartlett; $\delta^{15}\text{N}$: $K^2 = 3.21$, $g.l. = 1$, $p = 0.07$; $\delta^{13}\text{C}$: $K^2 = 0.97$, $g.l. = 1$, $p = 0.32$). Al comparar los valores de ambos isótopos entre ambas especies con la prueba T^2 de Hotteling se encontraron diferencias significativas ($T^2 = 9.90$, $g.l. = 4,44$, $p < 0.001$). Debido a lo anterior, se realizó la prueba t de Welch para cada proporción isotópica entre ambas especies. En el caso de $\delta^{15}\text{N}$ no se encontró evidencia de diferencias significativas ($t_w = 1.34$, $g.l. = 36.33$, $p = 0.18$); sin embargo, sí se encontraron en el caso de $\delta^{13}\text{C}$ ($t_w = 4.40$, $g.l. = 44.70$, $p < 0.0005$). Realizando la misma comparación utilizando el método bayesiano se encontraron



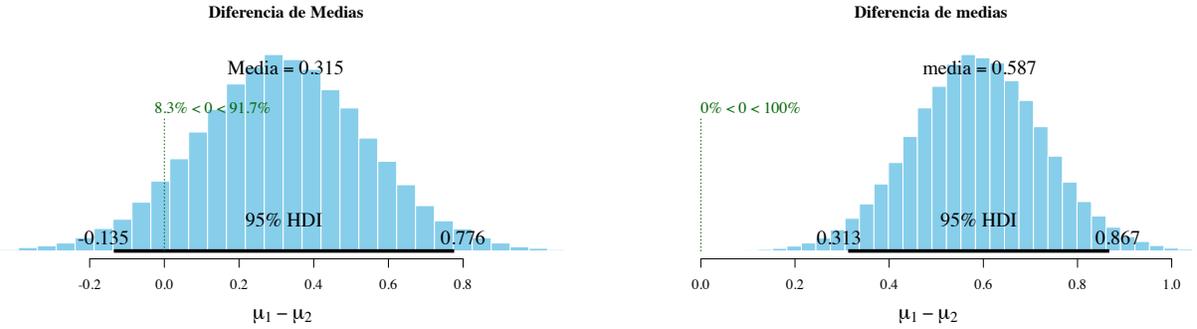
(a) Frecuencias de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ para *S. attenuata* (arriba) y *S. longirostris* (abajo). (b) Frecuencias de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ para *S. attenuata* (arriba) y *S. longirostris* (abajo).

Figura 6.1. Frecuencias de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ para la piel de ambas especies de delfínidos.

tendencias ligeramente diferentes (fig. 6.2); ya que, aunque la diferencia promedio de medias ($\bar{x}_1 - \bar{x}_2$) de $\delta^{15}\text{N}$ fue de 0.31 ‰ y el intervalo de alta densidad del 95 % de la distribución posterior incluye al 0 (fig. 6.2a), es importante notar que la probabilidad de que la diferencia de medias sea mayor a 0 es de $\sim 90\%$. Por otra parte, en $\delta^{13}\text{C}$ la diferencia promedio fue mayor (0.58 ‰) y el intervalo de alta densidad no incluye a 0 (0.3 - 0.9 ‰, fig. 6.2b).

Nichos isotópicos

El análisis SIBER mostró que las áreas de los polígonos, dadas por la posición trófica y el uso de hábitat por los $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$, respectivamente, fueron similares entre *S. attenuata* y *S. longirostris* (2.4‰^2 y 2.3‰^2 , respectivamente). Por el contrario, en las elipses generadas para cada especie, las cuales eliminan el sesgo causado por los valores extremos que constituyen a los polígonos, *S. attenuata* presentó un nicho isotópico (áreas de la elipse) mayor que *S.*



(a) Distribución posterior de la diferencia de medias de $\delta^{15}\text{N}$.

(b) Distribución posterior de la diferencia de medias de $\delta^{13}\text{C}$.

Figura 6.2. Prueba de t mediante el método bayesiano. Las barras negras horizontales representan el intervalo de alta densidad del 95 % (HDI; *i.e.*, los valores más probables), mientras que la línea punteada indica la posición donde la diferencia de medias es igual a 0.

longirostris: 0.90‰^2 vs. 0.76‰^2 . Además, en las elipses es posible observar un desfase dado principalmente por los valores más negativos de $\delta^{13}\text{C}$ de *S. longirostris* con respecto a *S. attenuata*. En $\delta^{15}\text{N}$ no existieron diferencias apreciables debido a la alta dispersión de los valores correspondientes a *S. attenuata* (fig. 6.3). Finalmente, el traslape isotópico entre ambas especies fue del 33.2%.

6.1.2 Comparación interespecífica entre años

Distribución de Frecuencias

Ambos delfínidos presentaron cambios interanuales en la distribución de frecuencias de ambas proporciones isotópicas (6.4). En el periodo 2016-2017, *S. attenuata* (16-17SA, $n = 10$) tendió hacia los intervalos más altos de $\delta^{15}\text{N}$, con una moda en el intervalo 15.7 a 16.2 ‰ y otra en 14.2 a 14.7 ‰; mientras que *S. longirostris* en el mismo periodo (17SL, $n = 13$) presentó una distribución más uniforme, con solo un individuo presente en el intervalo más alto. Esto contrasta con lo encontrado en 2018 para ambas especies (18SA y 18SL; $n = 8$ y 9, respectivamente), ya que ambas presentaron valores más bajos. En este sentido, las mayores diferencias se encontraron entre 16-17SA y 18SA, ya que pasaron de ocupar los intervalos más altos a los más bajos. Finalmente, aunque los tamaños de muestra son reducidos para

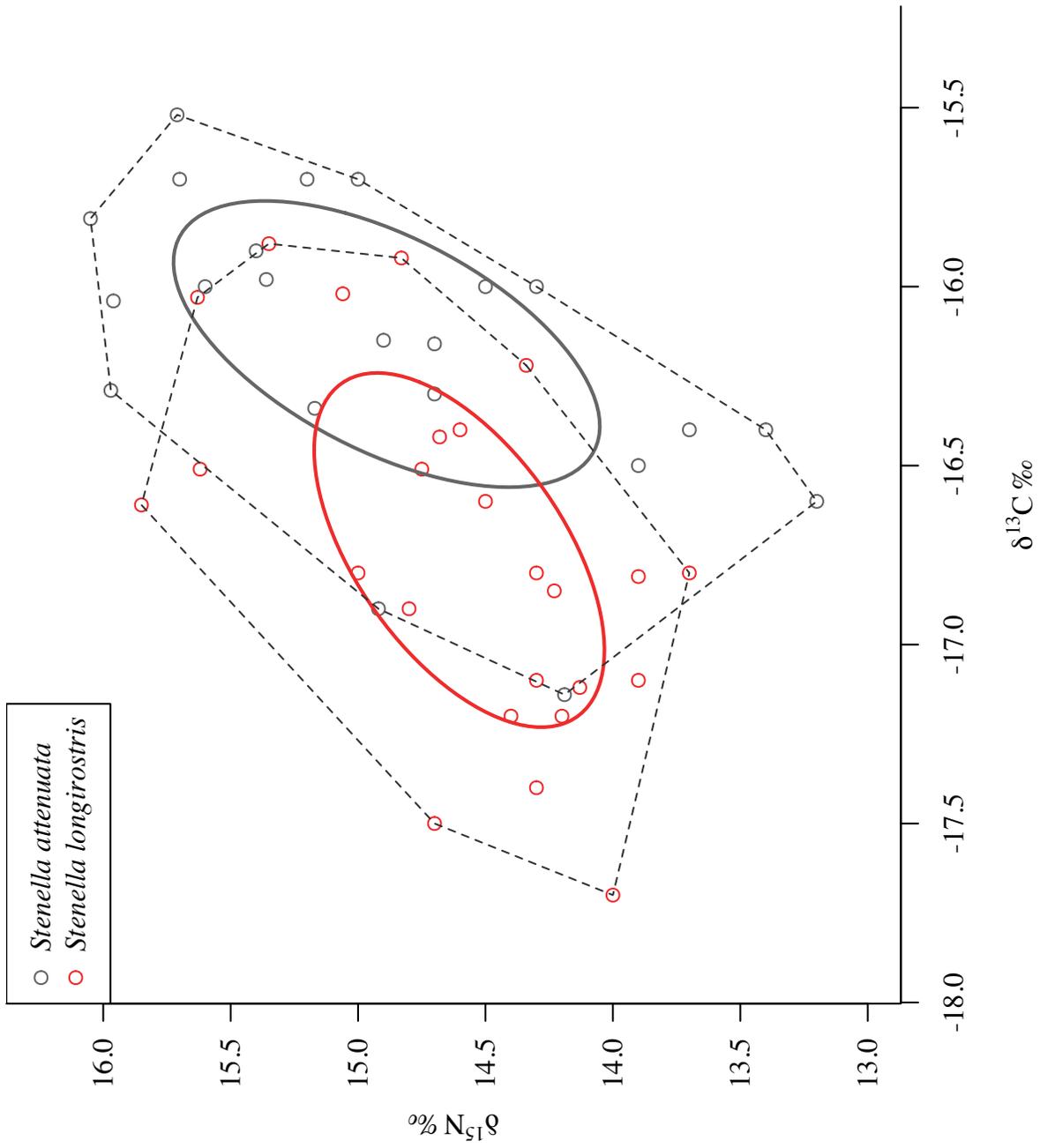


Figura 6.3. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ para los *S. attenuata* (negro) y *S. longirostris* (rojo), con una Elipse Estándar Corregida y una Envoltura Convexa por especie.

2019 (19SA y 19SL, $n = 4$ y 3 , respectivamente), se notó una tendencia de los individuos de ambas especies hacia valores similares a los encontrados en 2017 (fig. 6.4a).

Por otra parte, la variación interanual en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (fig. 6.4b) fue menor en *S. attenuata*, ocupando intervalos similares en los tres periodos. Sin embargo, 18SL presentó una variación importante hacia valores más negativos que en los otros años.

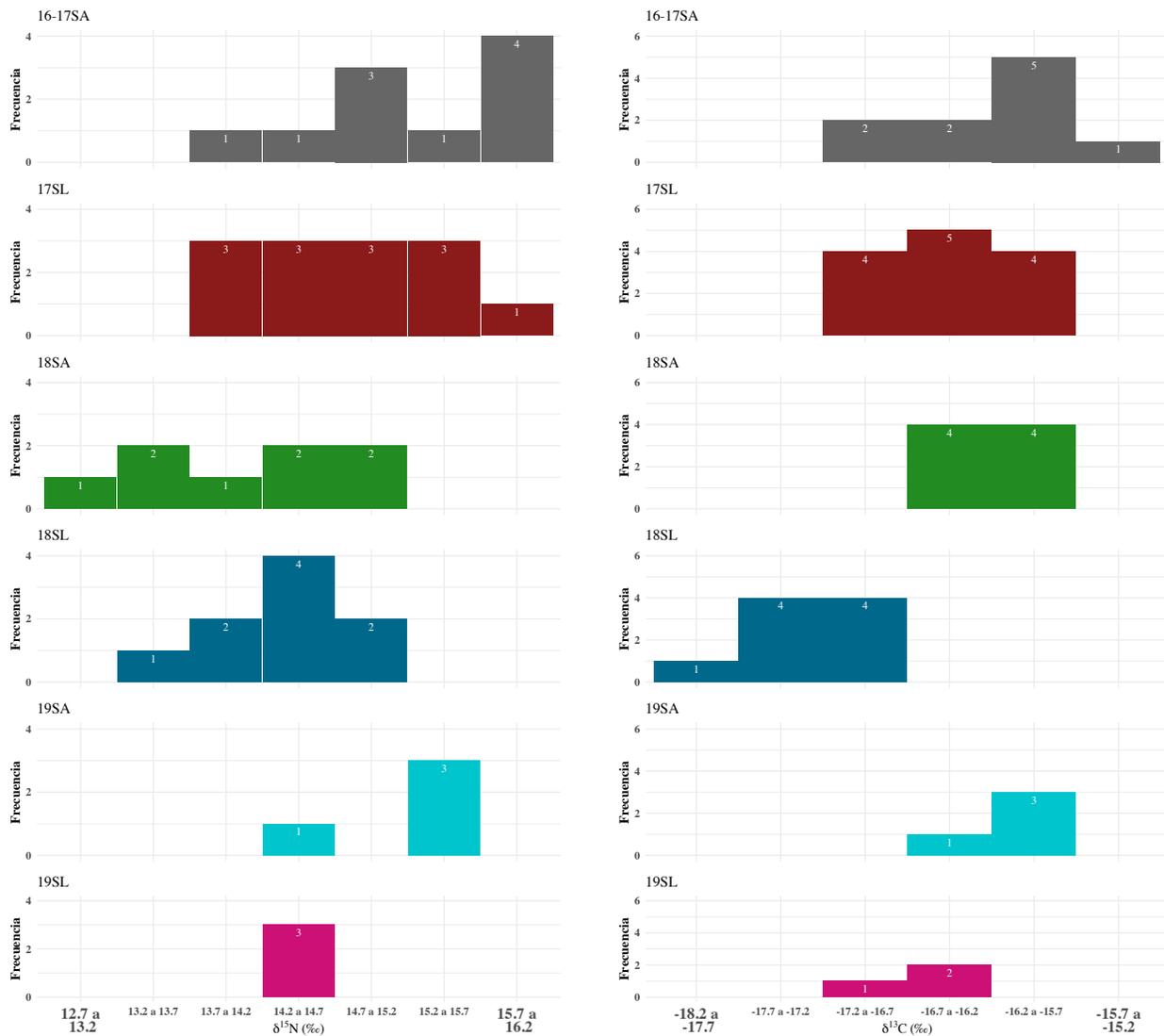
Comparación Estadística

Los valores de ambas especies para los años 2016-2017 y 2018 (tabla 6.I) se ajustaron a una distribución normal; además, las muestras fueron homocedásticas (tabla 6.II). Tomando esto en cuenta se realizó la comparación entre isótopos entre años mediante un Análisis de la Varianza de una vía (ANOVA) paramétrico. Se encontraron diferencias significativas tanto para $\delta^{15}\text{N}$ ($F_{5,41} = 4.90$, $p = 0.001$) como para $\delta^{13}\text{C}$ ($F_{5,41} = 8.98$, $p < 0.0005$). La prueba *post-hoc* HSD de Tukey mostró que para los valores de $\delta^{15}\text{N}$ las diferencias se encontraron entre 16-17SA/18SA ($p < 0.005$), y 18SA/19SA ($p = 0.02$) (tabla 6.IIIa); lo cual, a su vez, muestra la variación interanual en los valores de este isótopo para *S. attenuata*. En $\delta^{13}\text{C}$ (tabla 6.IIIb), las diferencias se encontraron entre 17SL/18SL ($p < 0.005$) y 18SA/18SL ($p < 0.0005$). Lo anterior muestra que ambas especies presentaron cambios en sus valores isotópicos de 2017 a 2018.

Al realizar las comparaciones bayesianas de manera pareada se obtuvieron las distribuciones posteriores de la figura 6.5. En $\delta^{15}\text{N}$ (fig. 6.5a), las diferencias interespecíficas con mayores probabilidades se encontraron en 2017 ($P(\text{SA} > \text{SL}) = 97.3\%$) y 2019 ($P(\text{SA} > \text{SL}) = 97.1\%$); mientras que interanualmente entre 2017 y 2019 con 2018 para SA ($P(2017/2019 > 2018) \approx 100\%$), y entre 2017 y 2018 para SL ($P(2018 < 2017) \approx 94\%$). Por otra parte, para $\delta^{13}\text{C}$ (fig. 6.5b) hubo diferencias interespecíficas con altas probabilidades en los 3 años ($P(\text{SA} > \text{SL}) > 91\%$); mientras que intraespecíficamente solamente entre 16-17SA/19SA ($P(16-17\text{SA} < 19\text{SA}) \approx 86\%$), y entre 17SL/18SL ($P(17\text{SL} > 18\text{SL}) = 100\%$).

Nichos Isotópicos

En cuanto a la variación interanual de los nichos isotópicos, es importante resaltar que en 2016-2017 ambas especies presentaron áreas totales (polígonos, SA: $1.32\%_2$, SL: $1.48\%_2$) y



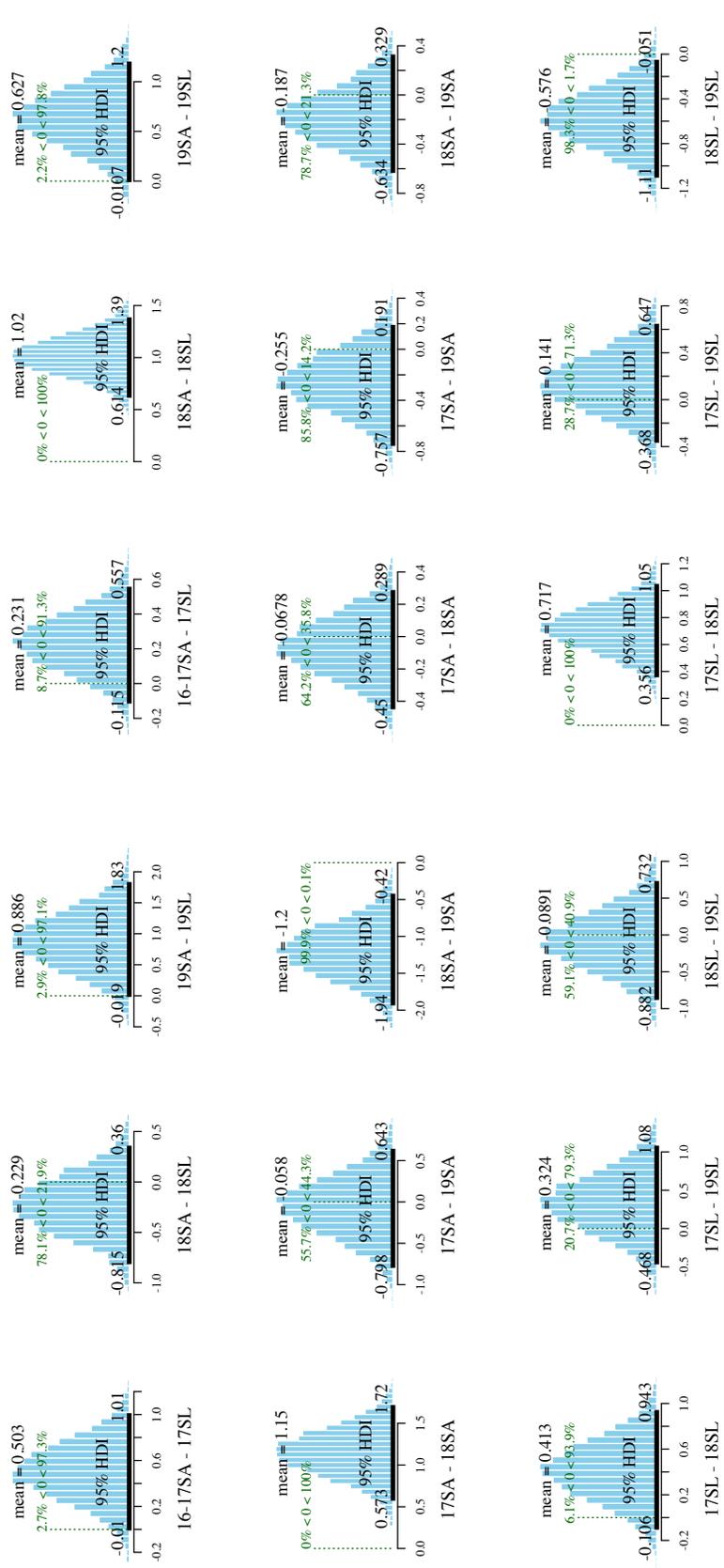
(a) Distribución de frecuencias de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ para *S. attenuata* (SA) y *S. longirostris* (SL) en los años 2016-17, 2018 y 2019.

(b) Distribución de frecuencias de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ para *S. attenuata* (SA) y *S. longirostris* (SL) en los años 2016-17, 2018 y 2019.

Figura 6.4. Variación interanual de la distribución de frecuencias de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ para la piel de ambas especies de delfínidos.

de elipses similares (SA: 0.76‰^2 , SL: 0.8‰^2), pero además que ambas áreas se redujeron considerablemente en 2018 (SA: 0.4‰^2 , 0.28‰^2 ; SL: 0.8‰^2 , 0.45‰^2).

En la figura 6.6 es posible observar que en 2017 los nichos isotópicos de ambas especies se encuentran desfasados, de forma que *S. attenuata* tiende a valores mayores de ambas



(a) Diferencias de medias de $\delta^{15}\text{N}$ para *S. attenuata* (SA) y *S. lon-girostris* (SL) en los años 2016-17, 2018 y 2019. (b) Diferencias de medias de $\delta^{13}\text{C}$ para *S. attenuata* (SA) y *S. lon-girostris* (SL) en los años 2016-17, 2018 y 2019.

Figura 6.5. Distribuciones posteriores de las diferencias de medias de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ entre años, intra- e interespecíficas, para la piel de ambas especies de delfínidos. Las barras negras horizontales representan el Intervalo de más Alta Densidad y la línea verde punteada la diferencia de medias igual a 0.

Tabla 6.I. Tabla con tamaños de muestra y medias \pm desviación estándar cada especie e isótopo analizado. SA o SL son *S. attenuata* o *S. longirostris*, respectivamente, para los años 2016 a 2019, según corresponda.

Especie	n	$\delta^{13}\text{C} \pm \text{SD} (\text{‰})$	$\delta^{15}\text{N} \pm \text{SD} (\text{‰})$
16-17SA	10	-16.23 ± 0.48	15.29 ± 0.63
17SL	13	-16.46 ± 0.43	14.79 ± 0.67
18SA	8	-16.16 ± 0.36	14.15 ± 0.73
18SL	9	-17.18 ± 0.32	14.38 ± 0.41
19SA	4	-15.97 ± 0.25	15.35 ± 0.45
19SL	3	-16.6 ± 0.2	14.47 ± 0.15

señales; es decir, valores menos negativos de $\delta^{13}\text{C}$, más positivos de $\delta^{15}\text{N}$, generando un traslape entre elipses del 45 %. En 2018, la tendencia en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ se evidenció aún más; sin embargo, no fue así en los $\delta^{15}\text{N}$, ya que ambas especies presentaron valores similares y menos positivos en comparación a los de 2017; además, el traslape de nichos se vio considerablemente reducido al 9 %. Finalmente, los individuos muestreados en 2019 de ambas especies mostraron una tendencia similar a la de 2017.

6.1.3 Nivel trófico y Contribuciones de presas potenciales a las dietas de *S. attenuata* y *S. longirostris*

Presas potenciales

En su conjunto, las muestras de presas potenciales presentaron valores diversos en ambas proporciones isotópicas (tabla 6.IV). Los valores menores en ambos isótopos correspondieron a *B. panamense*, los cuales fueron, además los únicos con relaciones C:N > 4 ($\overline{\text{C}} : \overline{\text{N}} \pm \text{DE} = 5.38 \pm 0.95 \text{‰}$); por esta razón, se les realizó la normalización aritmética para lípidos de Post *et al.* (2007) (ec. 5.2). Por otra parte, los mayores en $\delta^{15}\text{N}$ correspondieron a *C. mydas*, mientras que en $\delta^{13}\text{C}$ los valores menos negativos correspondieron a *E. linneatus*.

En términos de los nichos isotópicos de las presas potenciales, la mayor área de elipses correspondió a *C. hippurus* (3.5‰^2), mientras que la menor a *C. mydas* (0.1‰^2). En la

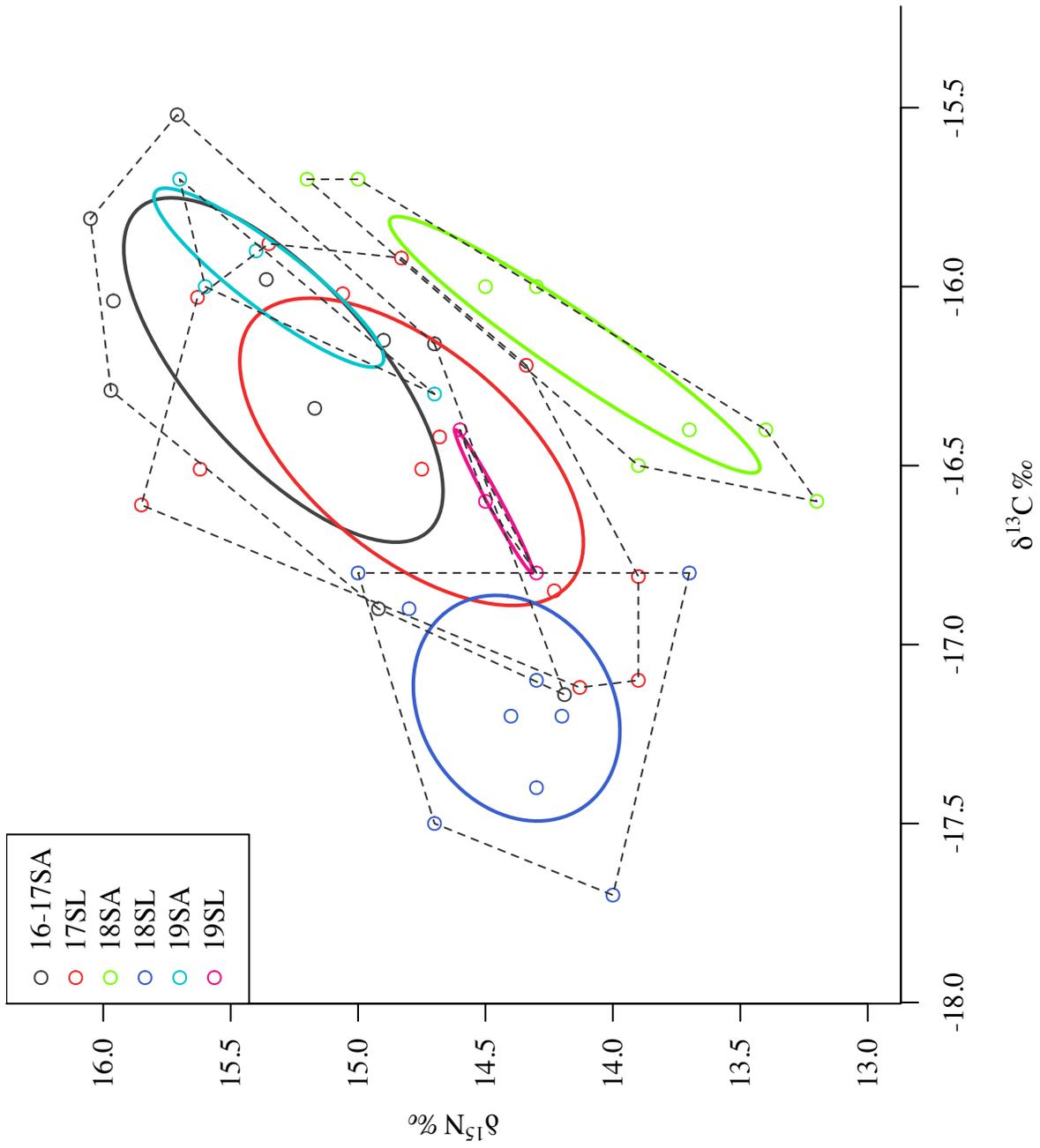


Figura 6.6. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ para *S. attenuata* y *S. longirostris*, con una Elipse Estándar Corregida y una Envoltura Convexa por especie y por año.

Tabla 6.II. Resultados de las pruebas de normalidad y homocedasticidad para ambos isótopos y ambas especies. SA o SL son *S. attenuata* o *S. longirostris*, respectivamente, para los años 2016-2019, según corresponda. *: debido al tamaño de muestra (< 5), estos resultados no son tomados en cuenta.

(a) Pruebas de normalidad de Shapiro-Wilk's (W) y homocedasticidad de Bartlett (K^2) para los $\delta^{13}\text{C}$ de piel de ambas especies. (b) Pruebas de normalidad de Shapiro-Wilk's (W) y homocedasticidad de Bartlett (K^2) para los $\delta^{15}\text{N}$ de piel de ambas especies.

Espece	W (p)	K^2 (g.l., p)	Espece	W (p)	K^2 (g.l., p)
16-17SA	0.93 (0.49)		16-17SA	0.93 (0.49)	
17SL	0.93 (0.39)		17SL	0.93 (0.39)	
18SA	0.95 (0.75)	3.66 (5, 0.59)	18SA	0.95 (0.75)	6.37. (5, 0.27)
18SL	0.97 (0.94)		18SL	0.98 (0.94)	
19SA	0.85 (0.23)*		19SA	0.85 (0.23)*	
19SL	0.96 (0.64)*		19SL	0.96 (0.64)*	

tabla 6.V se muestran las áreas de los polígonos y las elipses para cada presa potencial, mientras que en la figura 6.7 se presentan los nichos isotópicos de las presas potenciales y los delfínidos.

Nivel trófico

Se consideró como indicadores de dos diferentes líneas base a: *B. panamense*, representando una línea base mesopelágica (base 1), y a *H. naos*, representando una línea base epipelágica (base 2). Los factores tróficos de discriminación empleados fueron $\delta^{13}\text{C} = 1 \text{‰}$ y $\delta^{15}\text{N} = 2.1 \text{‰}$, obtenidos a partir de los datos de las presas potenciales. Los niveles tróficos se calcularon para todas las especies que no fueron definidas como estimadoras de la base utilizando tanto la ecuación 5.3 de Post (2002) como los tres modelos de la paquetería tRophicPositon (ecuaciones 5.4, 5.5, 5.6), asumiendo a los indicadores de la línea base con un nivel trófico (λ) de 2.35. En la tabla 6.VI se presentan los niveles tróficos calculados y las modas de las distribuciones posteriores de los modelos bayesianos.

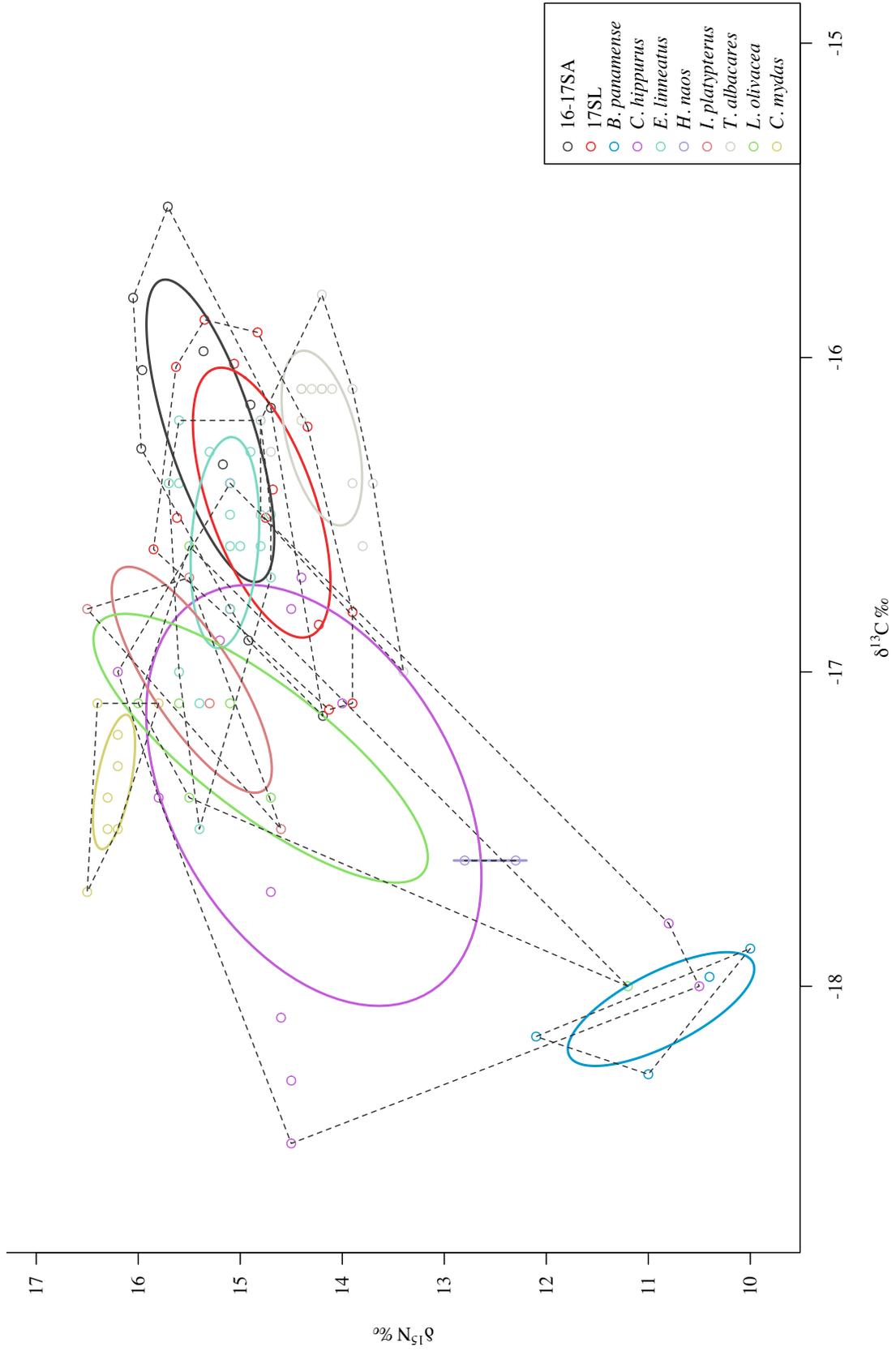


Figura 6.7. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ para *S. attenuata* (negro), *S. longirostris* (rojo) (años 2016-2017) y especies seleccionadas como presas potenciales, con una Elipse Estándar Corregida y una Envolvura Convexa por especie.

Tabla 6.III. Resultados de la prueba *post-hoc* de comparaciones múltiples Tukey HSD para *S. attenuata* y *S. longirostris* para ambos isótopos. Arriba de las diagonales se encuentran las diferencias de medias entre los grupos, debajo los valores de p para cada comparación. Se marcan con * las comparaciones significativas a un $\alpha = 0.05$. SA o SL son *S. attenuata* o *S. longirostris*, respectivamente, para los años 2016-2019, según corresponda.

(a) Resultados prueba HSD Tukey para $\delta^{15}\text{N}$.

	16-17SA	17SL	18SA	18SL	19SA	19SL
16-17SA	-	-0.50	-1.14	-0.92	0.06	-0.83
17SL	0.36	-	-0.64	-0.41	0.56	-0.32
18SA	0.003*	0.19	-	0.23	1.20	0.32
18SL	0.02*	0.61	0.97	-	0.97	0.09
19SA	1	0.58	0.02*	0.10	-	-0.88
19SL	0.31	0.96	0.97	1	0.40	-

(b) Resultados prueba HSD Tukey para $\delta^{13}\text{C}$.

	16-17SA	17SL	18SA	18SL	19SA	19SL
16-17SA	-	-0.23	0.07	-0.94	0.26	-0.37
17SL	0.73	-	0.30	-0.72	0.49	-0.14
18SA	1.00	0.54	-	-1.02	0.19	-0.44
18SL	< 0.0005*	0.002*	< 0.0005*	-	1.20	0.58
19SA	0.87	0.27	0.97	< 0.0005*	-	-0.63
19SL	0.71	0.99	0.57	0.25	0.31	-

Tabla 6.IV. Tabla con tamaños de muestra y medias \pm desviación estándar para cada isótopo y especie analizada. *^C: Corrección por lípidos por C:N > 4 utilizando la ecuación de Post *et al.* (2007).

Especie	n	$\delta^{13}\text{C} \pm \text{SD} (\text{‰})$	$\delta^{15}\text{N} \pm \text{SD} (\text{‰})$
<i>Benthosema panamense</i>	4	-18.07 \pm 0.18 * ^C	10.88 \pm 0.91
<i>Coryphaena hippurus</i>	14	-17.39 \pm 0.67	14.28 \pm 1.64
<i>Euthynnus lineatus</i>	18	-16.59 \pm 0.34	15.15 \pm 0.34
<i>Hyporhamphus naos</i>	2	-17.6 \pm 0	12.55 \pm 0.35
<i>Istiophorus platypterus</i>	4	-17.02 \pm 0.36	15.47 \pm 0.78
<i>Thunnus albacares</i>	16	-16.26 \pm 0.28	14.2 \pm 0.39
<i>Lepidochelys olivacea</i>	7	-17.24 \pm 0.43	14.8 \pm 1.64
<i>Chelonia mydas</i>	8	-17.35 \pm 0.21	16.24 \pm 0.21

Es importante destacar que utilizando la ecuación de Post (2002) con la base 1 se obtuvieron niveles tróficos mayores en aproximadamente 1 a aquellos obtenidos con la base 2. En la figura 6.8 se presentan las distribuciones posteriores de cada modelo bayesiano para ambos delfínidos. En todos los modelos, *S. attenuata* presentó un nivel trófico superior a

Tabla 6.V. Tabla con las áreas de los nichos isotópicos ocupados por cada especie de presa potencial.

Especie	Polígono (‰ ²)	SEAc (‰ ²)
<i>B. panamense</i>	0.28	0.55
<i>C. hippurus</i>	5.9	3.5
<i>E. lineatus</i>	0.9	0.4
<i>H. naos</i>	-	-
<i>I. platypterus</i>	0.5	0.8
<i>T. albacares</i>	0.9	0.3
<i>L. olivacea</i>	1.9	1.5
<i>C. mydas</i>	0.2	0.1

S. longirostris (e.g. moda del modelo bayesiano completo: 3.7 vs 3.5), y al comparar las distribuciones posteriores del modelo completo para 16-17SA y 17Sl, la probabilidad de que el primero presente un nivel trófico mayor al segundo es del 70 %.

Otro aspecto relevante es que la especie con el nivel trófico calculado con la ecuación de Post (2002) más alto fue *C. mydas* (NT = 3.8 y 4.6) y la especie con el más bajo fue *B. panamense* (NT = 1.2); sin embargo, al aplicar el modelo bayesiano completo el nivel de *C. mydas* fue de 2.8.

Modelo de mezcla

Los factores de discriminación trófica empleados fueron los mismos que para el cálculo de los niveles tróficos; es decir, $\delta^{15}\text{N} = 2.1\text{‰}$ y de $\delta^{13}\text{C} = 1\text{‰}$, con desviaciones estándar de 0.5 y 0.1‰, respectivamente. Al aplicar estos valores a las presas potenciales, los valores de los delfínidos estuvieron comprendidos en el área definida por los valores de las presas (polígono de mezcla, fig. 6.9), lo cual indica que los factores de discriminación fueron adecuados.

Del modelo se obtienen las contribuciones mostradas en la tabla 6.VII y la figura 6.10. Para ambos delfínidos las especies con mayores contribuciones fueron *B. panamense* y *H. naos*; sin embargo, difirieron en magnitud, de modo que para 16-17SA las contribuciones fueron de 24.9 y 22.4%, respectivamente, mientras que para 17SL fueron de 45 y 15%. Al

Tabla 6.VI. Niveles tróficos para los delfínidos y presas potenciales para el periodo de muestreo de las presas potenciales. SA o SL son *S. attenuata* o *S. longirostris*, respectivamente, para los años 2016-2017. Abreviaturas: b.epi: organismo base *Hiporhamphus naos*, b.meso: organismo base *B. panamense*, B.: Bayesiano, 1b: una línea base, 2b: dos líneas base, y B.2c corresponde al modelo con ambos isótopos y ambas líneas base. Los niveles de los modelos bayesianos son las modas de las distribuciones posteriores.

Grupo	Post (2002) b.1	Post (2002) b.2	B.1b	B.2b	B.2c
16-17SA	4.1	3.3	4.4	3.9	4.1
17SL	3.9	3.1	4.2	3.8	3.8
<i>B. panamense</i>	2.0	1.2	-	-	-
<i>C. hippurus</i>	3.6	2.8	3.9	3.5	2.9
<i>E. linneatus</i>	4.0	3.2	4.3	3.9	3.7
<i>H. naos</i>	2.8	2.0	-	-	-
<i>I. platypterus</i>	4.2	3.4	4.5	4.1	3.4
<i>T. albacares</i>	3.6	2.8	3.9	3.4	3.9
<i>L. olivacea</i>	3.9	3.1	4.2	3.7	3.1
<i>C. mydas</i>	4.6	3.8	4.8	4.3	2.8

comparar las distribuciones posteriores de estas contribuciones para ambos delfínidos, la probabilidad de que *B. panamense* tenga una mayor contribución a 17SL es del 89.4 %, y la probabilidad de que *H. naos* tenga una mayor contribución para 16-17SA es del 62.3 %. Las correlaciones entre las presas potenciales se muestran en los gráficos 6.11a y 6.11b, teniendo los valores más altos de correlación negativa *B. panamense* y *H. naos*.

6.2 Variabilidad ambiental interanual

Las condiciones de temperatura superficial del mar (TSM) se presentan en la figura 6.12. En las imágenes compuestas de febrero a abril (fig. 6.12a) resalta que 2016 y 2017 fueron más cálidos que 2015 y 2019, con poca influencia de la corriente de Humboldt y una Surgencia Ecuatorial caracterizada predominantemente por aguas cálidas, en comparación con 2018. En cuanto a las compuestas de abril a junio (fig. 6.12b), se puede percibir un patrón similar, en el que las diferencias más marcadas existen entre 2017 y 2018. Al realizar las pruebas

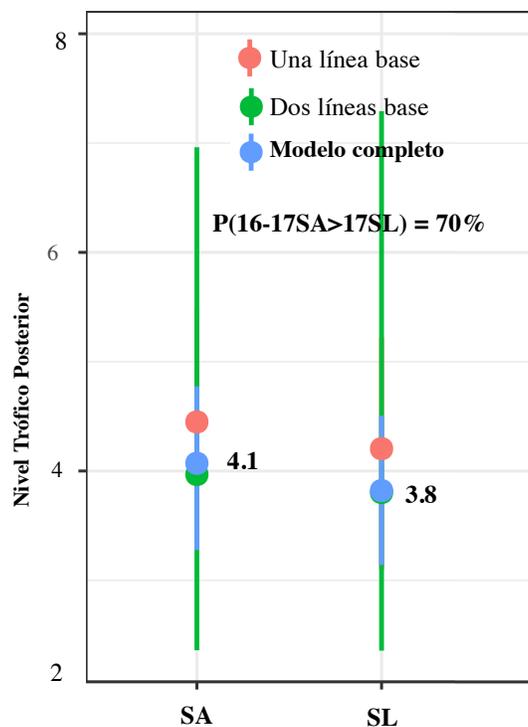


Figura 6.8. Distribuciones posteriores de la estimación bayesiana de los niveles tróficos para ambos delfínidos (SA: *S. attenuata*; SL: *S. longirostris*).

de Mantel (tabla 6.VIII) no se encontraron correlaciones significativas entre las variaciones interanuales de los valores isotópicos de ambas especies y de la TSM.

6.3 Diversificación alimentaria intra-específica

6.3.1 *S. attenuata*

Se analizaron 18 secuencias, con una longitud final de 355 pb, a partir de las cuales se encontraron 14 haplotipos (secuencias únicas). A partir de los árboles filogenéticos se formaron dos agrupaciones (fig. 6.13).

El bosque consistió en 500 árboles de decisión, y fue entrenado con 15 individuos aleatoriamente seleccionados. La precisión del modelo de entrenamiento fue del 38%; es decir, aproximadamente solo dos de cada cinco individuos fueron correctamente clasificados. Al evaluar el modelo con los datos restantes ($n = 4$) se obtuvieron la matriz de confusión y las medidas diagnósticas de las tablas 6.IXa y 6.IXc. Estas indican que a) el modelo no

Tabla 6.VII. Contribuciones porcentuales de cada presa potencial a la dieta de los delfínidos estimadas por el modelo de mezcla.

(a) Contribuciones porcentuales de cada presa potencial a la dieta de *S. attenuata*.

Presa potencial	Contribución (%)	SD (%)
<i>B. panamense</i>	24.9	12.5
<i>H. naos</i>	22.4	19.1
<i>T. albacares</i>	12.4	8.9
<i>C. hippurus</i>	9.3	8.0
<i>E. lineatus</i>	9.2	7.2
<i>L. olivacea</i>	8.3	6.8
<i>I. platypterus</i>	7.5	6.0
<i>C. mydas</i>	6.0	4.4

(b) Contribuciones porcentuales de cada presa potencial a la dieta de *S. longirostris*.

Presa potencial	Contribución (%)	SD (%)
<i>B. panamense</i>	45.0	11.3
<i>H. naos</i>	15.0	16.0
<i>T. albacares</i>	8.1	5.7
<i>C. hippurus</i>	7.1	5.7
<i>E. lineatus</i>	6.8	5.1
<i>L. olivacea</i>	6.6	5.2
<i>I. platypterus</i>	6.1	4.7
<i>C. mydas</i>	5.2	3.8

Tabla 6.VIII. Resultados de las pruebas de Mantel entre las matrices de distancias euclidianas entre años para temperatura superficial del mar y valores isotópicos de ambos delfínidos.

	TSM (r_M , p)
$\delta^{15}\text{N}$	
<i>S. attenuata</i>	0.02, 0.06
<i>S. longirostris</i>	0.86, 0.16
$\delta^{13}\text{C}$	
<i>S. attenuata</i>	0.73, 0.33
<i>S. longirostris</i>	0.46, 0.49

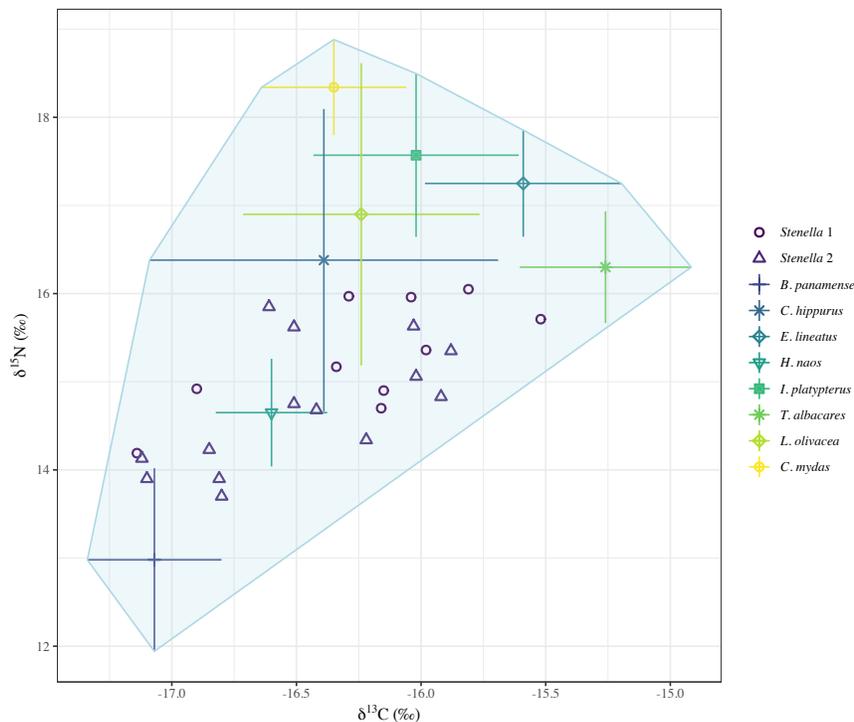
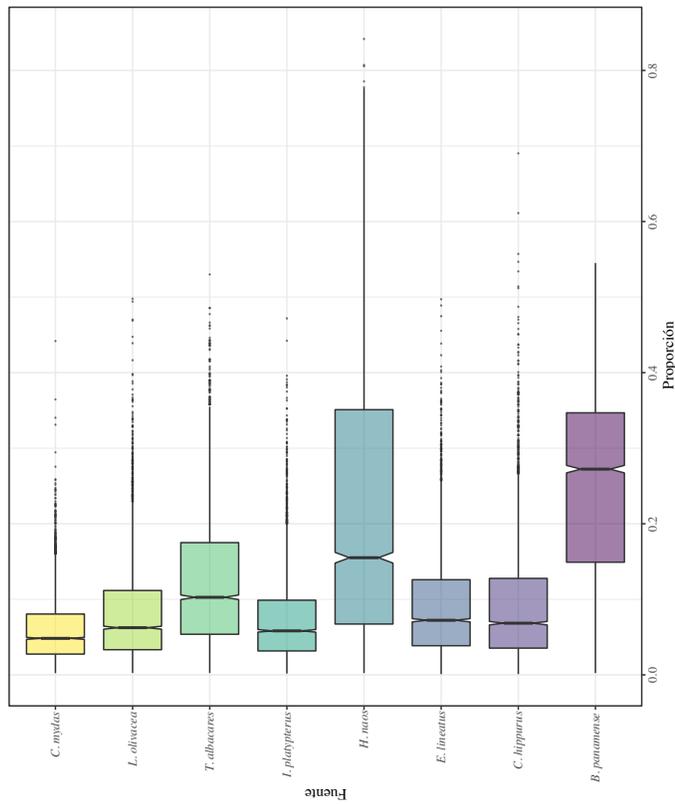
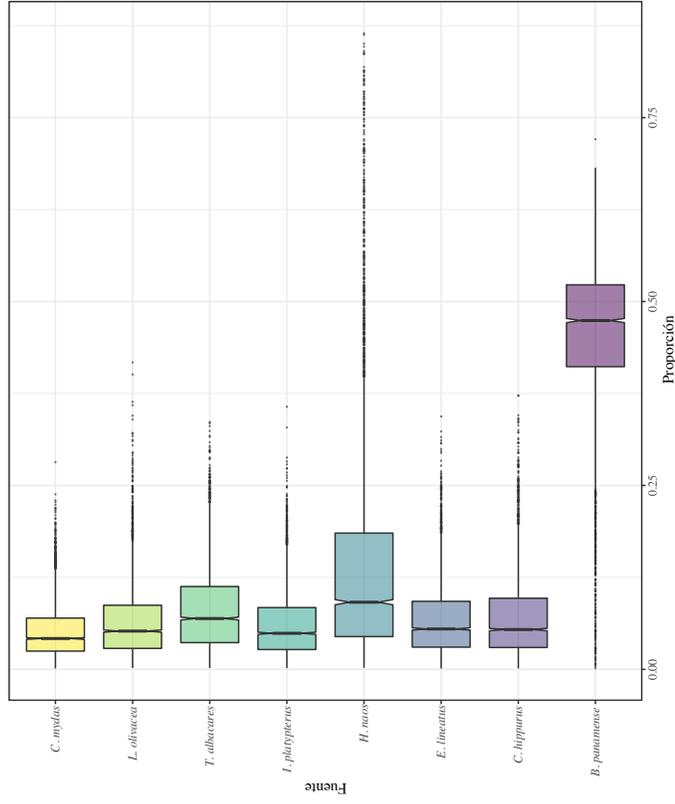


Figura 6.9. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para *S. attenuata* (círculos) y *S. longirostris* (triángulos) y los corregidos para las presas potenciales. El polígono azul muestra la zona de mezcla isotópica.

se encuentra sobre-ajustado (Prec. entrenamiento < prueba); b) la capacidad predictiva del modelo tanto con los individuos de entrenamiento como con los prueba fue baja, con una precisión del 50 % (Kappa = 0) y una significancia de [Prec. > TNI] de 0.68. En cuanto a las variables (tabla 6.IXb), la más importante fue $\delta^{15}\text{N}$ (MDI = 2.44, general = 100 %), seguida de $\delta^{13}\text{C}$ (general \approx 97 %) y año (2017, general \approx 20 %). En la figura 6.14a se muestran los nichos isotópicos de cada grupo, donde es posible observar que existe un alto traslape entre ellos (elipses, 40 %); sin embargo, también es posible apreciar diferencias en sus amplitudes (SEAc; A=0.7 vs B=1.2 ‰², fig. 6.14b). En resumen, no se encontró una relación entre los grupos haplotípicos, sus señales isotópicas o el año en que fueron muestreados, pero sí con las amplitudes de sus nichos isotópicos.

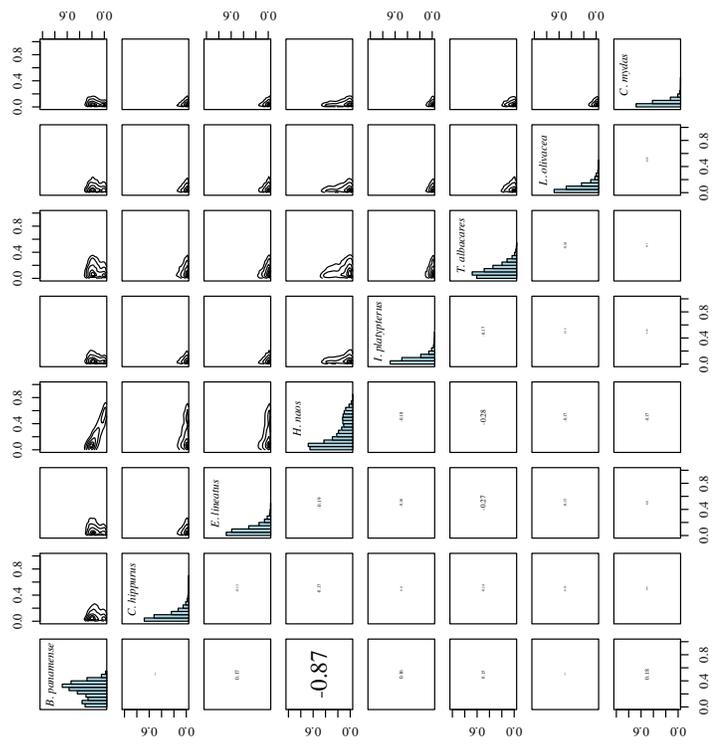


(a) Distribuciones posteriores de las contribuciones porcentuales probables de las presas potenciales a la dieta de 16-17SA.

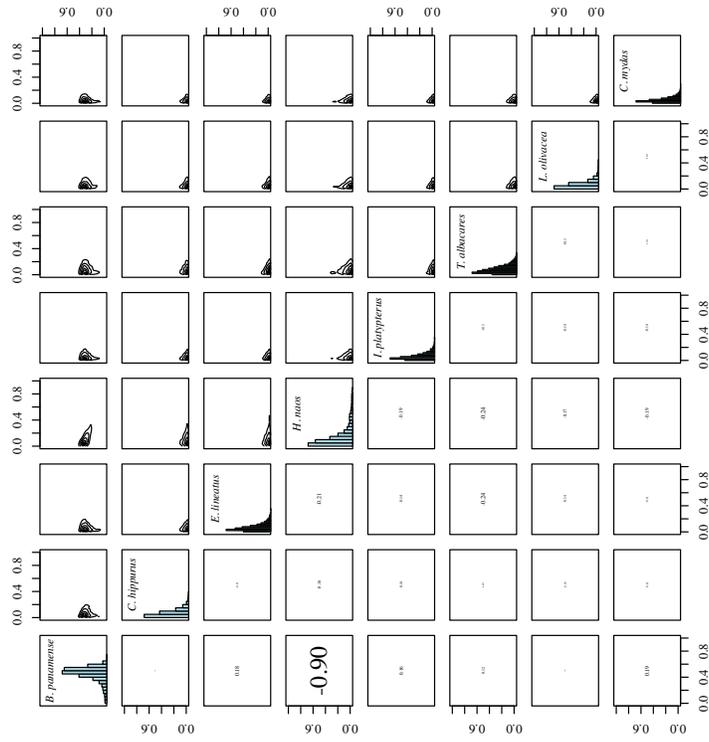


(b) Distribuciones posteriores de las contribuciones porcentuales probables de las presas potenciales a la dieta de 17SL.

Figura 6.10. Distribuciones posteriores de las contribuciones porcentuales probables de las presas potenciales a las dietas de ambos delfínidos.



(a) Correlaciones entre las distribuciones posteriores de las contribuciones porcentuales probables de las presas potenciales a la dieta de 16-17SA.



(b) Distribuciones posteriores de las contribuciones porcentuales probables de las presas potenciales a la dieta de 17SL.

Figura 6.11. Correlaciones entre las distribuciones posteriores de las contribuciones porcentuales probables de las presas potenciales a las dietas de ambos delphinidos.

Tabla 6.IX. Resultados del Clasificador por Bosques Aleatorios para *S. attenuata*.

(a) Matriz de confusión del Clasificador por Bosques Aleatorios para *S. attenuata*. Las clasificaciones correctas (verdaderos positivos) se encuentran en la diagonal.

	Observado (referencia)	
	A	B
Predicción (Bosque Aleatorio)	A 2	B 2
	B 0	0

(b) Importancia de Variables según el Clasificador por Bosques Aleatorios para *S. attenuata*.

Variable	MDG
$\delta^{13}\text{C}$	2.44
$\delta^{15}\text{N}$	2.30
Año (2017)	0.62
Año (2018)	0.26
Año (2019)	0.17

(c) Medidas diagnósticas del Clasificador por Bosques Aleatorios para *S. attenuata*.

Medida	Valor
Precisión (Prec.)	0.5
Tasa de No Información (TNI)	0.5
p [Prec.>TNI]	0.68
Kappa de Cohen	0
Sensibilidad	1
Especificidad	0

6.3.2 *S. longirostris*

Se analizaron 16 secuencias, con una longitud final de 428 pb, a partir de las cuales se encontraron 15 haplotipos. A partir de los árboles filogenéticos se formaron dos agrupaciones (fig. 6.15). El grupo A corresponde a los individuos con mayores similitudes genéticas, mientras que el grupo B es un grupo artificial que engloba al resto de los individuos. Esta separación se realizó debido a que si las agrupaciones se formaban al nivel de corte marcado en el dendrograma (línea vertical verde), el tercer grupo tendría solo tres individuos; además, si estos no fueran considerados dentro del análisis la variable año aumentaría considerablemente su peso.

El bosque consistió en 500 árboles, y fue entrenado con 12 individuos aleatoriamente seleccionados. La precisión del modelo de entrenamiento fue del 72%; es decir, que aproximadamente tres de cada cuatro individuos fueron correctamente clasificados. Al evaluar el modelo con los datos restantes se obtuvieron la matriz de confusión y las medidas diagnósticas de las tablas 6.Xa y 6.Xc. Estas indican que a) el modelo no se encuentra sobre-ajustado (Precisión entrenamiento < prueba); b) la capacidad predictiva con los individuos de prueba fue alta, con una precisión del 100% (Kappa = 1) y una significancia de [Prec. > TNI] de 0.06. En cuanto a las variables (tabla 6.Xb), la más importante fue $\delta^{13}\text{C}$ (MDI = 1.84, general = 100%), seguida de $\delta^{15}\text{N}$ (general \approx 82%) y finalmente año (2018, general \approx 73%). En la figura 6.16a se muestran los nichos isotópicos de cada grupo, donde es posible observar que existe un desfase entre ellos (elipses, traslape = 20%); además, también es posible apreciar diferencias en sus amplitudes (SEAc; A=0.52 vs B=0.35 ‰², fig. 6.16b). En resumen, se encontró una relación entre los grupos haplotípicos, sus señales isotópicas, sus amplitudes de nicho isotópico y el año en que los individuos fueron muestreados.

Tabla 6.X. Resultados del Clasificador por Bosques Aleatorios para *S. longirostris*.

(a) Matriz de confusión del Clasificador por Bosques Aleatorios para *S. longirostris*. Las clasificaciones correctas (verdaderos positivos) se encuentran en la diagonal.

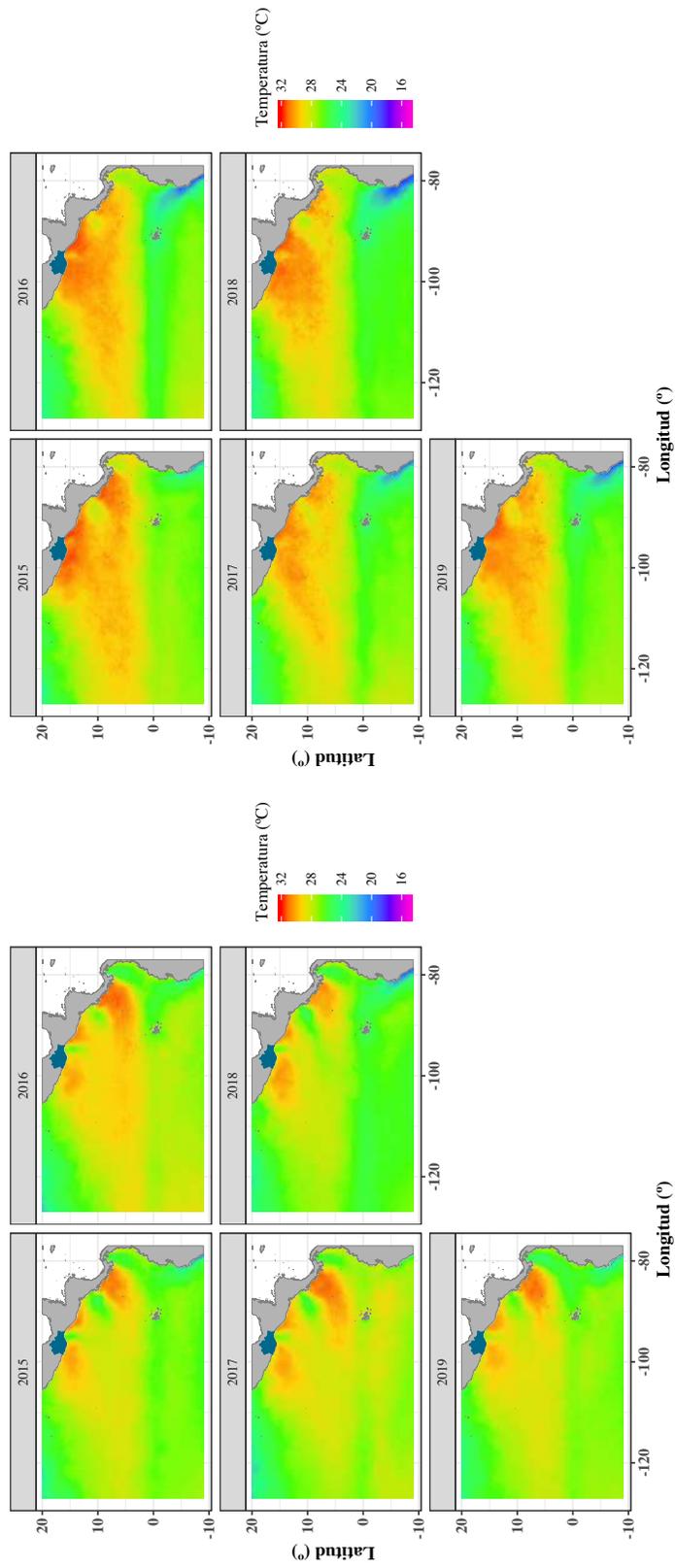
	Observado (referencia)	
	A	B
Predicción (Bosque Aleatorio)	A 2	0
B	0	2

(b) Importancia de Variables según el Clasificador por Bosques Aleatorios para *S. longirostris*.

Variable	MDG
$\delta^{13}\text{C}$	1.83
$\delta^{15}\text{N}$	1.59
Año (2018)	1.46
Año (2019)	0.47

(c) Medidas diagnósticas del Clasificador por Bosques Aleatorios para *S. longirostris*.

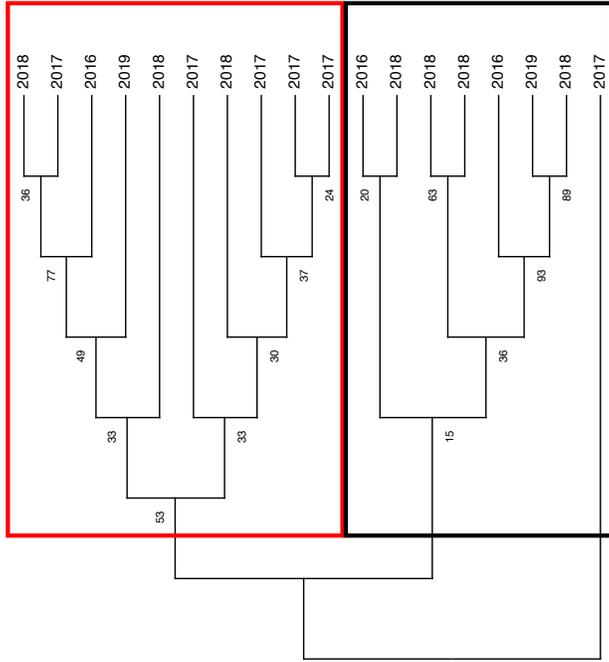
Medida	Valor
Precisión (Prec.)	1
Tasa de No Información (TNI)	0.5
p [Prec.>TNI]	0.06
Kappa de Cohen	1
Sensibilidad	1
Especificidad	1



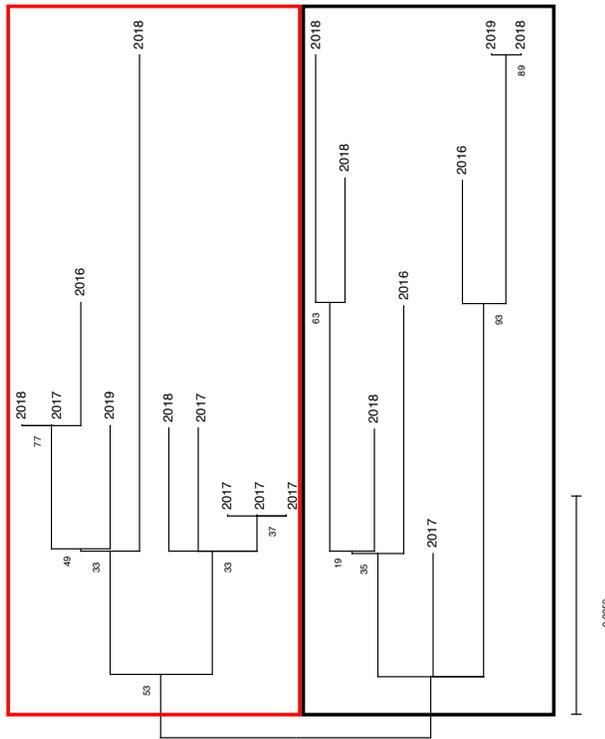
(a) Imagen compuesta de febrero a abril.

(b) Imagen compuesta de abril a junio.

Figura 6.12. Imágenes de satélite de temperatura superficial del mar. Compuestos trimestrales para cada año comprendido en el periodo de muestreo.

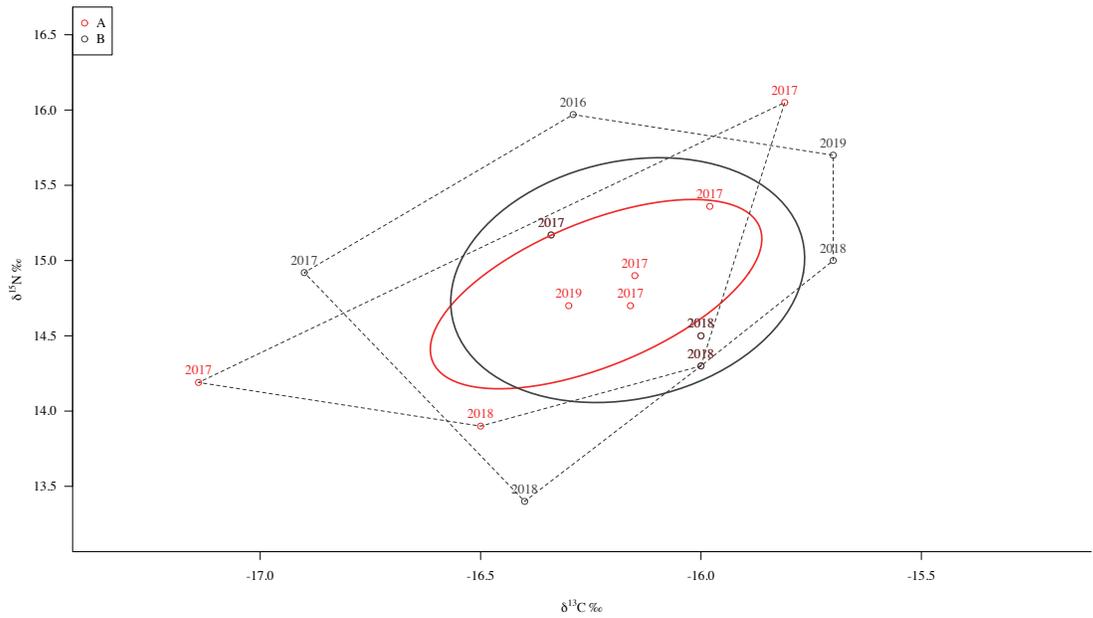


(b) Árbol filogenético concenso de los individuos de *S. attenuata* muestreados inferido a partir de 500 réplicas Bootstrap. Se muestra solo la topología. Los números representan el porcentaje de réplicas en que se presentaron las agrupaciones. Recuadros muestran las agrupaciones (rojo: A, negro: B).

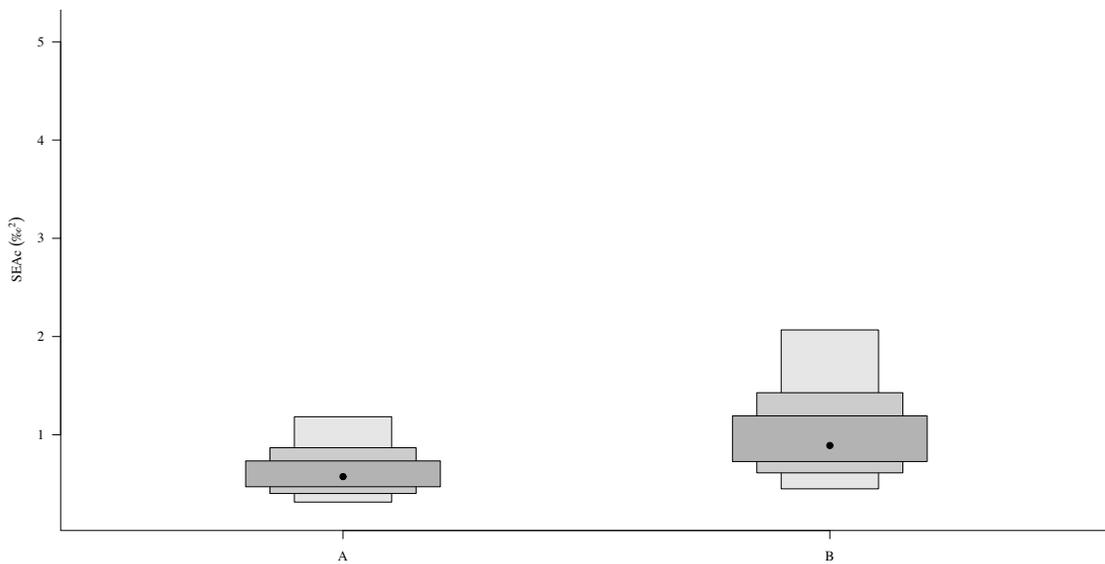


(a) Árbol filogenético de los individuos de *S. attenuata* muestreados. Se muestra el árbol con el mayor valor de log-verosimilitud. La topología se muestra a escala en relación a las distancias genéticas. Recuadros muestran las agrupaciones (rojo: A, negro: B).

Figura 6.13. Árboles filogenéticos de *S. attenuata*.

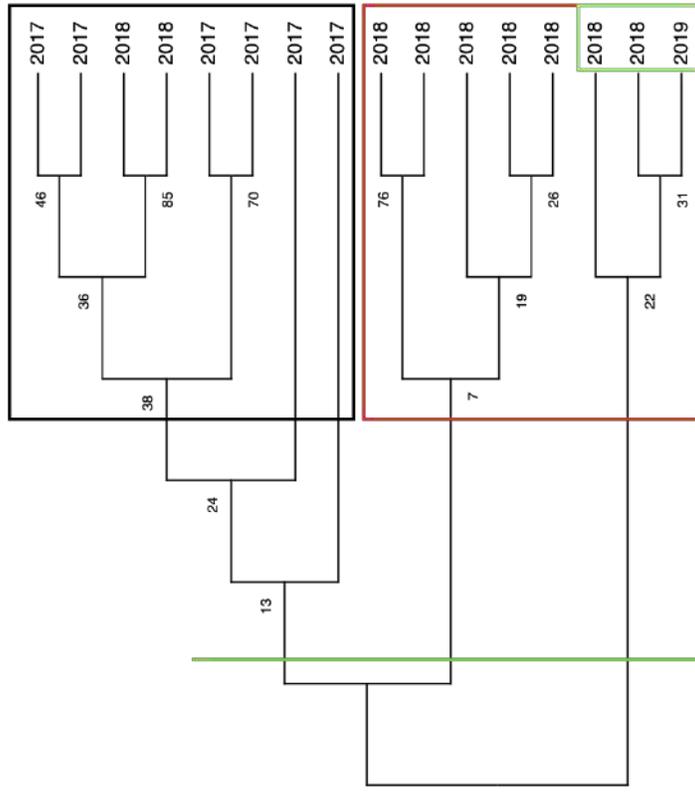


(a) Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ para los grupos genéticos A (rojo) y B (negro), con una Elipse Estándar Corregida (SEAc) y una Envoltura Convexa por grupo. Se muestra sobrepuesto el año en que fue muestreado cada individuo.

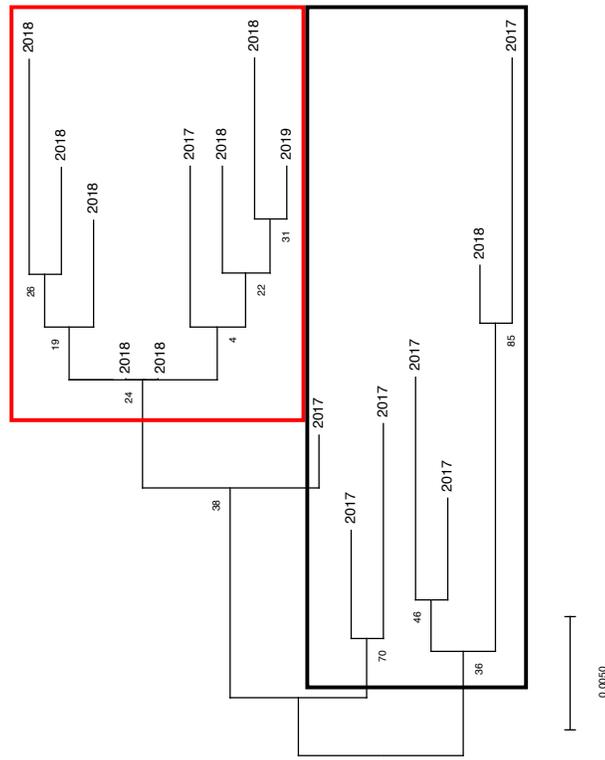


(b) Comparación gráfica de las amplitudes de los nichos isotópicos (áreas de las Elipses Estándares Corregidas, SEAc.) de los grupos genéticos.

Figura 6.14. Nichos isotópicos de los grupos genéticos establecidos para *S. attenuata*

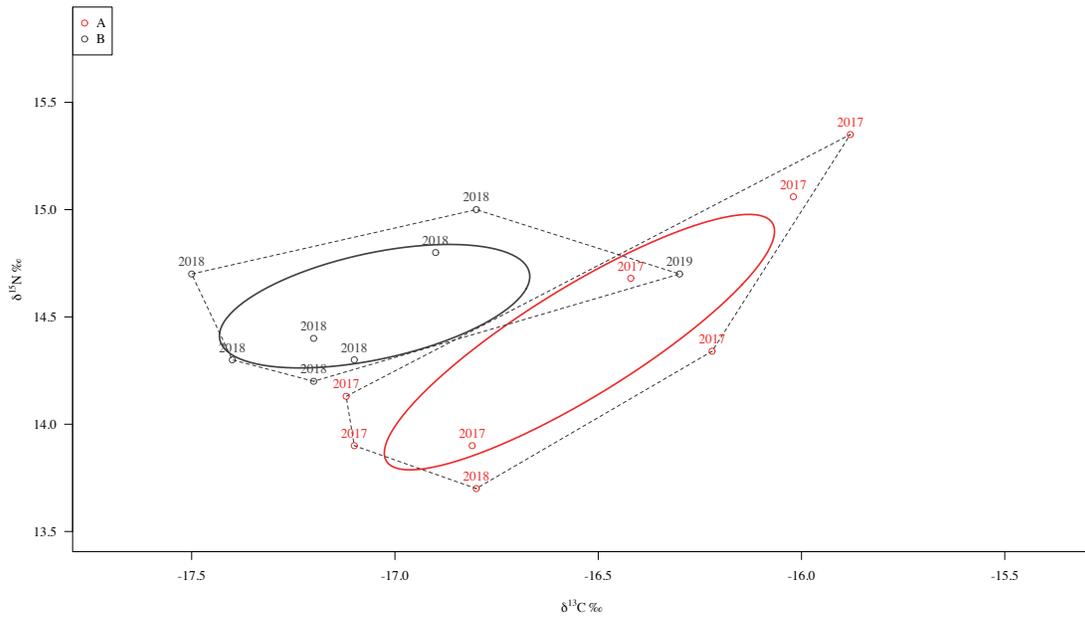


(b) Árbol filogenético concenso de los individuos de *S. longirostris* muestreados inferido a partir de 500 réplicas Bootstrap. Se muestra solo la topología. Los números representan el porcentaje de réplicas en que se presentaron las agrupaciones. Recuadros muestran las agrupaciones (rojo: A, negro: B).

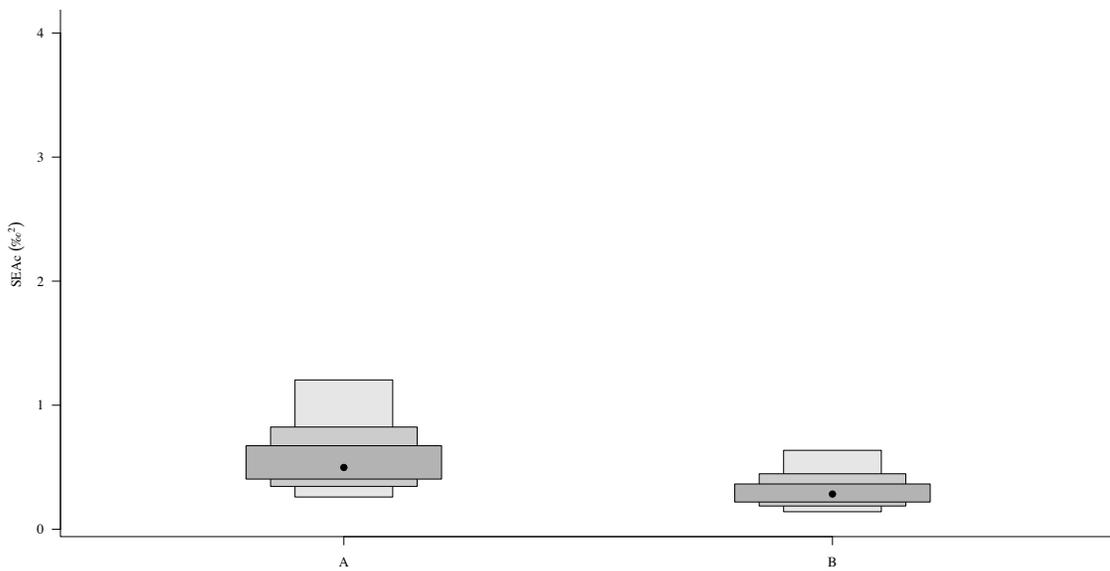


(a) Árbol filogenético de los individuos de *S. longirostris* muestreados. Se muestra el árbol con el mayor valor de log-verosimilitud. La topología se muestra a escala en relación a las distancias genéticas. Recuadros muestran las agrupaciones (rojo: A, negro: B).

Figura 6.15. Árboles filogenéticos de *S. longirostris*.



(a) Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ para los grupos genéticos A (rojo) y B (negro), con una Elipse Estándar Corregida (SEAc) y una Envoltura Convexa por grupo. Se muestra sobrepuesto el año en que fue muestreado cada individuo.



(b) Comparación gráfica de las amplitudes de los nichos isotópicos (áreas de las Elipses Estándares Corregidas, SEAc.) de los grupos genéticos.

Figura 6.16. Nichos isotópicos de los grupos genéticos establecidos para *S. longirostris*

Discusión

Los resultados de este trabajo sugieren que los individuos de *S. attenuata* y *S. longirostris* avistados en la costa central de Oaxaca se alimentan dentro del área de estudio; además, proveen evidencia de una segregación alimentaria entre ambas especies, principalmente en términos de hábitats de alimentación y, en menor medida, en posición trófica, y que la magnitud y forma de esta puede variar temporalmente. Sin embargo, es importante mencionar que la magnitud de estos procesos no puede ser establecida de manera precisa. Esto se debe a las limitaciones del tamaño de muestra ($n = 22$ para *S. attenuata* y $n = 25$ para *S. longirostris*), lo cual es un problema común al trabajar con especies pelágicas protegidas que son difíciles de muestrear en campo. Aunado a lo anterior: *i*) el esfuerzo no involucró condiciones controladas; *ii*) no se cuenta con información de análisis de contenidos estomacales, lo cual complica la estimación de las contribuciones de presas a las dietas de ambas especies y, en menor medida, el cálculo de sus niveles tróficos.

7.1 Análisis de Isótopos Estables

7.1.1 Comparación interespecífica

Las señales isotópicas encontradas en ambas especies son evidencia para la primera afirmación, especialmente con base en el $\delta^{15}\text{N}$. Si bien es cierto que no existen trabajos previos publicados formalmente sobre isótopos estables en cetáceos para el Pacífico Sur Mexicano, los $\delta^{15}\text{N}$ fueron menores que los valores encontrados por Aurióles-Gamboa *et al.* (2013) en algunos delfínidos en el Golfo de California, los cuales en su mayoría se encuentran alrededor de las 18‰. Del mismo modo, fueron menores que los encontrados por Ortega-Ortiz *et al.* (2014) en dos grupos de *P. crassidens* en el Pacífico Central Mexicano, cuyos promedios fueron de 16.3 ‰ para un primer grupo y 17 ‰ para un segundo. Esto obedece a que las aguas intermedias en la Corriente de California son alimentadas desde el POT, en donde existen procesos de desnitrificación a profundidad debido a una baja concentración de oxígeno, y en general a capas mínimas de oxígeno más someras (Altabet *et al.* 1999; Takai *et al.* 2000). Dichos procesos de desnitrificación generan un enriquecimiento basal de ^{15}N debido a que las bacterias remueven preferencialmente nitrato enriquecido de ^{14}N , lo cual causa que el nitrato restante que emerge a aguas superficiales y que es utilizado durante la producción

primaria esté enriquecido de ^{15}N (Newsome *et al.* 2010b).

Por otra parte, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ encontrados fueron más altos que aquellos encontrados por Liu *et al.* (2015) para *S. attenuata* en Taiwan ($12.28 \pm 0.38 \text{ ‰}$ vs. $14.89 \pm 0.84 \text{ ‰}$), y que aquellos encontrados por Bisi *et al.* (2013) en Brasil ($11.4 \pm 0.2 \text{ ‰}$ para *S. attenuata* y 12.1 ‰ para un único ejemplar de *S. longirostris*), ambas zonas con una menor tasa de desnitrificación y en consecuencia un menor enriquecimiento de ^{15}N desde la base de la cadena trófica (Takai *et al.* 2000). En comparación con el trabajo de Gross *et al.* (2009) en la Isla Mayotte en el Océano Índico, los valores encontrados en ambas especies fueron similares; sin embargo, los autores hacen énfasis en la falta de estudios sobre los valores basales de este isótopo en la zona.

Un antecedente relevante para ambas especies en el POT es el trabajo no publicado de Roman-Reyes (2005). Para *S. attenuata*, de manera general, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ reportados en dicho trabajo ($13.86 \pm 0.68 \text{ ‰}$) fueron menores a los aquí encontrados; sin embargo, los animales provenientes de la captura incidental de atún en la zona que denomina como 4 ($\sim 10^{\circ}44' \text{ N}$, $86^{\circ}27' \text{ O}$, $n = 3$) presentaron los valores más cercanos ($14.38 \pm 0.62 \text{ ‰}$). La zona geográficamente más cercana fue la zona 5 ($\sim 16^{\circ}17' \text{ N}$, $99^{\circ}2' \text{ O}$, $n = 5$), la cual presentó valores más bajos ($13.86 \pm 0.68 \text{ ‰}$). En este sentido, es importante mencionar que tanto el sitio 4 como el 5 se encuentran enmarcados dentro de poblaciones diferentes a la de este estudio, según lo propuesto por Escorza-Treviño *et al.* (2005), de forma que el sitio 4 corresponde a la población de Costa Rica, el sitio 5 a la población de México Norte y el área de este trabajo a la de América Central (fig. 7.1). En cuanto a *S. longirostris*, en general, los valores reportados por Roman-Reyes (2005) también fueron menores que los de este trabajo ($13.33 \pm 0.57 \text{ ‰}$ vs. $14.6 \pm 0.57 \text{ ‰}$). En este caso, los valores más cercanos correspondieron con los de la zona 6, la cual es la más cercana al continente. Las discrepancias encontradas pueden obedecer a que los animales muestreados en cada estudio se alimentaran en zonas con señales isotópicas diferentes (isoterrenos distintos).

En cuanto a $\delta^{13}\text{C}$, en este trabajo ambas especies presentaron valores relativamente altos, lo cual corresponde con los de regiones de productividad primaria alta (zonas de surgencias), en las cuales, debido a la integración preferencial de ^{12}C por las plantas durante la fotosíntesis, los florecimientos causados por nutrientes incrementan el $\delta^{13}\text{C}$ del CO_2 en el agua en

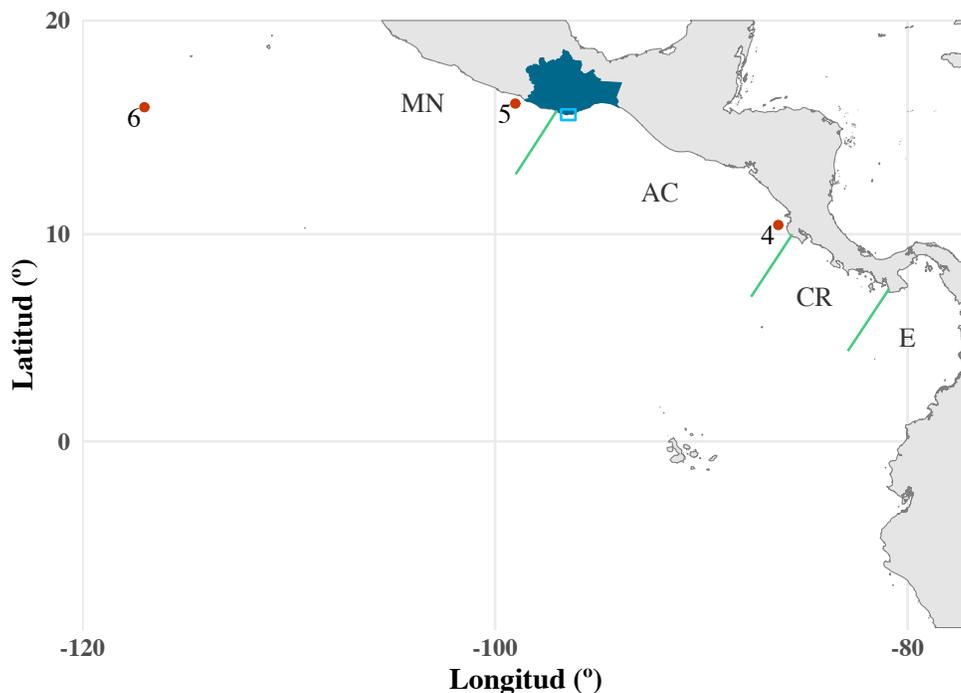


Figura 7.1. Mapa con la ubicación del área de estudio (polígono azul claro); poblaciones propuestas por Escorza-Treviño *et al.* (2005) (límites en verde, MN: México Norte, AC: América Central, CR: Costa Rica, E: Ecuador); sitios 4, 5 y 6 de Roman-Reyes (2005).

algunas partes por mil, conforme disminuyen su concentración. Una baja concentración de CO_2 en el agua puede dirigir por sí misma a un menor fraccionamiento isotópico durante la fotosíntesis, y, por tanto, a valores más altos de $\delta^{13}\text{C}$ en el plancton y las macroalgas (Newsome *et al.* 2010b). Similar al área de estudio de este trabajo, el Golfo de California es una zona importante de productividad biológica en México, en la que Auriolles-Gamboa *et al.* (2013) encontraron en delfínidos valores similares de $\delta^{13}\text{C}$ a los aquí reportados (entre -17 y -14 ‰). Por otra parte, Ortega-Ortiz *et al.* (2014) encontraron valores menos negativos de $\delta^{13}\text{C}$ en *P. crassidens* en el Pacífico Central Mexicano (alrededor de -15 ‰), y reportaron que los individuos muestreados pudieron haber mostrado una tendencia transeúnte, ya que hubo señales isotópicas que no se ajustaron con las obtenidas de presas potenciales que habitan en la región; sin embargo, también mencionaron que las aguas costeras del Pacífico Central Mexicano pueden ser un área importante de alimentación, tal y como ha sido observado en otras aguas costeras someras como las de Golfo Dulce e Isla Coco en Costa

Rica (Acevedo-Gutiérrez *et al.* 1997) o las de bahías semicerradas de Australia (Palmer *et al.* 2009). Ambas afirmaciones explican las diferencias encontradas, ya que de haber sido transeúntes la señal de $\delta^{13}\text{C}$ reflejaría un área de alimentación diferente o, por el contrario, reflejan una alimentación en aguas más costeras que los individuos de ambas especies de delfines muestreadas en este trabajo. Otra posible explicación, es que las surgencias costeras generadas por los vientos Tehuanos en el Golfo de Tehuantepec causan un incremento en la concentración de carbono inorgánico disuelto (CID) y en la presión parcial de dióxido de carbono ($p\text{CO}_2$); lo cual se traduce en un bombeo de CO_2 desde el océano hacia la atmósfera (Chapa-Balcorta *et al.* 2015). Esto pudo haber causado que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ encontrados en este trabajo fueran ligeramente más negativos que los de las otras áreas de estudio en el Pacífico mexicano.

Finalmente, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de *S. attenuata* del trabajo de Roman-Reyes (2005) fueron, en general, ligeramente más negativos que los de este estudio ($-16.16 \pm 0.4 \text{‰}$ vs. $-16.68 \pm 0.52 \text{‰}$). Sin embargo, se encontraron mayores similitudes con la zona más cercana al área de este trabajo (zona 5, $-16.34 \pm 0.38 \text{‰}$), lo cual respalda la idea de un aprovechamiento local y costero de recursos. En cuanto a *S. longirostris*, los valores también fueron similares entre ambos trabajos ($-16.74 \pm 0.49 \text{‰}$ vs. $-16.86 \pm 0.44 \text{‰}$), lo que apoya la hipótesis de hábitos alimentarios más oceánicos que los de *S. attenuata*.

En este sentido, esta hipótesis se ve fortalecida por el hecho de que al conjuntar los distintos periodos de muestreo se encontró evidencia de diferencias significativas en los valores de ambas proporciones isotópicas de ambas especies ($T^2 = 9.90$, $p < 0.001$), particularmente en $\delta^{13}\text{C}$ ($t_w = 4.40$, $g.l. = 44.70$, $p < 0.0005$; diferencia de medias promedio = 0.58‰ , HDI 95% > 0 , fig. 6.2). Por otra parte, aunque no se encontró evidencia concluyente de diferencias significativas en $\delta^{15}\text{N}$ ($t_w = 1.34$, $g.l. = 36.33$, $p = 0.18$; diferencia de medias promedio = 0.31‰ , HDI 95% $\supset 0$, fig. 6.2) no es posible descartar dicha hipótesis, ya que la probabilidad de que los valores de *S. attenuata* sean mayores a los de *S. longirostris* es de $\sim 90\%$ y, como se discutirá más adelante, se encontró evidencia de variación interanual en ambas proporciones isotópicas para ambas especies. Otro aspecto que apoya esta hipótesis es el traslape isotópico del 33.2%, el cual es un traslape moderado en el que existe cierta compartición de recursos ($< 60\%$, Krebs 1999; Guzzo *et al.* 2013).

7.1.2 Comparación interespecífica entre años

Aunque no se encontró evidencia para rechazar la hipótesis de nulidad (*i.e.*, diferencias estadísticamente significativas) entre los $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre *S. attenuata* y *S. longirostris* en el 2017, pueden existir diferencias importantes entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ ($P(\text{SA} > \text{SL}) = 97.3\%$). Esto es observable en los gráficos de frecuencias (fig. 6.4a) ya que la moda mayor de *S. attenuata* se encontró en el intervalo más alto (15.7 a 16.2 ‰), mientras que *S. longirostris* solo presentó un individuo. Evidencia de esto fueron las elipses que representan a los nichos isotópicos (fig. 6.6), ya que la elipse de *S. attenuata* está desfasada hacia un nivel trófico ligeramente más alto que la de *S. longirostris* (una diferencia de aproximadamente 0.5‰ en $\delta^{15}\text{N}$); además, se puede observar también un desfase en $\delta^{13}\text{C}$, en el que *S. attenuata* tiende a valores menos negativos (diferencia de aproximadamente 0.2‰, $P(\text{SA} > \text{SL}) > 91\%$). Aunado a esto, el traslape entre estas elipses es del 45 %, el cual es considerado como no significativo ($< 60\%$, Krebs 1999; Guzzo *et al.* 2013). En su conjunto, esta información apoya la hipótesis de posibles diferencias en el nivel trófico en 2017.

En 2018, por otra parte, el patrón se invierte y las diferencias en $\delta^{13}\text{C}$ fueron más notables que en $\delta^{15}\text{N}$, al punto en que estadísticamente se encontró evidencia de diferencias significativas (Tukey HSD, diferencia de medias = 0.3 ‰, $p < 0.0005$). Estas diferencias son apreciables tanto en las gráficas de frecuencias como en las elipses, ya que los valores de ambas especies se encuentran notablemente separados entre sí (traslape del 9 ‰). En $\delta^{15}\text{N}$, estas diferencias no fueron significativas. De esta información, y del contraste con 2017, es posible plantear diversas hipótesis. La primera es que en 2018, al igual que en 2017, *S. attenuata* tuvo hábitos más costeros que *S. longirostris*; además, sus valores de $\delta^{15}\text{N}$ sugieren que hubo un cambio importante en a) la señal isotópica desde la base de la cadena trófica, originada por procesos oceanográficos que afectaron la bioquímica de la misma zona de alimentación (*e.g.* Brandes y Devol 2002; Dore *et al.* 2002); b) cambios ambientales que generaron un cambio en la disponibilidad de presas en el área de alimentación del año anterior y que los $\delta^{15}\text{N}$ de 2018 sean un reflejo de alimentación en un isoterreno distinto (*e.g.* Elorriaga-Verplancken *et al.* 2016); c) un cambio en las fuentes de nitrógeno hacia fuentes menos enriquecidas en ^{15}N , lo cual puede traducirse en presas de un menor nivel trófico; o d) estas especies exhiben

intrínsecamente un comportamiento transeúnte importante, lo que genera que de manera común sus señales isotópicas contengan información de áreas de alimentación lejanas (*e.g.* MacKenzie *et al.* 2011).

En cuanto a 2019, es importante destacar que, aunque los tamaños de muestra para ambas especies son especialmente reducidos, los animales muestreados mostraron una tendencia similar a la de 2017, a tal punto que todos de los individuos de 2019 estuvieron contenidos o cerca de la elipse de 2017.

No obstante, estas hipótesis deben tomarse con precaución, principalmente debido a los reducidos tamaños de muestra, y en algunos casos a la falta de resultados estadísticos concluyentes. A pesar de esto, es importante el identificar ciertas tendencias que pudieran tener relevancia ecológica, tal como que los traslapes entre las elipses de 2017 indican que aunque exista una depredación sobre organismos que tienen señales isotópicas similares, lo cuál sugiere un posible aprovechamiento compartido de ciertos recursos, la zona no traslapada indica que existe una segregación alimentaria importante.

Conjuntando lo anterior, los resultados de este trabajo difieren de lo reportado por Gross *et al.* (2009), ya que ellos mencionan que no encontraron evidencias isotópicas de repartición de recursos entre *S. attenuata* y *S. longirostris*. Es importante mencionar que sus resultados también pudieron estar fuertemente influenciados por el pequeño tamaño de muestra para ambas especies ($n = 4$ y 5 , respectivamente). Sin embargo, un hallazgo interesante es que, al comparar los resultados del presente estudio con los de Bisi *et al.* (2013) para costas de Brasil, es posible observar que en ambos casos *S. attenuata* mostró tendencias más costeras respecto a *S. longirostris*. Sería ecológicamente relevante el notar que este binomio estaría presentando conductas similares, independientemente de la región donde se encuentre.

Evidencias de repartición de nicho por especies o poblaciones simpátricas o cercanas han sido encontradas en diversos trabajos. Esto no solo se ha evidenciado en cetáceos, también hay casos parecidos al expuesto en este estudio relacionados con pinnípedos. Recientemente, Elorriaga-Verplancken *et al.* (2016) reportaron diferencias isotópicas entre lobos finos de Guadalupe, *Arctocephalus philippii townsendi* (Merriam, 1897), y lobos marinos de California, *Zalophus californianus* (Lesson, 1828), del Pacífico Mexicano. Este último evidenció valores más altos de ambas proporciones isotópicas con respecto al lobo fino, sugiriendo una

posición trófica mayor ($\delta^{15}\text{N}$) y hábitos más costeros ($\delta^{13}\text{C}$).

En el caso de odontocetos, aunque Gross *et al.* (2009) no hayan encontrado una partición de nicho isotópico entre *S. attenuata* y *S. longirostris*, sí encontraron una segregación de *P. electra* respecto a ellas y un aislamiento total de *T. aduncus*. Los resultados isotópicos de dicho trabajo fueron corroborados con observaciones directas en campo, lo cual sustenta lo que se conoce sobre los gradientes de $\delta^{13}\text{C}$ y su relación con el tipo de hábitat de alimentación (estuarino, costero u oceánico). Por otra parte, Fernández *et al.* (2011) comprobaron mediante isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) la existencia de dos poblaciones (Norte y Sur) de *T. truncatus* en España, al encontrar diferencias significativas entre las proporciones isotópicas de los organismos de ambas poblaciones. Liu *et al.* (2015) encontraron un gradiente horizontal de $\delta^{13}\text{C}$ de zonas costeras a oceánicas con las especies simpátricas de odontocetos *G. griseus*, *K. sima*, *S. attenuata* y *L. hosei*. Otro ejemplo más reciente es el trabajo de Loizaga de Castro *et al.* (2017), quienes identificaron una clara partición de recursos tróficos entre *D. delphis* y *L. obscurus* en el Atlántico Sudoccidental, ya que encontraron diferencias significativas entre las señales de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de ambas especies, sugiriendo que la formación de grupos mixtos de ambas especies es temporal. En este sentido, Díaz-Gamboa *et al.* (2017) reportaron un traslape de nicho isotópico entre el ecotipo oceánico de *T. truncatus* y cachalotes, *Physeter macrocephalus* Linnaeus, 1758, en el Golfo de California, atribuyendo que la asociación reportada entre estas especies puede deberse a que *T. truncatus* se beneficia de la habilidad de *P. macrocephalus* de seguir a los calamares durante su estancia diurna a profundidad, para poder alimentarse de ellos durante sus ascensos nocturnos.

Es importante resaltar que, de acuerdo con la teoría del nicho, la coexistencia de especies simpátricas requiere algún grado de partición de recursos, lo cual es alcanzado mediante el uso diferencial de microhábitats, o diferentes estrategias de alimentación (Giménez *et al.* 2017). En el caso de la familia Delphinidae, las especies simpátricas usualmente difieren en la dieta y los patrones de uso de hábitat como una estrategia para la coexistencia; sin embargo, también pueden formar grupos mezclados para evadir depredadores, mejorar la eficiencia alimentaria o tomar ciertas ventajas sociales o reproductivas (Loizaga de Castro *et al.* 2017). Finalmente, Witteveen y Wynne (2016), a partir de un estudio sobre la repartición del nicho trófico entre ballenas jorobadas y de aleta del golfo de Alaska, concluyen que la

partición de nicho entre especies simpátricas puede variar por región y puede ser el resultado de la disponibilidad de presas, preferencia sobre las mismas, o ambos. Esto último ha sido evidenciado en este trabajo, en el sentido de que los mecanismos de partición de nicho no son estáticos y que son potencialmente afectados por diversos factores.

7.1.3 Variabilidad ambiental interanual

Continuando con lo anterior, la variabilidad ambiental es un factor que puede modificar el tamaño de los nichos tróficos, y en consecuencia los nichos isotópicos (Yeakel *et al.* 2016). En este caso, el análisis de imágenes compuestas trimensuales de TSM no aportó evidencia concluyente sobre alguna modificación en la línea base de $\delta^{15}\text{N}$ (*e.g.* Brandes y Devol 2002; Dore *et al.* 2002); ya que no se encontraron correlaciones significativas entre las variaciones interanuales isotópicas y de TSM. No obstante, en febrero-abril, y principalmente en abril-junio del mismo año, es posible observar una mayor influencia de la Corriente de Humboldt cerca del ecuador. En febrero-abril de 2017, por el contrario, no fue posible detectar dicha corriente; además, la Surgencia Ecuatorial estuvo caracterizada por aguas más cálidas que en 2018 y 2019, acompañadas por una alberca de agua cálida, localizada entre el Golfo de Tehuantepec y el Golfo de Papagayo (Fiedler y Talley 2006), con una mayor cobertura y mayores temperaturas. A partir de esto, y tomando en cuenta que se ha encontrado evidencia de que respuestas individuales a ambientes estacionales pueden modificar el tamaño del nicho isotópico (Martínez del Río *et al.* 2009; Elorriaga-Verplancken *et al.* 2018), se recomienda para futuros estudios analizar otras variables que pudieran ser de relevancia en la zona, tales como viento, clorofila y altura del mar. El viento puede ser un indicador útil de la dinámica oceanográfica de la zona debido a la influencia de los vientos Tehuanos y subsecuentes procesos de surgencias costeras (Trasviña *et al.* 1995; Ortega-García *et al.* 2000). En consecuencia, utilizar la clorofila como indicadora de productividad primaria en la surgencia costera, la cual puede condicionar la disponibilidad de presas y en consecuencia la presencia de depredadores como los cetáceos (Croll *et al.* 2005). En cuanto a la altura superficial del mar, esta permitiría identificar remolinos o eddies, otro proceso de mesoescala que ha sido asociado con áreas de alimentación de cetáceos (Woodward *et al.* 2011) y que en el Pacífico Noreste se han identificado como sitios de congregación (alta densidad po-

blacional) de *D. delphis* y ballenas azules, *Balaenoptera musculus* (Linneaus, 1758). Debido a los vientos Tehuanos, en el Golfo de Tehuantepec se forma un dipolo (un eddie ciclónico junto a un anticiclónico, Chapa-Balcorta *et al.* 2015), lo que genera una potencial área de alimentación en la temporada de nortes (noviembre a marzo). Para probar estas hipótesis, se recomienda realizar muestreos a lo largo de todo el año, lo cual permitiría también analizar la permanencia de los animales en aguas del Pacífico Sur mexicano.

Otro aspecto interesante es que 2017 es un año posterior a un periodo ENSO intenso (2015-2016, fig. 7.2), por lo que los patrones isotópicos encontrados pueden ser un reflejo de lo que sucedió en la trama trófica durante los meses anteriores. En este sentido, se ha encontrado evidencia del efecto del ENSO 2015-2016 sobre los nichos isotópicos de lobos finos de Guadalupe y lobos marinos de California en el Archipiélago de San Benito (Elorriaga-Verplancken *et al.* 2016), de forma que los nichos isotópicos de estas especies fueron más amplios durante 2015, con valores de $\delta^{13}\text{C}$ más negativos (hábitats de alimentación más lejanos de la costa), en comparación con 2014. Es importante destacar que no hay evidencia que soporte esta hipótesis, ya que se desconoce tanto el desfase como la magnitud del ENSO en la zona de estudio relativos a la zona donde la señal es más intensa (región 3.4 del Pacífico, Wolter y Timlin 1998; Bamston *et al.* 1997; Wolter y Timlin 2011).

7.1.4 Nivel trófico y contribuciones de presas potenciales a las dietas de *S. attenuata* y *S. longirostris*

Presas potenciales

En cuanto a las presas potenciales que fueron muestreadas, *B. panamense* fue la que tuvo los valores menores en ambas proporciones isotópicas (6.IV). En ambos casos, estos fueron menores que los reportados por Ruiz-Cooley *et al.* (2006) en el Golfo de California ($\delta^{13}\text{C}$: -20.07 ± 0.91 ‰ vs. -16.45 ± 0.2 ‰; $\delta^{15}\text{N}$: 10.88 ± 0.91 ‰ vs. 16.4 ± 0.3 ‰). Con respecto a los $\delta^{13}\text{C}$ sin corregir, las diferencias pueden deberse a que Ruiz-Cooley *et al.* (2006) realizaron extracción de lípidos, los cuales se ha demostrado que están enriquecidos en ^{12}C ; es decir, generan valores de $\delta^{13}\text{C}$ más negativos (Post *et al.* 2007). En este sentido, recientemente Olivar *et al.* (2019) y Wang *et al.* (2019) reportaron que diversas especies de la familia My-

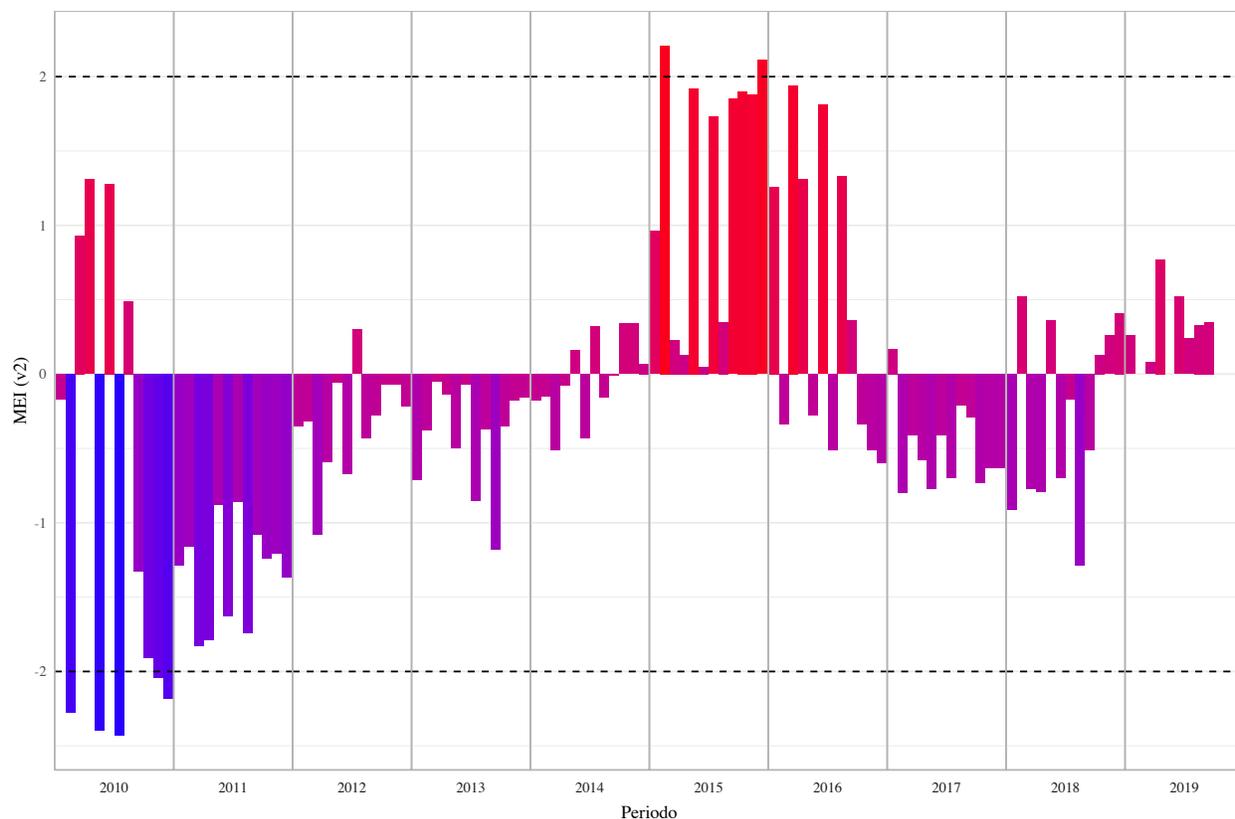


Figura 7.2. Índice Multivariado del ENSO (MEI), v2. Datos obtenidos de 2010 a 2019 desde <https://www.esrl.noaa.gov/psd/enso/mei/>.

ctophidae, incluidas las congéneres *B. glaciale* y *B. orbitale*, presentan altas concentraciones lipídicas (relaciones C:N > 4), a tal punto que el efecto de los lípidos puede disminuir hasta 4 ‰ la señal de $\delta^{13}\text{C}$ (*B. glaciale*, corrección con la ecuación de Post *et al.* 2007 a partir del C:N reportado por Olivar *et al.* 2019). Al aplicar la normalización por lípidos los valores fueron de -18.07 ± 0.18 ‰, aún menores que los encontrados por Ruiz-Cooley *et al.* (2006), pero ligeramente menos negativos que los encontrados por Wang *et al.* (2019) al realizar la extracción químicamente, lo cual sugiere que la corrección aritmética fue adecuada. Por otra parte, las diferencias en $\delta^{15}\text{N}$ pueden ser explicadas por los valores isotópicos de la línea base del ecosistema donde fueron muestreados los organismos, ya que en Material Orgánico Particulado del Golfo de California se han reportado valores de $\delta^{15}\text{N}$ de ~ 10.95 ‰ (Altabet *et al.* 1999; Auriol-Gamboa *et al.* 2013); y, aunque no existen valores para la zona de estudio, Thunnel y Kepple (2004) reportaron valores de ~ 6.8 ‰ en el Golfo de Tehuantepec.

Lo anterior indicaría que los organismos muestreados de *B. panamense* presentan un $\delta^{15}\text{N}$ correspondiente con la del área de estudio. Los peces mesopelágicos son importantes como especies presa debido a que forman grandes agregaciones, formando una capa profunda de dispersión presente a través de los océanos; de modo que, son aprovechados por un número alto de depredadores como atunes, calamares, mamíferos y aves marinos (Netburn y Koslow 2018).

Por otra parte, *C. hippurus* fue la especie que presentó la mayor área de nicho isotópico ($\text{SEAc} = 3.5 \text{‰}^2$), dada principalmente por la variación en valores de $\delta^{15}\text{N}$ (fig. 6.7). Esto corresponde con lo encontrado por Tripp-Valdéz *et al.* (2014), ya que los autores reportan valores de $\delta^{15}\text{N}$ desde 12.89 hasta 17.77 ‰, similares a $14.28 \pm 1.64 \text{‰}$ aquí presentados. La alta dispersión de los datos puede ser explicada por la conducta altamente migratoria de la especie (Torres-Rojas 2011; Varela *et al.* 2016), lo cual ocasionaría que se hayan muestreado algunos individuos provenientes de isoterrenos distintos, y que por tanto presentaran valores diferentes, correspondientes a las áreas de procedencia. Además, esta especie ha sido catalogada en varias ocasiones como oportunista, lo cual puede implicar alimentación sobre fuentes con distintas señales isotópicas (Ruiz-Cooley *et al.* 2006; Torres-Rojas 2011; Tripp-Valdéz *et al.* 2014; Varela *et al.* 2016). Esta hipótesis se ve reforzada por la amplia ventana de tiempo que representan las señales isotópicas del músculo en peces (Richert *et al.* 2015), que para pelágicos mayores puede ser de hasta 16 meses (Madigan *et al.* 2012).

Una especie que destacó fue *E. lineatus*, ya que junto con *I. platypterus* tuvo los valores más positivos de $\delta^{15}\text{N}$ entre las especies de peces. Esta especie es más pequeña que *I. platypterus*; sin embargo, existe evidencia de que sus hábitos alimentarios en las costas de Oaxaca son similares a los de la segunda, con un traslape de dietas de $\sim 54 \%$ dado principalmente por aportaciones importantes de crustáceos (Ruíz-Pérez *et al.* 2016). En términos isotópicos, no existen trabajos previos sobre *E. lineatus*; sin embargo, ambas señales son coherentes el resto de las especies muestreadas, lo cual indicaría correspondencia con el área de estudio. Para *I. platypterus*, en el sur del Golfo de California se han reportado valores de entre 14.6 y 19.0 ‰, con un promedio de 16.7‰ para $\delta^{15}\text{N}$ (Richert *et al.* 2015). Las diferencias en los valores máximos pueden ser un reflejo de alimentación en el Golfo de California, mientras que en los valores menores pueden deberse a migraciones estacionales en la zona, tal y como

discuten los autores para sus valores. En términos de $\delta^{13}\text{C}$, sus valores fueron similares a los aquí reportados, lo cual sería un indicador de hábitos de alimentación principalmente oceánicos.

En cuanto a *T. albacares*, se encontraron valores de ambas proporciones isotópicas similares a los encontrados por Roman-Reyes (2005), aunque con menores variaciones. Es importante mencionar que el autor no encontró diferencias significativas entre sus distintos sitios de muestreo, aunque destacó una tendencia a valores menos negativos de $\delta^{13}\text{C}$ en los sitios más costeros, especialmente en el sitio 5. Este contraste sugiere que los tñidos se alimentaron en una zona cercana al área de estudio. Algo destacable es que Roman-Reyes (2005) encontró valores de $\delta^{15}\text{N}$ en *T. albacares* más positivos que los de *S. attenuata* y *S. longirostris*, mientras que en el presente estudio se encontró una tendencia contraria. Esto es evidencia que respalda una alimentación local de los delfínidos, con valores más altos asociados a la alta desnitrificación que existe en la zona comparada con áreas más oceánicas (Altabet *et al.* 1999).

Tocante a las crías recién nacidas de *L. olivacea*, se encontró un área de nicho isotópico más pequeña solo que la de *C. hippurus*, principalmente debido a la variación en $\delta^{15}\text{N}$. Al igual que con *C. hippurus*, la amplitud del nicho isotópico puede explicarse por la conducta altamente migratoria de la especie, en este caso de las hembras reproductoras, ya que solo se reúnen en zonas costeras para la reproducción y el resto del tiempo tienen desplazamientos de cientos o miles de kilómetros en grandes extensiones oceánicas (Abreu-Grobois y Plotkin 2012), y por tanto, cruzando y potencialmente alimentándose en isoterrenos distintos. Los neonatos de *C. mydas*, por otra parte, presentaron áreas de nicho isotópico más reducidas, y con valores especialmente altos de $\delta^{15}\text{N}$. Esto podría ser explicado por el fraccionamiento isotópico que se genera durante la formación del huevo y el vitelo (Kaufman *et al.* 2014); sin embargo, existe evidencia de que el fraccionamiento de $\delta^{15}\text{N}$ entre la epidermis de la hembra adulta y sus crías puede ser cercano a 0 o incluso negativo (Carpentier 2015). Partiendo de lo anterior, la hipótesis restante es que las hembras adultas provenían de un isoterreno con una señal basal de $\delta^{15}\text{N}$ más elevado que la línea base de las costas Oaxaqueñas. Ambas especies de tortugas tuvieron valores de $\delta^{13}\text{C}$ que tendieron hacia los más negativos de entre todas las especies analizadas, lo cual corresponde con los hábitos oceánicos de *L. olivacea*

(Abreu-Grobois y Plotkin 2012), pero no con los hábitos costeros de *C. mydas*; aunque, toma sentido si se considera que la especie también es altamente migratoria en ambientes costeros (Seminoff 2004).

El pajarito blanco del Pacífico, *H. naos* tuvo los segundos valores más negativos de $\delta^{13}\text{C}$ y menos positivos de $\delta^{15}\text{N}$ entre las presas potenciales. Esta especie es de hábitos costeros y neríticos, asociada a playas arenosas y estuarios (Banford y Collette 2001). No existe información sobre sus hábitos alimentarios o su ecología; sin embargo, Aurióles-Gamboa *et al.* (2013) reportan valores de $-16.5 \pm 1.3 \text{‰}$ para $\delta^{13}\text{C}$ y $17.1 \pm 1.5 \text{‰}$ para $\delta^{15}\text{N}$ para *Hyporhamphus unifasciatus* (Ranzani, 1841). Es importante mencionar, que *H. unifasciatus* y *H. naos* son consideradas crípticas (*i.e.*, son especies diferentes con morfologías idénticas), y que la primera es una especie válida para el Atlántico, mientras que la segunda lo es para el Pacífico (Banford y Collette 2001); por tanto, es probable que los autores se refirieran a la segunda. En este sentido, las diferencias isotópicas se explican, al igual que en algunos casos anteriores, por diferencias en la línea isotópica basal. La única referencia sobre hábitos alimentarios es de (Carr y Adams 1973), en donde se reporta que *H. unifasciatus* es un depredador herbívoro con un nivel trófico 2.

Nivel trófico

Al utilizar la ecuación de Post (2002) considerando como indicador de la línea base a *B. panamense* para calcular los niveles tróficos de *S. attenuata* y *S. longirostris* se obtuvieron los niveles tróficos más cercanos, aunque inferiores, a los reportados por Pauly *et al.* (1998) (4.1 y 3.8, respectivamente, vs. 4.3 para ambas); mientras que al considerar a *H. naos* las estimaciones de los niveles tróficos fueron aún menores (3.3 y 3.1). El factor trófico de discriminación considerado para estas estimaciones fue de $\delta^{15}\text{N} = 2.1\text{‰}$, el cual es mayor al $\delta^{15}\text{N} = 1.5\text{‰}$ sugerido por Browning *et al.* (2015) y Giménez *et al.* (2016), calculado para *T. truncatus* en cautiverio. Se consideró al primero sobre el segundo por diversas razones. La primera es que al considerar $\delta^{15}\text{N} = 1.5\text{‰}$ con los datos obtenidos en este trabajo, las estimaciones de los niveles tróficos a partir de *B. panamense* para *S. attenuata* y *S. longirostris* aumentan hasta 5 y 4.6, respectivamente, o 3.8 y 3.5 a partir de *H. naos*. La primera de estas estimaciones carece de sentido biológico, ya que son iguales o mayores al

nivel trófico calculado para *O. orca* (Pauly *et al.* 1998), cuya dieta incluye a otros mamíferos marinos (Newsome *et al.* 2009), y existen reportes de eventos de depredación sobre algunas especies de tiburones como makos de aleta corta, *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810; zorros, *Alopias vulpinus* (Bonnaterre, 1788); martillos, *Sphyrna zygaena* (Linnaeus, 1758) (Visser *et al.* 2000; Visser 2005); y blancos, *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758) (Pyle *et al.* 1999), pudiendo llegar a moldear la distribución en zonas de alimentación de la última (Jorgensen *et al.* 2019). Por otra parte, la estimación de 3.8 y 3.5 a partir de *H. naos* es similar a la estimación a partir de *B. panamense* con $\delta^{15}\text{N} = 2.1\text{‰}$; sin embargo, al considerar el valor de $\delta^{15}\text{N} = 6.8\text{‰}$ en MOP de Thunnel y Kepple (2004) como línea base ($\lambda = 0$) y $\delta^{15}\text{N} = 2.1\text{‰}$, los niveles tróficos estimados para 16-17SA y 17SL son de 4.0 y 3.8, en contraste con los de 5.66 y 5.33 al considerar $\delta^{15}\text{N} = 1.5\text{‰}$. A partir de lo anterior, se sugiere utilizar el factor de discriminación trófica $\delta^{15}\text{N} = 2.1\text{‰}$ para piel de estas especies y de características similares en la zona de estudio. Además, los resultados sugieren que, en el área de estudio, *B. panamense* es un mejor estimador de la línea base que *H. naos* (menor λ) y que, posiblemente, *H. naos* presente un nivel trófico superior al reportado para su par *H. unifasciatus*. No obstante, lo anterior debe de ser probado con un mayor número de muestras y considerando el $\delta^{15}\text{N}$ de MOP en la zona previo al momento del muestreo. Aunado a lo anterior, es importante considerar que las diferencias en las estimaciones puedan deberse a que en el ecosistema existan dos fuentes diferentes de nitrógeno (líneas base) y que sus aportaciones sean en diferentes proporciones (Post 2002).

Lo anterior se vio reflejado al aplicar los modelos bayesianos (tabla 6.VI, fig. 6.8). En estos, como era de esperarse, el modelo más simple tuvo modas cercanas a la estimación con la ecuación de Post (2002), ya que parten del mismo modelo; sin embargo, existen diferencias notables con los modelos a partir de dos bases. Comenzando con 16-17SA y 17SL, ambos modelos con dos bases tuvieron modas cercanas ([3.8,4.1]), soportando la idea de que se están alimentando de fuentes de nitrógeno con diferentes líneas base. Aunque estas estimaciones son menores a lo reportado por Pauly *et al.* (1998), las diferencias pueden deberse a que durante los meses anteriores al muestreo el área de estudio está caracterizada por surgencias invernales (Trasviña *et al.* 1995) y una alta producción primaria (Ortega-García *et al.* 2000), y a que las redes tróficas asociadas a este tipo de ecosistemas suelen tener pocos niveles tróficos

en comparación a ambientes oceánicos menos productivos (Ward y McCann 2017), con una gran abundancia de especies de niveles medios (Bakun *et al.* 2015). En este sentido, los niveles tróficos estimados por el modelo completo para el resto de las especies son coherentes con lo reportado por Ruíz-Pérez *et al.* (2016) para esta zona de estudio. Aunque los autores no estimaron los niveles tróficos de las especies que analizaron (*I. platypterus*, *C. hippurus*, *T. albacares*, *E. lineatus* y *Carcharinus falciformis*), reportan que el principal componente alimentario de *C. hippurus* fue el crustáceo *Portunus xantusii* (Stimpson, 1860). Esto explica en cierta medida el valor de 2.9 para *C. hippurus*; sin embargo, no se puede descartar que sea un producto de la alta dispersión de sus valores isotópicos y su alta amplitud de nicho (tabla 6.V, fig. 6.7). En cuanto a los túnidos *T. albacares* y *E. lineatus*, los autores mencionan un traslape de dietas del 71 %, lo cual explicaría la cercanía de los niveles tróficos aquí estimados. Los neonatos de tortugas son casos destacables, ya que sus niveles tróficos de 3.9 y 3.1 para *L. olivacea* y de 4.6 y 3.8 para *C. mydas* (estimación utilizando la ecuación de Post 2002), fueron más elevados de lo esperado de acuerdo con sus hábitos alimentarios, principalmente herbívoros o zooplanctófagos (Abreu-Grobois y Plotkin 2012; Seminoff 2004); sin embargo, el modelo bayesiano completo convergió en estimaciones inferiores hasta 2 niveles tróficos completos (3.1 y 2.8, respectivamente). *I. platypterus* fue la única especie cuya estimación utilizando los modelos bayesianos tiene menos sentido biológico que la estimación mediante la ecuación de Post (2002), ya que, a diferencia de los pelágicos mayores anteriormente mencionados, Ruíz-Pérez *et al.* (2016) mencionan que el escómbrido *Auxis thazard* fue la presa más importante. Por otra parte, Tsai *et al.* (2014) estimaron niveles tróficos para esta especie de hasta 5.0 para individuos de longitudes mayores y un mínimo de 2.8 para los individuos de menor talla. Por tanto, y debido a que no se cuenta con la talla de los individuos muestreados, no puede descartarse la posibilidad de que el estado ontogénico sea un factor que esté definiendo el nivel trófico encontrado.

Una diferencia importante entre los modelos bayesianos es que los intervalos de alta densidad del 95 % de las estimaciones para ambos delfínidos se reducen considerablemente al incrementar el número de parámetros, y son más angostos en el modelo completo (fig. 6.8); es decir, considerando dos líneas base y ambas proporciones isotópicas, lo cual soporta la idea de más de una línea base en el ecosistema, posiblemente dadas por *i*) el reciclamiento de

la materia orgánica a profundidad y por consiguiente altas tasas de desnitrificación (Altabet *et al.* 1999; Thunnel y Kepple 2004), y *ii*) alta producción primaria nueva en superficie durante las surgencias costeras invernales (Trasviña *et al.* 1995; Ortega-García *et al.* 2000). Sin embargo, para probar lo anterior se sugiere incrementar el periodo de muestreo, las especies analizadas y el tamaño de muestra; además de realizar el análisis de isótopos estables dirigido a aminoácidos que permitan evaluar tanto la base de la trama trófica (*e.g.* fenilalanina, metionina, lisina y tirosina) como el estado trófico de los animales (*e.g.* asparagina, isoleucina, alanina, glutamina, leucina, prolina, valina, Ruiz-Cooley *et al.* 2017).

Modelo de mezcla

Es importante destacar que los modelos de mezcla no proveen certeza taxonómica sobre las contribuciones de presas a la dieta de un consumidor, sino contribuciones porcentuales probables de una señal isotópica a la mezcla que representa la señal isotópica del consumidor (Phillips 2012), y en consecuencia es un reflejo de la dieta asimilada (Phillips *et al.* 2014); por lo tanto, las interpretaciones de los resultados serán en función de las especies presa analizadas o equivalentes ecológicos que presenten señales isotópicas similares. Tomando esto en cuenta, los resultados obtenidos al aplicar el modelo de mezcla a *S. attenuata* fueron parcialmente coherentes con lo encontrado por Fitch y Brownell (1968), Perrin *et al.* (1973) y Wang *et al.* (2003), ya que entre dichos trabajos hay discrepancias con respecto a la dominancia de la familia Myctophidae o de peces epipelágicos, mientras que en el presente estudio se encontró que ambas presas (*B. panamense* y *H. naos*, respectivamente) tuvieron contribuciones similares y que entre ambas conforman $\sim 50\%$ de la dieta de esta especie. Es importante mencionar que aunque Fitch y Brownell (1968) y Perrin *et al.* (1973) destacaron la familia de peces voladores Exocoetidae como parte de la dieta de *S. attenuata*, en la actualidad la principal presa reportada (*Oxyporhamphus micropterus*) se encuentra clasificada dentro de la familia Hemiramphidae, junto con *H. naos*. Por otra parte, a diferencia de los trabajos antes mencionados, Roman-Reyes (2005) destaca a calamares de diversas familias; sin embargo, al no contar con muestras de calamares en el presente estudio, no es posible realizar una comparación. En cuanto al resto de presas potenciales, la siguiente en contribución fue *T. albacares*, lo cual contrasta con lo encontrado por Roman-Reyes (2005), ya que

el autor no encontró a esta especie en ningún estómago de *S. attenuata*; sin embargo, podría corresponder con las aportaciones de la familia Scombridae. En cuanto a *S. longirostris*, la especie con una mayor contribución, con diferencia, fue *B. panamense* con un 45 %, mientras que la siguiente fue *H. naos* con un 15 %. Esto concuerda con lo reportado por Perrin *et al.* (2009) y Roman-Reyes (2005), quienes encontraron que la familia Myctophidae fue la que tuvo mayores contribuciones en el análisis de contenido estomacal de esta especie.

Retomando lo anterior, y considerando lo encontrado en los análisis de nichos isotópicos, es posible que el traslape encontrado entre ambos delfínidos en el 2017 (45 %) sea producto de la contribución en menor porcentaje de *B. panamense* a la dieta de *S. attenuata* con respecto a *S. longirostris*, y la porción desfasada corresponda a una aportación mayor de especies con hábitos epipelágicos a la primera con relación a la segunda. En este sentido, las aportaciones de *T. albacares* (12.4 %) a *S. attenuata* podrían representar a las aportaciones de la familia Scombridae, particularmente de *Auxis thazard* (Lacepède, 1800), reportadas por Perrin *et al.* (1973).

Otro aspecto relevante son las altas correlaciones entre *B. panamense* y *H. naos* (fig. 6.11), las cuales si bien indican que el modelo no está diferenciando adecuadamente los valores extremos entre estas fuentes (Phillips *et al.* 2014), el resto de los resultados indican lo contrario, ya que, los valores isotópicos entre ambas son diferentes (fig. 6.7). Por lo tanto, las correlaciones pueden ser producto de los limitados tamaños de muestra, especialmente de *H. naos*.

En cuanto a los neonatos de tortugas, estos tuvieron contribuciones bajas para ambos delfínidos (< 9 %), lo cual sugiere que si bien puede existir una depredación ocasional, de acuerdo a los reportes de personas locales sobre actividad de delfínidos cerca de la costa después de un evento de liberación (Cerdenares-Ladrón de Guevara, Universidad del Mar, campus Puerto Ángel, com. pers.; Harfush, Centro Mexicano de la Tortuga, com. pers.), esta no representa un aporte significativo y, en consecuencia, no se estiman contribuciones importantes en el modelo. No obstante, es importante mencionar que existe evidencia de depredación de neonatos de tortugas en la zona por *C. hippurus* (contenido estomacal, Ruíz-Pérez *et al.* 2016).

7.2 Diversificación alimentaria intra-específica

Aunque la TSM no mostró una relación concluyente con los valores isotópicos de ninguna de las especies, sí se encontró una aparente relación entre ellos y la diferenciación genética intra-específica. Trabajos previos con ADNmt de *S. attenuata* en el POT han reportado que existe una alta variabilidad genética, la cual ha sido asociada tanto a diferentes subpoblaciones (Escorza-Treviño *et al.* 2005) como a ambas subespecies (Leslie *et al.* 2018). Esto corresponde con lo encontrado en este trabajo, ya que a partir de los árboles filogenéticos (fig. 6.13) se formaron dos grupos ($n = 18$), los cuales podrían corresponder con cualquiera de los dos casos. En este sentido, se recomienda incrementar el número de muestras e incluir variables en el análisis que aquí no fueron consideradas, tal y como el patrón de moteaje en los individuos, ya que la subespecie costera *S. attenuata graffmani* presenta una mayor cantidad de motas respecto a la subespecie oceánica *S. attenuata attenuata* (Dinzon *et al.* 1994; Perrin *et al.* 2009; Jefferson *et al.* 2011). Al relacionar estas agrupaciones con sus valores isotópicos, estas estuvieron más relacionadas con las amplitudes de los nichos isotópicos (áreas de elipses, fig. 6.14) que con los valores *per-se* o los años de muestreo (Clasificador por Bosques Aleatorios, tabla 6.IX). Esto fue similar a lo encontrado por Brotons *et al.* (2019), quienes sugirieron una relación entre las amplitudes de los nichos isotópicos y las diferencias genéticas (microsatélites) en tursiones de dos localidades alrededor de las Islas Baleares, en la que los individuos de Gimnesies tuvieron un mayor nicho isotópico que los de Pitiuses.

Por otra parte, en el caso de *S. longirostris*, también se ha reportado una diversificación genética a nivel de subespecies, tanto con ADN mitocondrial (Leslie *et al.* 2018) como con ADN nuclear (Leslie y Morin 2018). Al igual que con *S. attenuata*, esto corresponde con lo encontrado en este trabajo, ya que también fue posible formar dos grupos genéticos; sin embargo, se encontró que estos sí estuvieron relacionados con los valores isotópicos, las amplitudes de los nichos isotópicos y los años en que fueron muestreados (tabla 6.X, fig. 6.16). Esta relación es relevante, ya que sugeriría que diferentes linajes maternos con diferentes hábitos alimentarios estuvieron presentes en 2017 con respecto a 2018.

En su conjunto, los resultados intra-específicos encontrados para ambas especies pueden explicar que las amplitudes de nichos isotópicos entre ellas hallan sido similares, aunque esto tal vez obedezca a causas diferentes. En *S. attenuata*, la falta de relación entre las diferencias

genéticas y los años de muestreo posiblemente descarta que se tratase de matrilineajes distintos en cada año, lo cual aunado a valores de $\delta^{13}\text{C}$ que sugieren un uso de hábitat similar, podría ser explicado porque la mayor dinámica y diversidad costera con relación al ambiente oceánico permite que estos grupos coexistan, aún si existe una tendencia a la segregación alimentaria en términos de especialización (amplitud de nicho isotópico). Para *S. longirostris*, por otra parte, la amplitud de nicho puede ser explicada por matrilineajes distintos con valores isotópicos o, en otras palabras, con hábitos alimentarios distintos.

Este trabajo, al igual que el trabajo de Brotons *et al.* (2019), resalta la posibilidad y la importancia de combinar metodologías que generan información a escalas de tiempo distintas, lo cual de manera particular permitió evidenciar una tendencia a la diversificación alimentaria intra-específica. Por otra parte, es importante destacar que la aproximación para el análisis de los datos a través de Bosques Aleatorios permitió hacer inferencias a partir de la interacción de todas las variables predictoras, más allá de analizarlas por separado.

Conclusiones

1. Los valores isotópicos ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) de *S. attenuata* y *S. longirostris* de la costa de Oaxaca presentaron una dispersión alta, con amplitudes de nicho similares, y sugieren que ambas especies se alimentan localmente.
2. A partir de los nichos isotópicos de ambas especies se encontró una tendencia hacia la segregación alimentaria, de modo que *S. longirostris* exhibió una tendencia hacia hábitos alimentarios más oceánicos ($\delta^{13}\text{C}$) y de menor posición trófica ($\delta^{15}\text{N}$), con respecto a *S. attenuata*.
3. Ambos delfínidos exhibieron una variación interanual en sus nichos isotópicos, en *S. longirostris* explicada por la presencia de distintos linajes maternos con distintos hábitos alimentarios en cada año, mientras que para *S. attenuata* por cambios en la alimentación derivados de la dinámica de sus presas en el ambiente costero.
4. Ambas especies de delfínidos tuvieron niveles tróficos cercanos (~ 4); además, ambas especies compartieron sus principales fuentes de alimentación (*Benthosema panamense* e *Hyporhamphus naos*), aunque con una contribución mayor de *B. panamense* para *S. longirostris*.

Referencias

- Abreu-Grobois, A. y P. Plotkin. 2012. *Lepidochelys olivacea*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T11534A3292503.<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T11534A3292503.en> [Consultado el 6 de sep. de 2019].
- Acevedo-Gutiérrez, A., B.J. Brennan, P. Rodríguez y M. Thomas. 1997. Resightings and behavior of false killer whales (*Pseudorca crassidens*) in Costa Rica. *Marine Mammal Science* 13 (2): 307-314. DOI: 10.1111/j.1748-7692.1997.tb00634.x.
- Allen, S.G., J. Mortenson y S. Webb, (eds.) 2011. *Field Guide to Marine Mammals of the Pacific Coast*. USA: University of California Press. 569 pp.
- Altabet, M.A., C. Pilskaln, R. Thunell, C. Pride, D. Sigman, F. Chavez y R. Francois. 1999. The nitrogen isotope biogeochemistry of sinking particles from the margin of the Eastern North Pacific. *Deep Sea Research I* (46): 655-679.
- Anónimo. 2010. NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental - Especies nativas de México de flora y fauna silvestres - categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación.
- Aurioles-Gamboa, D., M.Y. Rodríguez-Pérez, L. Sánchez-Velasco y M.F. Lavín. 2013. Habitat, trophic level, and residence of marine mammals in the Gulf of California assessed by stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series* 488: 275-290.
- Bakun, A., B.A. Black, S.J. Bograd, M. García-Reyes, A.J. Miller, R.R. Rykaczewski y W.J. Sydeman. 2015. Anticipated effects of Climate Change on Coastal Upwelling Ecosystems. *Current Climate Change Reports* 1 (85): 1-9. DOI: 10.1007/s40641-015-0008-4.
- Bamston, A.G., M. Chelliah y S.B. Goldenberg. 1997. Documentation of a highly ENSO-related sst region in the equatorial Pacific: Research note. *Atmosphere-Ocean* 35 (3): 367-383. DOI: 10.1080/07055900.1997.9649597.
- Banford, H.M. y B.B. Collette. 2001. A new species of halfbeak, *Hyporhamphus naos* (Belontiiformes: Hemiramphidae), from the tropical eastern Pacific. *Revista de Biología Tropical* 49 (1): 39-49.

- Bastida-Zavala, J.R., M. del S. García-Madrigal, E.F Rosas-Alquicira, R.A. López-Pérez, F. Benítez-Villalobos, J.F. Meraz-Hernando, A.M. Torres-Huerta, A. Montoya-Márquez y N.A. Barrientos-Luján. 2013. Marine and coastal biodiversity of Oaxaca, Mexico. *Check List* 9 (2): 329-390.
- Bearzi, G., A. Bjørge, K.A. Forney, P.S. Hammond, L. Karkzmarski, T. Kasuya, W.F. Perrin, M.D. Scott, J.Y. Wang, R.S. Wells y B. Wilson. 2012. *Stenella longirostris*. The IUCN Red List of Threatened Species 2012: e.T20733A17837287.<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2012.RLTS.T20733A17837287.en> [Consultado el 4 de feb. de 2017].
- Bernard, H.J. y A.A. Hohn. 1989. Differences in feeding habits between pregnant and lactating spotted dolphins (*Stenella attenuata*). *Journal of Mammalogy* 70 (1): 211-215.
- Bilgmann, K., O.G. Griffiths, S.J. Allen y L.M. Möller. 2007. A biopsy pole system for bow-riding dolphins: sampling success, behavioral responses, and test for sampling bias. *Marine Mammal Science* 23 (1): 218-225.
- Bisi, T.L., P.R. Dorneles, J. Lailson-Brito, G. Lepoint, A.dF. Azevedo, L. Flach, O. Malm y K. Das. 2013. Trophic Relationships and Habitat Preferences of Delphinids from the Southeastern Brazilian Coast Determined by Carbon and Nitrogen Stable Isotope Composition. *PLoS ONE* 8 (12): e82205. DOI: 10.1371/journal.pone.0082205.
- Bolstad, W.M. 2004. *Introduction to Bayesian Statistics*. New Jersey, USA: Wiley-Interscience. 362 pp.
- Brandes, J.A. y A.H. Devol. 2002. A global marine-fixed nitrogen isotope budget: Implications for Holocene nitrogen cycling. *Global Biogeochemical Cycles* 16 (4). DOI: 10.1029/2001GB001856.
- Brotons, J.M., V. Islas-Villanueva, C. Alomar, A. Tor, R. Fernández y S. Deudero. 2019. Genetics and stable isotopes reveal non-obvious population structure of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) around the Balearic Islands. *Hydrobiologia* 842 (233). DOI: 10.1007/s10750-019-04038-7.
- Brown, S.D. y A.J. Myles. 2009. «3.17 - Decision Tree Modeling in Classification». *In: Comprehensive Chemometrics*. Ed. por Brown, S.D., R. Tauler y B. Walczak. Elsevier, págs. 541-569. DOI: 10.1016/B978-044452701-1.00025-9.

- Browning, N.E., C. Dold, J. I-Fan y G.A.J. Worthy. 2015. Isotope turnover rates and diet–tissue discrimination in skin of ex situ bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *The Journal of Experimental Biology* 217: 214-221. DOI: 10.1242/jeb.093963.
- Busquets-Vass, G., S.D. Newsome, J. Calambokidis, G. Serra-Valente, J.K. Jacobsen, S. Aguíñiga-García y D. Gendron. 2017. Estimating blue whale skin isotopic incorporation rates and baleen growth rates: Implications for assessing diet and movement patterns in mysticetes. *PLoS ONE* 12 (5): e0177880. DOI: 10.1371/journal.pone.0177880.
- Carpentier, A.S. 2015. Stable isotope relationships between mothers, eggs and hatchlings in loggerhead sea turtles *Caretta caretta*. *Marine Biology* 162 (4): 783-797. DOI: 10.1007/s00227-015-2624-x.
- Carr, W.E.S. y C.A. Adams. 1973. Food habits of juvenile marine fishes occupying seagrass beds in the estuarine zone near Crystal River, Florida. *Transactions of the American Fisheries Society* 102 (3): 511-540. DOI: 10.1577/1548-8659(1973)102<511:FHOJMF>2.0.CO;2.
- Carvajal, G., M. Maucec y S. Cullick. 2018. Components of Artificial Intelligence and Data Analytics. *In: Intelligent Digital Oil and Gas Fields. Concepts, Collaboration, and Right-Time Decisions*. Cambridge, Massachusetts, USA: Gulf Professional Publishing, Pp. 101-148. DOI: 10.1016/B978-0-12-804642-5.00004-9.
- Castelli, M., L. Vanneschi y A.R. Largo. 2018. Supervised Learning: Classification. *In: Encyclopedia of Bioinformatics and Computational Biology*. Ed. por Ranganathan, S., M. Grisbikov, K. Nakai y C. Schönbach. Vol. 1. Amsterdam, Netherlands: Elsevier, Pp. 342-349. DOI: 10.1016/B978-0-12-809633-8.20332-4.
- Cervantes-Hernández, P. y M.M. Manzano-Sarabia. 2017. *Procesamiento y Análisis Satelital*. Sinaloa, México: Universidad Autónoma de Sinaloa. 125 pp.
- Chapa-Balcorta, C., J.M. Hernandez-Ayon, R. Durazo, E. Beier, S.R. Alin y A. López-Pérez. 2015. Influence of post-Tehuano oceanographic processes in the dynamics of the CO₂ system in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans* (120): 7752-7770. DOI: 10.1002/2015JC011249.

- Choudhuri, S. 2014. Chapter 9 - Phylogenetic Analysis. *In: Bioinformatics for Beginners. Genes, Genomes, Molecular Evolution, Databases and Analytical Tools.* London, UK: Academic Press, Pp. 209-218. DOI: 10.1016/C2012-0-07153-0.
- Coyle, T. 1998. Stock identification and fisheries management: the importance of using several methods in a stock identification study. *In: Taking stock: defining and managing shared resources.* Ed. por Hancock, D.A. Sydney: Australian Society for Fishery Biology, Pp. 173-182.
- Croll, D., B. Marinovic, S. Benson, F.P. Chavez, N. Black, R. Ternullo y B.R. Tershy. 2005. From wind to whales: trophic links in a coastal upwelling system. *Marine Ecology Progress Series* 289: 117-130.
- DeNiro, M.J. y S. Epstein. 1976. You are what you eat (plus a few per mil): the carbon isotope cycle in food chains. *Geological Society of America Abstracts with Programs* 8: 834-835.
- DeNiro, M.J. y S. Epstein. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Genomica et Cromosomica Acta* 42: 495-506.
- Díaz-Gamboa, R.E., D. Gendron y G. Busquets-Vass. 2017. Isotopic niche width differentiation between common bottlenose dolphin ecotypes and sperm whales in the Gulf of California. *Marine Mammal Science* 34 (2): 440-457. DOI: 10.1111/mms.12465.
- Dinzon, A.E., W.F. Perrin y P.A. Akin. 1994. Stocks of dolphins (*Stenella* spp. and *Delphinus delphis*) in the eastern tropical Pacific: A phylogeographic classification. Technical Report 119. NOAA. 20 pp.
- Dore, J.E., J.R. Brum, L.M. Tupas y D.M. Karl. 2002. Seasonal and interannual variability in sources of nitrogen supporting export in the oligotrophic subtropical North Pacific Ocean. *Limnology and Oceanography* 47 (6): 1595-1607. DOI: 10.4319/lo.2002.47.6.1595.
- Ellison, A.M. 2004. Bayesian inference in ecology. *Ecology Letters* 7: 509-520. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2004.00603.x.
- Elorriaga-Verplancken, F.R., J. Sandoval-Sierra, A. Paniagua-Mendoza y R. Robles. 2018. Seasonality and potential foraging grounds of migratory California sea lions from La Paz Bay, Southern Gulf of California, Mexico. *Aquatic Mammals* 44 (1): 56-61.

- Elorriaga-Verplancken, F.R., G.E. Sierra-Rodríguez, H. Rosales-Nanduca, K. Acevedo-Whitehouse y J. Sandoval-Sierra. 2016. Impact of the 2015 El Niño-Southern Oscillation on the Abundance and Foraging Habits of Guadalupe Fur Seals and California Sea Lions from the San Benito Archipelago, Mexico. PLoS ONE 11 (5): e0155034. DOI: 10.1371/journal.pone.0155034.
- Escorza-Treviño, Sergio, Frederick I Archer, Maria Rosales, Aimee Lang y Andrew E Dizon. 2005. Genetic differentiation and intraspecific structure of Eastern Tropical Pacific spotted dolphins, *Stenella attenuata*, revealed by DNA analyses. Conservation Genetics 6 (4): 587-600. DOI: 10.1007/s10592-005-9013-9.
- Espinosa-Asuar, L. 2007. Guía práctica sobre la técnica de PCR. In: Ecología Molecular. Ed. por Eguiarte, L.E., V. Souza y X. Aguirre. México: Instituto Nacional de Ecología, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pp. 517-540.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. Evolution 39: 783-791.
- Fernández, R., S. García-Tiscar, M. Begoña Santos, A. López, J.A. Martínez-Cedeira, J. Newton y G.J. Pierce. 2011. Stable isotope analysis in two sympatric populations of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*): evidence of resource partitioning? Marine Biology. DOI: 10.1007/s00227-011-1629-3.
- Fiedler, P.C. y L.D. Talley. 2006. Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. Progress in Oceanography 69: 143-180. DOI: 10.1016/j.pocean.2006.03.008.
- Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter y V.H. Niem. 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico Centro-Oriental. Vol. III. Vertebrados - Parte 2. Roma, Italia: Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura.
- Fitch, J.E. y R.L. Brownell. 1968. Fish otoliths in cetacean stomachs and their importance in interpreting feeding habits. Journal Fisheries Research Board of Canada 25 (12): 2561-2574.

- Galtier, N., B. Nabholz, S. Glémin y G.D.D. Hurst. 2009. Mitochondrial DNA as a marker of molecular diversity: a reappraisal. *Molecular Ecology* 18 (22): 4541-4550. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2009.04380.x.
- Gause, G.F. 1934. *The struggle for existence*. Baltimore: The Williams & Wilkins Company. 188 pp.
- Gerrodette, T. 2011. Inference without significance: measuring support for hypotheses rather than rejecting them. *Marine Ecology* 32: 404-418. DOI: 10.1111/j.1439-0485.2011.00466.x.
- Gerrodette, T. y J. Forcada. 2002. Estimates of abundance of northeastern offshore spotted dolphins, coastal spotted dolphins, and eastern spinner dolphins in the eastern tropical Pacific. Administrative Report LJ-02-06. Southwest Fisheries Science Center. 41 pp.
- Gerrodette, T., G. Watters, W. Perryman y L. Ballance. 2008. Estimates Of 2006 Dolphin Abundance In The Eastern Tropical Pacific, With Revised Estimates From 1986-2003. NOAA Technical Memorandum NOAA-TM-NMFS-SWFSC-422. National Oceanic y Atmospheric Administration. 39 pp.
- Giménez, J., A. Cañadas, F. Ramírez, I. Afán, S. García-Tiscar, C. Fernández-Maldonado, J.J. Castillo y R. de Stephanis. 2017. Intra- and intespecific niche partitioning in striped and common dolphins inhabiting the southwestern Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series* 567: 199-210. DOI: 10.3354/meps12046.
- Giménez, J., F. Ramírez, J. Almunia, M.G. Forero y R. de Stephanis. 2016. From the pool to the sea: Applicable isotope turnover rates and diet to skin discrimination factors for bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 475: 54-61. DOI: j.jembe.2015.11.001.
- Gross, A., J. Kiszka, O. Van Canneyt, P. Richard y V. Ridoux. 2009. A preliminary study of habitat and resource partitioning among co-occurring tropical dolphins around Mayotte, southwest Indian Ocean. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 84: 367-374. DOI: 10.1016/j.ecss.2009.05.017.
- Guzzi, P.H. 2019. Algorithms for Strings and Sequences: Multiple Alignment. *In: Encyclopedia of Bioinformatics and Computational Biology*. Ed. por Ranganathan, S., M.

- Gribskov, K. Nakai y C. Schönbach. Vol. 1. Oxford: Academic Press, Pp. 30-31. DOI: 10.1016/B978-0-12-809633-8.20318-X.
- Guzzo, M.M., G.D. Haffner, N.D. Legler, S.A. Rush y A.T. Fisk. 2013. Fifty years later: trophic ecology and niche overlap of a native and non-indigenous fish species in the western basin of Lake Erie. *Biological Invasions* 15 (2): 1695-1711. DOI: 10.1007/s10530-012-0401-z.
- Hall, T.A. 1999. BioEdit: A user friendly Biological Sequence Alignment Editor and Analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41: 95-98.
- Hammond, P.S., G. Bearzi, A. Bjørge, K.A Forney, L. Karkzmarski, T. Kasuya, W.F. Perrin, M.D. Scott, J.Y. Wang, R.S. Wells y B. Wilson. 2012. *Stenella attenuata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2012: e.T20729A17821189.<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2012.RLTS.T20729A17821189.en> [Consultado el 19 de oct. de 2017].
- Hardin, G. 1960. The Competitive Exclusion Principle. *Science* 131 (3409): 1292-1297. DOI: 10.1126/science.131.3409.1292.
- Hicks, B.D., D.J. St. Aubin, J.R. Geraci y W.R. Brown. 1985. Epidermal growth in the bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*. *Journal of Investigative Dermatology* 85 (1): 60-63.
- Hobbs, N.T. y R. Hilborn. 2006. Alternatives to statistical hypothesis testing in ecology: a guide to self teaching. *Ecological Applications* 16 (1): 5-19.
- Hoelzel, A.R., M. Dahlheim y S.J. Stern. 1998. Low Genetic Variation Among Killer Whales (*Orcinus orca*) in the Eastern North Pacific and Genetic Differentiation Between Foraging Specialists. *Journal of Heredity* 89: 121-128.
- Hoelzel, A.R. y G.A. Dover. 1991. Genetic Differentiation between sympatric Killer whale populations. *Heredity* 66: 191-195.
- Hoelzel, A.R., J. Hey, M.E. Dahlheim, C. Nicholson, V. Burkanov y N. Black. 2007. Evolution of Population Structure in a Highly Social Top Predator, the Killer Whale. *Molecular Biology and Evolution* 24 (6): 1407-1415. DOI: 10.1093/molbev/msm063.
- Hutchinson, G. 1978. An introduction to population ecology. New Haven, USA: Yale University Press. 260 pp.

- Islas-Villanueva, V. 2010. Genetic characterisation and social structure of the East Scotland Population of Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*). PhD thesis. St. Andrews, Scotland: University of St. Andrews. 154 pp.
- Jackson, A.L., R. Inger, A.C. Parnell y S. Bearhop. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER-stable isotope Bayesian ellipses in R. *Journal of Animal Ecology* 34 (3): 595-602.
- Jefferson, T.A. y S.K. Hung. 2008. Effects of Biopsy Sampling on Indo-Pacific Humpback dolphins (*Sousa chinensis*) in a Polluted Coastal Environment. *Aquatic Mammals* 34 (3): 310-316.
- Jefferson, T.A., M.A. Webber y R.L. Pitman. 2011. *Marine Mammals of the World: A Comprehensive Guide to Their Identification*. USA: Academic Press. 592 pp.
- Jorgensen, S.J., S. Anderson, F. Ferretti, J.R. Tietz, T. Chapple, P. Kanive, R.W. Bradley, J.H. Moxley y B.A. Block. 2019. Killer whales redistribute white shark foraging pressure on seals. *Scientific Reports* 9 (6153): 1-9. DOI: doi.org/10.1038/s41598-019-39356-2.
- Kaehler, S. y E.A. Pakhomov. 2001. Effects of storage and preservation on the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures of selected marine organisms. *Marine Ecology Progress Series* (219): 299-304.
- Kaufman, T.J., M. Pajuelo, K.A. Bjorndal, A.B. Bolten, J.B. Pfaller, K.L. Williams y H.B. Van-der Zanden. 2014. Mother-egg stable isotope conversions and effects of lipid extraction and ethanol preservation on loggerhead eggs. *Conservation Physiology* 2: 1-13. DOI: [10.1093/conphys/cou049](https://doi.org/10.1093/conphys/cou049).
- Kimura, M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution* 16: 11-120.
- King, A.P. y R.J. Eckersley. 2019. Chapter 8 - Inferential Statistics V: Multiple and Multivariate Hypothesis Testing. *In: Statistics for Biomedical Engineers and Scientists*. United Kingdom: Academic Press, Pp. 173-199.
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological Methodology*. 2nd. USA: University of British Columbia. 620 pp.
- Kruschke, J.K. 2012. Bayesian Estimation Supersedes the t Test. *Journal of Experimental Psychology: General* 142 (2): 573-603. DOI: [10.1037/a0029146](https://doi.org/10.1037/a0029146).

- Kruschke, J.K. 2015. Doing Bayesian Data Analysis: A Tutorial with R, JAGS, and Stan. 2nd. London, UK: Academic Press. 759 pp.
- Kuhn, M. 2008. Building Predictive Models in R using the caret Package. *Journal of Statistical Software* 28 (5): 1-26. DOI: 10.18637/jss.v028.i05.
- Kumar, S., G. Stecher, M. Li, C. Knyaz y K. Tamura. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution* 35: 1547-1549.
- Lammers, M.O. 2004. Occurrence and Behavior of Hawaiian Spinner Dolphins (*Stenella longirostris*) Along Ohau's Leeward and South Shores. *Aquatic Mammals* 30 (2): 237-250. DOI: 10.1578/AM.30.2.2004.237.
- LeDuc, R.G., W.F. Perrin y A.E. Dizon. 1999. Phylogenetic relationships among the delphinid cetaceans based on full cytochrome B sequences. *Marine Mammal Science* 15: 619-648.
- Legendre, P. y M.J. Fortin. 2010. Comparison of the Mantel test and alternative approaches for detecting complex multivariate relationships in the spatial analysis of genetic data. *Molecular Ecology Resources* 10: 831-844. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2010.02866.x.
- Lembring, M. 2013. Application of Mitochondrial DNA Analysis in Contemporary and Historical Samples. Copenhagen, Denmark: Digital Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Medicine 950. 62 pp.
- Leslie, M.S., F.I. Archer y P.A. Morin. 2018. Mitogenomic differentiation in spinner (*Stenella longirostris*) and pantropical spotted dolphins (*S. attenuata*) from the eastern tropical Pacific Ocean. *Marine Mammal Science* 35 (2): 522-551. DOI: 10.1111/mms.12545.
- Leslie, M.S. y P.A. Morin. 2018. Structure and phylogeography of two tropical predators, spinner (*Stenella longirostris*) and pantropical spotted (*S. attenuata*) dolphins, from SNP data. *Royal Society Open Science* 5 (4): 171615. DOI: 10.1098/rsos.171615.
- Liaw, A. y M. Wiener. 2002. Classification and Regression by randomForest. *R News* 2/3: 18-22.
- Liu, J.Y, L.S. Chou y M.H. Chen. 2015. Investigation of trophic level and niche partitioning of 7 cetacean species by stable isotopes, and cadmium and arsenic tissue concentrations in the western Pacific Ocean. *Marine Pollution Bulletin* (93): 270-277. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2015.01.012.

- Loizaga de Castro, R., F. Saporiti, D.G. Vales, L. Cardona y E.A. Crespo. 2017. Using stable isotopes to assess whether two sympatric dolphin species share trophic resources. *Marine Mammal Science* 33 (4): 1235-1244. DOI: 10.1111/mms.12428.
- MacKenzie, K.M., M.R. Palmer, A. Moore, A.T. Ibbotson, W.R.C. Beamont, D.J.S. Poulter y C.N. Trueman. 2011. Locations of marine animals revealed by carbon isotopes. *Scientific Reports* 1 (21): 1-6. DOI: 10.1038/srep00021.
- Madigan, D.J., S.Y. Litvin, B.N. Popp, A.B. Carlisle, C.J. Farwell y B.A. Block. 2012. Discrimination Factors in the Endothermic Teleost, Pacific Bluefin Tuna (*Thunnus orientalis*). *PLoS ONE* 7 (11): e49220. DOI: 10.1371/journal.pone.0049220.
- Manlik, O., D. Chabanne, C. Daniel, L. Bejder, S.J. Allen y W.B. Sherwin. 2018. Demography and genetics suggest reversal of dolphin source-sink dynamics, with implications for conservation. *Marine Mammal Science* 35 (3): 732-759. DOI: 10.1111/mms.12555.
- Martínez del Río, C., P., R. Anderson-Sprecher y S.P. Gonzalez. 2009. Dietary and isotopic specialization: the isotopic niche of three *Cinclodes* ovenbirds. *Oecologia* 161 (1): 149-159. DOI: 10.1007/s00442-009-1357-2.
- Meraz, J. y V.M. Sánchez-Díaz. 2008. Los mamíferos marinos de la costa central de Oaxaca. *Revista Mexicana de Biodiversidad* (79): 143-151.
- Michener, R.H. y L. Kaufman. 2007. Stable isotope ratios as tracers in marine food webs: An update. *In: Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. Ed. por Michener, R. y K. Latjha. Singapore: Blackwell Publishing, Pp. 238-282.
- Minagawa, M. y E. Wada. 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.
- Moreno, I.B., A.N. Zerbini, D. Danilewicz, M.C. de Oliveira Santos, P.C. Simões-Lopes, J. Lalison-Brito y A.F. Acevedo. 2005. Distribution and habitat characteristics of dolphins of the genus *Stenella* (Cetacea: Delphinidae) in the southwest Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series* (300): 229-240.
- Netburn, A.N. y J.A. Koslow. 2018. Mesopelagic fish assemblages across oceanic frontos: A comparison of three frontal systems in the southern California Current Ecosystem. *Deep-Sea Research Part I* 134: 80-91. DOI: 10.1016/j.dsr.2018.03.005.

- Newsome, S.D., G.B. Bental, M.T. Tinker, O.V. Oftedal, K. Ralls, J.A. Estes y M.L. Fogel. 2010a. Variation in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ diet-vibrissae trophic discrimination factors in a wild population of California sea otters. *Ecological Applications* 20 (6): 1744-1752. DOI: 10.1890/09-1502.1.
- Newsome, S.D., M.A. Etnier, D.H. Monson y M.L. Fogel. 2009. Retrospective characterization of ontogenetic shifts in killer whale diets via $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis of teeth. *Marine Ecology Progress Series* (374): 229-242.
- Newsome, S.D., C.M. del Rio, S. Bearhop y D.L. Phillips. 2007. A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* (5): 429-436.
- Newsome, S.D., M.T. Clementz y P.L. Koch. 2010b. Using stable isotope biogeochemistry to study marine mammal ecology. *Marine Mammal Science* 26 (3): 509-572.
- Odell, D.K. y K.M. McClune. 1999. *Pseudorca crassidens* (Owen, 1846). *In: Handbook of marine mammals: Vol. 6. The second book of dolphins and porpoises.* Ed. por Ridgway, S.H. y R. Harrison. Vol. 6. London: Academic Press.
- Olivar, M.P., A. Bode, C. López-Pérez, A. Hulley y S. Hernández-León. 2019. Trophic position of lanternfishes (Pisces: Myctophidae) of the tropical and equatorial Atlantic estimated using stable isotopes. *ICES Journal of Marine Science* 76 (3): 649-661. DOI: 10.1093/icesjms/fsx243.
- Oremus, M., M.M. Poole, D. Steel y C.S. Baker. 2007. Isolation and interchange among insular spinner dolphin communities in the South Pacific revealed by individual identification and genetic diversity. *Marine Ecology Progress Series* 336: 275-289. DOI: 10.3354/meps336275.
- Ortega-García, S., J.A. Trigueros-Salmerón, R. Rodríguez-Sánchez, S. Lluch-Cota y H. Villalobos. 2000. El Golfo De Tehuantepec como un Centro de Actividad Biológica y su importancia en las pesquerías. *In: BAC. Centros de actividad biológica del Pacífico Mexicano.* Ed. por Lluch-Belda, D., J. Elorduy-Garay, S.E. Lluch-Cota y G. Ponce-Díaz. México: Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., Pp. 335-356.
- Ortega-Ortiz, C.D., F.R. Elorriaga-Verplancken, A. Olivos-Ortiz, M.A. Liñan-Cabello y M.H. Vargas-Bravo. 2014. Insights into the Feeding Habits of False Killer Whales (*Pseudorca crassidens*) in the Mexican Central Pacific. *Aquatic Mammals* 40 (4): 386-393.

- Pal, R. 2017. «Regression trees, Random Forests, Probabilistic trees, Stacked generalization, Probabilistic Random Forests, Weight optimization». *In: Predictive Modeling of Drug Sensitivity*. Ed. por Pal, R. London, U.K.: Academic Press, págs. 149-188. DOI: 10.1016/B978-0-12-805274-7.00007-5.
- Palmer, C., P. Fitzgerald, A. Wood, S. Harley y A. McKenzie. 2009. False killer whales *Pseudorca crassidens*: Regular visitors to Port Essington and Darwin Harbour in the Northern Territory, Australia. *Northern Territory Naturalist* 21: 49-53.
- Parnell, A.C., D.L. Phillips, S. Bearhop, B.X. Semmens, J.W. Moore E.J. Ward, A.L. Jackson, J. Grey, D.J. Kelly y R. Inger. 2013. Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics* 24 (6): 387-399.
- Pauly, D., A.W. Trites, E. Capuli y V. Christensen. 1998. Diet composition and trophic levels of marine mammals. *ICES Journal of Marine Science* (55): 467-481.
- Payo-Payo, A., B. Ruiz, L. Cardona y A. Borrell. 2013. Effect of tissue decomposition on stable isotope signatures of striped dolphins (*Stenella coeruleoalba*) and loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). *Aquatic Biology* 18: 141-147. DOI: 10.3354/ab00497.
- Perrin, W.F. 1998. *Stenella longirostris*. *Mammalian Species* (599): 1-7.
- Perrin, W.F. 2001. *Stenella attenuata*. *Mammalian Species* (683): 1-8.
- Perrin, W.F., R.R. Warner, C.H. Fiscus y D.B. Holts. 1973. Stomach contents of porpoise, *Stenella spp.*, and yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, in mixed-species aggregations. *Fishery Bulletin* 71 (4): 1077-1092.
- Perrin, W.F., B. Würsig y J.G.M Thewissen, (eds.) 2009. *Encyclopedia of Marine Mammals*. 2nd. USA: Academic Press. 1352 pp.
- Perryman, W.L. y R.L. Westlake. 1998. A new geographic form of the spinner dolphin, *Stenella longirostris*, detected with aerial photogrammetry. *Marine Mammal Science* 14 (1): 38-50.
- Phillips, D.L. 2012. Converting isotope values to diet composition: the use of mixing models. *Journal of Mammalogy* 93 (2): 342-352.
- Pillips, D.L., R. Inger, S. Bearhop, A.L. Jackson, J.W. Moore, A.C. Parnell, B.X. Semmens y E.J. Ward. 2014. Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Canadian Journal of Zoology* 92: 823-835.

- Post, D.M. 2002. Using Stable Isotopes to Estimate Trophic Position: Models, Methods, and Assumptions. *Ecology* 83 (3): 703-718.
- Post, D.M., C.A. Layman, D.A. Arrington, G. Takimoto, J. Quattrochi y C.G. Montaña. 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* 152: 179-189. DOI: 10.1007/s00442-006-0630-x.
- Pyle, P., M.J. Scramm, C. Keiper y S.D. Anderson. 1999. Predation on a white shark (*Carcharodon carcharias*) by a killer whale (*Orcinus orca*) and a possible case of competitive displacement. *Marine Mammal Science* 15 (2): 563-568.
- Quezada-Romedialli, C., A.L. Jackson, B. Hayden, K.K. Kahilainen, C. Lopes y C. Harrod. 2017. tRophicPosition, an R package for the Bayesian estimation of trophic position from consumer stable isotope ratios. *Methods in Ecology and Evolution* 9: 1592-1599. DOI: 10.1111/2041-210X.13009.
- R Development Core Team. 2008. A language and environment for statistical computing. www.R-project.org [Consultado el 10 de sep. de 2015].
- Richert, J.E., F. Galván-Magaña y A.P. Klimley. 2015. Interpreting nitrogen stable isotopes in the study of migratory fishes in marine ecosystems. *Marine Biology* 162 (5): 1099-1110. DOI: 10.1007/s00227-015-2652-6.
- Robertson, K.M. y S.J. Chivers. 1997. Prey occurrence in pantropical spotted dolphins, *Stenella attenuata*, from the eastern tropical Pacific. *Fishery Bulletin* (95): 334-338.
- Roman-Reyes, J.C. 2005. Análisis del contenido estomacal y la razón de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) del atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*), delfín manchado (*Stenella attenuata*) y delfín tornillo (*Stenella longirostris*) del Océano Pacífico oriental. Tesis de Doctorado. La Paz, Baja California Sur, México: Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional (CICIMAR-IPN). 143 pp.
- Ruiz-Cooley, R.I., T. Gerrodette, P.C. Fiedler, S. Chivers, K. Danil y L.T. Ballance. 2017. Temporal variation in pelagic food chain length in response to environmental change. *Science Advances* 3 (e1701140): 1-8. DOI: 10.1126/sciadv.1701140.

- Ruiz-Cooley, R.I., U. Markaida, D. Gendron y S. Aguíñiga. 2006. Stable isotops in jumbo squid (*Dosidicus gigas*) beaks to estimate its trophic position: comparison between contents and stable isotopes. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 86: 437-445.
- Ruíz-Pérez, N.E., G. Cerdaneres-Ladrón de Guevara, D.L. López-Herrera e I.R. Altamirano-Ramírez. 2016. Relaciones tróficas entre cinco especies de peces pelágicos que cohabitan en las costas de Oaxaca, México. *Hidrobiológica* 26 (1): 69-77.
- Ruxton, G.D. 2006. The unequal variance t-test is an underused alternative to Studentt's *t*-test and the Mann-Whitney *U* test. *Behavioral Ecology* 17 (4): 688-690. DOI: 10.1093/beheco/ark016.
- Seminoff, J.A. 2004. *Chelonia mydas*. The IUCN Red List of Threatened Species 2004: e.T4615A11037468.<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2004.RLTS.T4615A11037468>. en [Consultado el 6 de sep. de 2019].
- Shoga, G. y S. Rangaswamy. 2018. «Chapter 8 - Machine Learning». *In: Computational Analysis and Understanding of Natural Languages: Principles, Methods and Applications*. Ed. por Gudivada, V.N. y C.R. Rao. Vol. 38. Handbook of Statistics. Elsevier, págs. 197-228. DOI: 10.1016/bs.host.2018.07.004.
- Sim, J. y C.C. Wright. 2005. The Kappa Statistic in Reliability Studies: use, interpretation and sample size requirements. *Physical Therapy* 85 (3): 257-268. DOI: 10.1093/ptj/85.3.257.
- Spalding, M.D., H.E. Fox, G.R. Allen, N. Davidson, Z.A. Ferdaña, M. Finlayson, B.S. Halpern, M.A. Jorge, A. Lombana, S.A. Lourie, K.D. Martin, E. McManus, J. Molnar, C.A. Recchia y J. Robertson. 2007. Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. *BioScience* 57 (7): 573-583. DOI: 10.1641/B570707.
- St. Aubin, D.J., T.G. Smith y J.R. Geraci. 1990. Seasonal epidermal molt in beluga whales (*Delphinapterus leucas*). *Canadian Journal of Zoology* 69 (2): 359-367.
- Strobl, C., J. Malley y G. Tutz. 2009. An Introduction to Recursive Partitioning: Rationale, Application and Characteristics of Classification and Regression Trees, Bagging and Random Forests. *Psychological methods* 14 (4): 323-348. DOI: 10.1037/a0016973.

- Subramanian, J. y R. Simon. 2013. Overfitting in prediction models – Is it a problem only in high dimensions? *Contemporary Clinical Trials* 36 (2): 636-641. DOI: 10.1016/j.cct.2013.06.011.
- Sulzman, E.W. 2007. Stable isotope chemistry and measurement: A Primer. *In: Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. Ed. por Michener, R. y K. Latjha. Singapore: Blackwell Publishing, Pp. 1-21.
- Takai, N., S. Onaka, Y. Ikeda, A. Yatsu, H. Kidokoro y W. Sakamoto. 2000. Geographical variations in carbon and nitrogen stable isotope ratios in squid. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 80: 675-684.
- Thunnel, R.C. y A.B. Kepple. 2004. Glacial-Holocene ($\delta^{15}\text{N}$) record from the Gulf of Tehuantepec, Mexico: Implications for denitrification in the eastern equatorial Pacific and changes in atmospheric (N_2O). *Global Biogeochemical Cycles* 18 (GB1001): 1-12. DOI: 10.1029/2002GB002028.
- Torres-Rojas, Y.E. 2011. Nicho trófico de pelágicos mayores capturados en la boca del Golfo de California. Tesis de Doctorado. La Paz, B.C.S., México: Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 164 pp.
- Trasviña, A., E.D. Barton, J. Brown, H.S. Velez, P.M. Kosro y R.L. Smith. 1995. Offshore wind forcing in the Gulf of Tehuantepec, Mexico: The asymmetric circulation. *Journal of Geophysical Research* 100 (C10): 20, 649-20, 663. DOI: 10.1029/95JC01283.
- Tripp-Valdéz, A., F. Galván-Magaña y S. Ortega-García. 2014. Food sources of common dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) based on stomach content and stable isopes analyses. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*: 1-13. DOI: 10.1017/S0025315414001842.
- Tsai, C.N., W.C. Chiang, C.L. Sun, K.T. Shao, S.Y. Chen y S.Z. Yeh. 2014. Trophic size-structure of sailfish *Istiophorus platypterus* un eastern Taiwan estimated by stable isotope analysis. *Journal of Fish Biology* 84: 354-371. DOI: 10.1111/jfb.12290.
- Varela, J.L, C. R. Lucas-Pilozo y M.M. González-Duarte. 2016. Diet of common dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the Pacific coast of Ecuador. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*: 1-7. DOI: 10.1017/S0025315416000175.

- Visser, I.N. 2005. First observations of feeding on thresher (*Alopias vulpinus*) and hammerhead (*Sphyrna zygaena*) sharks by killer whales (*Orcinus orca*), which specialise on elasmobranchs as prey. *Aquatic Mammals* 31 (1): 83-88. DOI: 10.1578/AM.31.1.2005.83.
- Visser, I.N., J. Berghan, R. van Meurs y D. Fertl. 2000. Killer whale (*Orcinus orca*) predation on a shortfin mako shark (*Isurus oxyrinchus*) in New Zealand waters. *Aquatic Mammals* 26 (3): 229-231.
- Walker, J.L., C.W. Potter y S.A. Macko. 1999. The diets of modern and historic bottlenose dolphin populations reflected through stable isotopes. *Marine Mammal Science* 15 (2): 335-350.
- Wang, F., Y. Wu, Z. Chen, G. Zhang, J. Zhang, S. Zheng y G. Kattner. 2019. Trophic interactions of Mesopelagic Fishes in the South China Sea Illustrated by Stable Isotopes and Fatty Acids. *frontiers in Marine Science* 5 (522): 1-12. DOI: 10.2289/fmars.2018.00522.
- Wang, M.C., W.A. Walker y K.T. Shao. 2003. Feeding habits of the pantropical spotted dolphin, *Stenella attenuata*, off the eastern coast of Taiwan. *Zoological Studies* 42 (2): 368-378.
- Ward, C.L. y K.S. McCann. 2017. A mechanistic theory for aquatic food chain length. *nature Communications* 8 (2028): 1-10. DOI: 10.1038/s41467-017-02157-0.
- Witteveen, B.H. y K.M. Wynne. 2016. Trophic niche partitioning and diet composition of sympatric fin (*Balaenoptera physalus*) and humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the Gulf of Alaska revealed through stable isotope analysis. *Marine Mammal Science* 32 (4): 1319-1339. DOI: 10.1111/mms.12333.
- Wolter, K. y M.S. Timlin. 1998. Measuring the strength of ENSO events: How does 1997/98 rank. *Weather* 53 (9): 315-324.
- Wolter, K. y M.S. Timlin. 2011. El Niño/Southern Oscillation behaviour since 1871 as diagnosed in an extended multivariate ENSO index (MEI.ext). *International Journal of Climatology* 31: 1074-1087. DOI: 10.1002/joc.2336.
- Woodward, P.A., G.S. Schorr, R.W. Baird, D.L. Webster, D.J. McSweeney, M.B. Hanson, R.D. Andrews y J. Polovina. 2011. Eddies as offshore foraging grounds for melon-headed

whales (*Peponocephala electra*). Marine Mammal Science 28 (3): 638-647. DOI: 10.1111/j.1748-7692.2011.00509.x.

Yeakel, J.D., U. Bhat, E.A. Elliot Smith y S.D. Newsome. 2016. Exploring the Isotopic Niche: Isotopic Variance, Physiological Incorporation, and the Temporal Dynamics of Foraging. *frontiers in Ecology and Evolution* 4 (1): 1-16. DOI: 10.3389/fevo.2016.00001.