



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**RELACIONES TRÓFICAS DE LOS CETÁCEOS
TEUTÓFAGOS CON EL CALAMAR GIGANTE
Dosidicus gigas EN EL GOLFO DE CALIFORNIA**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS MARINAS

PRESENTA

RAÚL ENRIQUE DÍAZ GAMBOA

LA PAZ, B.C.S., FEBRERO DE 2009



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

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 22 del mes de Enero del 2009 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis de grado titulada:

**"RELACIONES TRÓFICAS DE LOS CETÁCEOS TEUTÓFAGOS
CON EL CALAMAR GIGANTE *Dosidicus gigas* EN EL GOLFO DE CALIFORNIA"**

Presentada por el alumno:

DIAZ
Apellido paterno

GAMBOA
materno

RAÚL ENRIQUE
nombre(s)

Con registro:

B	0	4	1	2	0	9
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante al grado de:

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

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

LA COMISION REVISORA

Director de tesis
PRIMER VOCAL


DRA. DIANE GENDRON LANIEL


PRESIDENTE


DR. SERGIO AGUÍNIGA GARCÍA

SECRETARIO


DR. AGUSTÍN HERNÁNDEZ HERRERA

SEGUNDO VOCAL


DR. JORGE DE JESÚS URBÁN RAMÍREZ

TERCER VOCAL

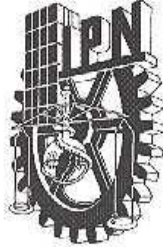

DR. PAUL L. KOCH

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO


DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE



IPN
CICIMAR
DIRECCIÓN



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 05 del mes Febrero del año 2009, el (la) que suscribe MC. RAÚL ENRIQUE DÍAZ GAMBOA alumno(a) del Programa de DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS con número de registro B041209 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de: DRA. DIANE GENDRON LANIEL y cede los derechos del trabajo titulado: "RELACIONES TRÓFICAS DE LOS CETÁCEOS TEUTÓFAGOS CON EL CALAMAR GIGANTE *Dosidicus gigas* EN EL GOLFO DE CALIFORNIA" al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

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

MC. RAÚL ENRIQUE DÍAZ GAMBOA

nombre y firma

ÍNDICE

Glosario.....	4
Lista de Figuras.....	6
Lista de Tablas.....	7
Resumen.....	8
Abstract.....	9
1. INTRODUCCIÓN.....	10
2. ANTECEDENTES.....	12
HIPÓTESIS.....	14
3. OBJETIVOS.....	14
3.1 Objetivos específicos.....	14
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	15
4.1 Área de estudio.....	15
4.2 Metodología.....	18
4.2.1 Trabajo de campo.....	18
4.2.1.1 Fitoplancton.....	19
4.2.1.2 Calamar.....	19
4.2.1.3 Odontocetos.....	19
4.2.2 Trabajo de laboratorio.....	20
4.2.3 Análisis de posición trófica.....	22
4.2.4 Análisis estadístico.....	22
4.2.5 Métodos analíticos.....	22
4.2.5.1 Calamar.....	22
4.2.5.2 Cetáceos.....	23
4.2.5.2.1 Estimación de especies de delfínidos.....	24
4.2.5.2.2 Estimación de $g(0)$	25
4.2.5.3 Correlación de cetáceos, calamar y variables ambientales.....	25
4.2.5.3.1 Escalamiento No Métrico Multidimensional.....	25
4.2.5.3.2 Análisis Permutacional de Multi-Respuesta y Análisis Indicador de Especies.....	25
5. RESULTADOS.....	27
5.1 Isótopos estables en fitoplancton.....	27
5.2 Isótopos estables en calamar.....	28
5.2.1 Tallas.....	28
5.2.2 Temporadas.....	29
5.2.3 Zonas.....	30
5.3 Isótopos estables en cetáceos.....	31
5.3.1 Cachalotes <i>P. macrocephalus</i>	33
5.3.2 Tursiones oceánicos <i>T. truncatus</i>	34
5.3.3 Delfines comunes de rostro corto <i>D. delphis</i> y rostro largo <i>D. capensis</i>	34
5.3.4 Calderones de aletas cortas <i>G. macrorhynchus</i>	35
5.3.5 Orcas <i>O. orca</i>	36
5.4 Análisis de posición trófica.....	37
5.4.1 Calamares.....	37
5.4.2 Cetáceos.....	37
5.5 Estimación de biomasa de calamar.....	38
5.5.1 Primavera.....	38
5.5.2 Otoño.....	38

5.6 Estimación de densidad de cetáceos.....	41
5.6.1 Primavera.....	41
5.6.2 Otoño.....	44
5.6.3 Cachalotes <i>P. macrocephalus</i>	47
5.6.4 Delfines de talla menor.....	47
5.6.4.1 Tursiones oceánicos <i>T. truncatus</i>	48
5.6.4.2 Delfines comunes <i>Delphinus sp.</i>	48
5.6.4.3 Delfines sin identificar especie.....	49
5.6.5 Calderones de aletas cortas <i>G. macrorhynchus</i>	49
5.7 Correlación de cetáceos, calamar gigante y variables ambientales.....	52
5.7.1 Escalamiento No Métrico Multidimensional.....	52
5.7.2 Análisis Permutacional de Multi-Respuesta y Análisis Indicador de Especies.....	54
6. DISCUSIÓN.....	56
6.1 Provincias isotópicas.....	56
6.2 Variación isotópica intra- e interespecífica.....	60
6.2.1 <i>Physeter macrocephalus</i>	65
6.2.2 <i>Tursiops truncatus</i>	66
6.2.3 <i>Delphinus sp.</i>	67
6.2.4 <i>Globicephala macrorhynchus</i>	68
6.2.5 <i>Orcinus orca</i>	68
6.3 Análisis de posición trófica.....	69
6.4 Biomasa de calamar.....	72
6.5 Densidad de cetáceos.....	74
6.5.1 Esfuerzo y distribución.....	74
6.5.2 Estimaciones.....	75
6.5.2.1 <i>Physeter macrocephalus</i>	76
6.5.2.2 <i>Tursiops truncatus</i>	77
6.5.2.3 <i>Delphinus sp.</i>	77
6.5.2.4 Delfines sin identificar la especie.....	78
6.5.2.5 <i>Globicephala macrorhynchus</i>	78
6.6 Relaciones tróficas espacio-temporales.....	79
6.7 Enfoque multidisciplinario.....	82
7. CONCLUSIONES.....	85
8. Literatura Citada.....	86

GLOSARIO

Abundancia: número de individuos en una localidad o área determinada.

Avistamiento: detección de uno o varios cetáceos mediante búsqueda visual en el mar.

Biomasa: peso total de organismos por unidad de área o volumen.

Cadena trófica: flujo de energía transferida sucesivamente de productores primarios a consumidores primarios, secundarios y así sucesivamente dentro de una comunidad.

Calamar gigante: Cefalópodo de gran tamaño del Océano Pacífico Oriental perteneciente a la especie *Dosidicus gigas*.

$\delta^{13}\text{C}$: diferencia isotópica de carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) expresada en partes por mil entre el contenido de una muestra con respecto a la del estándar de Viena Pee Dee Belemnita.

$\delta^{15}\text{N}$: diferencia isotópica de nitrógeno ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) expresada en partes por mil entre el contenido de una muestra con respecto a la del estándar de nitrógeno atmosférico.

Densidad: número de individuos por unidad de área.

$f(0)$: valor estimado de la función de densidad de la probabilidad de avistamiento evaluada distancia cero para una especie.

Fitoplancton: organismos autotrófos principalmente de origen vegetal que viven flotando en la columna de agua, cuya capacidad natatoria no logra nunca superar la inercia de las mareas, las olas o las corrientes. Son los principales productores primarios del océano.

Fraccionación: diferencia resultante en el valor δ entre dos sustancias (reactante contra producto) o dos fases de la misma sustancia (líquida contra gaseosa) debido a una discriminación isotópica en una reacción química. En una cadena trófica, se observa entre la dieta y los tejidos del consumidor.

$g(0)$: función de probabilidad de detección de una especie a distancia cero del transecto.

Isótopo estable: átomos de un mismo elemento con igual número de protones pero diferente número y que no presentan desintegración espontánea.

Material Orgánico Particulado: materia orgánica de diámetro mayor a $0.2\mu\text{m}$ y menor a 1cm , en la que se incluyen principalmente secreciones, exudados celulares, material fecal de organismos vivos, restos de fitoplancton y zooplancton y material detrítico parcialmente o totalmente degradado.

Nivel trófico: lugar que ocupa un organismo en una cadena trófica. Es un valor que refleja el número promedio (intercambios tróficos) existente entre los nutrientes en la base de la red trófica y el consumidor, teniendo en cuenta la importancia relativa del aporte de energía a cada nivel.

Odontoceto: Cetáceo perteneciente al Suborden Odontocetii que se caracteriza principalmente por la presencia de dientes, cráneo asimétrico y un orificio nasal funcional.

Teutófago: Organismo que se alimenta principalmente de cefalópodos.

Zooplancton: Organismos heterótrofos que viven en la columna de agua y que se alimentan de otros organismos. Son principales los consumidores primarios.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. El área de estudio: el Golfo de California.
- Figura 2. Localidades de muestreo (a) y valores extrapolados de $\delta^{13}\text{C}$ (b) y $\delta^{15}\text{N}$ (c) de fitoplancton superficial en el Golfo de California.
- Figura 3. Localidades de colecta de músculo de calamar en primavera (a) y otoño (b) de 2005 en el Golfo de California.
- Figura 4. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de *D. gigas* de diferentes tallas (LM cm) y *Loligo spp* muestreados en el Golfo de California. Los círculos indican los grupos de talla.
- Figura 5. Variación en el $\delta^{13}\text{C}$ y el $\delta^{15}\text{N}$ de *D. gigas* por tallas (LM cm) y temporadas en el Golfo de California.
- Figura 6. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de *D. gigas* por rangos de talla (longitud de manto) y zonas en el Golfo de California (La zona norte en color rojo, la zona central en verde, la zona sur en azul y la zona del la boca en negro).
- Figura 7. Localidades de muestreo de cetáceos en el Golfo de California: *P. macrocephalus* (a), *T. truncatus* (b), *D. delphis* y *D. capensis* (c), *G. macrorhynchus* (d) y *O. orca* (e).
- Figura 8. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de cetáceos odontocetos en el Golfo de California.
- Figura 9. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ (a) y $\delta^{15}\text{N}$ (b) de cachalotes hembras e inmaduros en el Golfo de California (Los encuentros están ordenados de norte a sur).
- Figura 10. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de calderones de aletas cortas en el Golfo de California (Los encuentros están ordenados de norte a sur).
- Figura 11. Estaciones de muestreo de calamar en primavera (a) y otoño (b) en el Golfo de California.
- Figura 12. Distribución y abundancia de calamar en primavera (a) y otoño (b) en el Golfo de California. Los colores y números correspondientes indican tons / km².
- Figura 13. Esfuerzo de observación de cetáceos en primavera de 2005.
- Figura 14. Avistamientos de *P. macrocephalus* (Pm), *T. truncatus* (Tt), *Delphinus sp.* (Dsp) y *G. macrorhynchus* (Gm) en el Golfo de California en primavera de 2005.
- Figura 15. Frecuencia de las distancias perpendiculares a los avistamientos de *P. macrocephalus* (Pm), delfines pequeños y *G. macrorhynchus* (Gm) detectados en los transectos y utilizados para estimar la función de detección para primavera.
- Figura 16. Esfuerzo de observación de cetáceos en otoño de 2005.
- Figura 17. Avistamientos de *P. macrocephalus* (Pm), *T. truncatus* (Tt), *Delphinus sp.* (Dsp) y *G. macrorhynchus* (Gm) en el Golfo de California en otoño de 2005.
- Figura 18. Frecuencia de las distancias perpendiculares a los avistamientos de *P. macrocephalus* (Pm), delfines pequeños y *G. macrorhynchus* (Gm) detectados en los transectos y utilizados para estimar la función de detección para otoño.
- Figura 19. Regiones del Golfo de California norte-primavera (NP), central-primavera (CP), sur-primavera (SP), norte-otoño (NO) y central-otoño (CO) ordenadas en espacio multidimensional mediante la técnica de Escalamiento No Métrico Multidimensional para los gradientes de (a) eje 1 contra 2, y (b) eje 1 contra 3. Las especies están representadas por rombos azules en una posición promedio respecto a los gradientes multidimensionales.
- Figura 20. Relación entre el $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de calamares gigantes (triángulos) (Dg LM cm) y odontocetos (cuadros) en el Golfo de California.

LISTA DE TABLAS

- Tabla 1. Valores de isótopos estables de fitoplancton en las cuatro zonas del Golfo de California.
- Tabla 2. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de *D. gigas* por rangos de talla (longitud de manto) y zonas en el Golfo de California (DE = Desviación Estándar).
- Tabla 3. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de cetáceos odontocetos en el Golfo de California.
- Tabla 4. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de cachalotes hembras e inmaduros en el Golfo de California (Los encuentros están ordenados de norte a sur).
- Tabla 5. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de tursiones oceánicos por zonas del Golfo de California.
- Tabla 6. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de *D. delphis* y *D. capensis* en el Golfo de California.
- Tabla 7. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de delfines comunes por zonas del Golfo de California.
- Tabla 8. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de calderones de aletas cortas en el Golfo de California (Los encuentros están ordenados de norte a sur).
- Tabla 9. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de orcas en el Golfo de California.
- Tabla 10. Estimación de nivel trófico de calamares por zonas y tallas.
- Tabla 11. Estimación de posición trófica de cetáceos por zona.
- Tabla 12. Estimaciones de biomasa de calamar por estratos en primavera en el Golfo de California (D.E. = Desviación estándar; LCI = Límite de confianza inferior 95%; LCS = Límite de confianza superior 95%)
- Tabla 13. Estimaciones de biomasa de calamar por estratos en otoño en el Golfo de California (D.E. = Desviación estándar; LCI = Límite de confianza inferior 95%; LCS = Límite de confianza superior 95%)
- Tabla 14. Estimaciones de densidad de cetáceos por estratos en primavera y otoño (E = Valor estimado; LCI = Límite de confianza inferior 95%; LCS = Límite de confianza superior 95%; n/L = Tasa de encuentro/ Km^{-1} ; D = Densidad/ Km^2 ; N = Abundancia).
- Tabla 15. Coeficientes de determinación (r^2) para cada eje y correlación de Pearson y Kendall (r) para cada especie y variable ambiental estimado mediante una ordenación multidimensional de Escalamiento No Métrico Multidimensional.
- Tabla 16. Análisis de variabilidad de la densidad de cetáceos entre regiones en el Golfo de California y preferencia entre las regiones norte-primavera (NP), central-primavera (CP), sur-primavera (SP), norte-otoño (NO) y central-otoño (CO).
- Tabla 17. Valores del Análisis Indicador de Especies (I) de los cetáceos en las regiones del Golfo de California.
- Tabla 18. Comparación de niveles tróficos en cetáceos.
- Tabla 19. Peso promedio de cetáceos teutófagos y estimaciones de tasa de consumo diario. Los pesos promedios de *P. macrocephalus* y *G. macrorhynchus* son basados en hembras adultas y los de *Delphinus sp.* en individuos de *D. capensis* adultos.
- Tabla 20. Abundancia y tasa de consumo diario de cetáceos teutófagos en primavera y otoño de 2005 en el Golfo de California (N = abundancia; LCI = límite de confianza inferior; LCS = Límite de confianza superior; R = Tasa de consumo diario en toneladas).
- Tabla 21. Tasa de consumo diario de cetáceos teutófagos y biomasa de calamar gigante en primavera y otoño de 2005 en el Golfo de California (E = estimación en toneladas; LCI = límite de confianza inferior; LCS = Límite de confianza superior).

RESUMEN

El Golfo de California representa un lugar único para estudiar las relaciones tróficas entre varias especies de cetáceos teutófagos y el calamar gigante ya que da lugar a una gran variedad de hábitats donde ambos recursos coinciden. Se realizaron cruceros de investigación en primavera y otoño para la observación de cetáceos y la recolección de muestras con el fin de caracterizar isotópicamente ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) el sistema calamar-cetáceos teutófagos: desde el fitoplancton, el calamar gigante por tallas, hasta las especies de odontocetos oceánicos en las zonas norte, central, sur y la boca del Golfo de California. También se estimó densidad de las especies de los cetáceos teutófagos más comunes en el Golfo mediante el muestreo de distancia y la biomasa de calamar con base en el muestreo de área barrida. Se encontraron evidencias de provincias isotópicas de carbono y nitrógeno en el Golfo de California desde la base de la cadena trófica, el fitoplancton superficial, como en los eslabones superiores, en diferentes tallas de calamar y también en las diferentes especies de cetáceos. El recurso calamar presentó diferencias en su distribución entre temporadas, así como una mayor biomasa en otoño. Las diferencias observadas en los calamares, tanto en la distribución como en los tamaños de manto de las capturas, apoyan la idea de diferentes cohortes entre temporadas. En el caso de los cetáceos, los cachalotes, orcas y calderones de aletas cortas reflejaron un ambiente más cercano a la costa a diferencia de los tursiones oceánicos y delfines comunes quienes reflejaron un ambiente más oceánico. A su vez, los cachalotes y orcas ocuparon los niveles tróficos más altos, seguidos por los tursiones, y los delfines comunes y calderones de aletas cortas con los niveles tróficos más bajos, lo cual estuvo en concordancia con la estimación de niveles tróficos a partir de los valores isotópicos del fitoplancton. Se observaron diferencias en la distribución de los cetáceos entre temporadas, así como una mayor densidad en la zona central y sur en primavera, y en otoño en la zona norte. La densidad de cetáceos por área y temporada estuvo relacionada mayormente a la variable de biomasa del calamar gigante. En cuanto a las relaciones tróficas entre los cetáceos y el calamar gigante, se observó que ambos se alimentaron en una misma cadena trófica oceánica, en la cual se identificaron relaciones depredador-presa entre las diferentes especies de cetáceos y calamares de diferentes tallas, así como también posiciones tróficas similares entre calamares y cetáceos.

ABSTRACT

The Gulf of California represents an ideal place to study the trophic relationships between several species of teutophagous cetacean and the jumbo squid due to the great variety of habitats where both resources coincide. Research cruises were conducted in spring and fall to observe cetaceans and collect samples to characterize the squid-cetacean system through stable isotopes analysis ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) from phytoplankton, jumbo squid by sizes, to offshore odontocete species in the northern, central, southern and mouth of the Gulf of California. From these cruises, the densities of the most common cetaceans were estimated by the distance sampling method, and the squid biomass was estimated by the swept area method. Evidences of carbon and nitrogen isotopic provinces were found in the Gulf of California from the base of the trophic chain represented by the superficial phytoplankton to squids of different mantle length and to the top predators represented by cetacean species. The squid resource displayed differences in distribution and biomass by season and area. The observed differences in distribution and mantle length in the catches support the idea of different cohorts between seasons. In the case of cetaceans, the sperm, killer and short-finned pilot whales reflected an environment closer to shore than offshore bottlenose and common dolphins, which reflected a more oceanic environment. The sperm and killer whales occupied the highest trophic levels, followed by the offshore bottlenose dolphins, and the common dolphins and short-finned pilot whales were situated at lower trophic levels, which were in agreement with the trophic level estimates using the phytoplankton's isotopic signature of N as the first trophic level. The distribution of cetaceans was different by seasons being the higher densities of them in the central and southern areas in spring, whereas in fall these were recorded in the northern area. The cetacean densities by area and season were mostly associated to the variable of jumbo squid biomass. Regarding the trophic relationships between cetaceans and jumbo squid, both of them fed in a same offshore trophic chain, where prey-predator relationships were identified among the different species of cetaceans and squids of different body sizes, as well as similar trophic positions between squid and cetaceans.

1. INTRODUCCIÓN

En un país biológicamente megadiverso como México, la necesidad e importancia de evaluar el estado poblacional de los recursos marinos es imprescindible. Estas evaluaciones tienen un impacto directo en la conservación y el manejo de las especies para implementar y mejorar las normas que regulan la explotación de estos recursos. El Golfo de California es una zona subtropical con condiciones oceanográficas únicas y con una compleja estructura termohalina debido a la confluencia de tres corrientes distintas, resultando en una gran variedad de hábitats y que ciertas áreas del Golfo sean excepcionalmente productivas (Roden, 1964; Badan-Dagon *et al.*, 1985; Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991), lo cuál favorece la riqueza específica de cetáceos (Urbán y Rojas, 1999).

En México existe una gran diversidad de cetáceos, identificándose 39 de las 81 especies conocidas a nivel global, y se estableció en el año 2002 como área de refugio de las grandes ballenas (mayores a 4 m) de los subórdenes Mysticeti y Odontoceti (Diario Oficial de la Federación, 2002). Solamente en el Golfo de California se ha reportado 33 de estas 39 especies de cetáceos (Urbán y Rojas, 1999). Sin embargo, son pocas las especies de cetáceos que cuentan con estudios poblacionales que permitan evaluar el recurso, ya que la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) reporta como insuficientes los conocimientos de la mayoría de estas especies para establecer una valoración de su estado poblacional (IUCN, 2003).

Los cefalópodos desempeñan un papel importante en la estructura trófica de los ecosistemas marinos (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2003). El calamar gigante (*Dosidicus gigas*) es el cefalópodo neotónico más grande, más abundante y endémico del Océano Pacífico Oriental (Nigmatullin *et al.*, 2001). En el Golfo de California este calamar está sometido a captura artesanal a gran escala, registrándose capturas anuales por encima de las 100,000 tons m, principalmente en la zona central del Golfo (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2001). Los calamares son consumidos por muchos depredadores marinos incluyendo ballenas dentadas, delfines, marsopas, focas, aves y peces, como los atunes y los tiburones (Clarke, 1986). En el Golfo de California se ha reportado la importancia de *D. gigas* en la dieta de varios cetáceos odontocetos, entre los que destacan el cachalote *Physeter macrocephalus*, el calderón de aletas cortas *Globicephala macrorhynchus*, el

tursión *Tursiops truncatus*, el delfín común de rostro corto *Delphinus delphis* y el delfín tornillo *Stenella longirostris* (Walker, 1981; Enciso-Enciso y Román-Reyes, 2002; Roman-Reyes y Enciso-Enciso, 2002; Díaz-Gamboa, 2003; Ruiz-Cooley *et al.*, 2004). Por lo tanto, es de esperar que el calamar gigante desempeñe un papel esencial en la estructura trófica de la comunidad de odontocetos en el Golfo de California.

Las relaciones tróficas de los cefalópodos son muy complejas (Takai *et al.*, 2000) y más cuando se ligan a los cetáceos odontocetos. Mucho del conocimiento sobre la dieta de organismos marinos se ha obtenido por medio de métodos convencionales de observaciones indirectas y de análisis de contenido estomacal, lo cuál ha resultado en ambigüedades y discrepancias en la evaluación de las posiciones tróficas (Ostrom *et al.*, 1993; Das *et al.*, 2000). Una técnica innovadora, los isótopos estables, representa una herramienta eficaz en estudios de posiciones tróficas y relaciones alimentarias en ambientes acuáticos, ya que se basa en que las abundancias de isótopos estables están determinadas por la dieta del animal (Peterson y Fry, 1987; Hobson y Welch, 1992; Rau *et al.*, 1992), y ha sido utilizada para demostrar la importancia del calamar en la dieta de los cetáceos (Ostrom *et al.*, 1993; Hooker, *et al.*, 2001; Díaz-Gamboa, 2003; Ruiz-Cooley *et al.*, 2004).

Debido a la importancia de los recursos que representan los cetáceos y el calamar gigante en México, especialmente en el Golfo de California, y tomando en cuenta que el Golfo representa el escenario perfecto para estudiar las relaciones tróficas depredador-presa de estos dos recursos, en este estudio se pretendió determinar las relaciones tróficas de los odontocetos teutófagos y el calamar gigante y explorar estas inter-relaciones de forma espacio-temporal en el Golfo de California.

2. ANTECEDENTES

La técnica de isótopos estables ha sido utilizada para detectar diferencias alimentarias entre individuos en ambientes acuáticos, debido a que la razón isotópica en los tejidos de los consumidores son reflejo del alimento consumido, asimilado e integrado en el tiempo, con respecto al tejido utilizado y su respectiva tasa metabólica y de renovación (Peterson y Fry, 1987; Hobson y Welch, 1992; Rau *et al.*, 1992; Das *et al.*, 2000). Los estudios de isótopos estables se basan en la razón del isótopo más pesado sobre el más ligero del mismo elemento. Esta razón promedio varía ligeramente como resultado del fraccionamiento durante los procesos físicos, químicos y biológicos (Boutton, 1991). Las diferencias en los valores isotópicos entre los consumidores y las presas se deben a la retención selectiva de los isótopos más pesados y la excreción de los más ligeros, resultando en un enriquecimiento isotópico en los consumidores en comparación con sus presas (Peterson y Fry, 1987; Das *et al.*, 2000). En cuanto al $\delta^{13}\text{C}$, el enriquecimiento en una relación depredador-presa se estima en un incremento aproximado de 1‰ (Peterson y Fry, 1987; Abend y Smith, 1997; Burton y Koch, 1999; Smit, 2001). Por lo tanto, más que un indicador confiable del nivel trófico, el $\delta^{13}\text{C}$ es utilizado para indicar la contribución relativa de diferentes fuentes primarias potenciales a la dieta en una red trófica, permitiendo diferenciar entre terrestre y acuático, costero y oceánico, ó pelágico y bentónico (Rau *et al.*, 1992). En el caso del $\delta^{15}\text{N}$, el enriquecimiento se estima de 2.5 a 3.5‰ a cada nivel trófico en una cadena alimentaria (Hobson y Welch, 1992; Post, 2002; Bode *et al.*, 2003; MacNeil, 2005). En el Golfo de California se ha aplicado la técnica de isótopos estables en estudios de ecología trófica en varias especies de odontocetos, entre las que se encuentran los cachalotes (Ruiz-Cooley *et al.*, 2004; Guerrero-De la Rosa, 2008), tursiones (Díaz-Gamboa *et al.*, 2003), delfines comunes de rostro largo (*Delphinus capensis*) (Niño-Torres *et al.*, 2006), delfines manchados (*Stenella attenuata*) y tornillos (*S. longirostris*) (Roman-Reyes, 2005) y la vaquita marina (*Phocoena sinus*) (Rodríguez-Pérez, 2007).

El calamar gigante se distribuye en el Océano Pacífico Oriental desde Estados Unidos hasta Chile (Ehrhardt *et al.*, 1986), existiendo una pesquería importante de esta especie en el Golfo de California siguiendo una estrategia de manejo basada en la existencia de un solo cohorte (Hernández-Herrera *et al.*, 1998). La distribución del recurso

calamar gigante varía entre estacionalmente, estando presente en Baja California Sur y Sonora en primavera, en Baja California Sur en verano, fuera de la península de Baja California en otoño y en la zona central del Golfo en invierno (Ehrhardt *et al.*, 1986). En años anteriores, se ha estimado la biomasa de *D. gigas* mediante diferentes métodos y contemplado diferentes tamaños de área (Ehrhardt *et al.*, 1986; Morales-Bojórquez *et al.*, 1997; Nevárez-Martínez *et al.*, 2000). El método de área barrida se ha utilizado ampliamente en la estimación de la biomasa de calamar gigante por estratos en el Golfo de California (Nevárez-Martínez *et al.*, 2000), sugiriendo que este método resulta más apropiado si se aplica de forma estratificada. Estos mismos autores no encontraron relación entre la biomasa y distribución de esta especie con la temperatura del mar desde la superficie hasta los 70 m de profundidad.

En el Golfo de California existe una gran diversidad de cetáceos, encontrándose 23 especies de odontocetos (Urbán y Rojas, 1999). En los últimos años, se ha utilizado la técnica de muestreo de distancias (Distance sampling) para estimar la densidad y abundancia de cetáceos. Esta técnica se basa en la probabilidad de detectar organismos según las distancias a las que se encuentren de un punto o línea dados, a partir de la premisa de que esta probabilidad es menor cuando la distancia aumenta (Buckland *et al.*, 2001). Este método asume que los organismos directamente en la línea o punto son detectados siempre, que son detectados en su posición inicial y que las distancias son medidas correctamente. En el Golfo de California se ha empleado esta técnica en algunas especies de odontocetos, encontrándose las estimaciones de densidad y abundancia de 12 especies de odontocetos (Gerrodette y Palacios, 1996), así como también de la vaquita marina (Jaramillo-Legorreta *et al.*, 1999).

En varias partes del mundo se ha encontrado relación entre la presencia de varios cetáceos odontocetos y diversas variables ambientales a partir de varios métodos (Reilly y Fiedler, 1994; Griffin, 1997; Braumgartner *et al.*, 2001; Davis *et al.*, 2002; Smith *et al.*, 2004; Praca y Gannier, 2008). Sin embargo, ninguno de estos estudios ha contemplado de manera cuantitativa la abundancia de sus presas como una variable importante. El escalamiento no métrico multidimensional es un método de ordenación que permite la representación gráfica de las relaciones ecológicas en una comunidad (McCune *et al.*, 2002). Este método es recomendable para datos que no son normales o que se presentan de forma arbitraria o discontinua. En el Golfo de California se utilizó esta técnica para

caracterizar el hábitat de varias especies de grandes cetáceos, encontrándose una segregación entre ellos (Chávez-Andrade, 2006).

En el presente estudio, se utilizó la técnica de isótopos estables para determinar las relaciones tróficas de la comunidad de los cetáceos teutófagos con el calamar gigante desde la base de la cadena trófica (fitoplancton) hasta los niveles tróficos superiores (calamar y odontocetos). Esto se complementó con estimaciones de biomasa de calamar gigante y de densidad de cetáceos, así como algunas variables ambientales, con el fin de tener un mejor entendimiento de estas relaciones espacio-temporales en el Golfo de California.

HIPÓTESIS

Si el calamar gigante representa una contribución importante en la dieta de la comunidad de odontocetos oceánicos en el Golfo de California, entonces las diferentes poblaciones de odontocetos podrían tener posiciones tróficas y nichos tróficos similares, y su distribución y densidad deberían estar directamente relacionadas con las del calamar gigante.

3. OBJETIVO GENERAL

Determinar las relaciones tróficas de los cetáceos teutófagos y el calamar gigante en el Golfo de California.

3.1 Objetivos específicos

1. Comparar la distribución y abundancia espacio-temporal de ambos recursos (primavera-otoño).
2. Caracterizar isotópicamente ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) el fitoplancton, calamar gigante y odontocetos teutófagos por zonas en el Golfo de California.
3. Determinar las relaciones tróficas del sistema calamar-odontocetos oceánicos: desde fitoplancton, calamar gigante por tallas y odontocetos oceánicos, así como sus niveles tróficos.
4. Caracterizar el hábitat de los odontocetos teutófagos.

4. MATERIAL Y MÉTODOS

4.1 Área de estudio

El Golfo de California, también llamado Mar de Cortés, está situado en la parte noroeste de México entre los 105° 15' y 115° 08' longitud oeste y los 20° 22' y 32° 45' latitud norte con una profundidad que varía de 200 m en la cuenca más norteña a 3600 m en la cuenca de la boca (Fig. 1). El Golfo es un mar dinámico marginal con una orientación noroeste a sureste, limita al oeste con la Península de Baja California y al este con los estados de Sonora, Sinaloa, Nayarit y Jalisco. Mide aproximadamente 1,000 km de largo y 150 km de ancho, con un área aproximada de 140,000 km² (Roden, 1964).

El Golfo representa un área subtropical con índices altos de productividad primaria (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991). Topográficamente se divide en una serie de cuencas y trincheras que se vuelven más profundas al sur (Shepard, 1950). El Golfo ha sido dividido muy diversamente según el objeto de estudio en cuestión (Roden, 1964; Badan-Dangon *et al.*, 1985; Álvarez-Borrego, 1983; Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991). Hidrográficamente está dividido en dos partes, norte y sur (Sverdrup, 1941; Roden, 1964; Gaxiola-Castro *et al.*, 1978). Álvarez-Borrego (1983) hace una división del Golfo en norte, central y sur, basándose en la distribución de fitoplancton (Fig. 1). Sobre la base de la estructura vertical está dividido en cuatro regiones distintas: 1) el Golfo del norte entre el Canal de Salsipuedes y el Canal de la Isla Tiburón; 2) el Canal de Ballenas; 3) el Golfo inferior, entre la Isla Tiburón y la línea de Cabo San Lucas con Mazatlán; 4) la entrada al Golfo, definida como el área triangular entre Cabo San Lucas, Mazatlán y Cabo Corrientes.

El Golfo se caracteriza por una compleja estructura termohalina con frentes, remolinos e intrusiones, que se deben a la confluencia de tres corrientes marinas que lo alimentan, siendo en el sur del Golfo básicamente la misma estructura termohalina que la del Pacífico Ecuatorial, con modificaciones en la superficie causadas por la evaporación que excede a la precipitación (Sverdrup, 1941; Roden, 1964; Badan-Dangon *et al.*, 1985). El clima es más continental que oceánico, lo que contribuye a la amplia gama de temperaturas diurnas y anuales observadas. Los vientos, mareas, radiación solar e interacciones del Océano Pacífico contribuyen a una circulación activa en el Golfo (Roden, 1964).

La temperatura superficial del agua varía entre 14 °C en febrero y 30 °C en agosto en la parte norte, mientras que en la parte sur oscila entre 20 °C y 30 °C para los mismos meses (Brinton *et al.*, 1986; Roden, 1964; Robles y Marinone, 1987; Bray, 1988). La salinidad superficial fluctúa entre 35‰ y 35.8‰ con ligeras variaciones estacionales (Roden, 1964).

En el Golfo de California se presentan dos mecanismos de enriquecimiento: surgencias generadas por corrientes de marea y surgencias costeras por viento. El primero ocurre principalmente en la región de las grandes islas donde los procesos de mezcla por mareas producen corrientes intensas, especialmente en el canal de Ballenas, y altos niveles de bombeo de aguas subsuperficiales ricas en nutrientes inorgánicos, lo que genera que esta región sea una de las de mayor productividad dentro del Golfo (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991; Lavín *et al.*, 1997). El segundo tipo se presenta en ambas costas del Golfo de manera alternada durante el año. Los vientos del noroeste guían el agua superficial hacia el sur en invierno y causan surgencias extensas a lo largo de la costa oriental. En verano, los vientos del sureste guían el agua superficial hacia el norte y dan cabida a algunas surgencias a lo largo de la costa de Baja California (Thunnel *et al.*, 1996; Lavín *et al.*, 1997).

La distribución de salinidad sugiere que existe entrada de agua con salinidad baja a lo largo de la costa oriental y salida de agua con salinidad alta a lo largo de la costa occidental, a profundidades entre 50 m y 100 m (Bray, 1988). Debajo de la termoclina, el agua se caracteriza por una salinidad menor a 34.0‰ entre 400 m y 800 m, y por una concentración de oxígeno menor a 0.2 ml/L entre 200 m y 800 m. A profundidades de 2,500 m y 3,000 m hay un mínimo de temperatura ligeramente menor a 1.8°C, y hacia el fondo la temperatura se incrementa como resultado de la compresión adiabática (Roden, 1964; Bray, 1988).

En el Golfo de California, la marea es mixta y semidiurna en la boca, mientras que en la parte central y norte es mixta y principalmente diurna. Los rangos de marea varían considerablemente siendo estos mayores en la porción norte. En la parte sur, el rango de mareas en primavera es de 1 m con poca variación hasta la parte sur de la Isla Tiburón. Hacia el norte, la amplitud de marea incrementa rápidamente hasta llegar a condiciones extremas cerca de la boca del río Colorado donde se han medido fluctuaciones de más de

nueve metros (Walker, 1960; Marinone y Lavín, 1997). La circulación es compleja y variable espacial y temporalmente, incluyendo la generación de giros que cambian su sentido de rotación de acuerdo con la época del año (Marinone, 2003; Castro *et al.*, 2006).

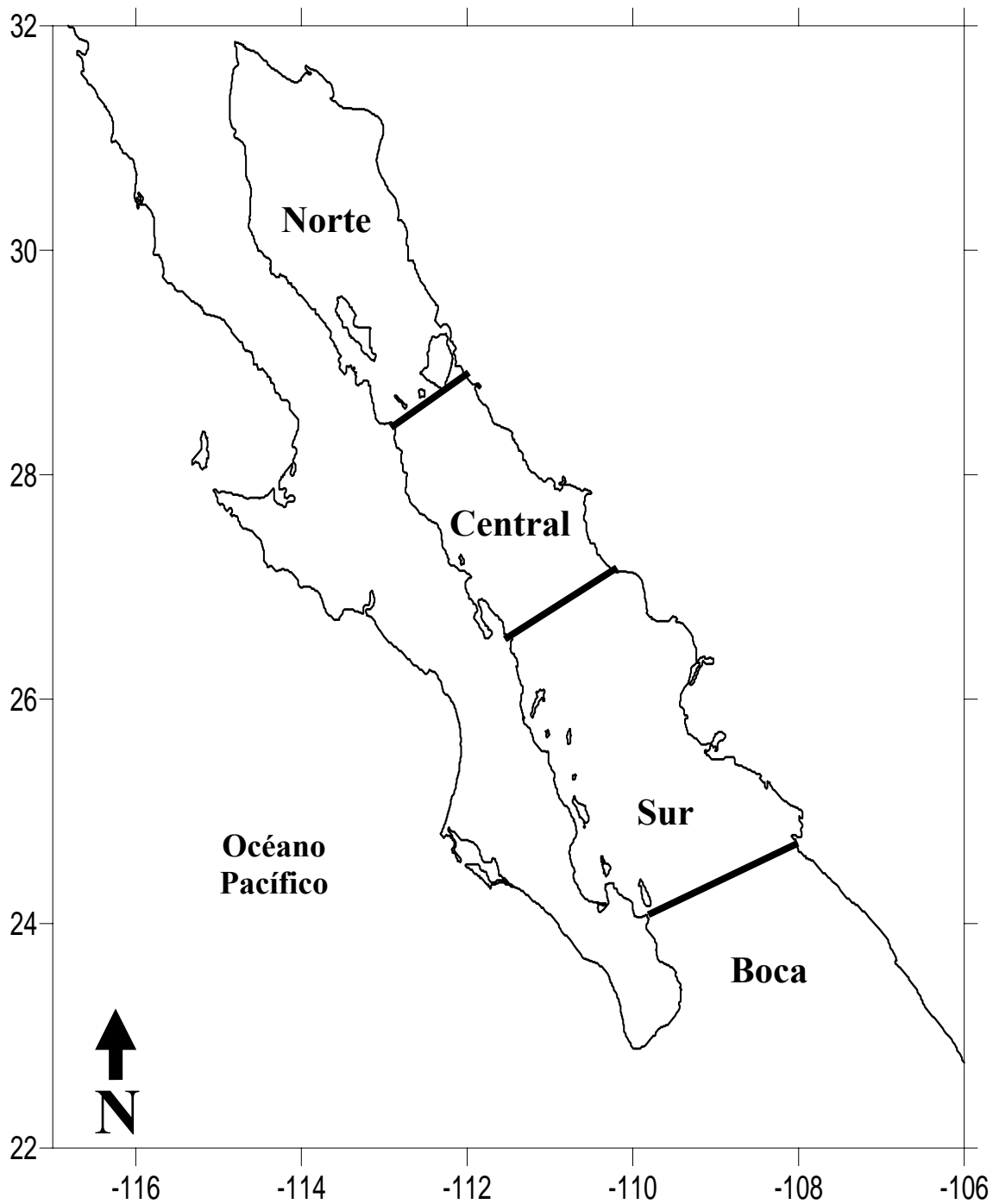


Figura 1. El área de estudio: el Golfo de California.

4.2 Metodología

4.2.1 Trabajo de campo

Este estudio se basó en datos obtenidos en tres cruceros de investigación: dos en primavera y uno en otoño del 2005, así como también en salidas no sistemáticas en embarcaciones menores entre La Paz y Loreto de enero a noviembre de 2005. Los cruceros se realizaron a bordo de diferentes embarcaciones siguiendo transectos lineales predeterminados en todas las zonas del Golfo de California. Se realizaron registros de temperatura superficial y se colectaron muestras de fitoplancton y zooplancton para determinar la concentración de clorofila *a* y la biomasa zooplanctónica.

Para los cruceros de primavera se utilizaron 2 embarcaciones, el barco “José Andrés” con una plataforma de observación de 6.6 m y el barco “BIP XII” con una plataforma de observación de 6.7 m. Los recorridos se realizaron a una velocidad promedio de 8.3 nudos. En otoño se utilizó la embarcación “BO El Puma” con una plataforma de observación de 18.4 m. Los recorridos se realizaron a una velocidad promedio de 12.6 nudos.

El esfuerzo de observación consistió en la búsqueda visual para la detección de cetáceos, por medio de 2 observadores principales con un campo de observación de 180° hacia el frente de la embarcación (90° cada uno), utilizando binoculares 7x50 equipados con retícula y brújula, un observador-escrutador en el centro utilizando simplemente la vista y un observador independiente con binoculares con un campo de observación de 360° que reportaba los avistamientos no detectados por los observadores principales. Se realizó una rotación de observadores cada 40 min para evitar sesgos en las observaciones debido al cansancio. El esfuerzo de observación se realizó de manera continua desde el amanecer hasta el atardecer a menos que las condiciones climatológicas no lo permitieran, el estado del mar estuviera de 3 en adelante en la escala Beaufort o el recorrido se interrumpiera para realizar estaciones de muestreo. Se registraron la retícula y el ángulo de los avistamientos, así como el rumbo de la embarcación para determinar posteriormente la distancia perpendicular de los avistamientos al transecto mediante un algoritmo para convertir la distancia radial a lineal, el cuál toma en cuenta la curvatura de la Tierra a diferentes latitudes (Jaramillo-Legorreta *et al.*, 1999). En los avistamientos, también se registraron la especie hasta el menos taxón posible, el número de individuos, el observador, la posición

geográfica, las condiciones oceanográficas y climáticas y observaciones generales. La posición geográfica se registró cada 1.5 mins mediante un GPS para tener una mejor determinación de la distancia recorrida en los transectos. Los transectos fueron definidos como el comienzo del esfuerzo de observación en recorrido de la embarcación hasta la interrupción de esfuerzo o cambio de rumbo.

4.2.1.1 Fitoplancton

Se realizaron arrastres de fitoplancton en superficie con una red cónica de 64 μ de luz de malla por cinco minutos a una velocidad aproximada de 1.8 km/s por hora. Las muestras de fitoplancton se filtraron, y los filtros se preservaron en congelación. Las muestras de fitoplancton se colectaron en primavera de 2005.

4.2.1.2 Calamar

En cada estación de muestreo la embarcación permaneció a la deriva para la operación de captura de calamares. La operación consistió de iluminación de 30 minutos seguida por 30 minutos de pesca. La pesca se realizó por tres pescadores mediante el uso de poteras de diferentes tamaños con línea a diferentes profundidades, siendo la máxima 100 m. Se determinó el número de ejemplares colectados y la longitud de manto de cada ejemplar. Se obtuvieron muestras de músculo de la región mandibular. Las muestras se guardaron en papel aluminio dentro de viales criogénicos en congelación. Las muestras de calamar se colectaron en primavera y en otoño de 2005.

4.2.1.3 Odontocetos

Se obtuvieron biopsias de piel de diferentes especies de odontocetos oceánicos de enero a junio de 2005. Las biopsias de pequeños odontocetos se colectaron utilizando dos métodos. El primer método fue por medio de una varilla de fibra de carbono con un cilindro colector de acero de 25 mm de largo y 6 mm de diámetro externo y con tres dientes internos en la punta (Díaz-Gamboa y Gendron, 2002). La biopsia se colectó cuando el delfín realizó la emersión para respirar y se encontró lo suficientemente cerca de la embarcación para lograr el contacto con el cilindro colector. El segundo método fue por medio de una flecha con el mismo cilindro colector en la punta y lanzada con una ballesta de 25 kg en la resistencia en la cuerda como se sugiere para pequeños odontocetos (Patenaude y White, 1995). Se trató de que la flecha hiciera contacto con la parte superior

del animal detrás de la aleta dorsal. En el caso de los delfines comunes de rostro corto y largo, se tomaron fotografías del rostro y el cuerpo para corroborar la especie.

Se obtuvieron biopsias de cachalotes por medio de un solo método. Las biopsias se colectaron por medio de una flecha con un cilindro colector en la punta de 3 cm de largo y 6 mm de diámetro externo, lanzado por medio de una ballesta con más de 25 kg en la resistencia en la cuerda. Se trató de que la flecha hiciera contacto con la parte ventral de la aleta caudal cuando el cachalote realizó su inmersión de buceo, al mismo tiempo que se tomaron fotografías de la cola con fines de fotoidentificación (Arborn, 1987) y de no duplicar muestras de un mismo individuo. También se utilizó piel descamada de los cachalotes, la cuál fue recolectada siguiendo a los individuos durante el tiempo que permanecieron en superficie (Ruiz-Cooley *et al.*, 2004).

Las biopsias se extrajeron por medio de pinzas esterilizadas, se guardaron en papel aluminio en viales criogénicos congelados o en su defecto en dimetil sulfóxido al 20% y saturado de sal (Amos y Hoelzel, 1991). El cilindro colector se esterilizó mediante inmersión en hipoclorito de sodio al 10%, luego en alcohol etílico al 70% y luego por exposición al fuego por 10 segundos mediante un soplete, antes de cada biopsia, con el fin de destruir cualquier residuo de materia orgánica, prevenir la contaminación de las muestras y como protección contra infecciones para los animales.

4.2.2 Trabajo de Laboratorio

Se determinó la variabilidad en la dieta promedio y la posición trófica relativa con base al enriquecimiento de las razones de isótopos estables de carbono y nitrógeno ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$).

Las muestras de fitoplancton primero se sometieron a descongelación dentro de una campana en un ambiente estéril. Luego se les agregó 2 ml de una solución de HCl al 10% a los filtros y se secaron en un horno aproximadamente a 60°C por 24 horas. Se cortaron los filtros en pequeños fragmentos y se depositaron en cápsulas de estaño comprimidas con dos réplicas (submuestras) para cada lugar de muestreo.

Las muestras de músculo de calamares y las de piel de odontocetos se cortaron y enjuagaron en agua destilada para eliminar el exceso de sal. Con la finalidad de secar las

muestras, se sometieron a liofilización a una temperatura promedio de -50°C en vacío a 50×10^3 mbares. Se aplicó el protocolo de Extracción Asistida por Microondas (MAE) mediante el cuál se extrajeron los lípidos en 20 ml de cloroformo-metanol (1:1) utilizando un microondas MARS 5 (Paré *et al.*, 1994; Renoe, 1995). Esta extracción se realizó para evitar que hubiera un sesgo por valores enriquecidos en C^{12} y para asegurar la relación C:N de aproximadamente 2.9, representando el valor de las proteínas (McConnaughey y McRoy, 1979). Esta extracción también fue útil para remover el dimetil sulfóxido de las muestras (Todd *et al.*, 1997). La muestra libre de lípidos se homogeneizó utilizando un homogeneizador Kinematica Polytron PT 2100 en 1 ml de cloroformo-metanol (1:1). Se secaron las muestras a $<50^{\circ}\text{C}$ en una campana estéril. Unas submuestras de 1.5 ± 0.01 mg se depositaron en cápsulas de estaño comprimidas.

Se analizó el $\delta^{13}\text{C}$ y el $\delta^{15}\text{N}$ en un espectrómetro de masas en flujo continuo a un analizador de carbono y nitrógeno. Las muestras de calamar y cetáceos se analizaron en el Laboratorio de Isótopos Estables de la Universidad de California en Santa Cruz y las de fitoplancton en la Universidad de Stanford. Los estándares utilizados en la calibración del espectrómetro fueron CO_2 (99.8%) con un $\delta^{13}\text{C}$ (‰) y con referencia al estándar internacional de Viena Pee Dee Belemnita (V-PDB) = -43.85 (Boutton, 1991) y N_2 (99.99%) con un $\delta^{15}\text{N}$ (‰) y con referencia al nitrógeno atmosférico = -0.21 . Para expresar las diferencias relativas de las razones de los isótopos estables entre las muestras y los estándares, se utilizó la expresión δ . Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ se calcularon a partir de las razones medidas en la muestra y la de los elementos estándares usando la expresión (Boutton, 1991):

$$\delta^{13}\text{C} \text{ ó } \delta^{15}\text{N} = \left[\left(\frac{\text{R muestra}}{\text{R estándar}} \right) - 1 \right] 1000$$

Donde R es $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ para $\delta^{13}\text{C}$ y $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ para $\delta^{15}\text{N}$. El $\delta^{13}\text{C}$ se expresa en referencia al estándar de V-PDB y el $\delta^{15}\text{N}$ con referencia al nitrógeno atmosférico. La desviación estándar para el estándar utilizado en el análisis de las muestras fue de 0.04 para $\delta^{13}\text{C}$ y 0.03 para $\delta^{15}\text{N}$ ($n = 18$).

4.2.3 Análisis de posición trófica

El análisis de posiciones tróficas se realizó mediante la comparación de las razones isotópicas del fitoplancton, calamares y cetáceos. La determinación de niveles tróficos se realizó mediante la siguiente fórmula (Hobson y Welch, 1992):

$$TL = 1 + \frac{(D_m - D_n)}{3}$$

Donde: TL = Nivel trófico del consumidor; D_m = Valor de $\delta^{15}\text{N}$ (‰) del tejido del consumidor; D_n = Valor de $\delta^{15}\text{N}$ (‰) del fitoplancton; 3 = incremento promedio de $\delta^{15}\text{N}$ (‰) (Hobson and Welch, 1992; Smit, 2001).

4.2.4 Análisis estadístico

Se utilizó un análisis de variancia multivariado para probar si las diferencias encontradas fueron significativas entre especies para dos variables, $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. El análisis de los datos se reportaron en términos de $F_{m,n}$ (el valor transformado de la prueba estadística para una aproximada distribución F con m grados de libertad para la hipótesis y n grados de libertad para el error) y P (la cuál indicó el nivel de significancia observado). El poder de detección de diferencias entre poblaciones estuvo determinado, asumiendo un nivel de significancia de 0.05. Se realizaron pruebas de Tukey HSD con la modalidad “N desiguales” (UN), para determinar diferencias entre variables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) por zonas, especies, tallas (longitud de manto) y grupos. Para la comparación isotópica por grupos de cetáceos, se consideraron agrupar las muestras de individuos de la misma especie avistados en un mismo día y en un mismo lugar. El análisis de los datos se realizaron con la ayuda del paquete estadístico STATISTICA 6 (StatSoft, 2001).

4.2.5 Métodos Analíticos

4.2.5.1 Calamar

Se estimó la biomasa de calamar gigante en las zonas norte, central y sur (sur y boca del Golfo) en primavera y en las zonas norte y central en otoño. Se utilizó el método de área barrida por estratos, siendo éstos últimos las zonas antes mencionadas, mediante la siguiente fórmula (Pierce y Guerra, 1994):

$$B_T = \sum_{i=1}^n Y_i \frac{A_i}{a_i}$$

$$\hat{V}(B_T) = \sum_{i=1}^m \left(\frac{A_i^2 m_i s_i^2}{a_i^2} \right)$$

$$B_T = \pm \sqrt{\sum_{i=1}^m \left(\frac{A_i^2 m_i s_i^2}{a_i^2} \right)}$$

Donde: B_T = biomasa total
 Y_i = captura total en el estrato i
 A_i = área total del estrato i
 a_i = área barrida en el estrato i
 s_i^2 = varianza de la captura en el estrato i
 m_i = número de operaciones de captura en el estrato i
 $\hat{V}(B_T)$ = varianza

4.2.5.2 Cetáceos

La densidad (\hat{D}_{ij}) y abundancia (\hat{N}_{ij}) de especies de cetáceos i en el estrato j , fueron estimadas utilizando el método de “Muestreo de Distancias” (Distance Sampling) (Buckland *et al.*, 2001) a partir de la modalidad de transecto lineal:

$$\hat{D}_{ij} = \frac{n_{ij} \hat{E}(S_i) \hat{f}_i(0)}{2L_j g_i(0)}$$

$$\hat{N}_{ij} = \hat{D}_{ij} A_j$$

Donde: n_{ij} = número de avistamientos de la especie i en el estrato j ,
 L_j = esfuerzo de observación (longitud de transecto) en el estrato j ,
 $\hat{f}_i(0)$ = valor estimado de la función de densidad de la probabilidad de avistamiento evaluada a distancia cero para la especie i ,
 $g_i(0)$ = función de probabilidad de detección de la especie i a distancia cero del transecto,
 $\hat{E}(S_i)$ = valor estimado de tamaño de grupo promedio de la especie i ,
 A_j = área del Golfo de California para el estrato j .

Los estratos fueron determinados como las áreas norte, central y sur, utilizando para esta última los datos de la zona sur y de la boca del Golfo de California con fines de mayor robustez debido al número de muestras. Con el fin de determinar la densidad y abundancia de cada especie, se realizaron dos análisis diferentes para cada temporada ya que no se

mezclaron los datos generados en ambas, debido a que la diferencia en la altura de las plataformas de observación fue importante. La función de detección y el tamaño promedio de grupo para cada especie fue estimada de los datos obtenidos para toda el área de estudio, incluyendo datos provenientes de muestreos con las mismas embarcaciones en diferentes años, esto con el fin de tener una mejor robustez en las estimaciones; sin embargo, la tasa de encuentro fue estimada únicamente en las temporadas de muestreo de este estudio y para cada estrato de forma separada. Las estimaciones de densidad, abundancia, variancia e intervalos de confianza se estimaron por medio del programa Distance 5.0 (Thomas *et al.*, 2006)

El tamaño de grupo promedio fue estimado mediante una regresión del logaritmo del tamaño de grupo sobre la función de detección $g(x)$. Si la pendiente de la línea de regresión era significativa a nivel de $\alpha=0.15$, se utilizó la conversión de los avistamientos a individuos en lugar de grupos como la mejor alternativa (Buckland *et al.*, 2001). Solamente para el caso de los cachalotes, el número de individuos en los avistamientos se registró por agrupación (“cluster” en inglés), en la cuál se tomaron en cuenta aquellos individuos que se encontraron juntos a una distancia menor de un cuerpo.

Se utilizaron los modelos de tasa de encuentro, semi-normal y uniforme con funciones de ajuste de coseno, polinomial simple y polinomial Hermite en la distribución de las distancias perpendiculares para cada especie, así como las distribuciones truncadas sin los datos más distantes y poco frecuentes. Cuando la distribución de distancias evidenció una frecuencia muy elevada en aquellas cercanas a cero, se truncaron estos datos. Se seleccionaron las estimaciones realizadas con el modelo con el menor valor del Criterio de Información de Akaike (AIC), excepto en aquellos casos donde la función presentó una pendiente muy pronunciada cerca de cero.

4.2.5.2.1 Estimación de especies de delfinidos

Se consideraron pequeños delfines a los tursiones *T. truncatus*, delfines comunes *Delphinus sp*, así como delfines no identificados con una longitud total similar. Todos los avistamientos de pequeños delfines fueron agrupados para determinar la función de detección y el tamaño de grupo promedio. La estimación de la tasa de encuentro fue estimada para cada especie y para cada estrato de forma separada.

4.2.5.2.2 Estimación de $g(0)$

Se asumió que todas las especies fueron detectadas a distancia cero [$g(0)=1$] excepto para los cachalotes *P. macrocephalus*. Se utilizó la información recabada por los observadores independientes para estimar la proporción de individuos no detectados por los observadores principales.

4.2.5.3 Correlación de cetáceos, calamar y variables ambientales

4.2.5.3.1 Escalamiento No Métrico Multidimensional

Se utilizó la técnica de ordenación multivariada de Escalamiento No Métrico Multidimensional (ENMM) para determinar estadísticamente el grado de influencia de cada una de las variables ambientales en la densidad de cetáceos en primavera y otoño de 2005. Se realizó una matriz de cetáceos con valores de densidad (individuos/km²) en 104 transectos distribuidos en tres zonas (norte, central y sur-boca) y dos temporadas (primavera y otoño) para los cetáceos tótopagos más comunes (*P. macrocephalus*, *T. truncatus*, *Delphinus sp.* y *G. macrorhynchus*). Se realizó una segunda matriz de variables ambientales con los mismos transectos de la primera, en la que se incluyeron los valores promedio de biomasa de calamar (tons/km²), concentración de clorofila a (mg/L), biomasa de zooplancton (ml/1,000m³) y temperatura superficial del mar (°C). Se utilizó la transformación $x(\log+1)$ de los valores de ambas matrices y se calcularon las distancias en el espacio de ordenación por el método de Sorensen (Bray-Curtis) a partir de 1,000 corridas con datos reales mediante el programa PC-ORD versión 4.25 (McCune y Mefford, 1999). Para la visualización de la ordenación se utilizó una variable cualitativa de regiones por estación del año (norte-primavera, central-primavera, sur-primavera, norte-otoño y central-otoño) orientada con respecto a la variable de mayor correlación (biomasa de calamar) paralela al eje 1.

4.2.5.3.2 Análisis Permutacional de Multi-Respuesta y Análisis Indicador de Especies

Se utilizó el Análisis Permutacional de Multi-Respuesta (APMR) para probar estadísticamente la hipótesis nula (H_0) de que la densidad de los cetáceos fue homogénea entre zonas y temporadas del Golfo de California. Este análisis estima un valor $A = [1 - (\text{delta observado}/\text{delta esperado})]$, con un valor máximo de 1 que indica que todos los componentes son idénticos entre los grupos contrastados; cuando $A = 0$ indica que la heterogeneidad dentro de los grupos es igual a la esperada; cuando $A < 0$ implica que

existe más heterogeneidad dentro de los grupos que la esperada por aleatoriedad (McCune *et al.*, 2002).

Después de encontrarse comparaciones significativamente distintas en el Análisis Permutacional de Multi-Respuesta, con el Análisis Indicador de Especies (AIE) se determinó la probabilidad y fidelidad de ocurrencia de cada especie de cetáceos en alguna clase de regionalización establecida en la hipótesis nula. El nivel de significancia entre comparaciones se estimó mediante el método de Monte Carlo a partir de 99,999 permutaciones (Dufrene y Legendre, 1997). Los valores del análisis indicador de especies varían de 100%, indicando una especie con ocurrencia exclusiva en alguna zona y temporada establecida, a 0% indicando una especie sin ocurrencia en alguna zona y temporada establecida.

5. RESULTADOS

5.1 Isótopos estables en fitoplancton

Se analizaron 44 muestras de fitoplancton pertenecientes a 22 localidades en el Golfo de California (Fig. 2a), de las cuáles solamente se encontraron diferencias significativas en el $\delta^{15}\text{N}$ proveniente de la boca en comparación con los de la zonas norte y sur ($F_{6,78}=3.04$ $p=0.01$), ya que la zona central fue similar a todas (Fig. 2b-2c; Tabla 1).

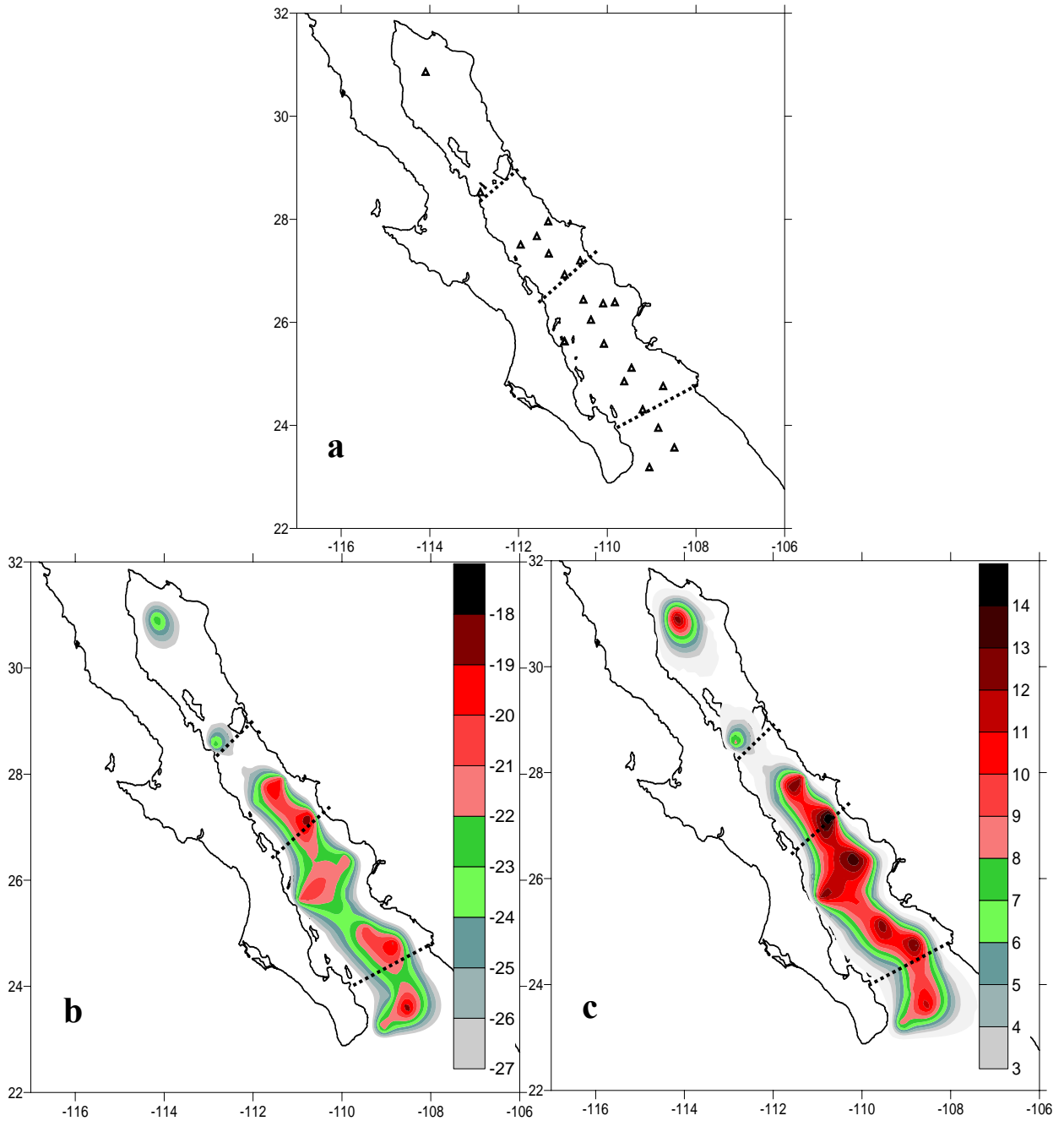


Figura 2. Localidades de muestreo (a) y valores extrapolados de $\delta^{13}\text{C}$ (b) y $\delta^{15}\text{N}$ (c) de fitoplancton superficial en el Golfo de California.

Tabla 1. Valores de isótopos estables de fitoplancton en las cuatro zonas del Golfo de California.

Zona	$\delta^{13}\text{C}$ Promedio	$\delta^{13}\text{C}$ Desv. Est.	$\delta^{15}\text{N}$ Promedio	$\delta^{15}\text{N}$ Desv. Est.	N
Norte	-22.4	0.3	12.8	0.3	2
Central	-20.7	1.5	10.6	2.8	14
Sur	-21.2	1.0	11.7	1.2	20
Boca	-22.0	2.3	8.1	2.5	8

5.2 Isótopos estables en calamar

5.2.1 Tallas

Se colectaron un total de 127 muestras de músculo *D. gigas* de tallas de 2.5 a 84 cm de longitud de manto y 5 de *Loligo spp* de 5 a 6 cm LM (Fig. 3 y 4). Se encontraron diferencias significativas en el $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por tallas de *D. gigas* ($F_{14,236}=11.83$ $p<0.001$), separando tres grupos de tallas ($p<0.05$) para ambas variables ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$): de 0 a 40 cm, 41 a 50 cm y 51 a 84 cm LM (Fig. 5)

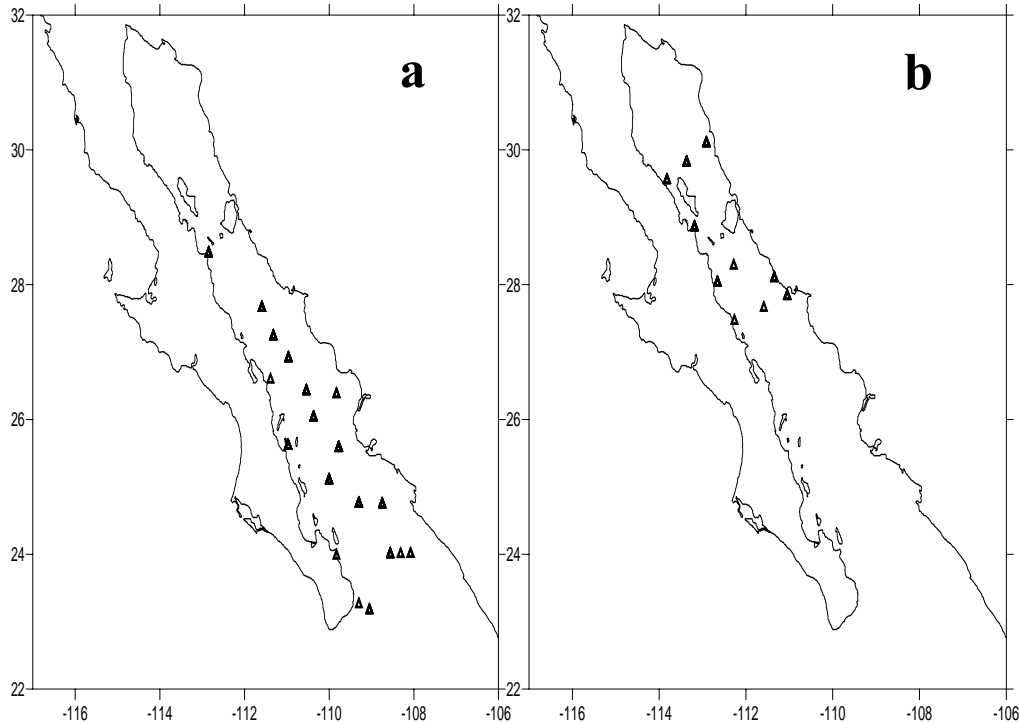


Figura 3. Localidades de colecta de músculo de calamar en primavera (a) y otoño (b) de 2005 en el Golfo de California.

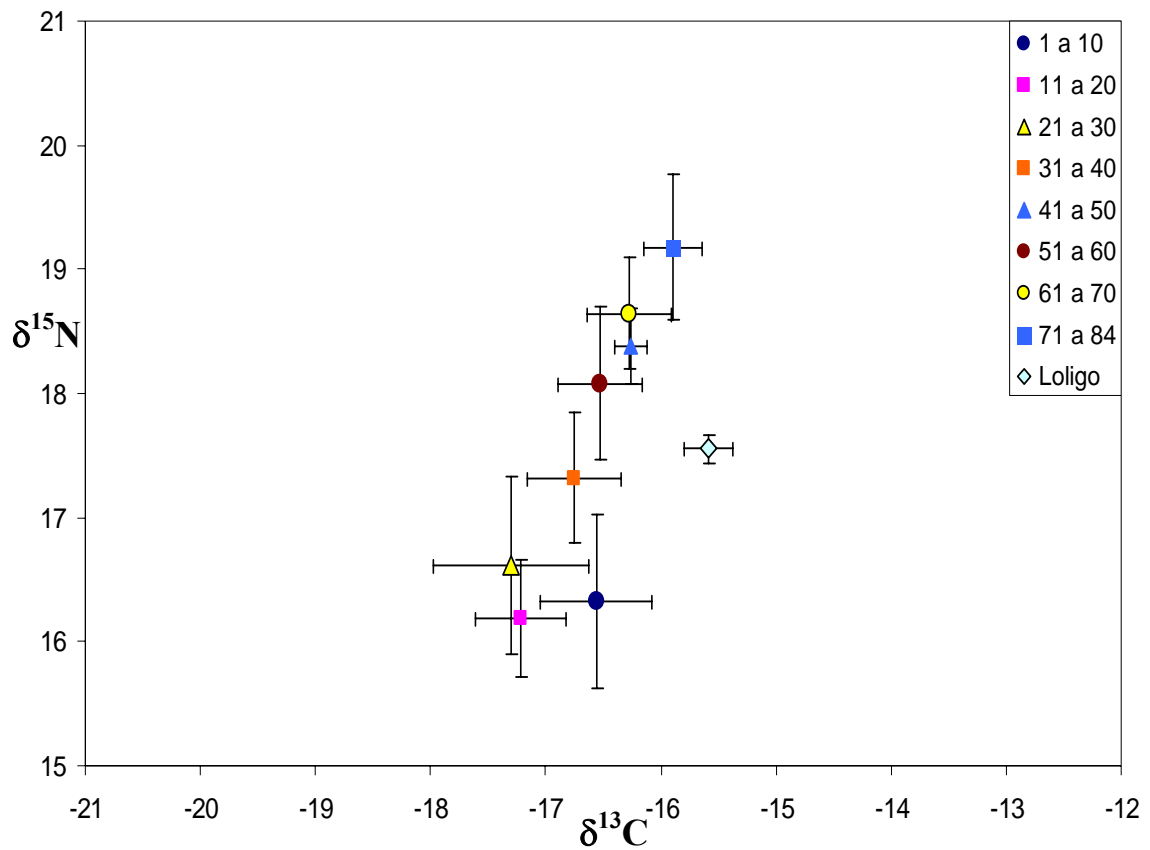


Figura 4. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de *D. gigas* de diferentes tallas (LM cm) y *Loligo spp* muestreados en el Golfo de California.

5.2.2 Temporadas

En primavera se colectaron 95 muestras de *D. gigas* de 2.5 a 84 cm de longitud de manto en las cuatro zonas del Golfo de California, mientras que en otoño se colectaron 32 muestras de *D. gigas* de 19.7 a 79 cm de longitud de manto (Fig. 5).

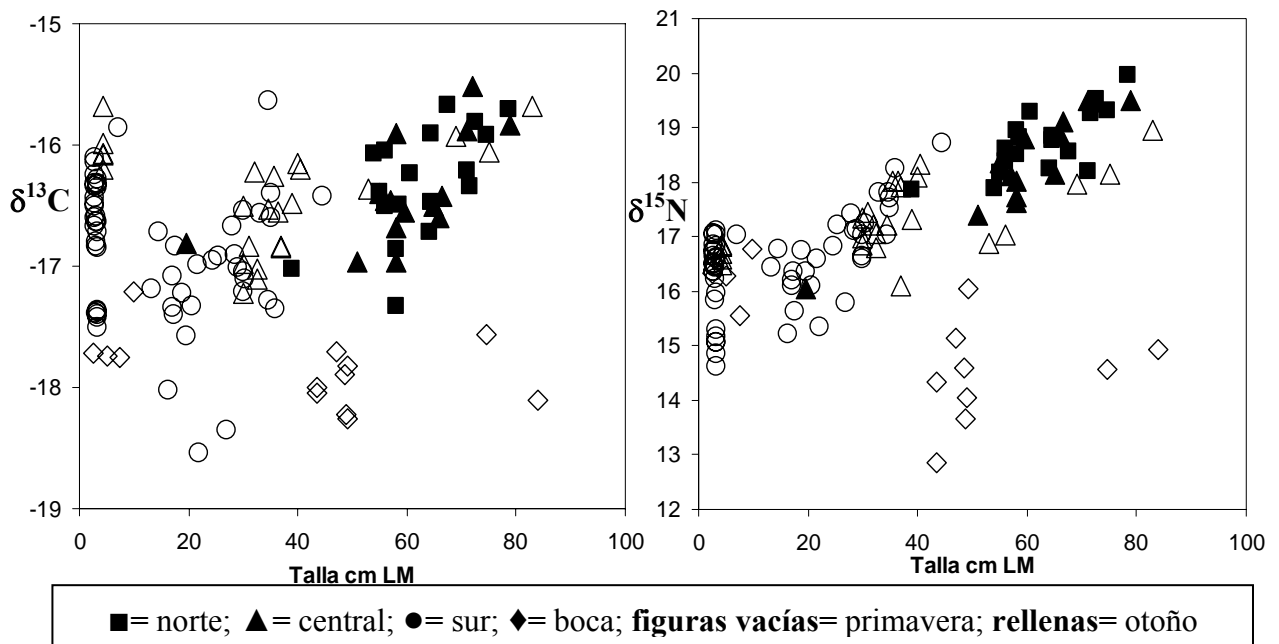


Figura 5. Variación en el $\delta^{13}\text{C}$ y el $\delta^{15}\text{N}$ de *D. gigas* por tallas (LM cm) y temporadas en el Golfo de California.

5.2.3 Zonas

Se analizó la variabilidad isotópica de los calamares por zonas utilizando los rangos de talla determinados. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de la zona sur fueron similares a los de la central y norte, siendo los de la boca del Golfo significativamente más bajos para ambos elementos (Fig. 6; Tabla 2).

Tabla 2. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de *D. gigas* por rangos de talla (longitud de manto) y zonas en el Golfo de California (DE = Desviación Estándar).

Tallas (LM cm)	Norte			Central			Sur			Boca		
	$\delta^{13}\text{C}$	DE	n	$\delta^{13}\text{C}$	DE	n	$\delta^{13}\text{C}$	DE	n	$\delta^{13}\text{C}$	DE	n
0 – 30	-	-	0	-16.4	0.5	9	-17.1	0.4	16	-17.6	0.6	7
31 – 60	-16.6	0.5	8	-16.6	0.3	21	16.6	0.6	7	-18.0	0.2	7
61 – 90	-16.1	0.4	8	-16.1	0.4	9	-	-	0	-17.8	0.4	2
	$\delta^{15}\text{N}$	DE	n	$\delta^{15}\text{N}$	DE	n	$\delta^{15}\text{N}$	DE	n	$\delta^{15}\text{N}$	DE	n
0 – 30	-	-	0	16.7	0.4	9	16.6	0.6	16	16.3	0.6	7
31 – 60	18.4	0.4	8	17.6	0.6	21	17.8	0.5	7	14.4	1.0	7
61 – 90	19.0	0.6	8	18.9	0.6	9	-	-	0	14.8	0.3	2

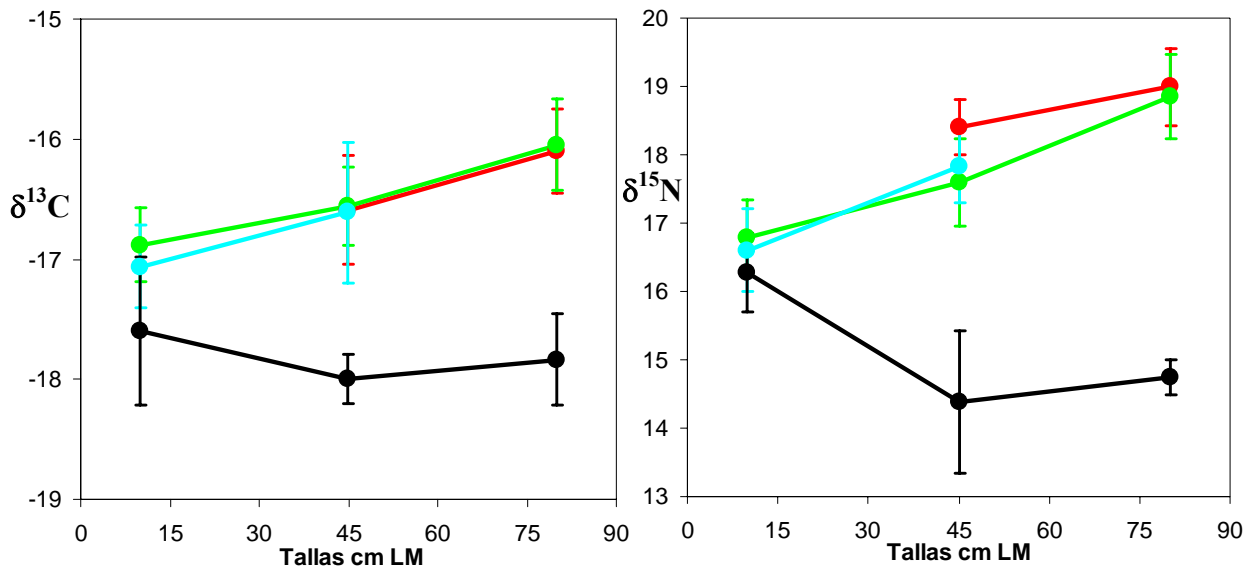


Figura 6. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de *D. gigas* por rangos de talla (longitud de manto) y zonas en el Golfo de California (La zona norte en color rojo, la zona central en verde, la zona sur en azul y la zona del la boca en negro).

5.3 Isótopos estables en cetáceos

Durante la primavera se colectaron biopsias de piel de seis especies de cetáceos odontocetos pertenecientes a cachalotes hembras e inmaduros *Physeter macrocephalus*, tursiones oceánicos *Tursiops truncatus*, delfines comunes de rostro corto *Delphinus delphis*, delfines comunes de rostro largo *Delphinus capensis*, calderones de aletas cortas *Globicephala macrorhynchus* y orcas *Orcinus orca* (Tabla 3, Fig. 7). Se encontraron diferencias significativas en el $\delta^{13}\text{C}$ y el $\delta^{15}\text{N}$ entre las especies ($F_{10,328}=38.56$ $p<0.001$). En el $\delta^{13}\text{C}$, los cachalotes, las orcas y los calderones fueron similares entre sí; y los delfines comunes y tursiones tuvieron valores similares. Con respecto al $\delta^{15}\text{N}$, los cachalotes y las orcas fueron similares entre sí, seguidos por los tursiones, y seguidos a su vez por los calderones y los delfines comunes con valores similares (Fig. 8).

Tabla 3. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de cetáceos odontocetos en el Golfo de California.

Especie	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{13}\text{C}$ D.E.	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{15}\text{N}$ D.E.
<i>P. macrocephalus</i>	29	-15.3	0.4	20.4	0.9
<i>T. truncatus</i>	57	-16.0	0.4	19.1	0.4
<i>D. capensis</i>	39	-16.4	0.6	18.4	0.4
<i>D. delphis</i>	5	-16.7	0.5	18.1	0.5
<i>G. macrorhynchus</i>	33	-15.6	0.5	18.3	1.1
<i>O. orca</i>	7	-15.0	0.4	20.1	0.3

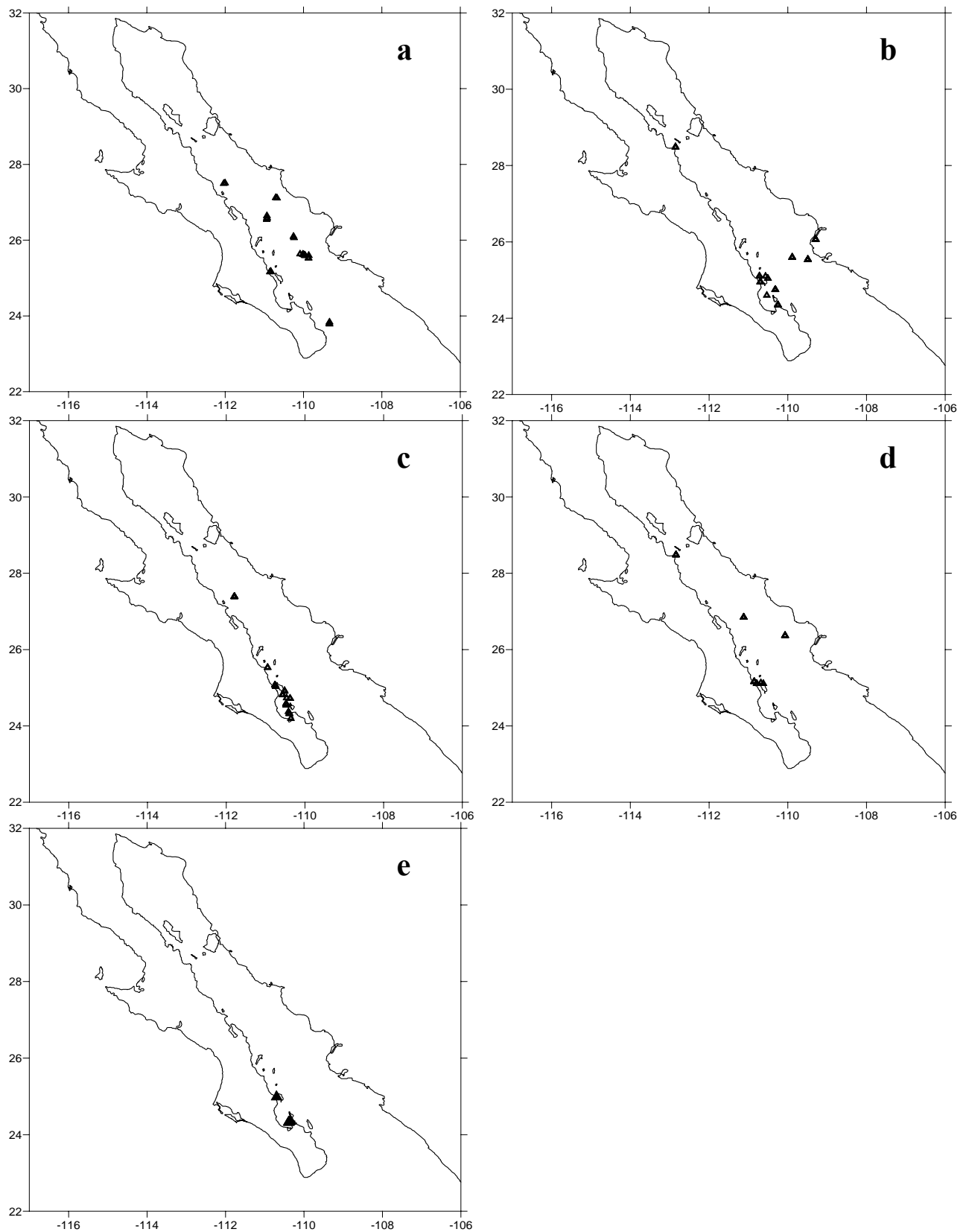


Figura 7. Localidades de muestreo de cetáceos en el Golfo de California: *P. macrocephalus* (a), *T. truncatus* (b), *D. delphis* y *D. capensis* (c), *G. macrorhynchus* (d) y *O. orca* (e).

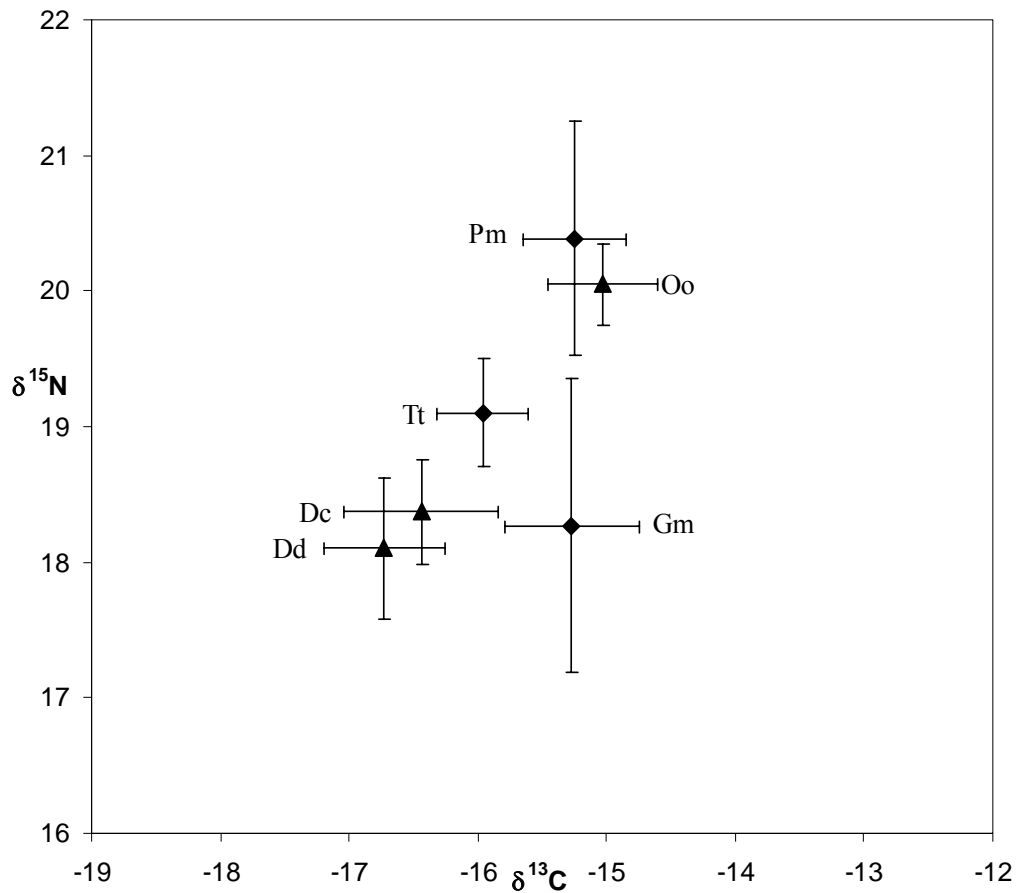


Figura 8. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de cetáceos odontocetos en el Golfo de California.

5.3.1 Cachalotes *P. macrocephalus*

Se colectaron 29 muestras de piel de cachalotes hembras e inmaduros durante 8 encuentros diferentes en el Golfo de California (Fig. 7a; Tabla 4). Se encontraron diferencias significativas en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre encuentros ($F_{14,40}=5.1$ $p<0.001$), siendo los encuentros 6 y 8 los únicos diferentes para $\delta^{13}\text{C}$ y el grupo 8 el único diferente para $\delta^{15}\text{N}$ (Fig. 9).

Tabla 4. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de cachalotes hembras e inmaduros en el Golfo de California (Los encuentros están ordenados de norte a sur).

Encuentros	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{13}\text{C}$ D.E.	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{15}\text{N}$ D.E.
1	2	-15.3	0.0	20.7	0.2
2	2	-14.9	0.1	20.7	0.4
3	4	-15.0	0.1	20.7	0.4
4	2	-15.4	0.5	20.9	1.7
5	11	-15.0	0.2	20.8	0.6
6	3	-15.9	0.1	19.5	0.2
7	2	-15.1	0.0	20.2	0.5
8	3	-15.9	0.1	18.7	0.3

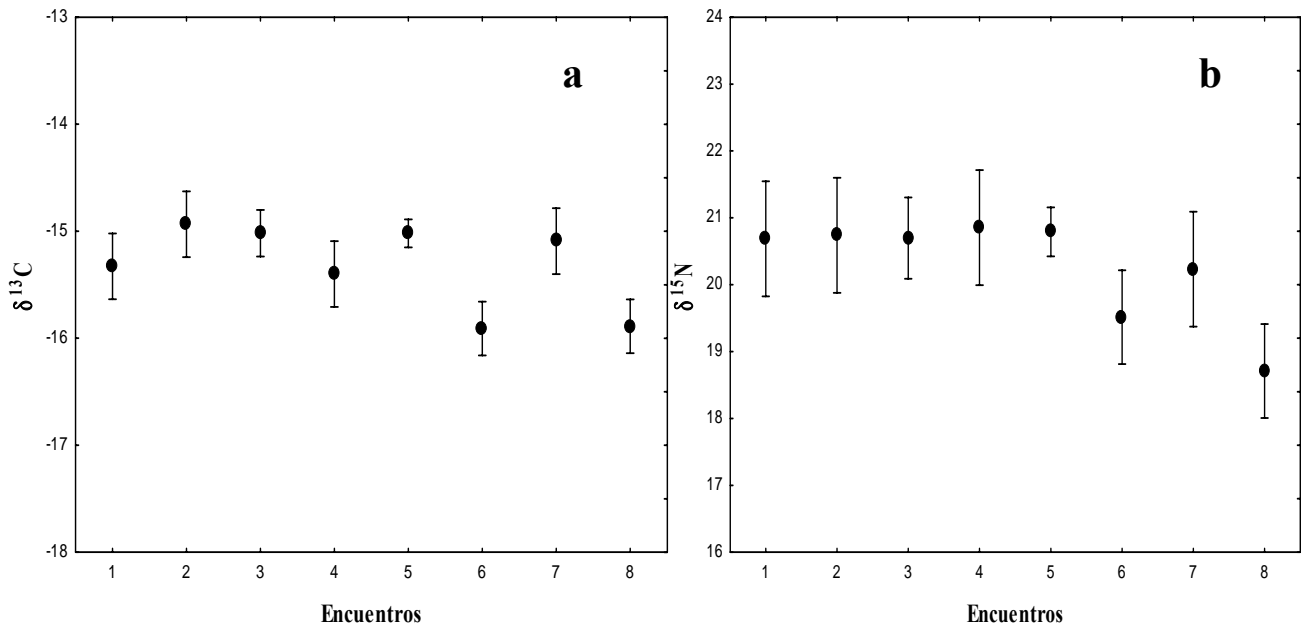


Figura 9. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ (a) y $\delta^{15}\text{N}$ (b) de cachalotes hembras e inmaduros en el Golfo de California (Los encuentros están ordenados de norte a sur).

5.3.2 Tursiones oceánicas *T. truncatus*

Se colectaron 57 muestras de piel tursiones oceánicas en las zonas central y sur del Golfo de California (Fig. 7b; Tabla 5). Se encontraron diferencias significativas en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre estas zonas ($F_{2,54}=10.4$ $p<0.001$), la zona central con valores de $\delta^{13}\text{C}$ significativamente mayores y sin diferencia en $\delta^{15}\text{N}$.

Tabla 5. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de tursiones oceánicas por zonas del Golfo de California.

Zonas	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{13}\text{C}$ D.E.	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{15}\text{N}$ D.E.
Central	5	-15.4	0.2	19.5	0.4
Sur	52	-16.0	0.3	19.1	0.4

5.3.3 Delfines comunes de rostro corto *D. delphis* y rostro largo *D. capensis*

Se colectaron 44 muestras de piel de delfines comunes sin encontrarse diferencias isotópicas significativas entre ambas especies ($F_{2,41}=1.07$ $p=0.350$) (Tabla 6), por lo que se utilizó la información isotópica de ambas especies para comparar entre zonas del Golfo (Fig. 7c), dónde los delfines comunes de la zona central tuvieron valores de $\delta^{13}\text{C}$ significativamente mayores a los de la zona sur ($F_{2,41}=63$ $p<0.001$) y sin diferencias en $\delta^{15}\text{N}$ (Tabla 7).

Tabla 6. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de *D. delphis* y *D. capensis* en el Golfo de California.

Especie	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{13}\text{C D.E.}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{15}\text{N D.E.}$
<i>D. capensis</i>	39	-16.4	0.6	18.4	0.4
<i>D. delphis</i>	5	-16.7	0.5	18.1	0.5

Tabla 7. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de delfines comunes por zonas del Golfo de California.

Zonas	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{13}\text{C D.E.}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{15}\text{N D.E.}$
Central	9	-15.5	0.3	18.5	0.2
Sur	35	-16.7	0.3	18.3	0.5

5.3.4 Calderones de aletas cortas *G. macrorhynchus*

Se colectaron muestras de calderones de aletas cortas de 5 encuentros diferentes en el Golfo de California (Fig. 7d; Tabla 8). Se encontraron diferencias significativas en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre éstos ($F_{8,54}=12.82$ $p<0.001$), siendo el encuentro 1 diferente al 2 y 5 en $\delta^{13}\text{C}$ y similares entre sí los encuentros 1-4 y 2-5 en $\delta^{15}\text{N}$ (Fig. 10).

Tabla 8. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de calderones de aletas cortas en el Golfo de California (Los encuentros están ordenados de norte a sur).

Encuentros	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{13}\text{C D.E.}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{15}\text{N D.E.}$
1	9	-14.8	0.5	19.3	0.1
2	9	-15.6	0.4	17.1	0.5
3	6	-15.2	0.4	18.5	0.7
4	4	-15.1	0.2	19.4	0.2
5	5	-15.7	0.1	17.4	0.2

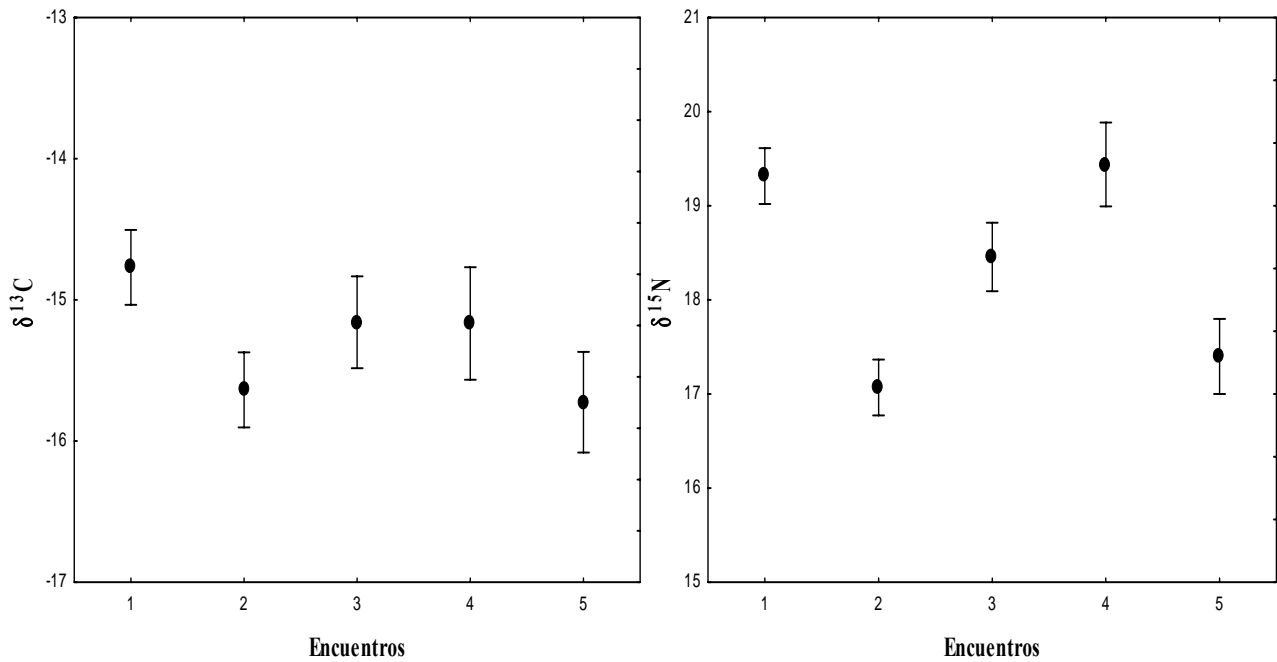


Figura 10. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de calderones de aletas cortas en el Golfo de California (Los encuentros están ordenados de norte a sur).

5.3.5 Orcas *O. orca*

Se colectaron siete muestras de orcas en el Golfo de California provenientes de 2 encuentros (Fig. 7e; Tabla 9).

Tabla 9. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de orcas en el Golfo de California.

Encuentros	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{13}\text{C}$ D.E.	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{15}\text{N}$ D.E.
1	6	-14.9	0.2	20.1	0.3
2	1	-15.9	--	20.0	--

5.4 Análisis de posición trófica

5.4.1 Calamares

Se estimó el nivel trófico de los calamares tomando en cuenta los valores de $\delta^{15}\text{N}$ del fitoplancton por zonas del Golfo en las que fueron capturados (Tabla 10).

Tabla 10. Estimación de nivel trófico de calamares por zonas y tallas.

Zonas	Especie	Tallas (cm LM)	$\delta^{15}\text{N}$ Fitoplancton	$\delta^{15}\text{N}$ Calamar	Posición trófica
Norte	<i>D. gigas</i>	0 – 30	12.8	-	-
	<i>D. gigas</i>	31 – 60	12.8	18.4	2.9
	<i>D. gigas</i>	61 – 90	12.8	19.0	3.1
	<i>Loligo spp</i>	5.2	12.8	17.6	2.6
Central	<i>D. gigas</i>	0 – 30	10.6	16.8	3.1
	<i>D. gigas</i>	31 – 60	10.6	17.6	3.3
	<i>D. gigas</i>	61 – 90	10.6	18.8	3.8
Sur	<i>D. gigas</i>	0 – 30	11.7	16.6	2.7
	<i>D. gigas</i>	31 – 60	11.7	17.8	3.1
	<i>D. gigas</i>	61 – 90	11.7	-	-
Boca	<i>D. gigas</i>	0 – 30	8.1	16.3	3.7
	<i>D. gigas</i>	31 – 60	8.1	14.4	3.1
	<i>D. gigas</i>	61 – 90	8.1	14.7	3.2

5.4.2 Cetáceos

Se estimó el nivel trófico de los cetáceos tomando en cuenta los valores de $\delta^{15}\text{N}$ del fitoplancton por zonas en las que fueron muestreados (Tabla 11).

Tabla 11. Estimación de posición trófica de cetáceos por zona.

Especie	Zonas	$\delta^{15}\text{N}$ Fitoplancton	$\delta^{15}\text{N}$ Cetáceos	Posición trófica
<i>P. macrocephalus</i>	Central	10.6	20.7	4.4
	Sur	11.7	20.5	3.9
	Boca	8.1	18.7	4.6
<i>T. truncatus</i>	Central	10.6	19.5	4.0
	Sur	10.6	19.1	3.8
<i>Delphinus spp.</i>	Central	10.6	18.5	3.6
	Sur	10.6	18.3	3.6
<i>G. macrorhynchus</i>	Central	10.6	18.2	3.5
	Sur	10.6	18.3	3.6
<i>O. orca</i>	Sur	10.6	20.1	4.1

5.5 Estimación de biomasa de calamar

5.5.1 Primavera

En primavera se realizaron 26 estaciones de muestreo en las zonas norte, central y sur del Golfo de California con capturas entre 0 hasta los 192 Kg (Fig. 11a). La distribución del calamar estuvo entre la zona central y sur con mayor abundancia al sur de las Grandes Islas y en la boca del Golfo (Fig. 12a). Se estimó una biomasa total de 177,954 tons con un intervalo de confianza (CI) de 12,017 a 343,841 tons, siendo el estrato central el que tuvo la mayor biomasa (Tabla 12).

5.5.2 Otoño

En otoño se realizaron 12 estaciones de muestreo en las zonas norte y central del Golfo de California con capturas entre 0 hasta los 257 Kg (Fig. 11b). La distribución del calamar estuvo en ambas zonas con mayor abundancia en la zona norte (Fig. 12b). Se estimó una biomasa total de 718,484 tons con un intervalo de confianza (CI) de 205,546 a 1,231,422 tons, siendo el estrato norte el que tuvo la mayor biomasa (Tabla 13).

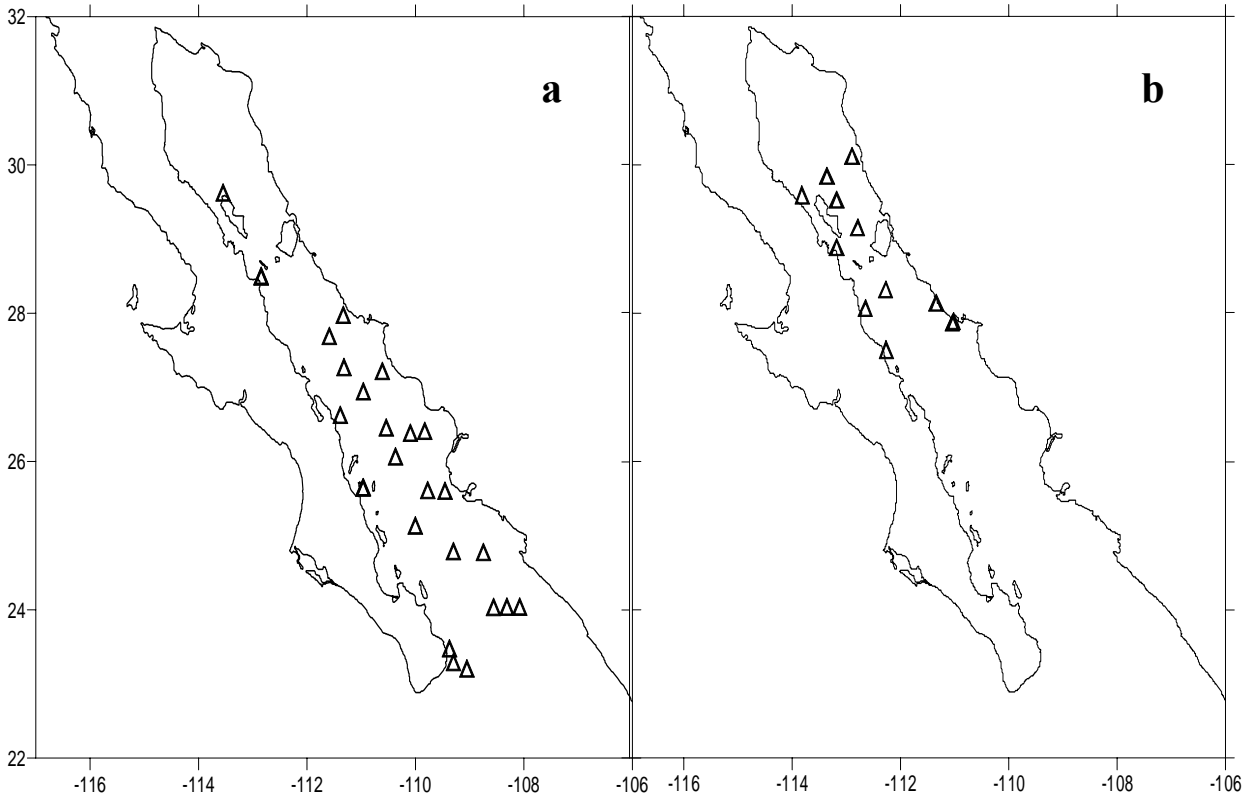


Figura 11. Estaciones de muestreo de calamar en primavera (a) y otoño (b) en el Golfo de California.

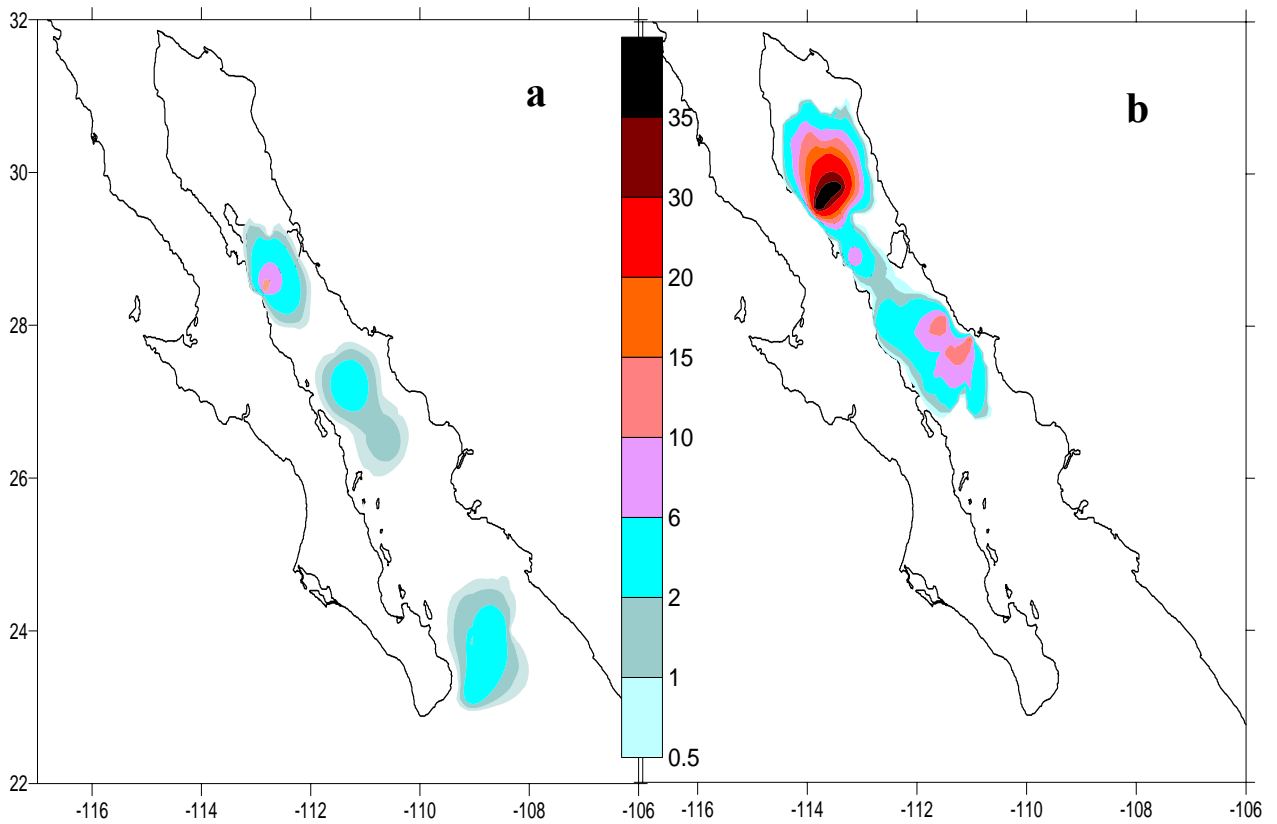


Figura 12. Distribución y abundancia de calamar en primavera (a) y otoño (b) en el Golfo de California. Los colores y números correspondientes indican tons / km².

Tabla 12. Estimaciones de biomasa de calamar por estratos en primavera en el Golfo de California (D.E. = Desviación estándar; LCI = Límite de confianza inferior 95%; LCS = Límite de confianza superior 95%)

Estimaciones (tons)	Golfo de California			
	Norte	Central	Sur	TOTAL
Biomasa	0	126,154.01	51,500.47	177,954.49
Varianza	0	646,238.76E+4	421,349.78E+3	688,373.74E+4
D.E.	0	80,388.97	20,526.80	82,968.29
LCI	0	46,065.03	30,973	94,986.20
LSC	0	206,842.99	72,027.28	260,922.78

Tabla 13. Estimaciones de biomasa de calamar por estratos en otoño en el Golfo de California (D.E. = Desviación estándar; LCI = Límite de confianza inferior 95%; LCS = Límite de confianza superior 95%)

Estimaciones (tons)	Golfo de California			
	Norte	Central	Sur	TOTAL
Biomasa	452,236.42	266,247.88	--	718,484.31
Varianza	565,988.99E+5	917,751.13E+4	--	657,754.11E+5
D.E.	237,905.23	95,799.32	--	256,469.12
LCI	214,331.19	170,448.56	--	462,215.19
LSC	690,141.65	362,047.21	--	974,953.43

5.6 Estimación de densidad de cetáceos

5.6.1 Primavera

En primavera el esfuerzo de observación en la zona norte fue de 493.56 km; en la zona central fue de 406.01 km; en la zona sur fue de 1,199.81 km; representando un esfuerzo total de 2,099.38 km (Fig. 13). En un total de 139 avistamientos se observaron 10,062 odontocetos de las especies *Delphinus spp*, *Grampus griseus*, *G. macrorhynchus*, *Kogia spp*, *O. orca*, *P. macrocephalus*, *T. truncatus* oceánico y *Ziphius cavirostris*. Los avistamientos de los odontocetos más comunes en primavera se ilustran en la Figura 14.

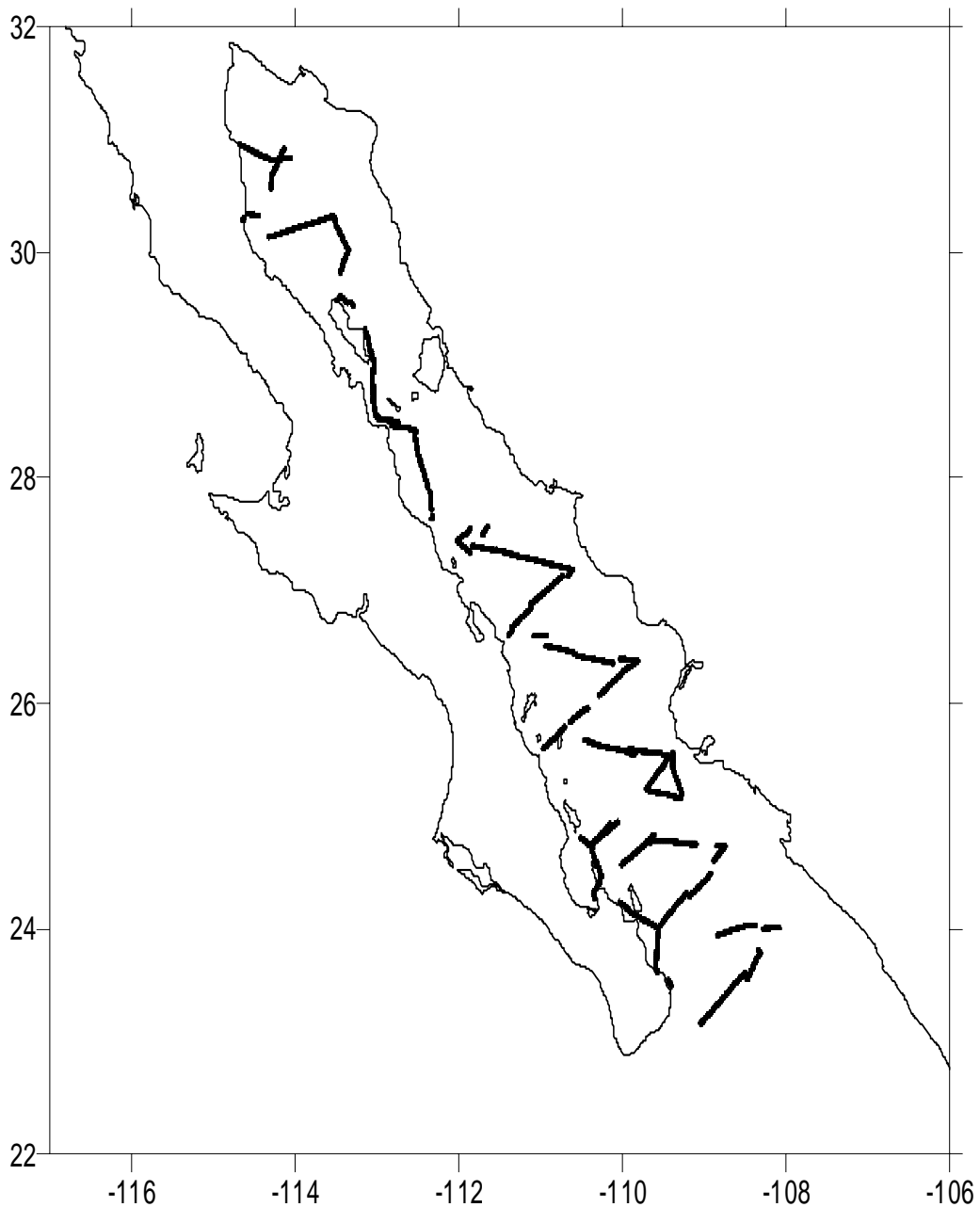


Figura 13. Esfuerzo de observación de cetáceos en primavera de 2005.

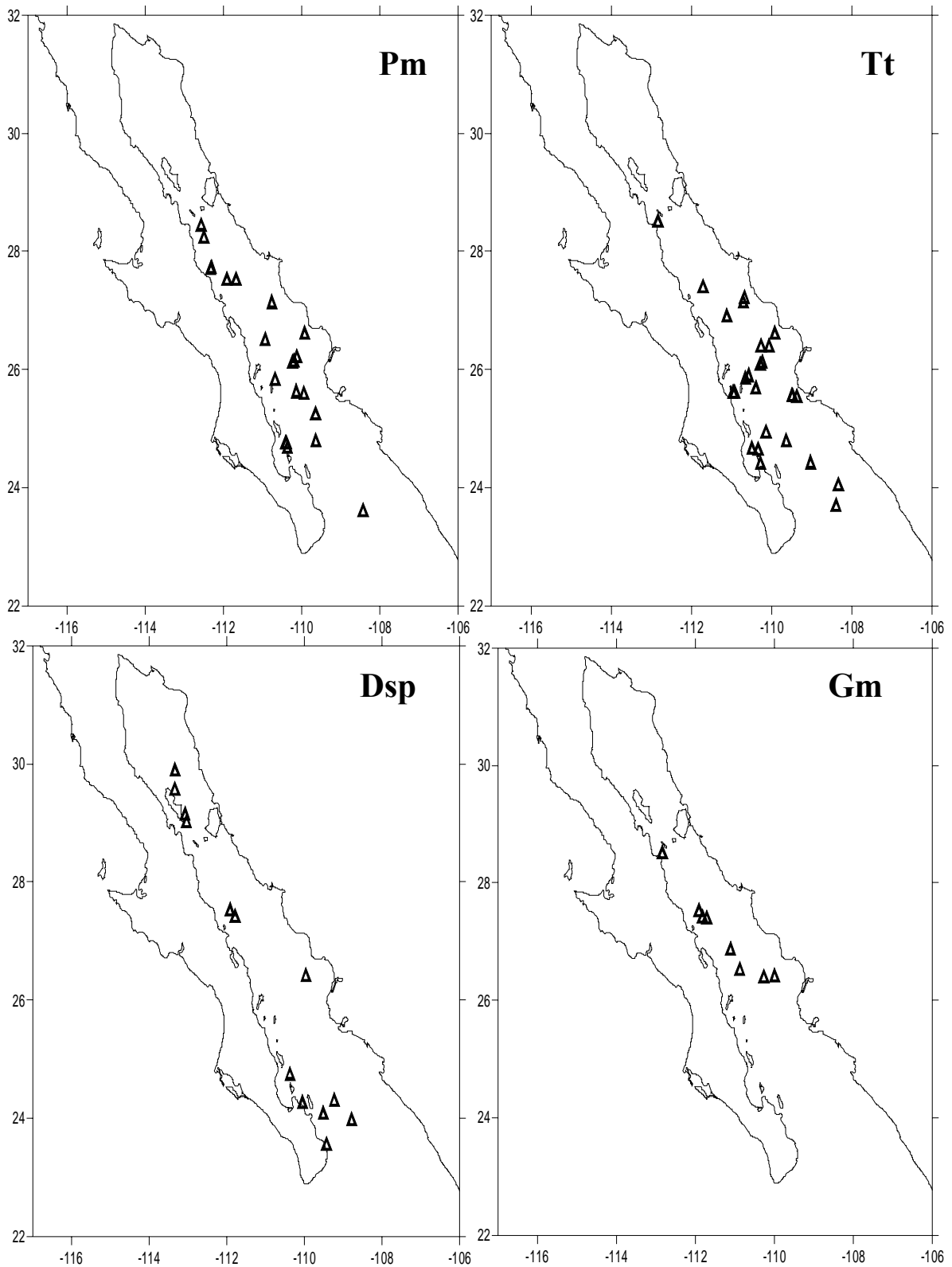


Figura 14. Avistamientos de *P. macrocephalus* (Pm), *T. truncatus* (Tt), *Delphinus sp.* (Dsp) y *G. macrorhynchus* (Gm) en el Golfo de California en primavera de 2005.

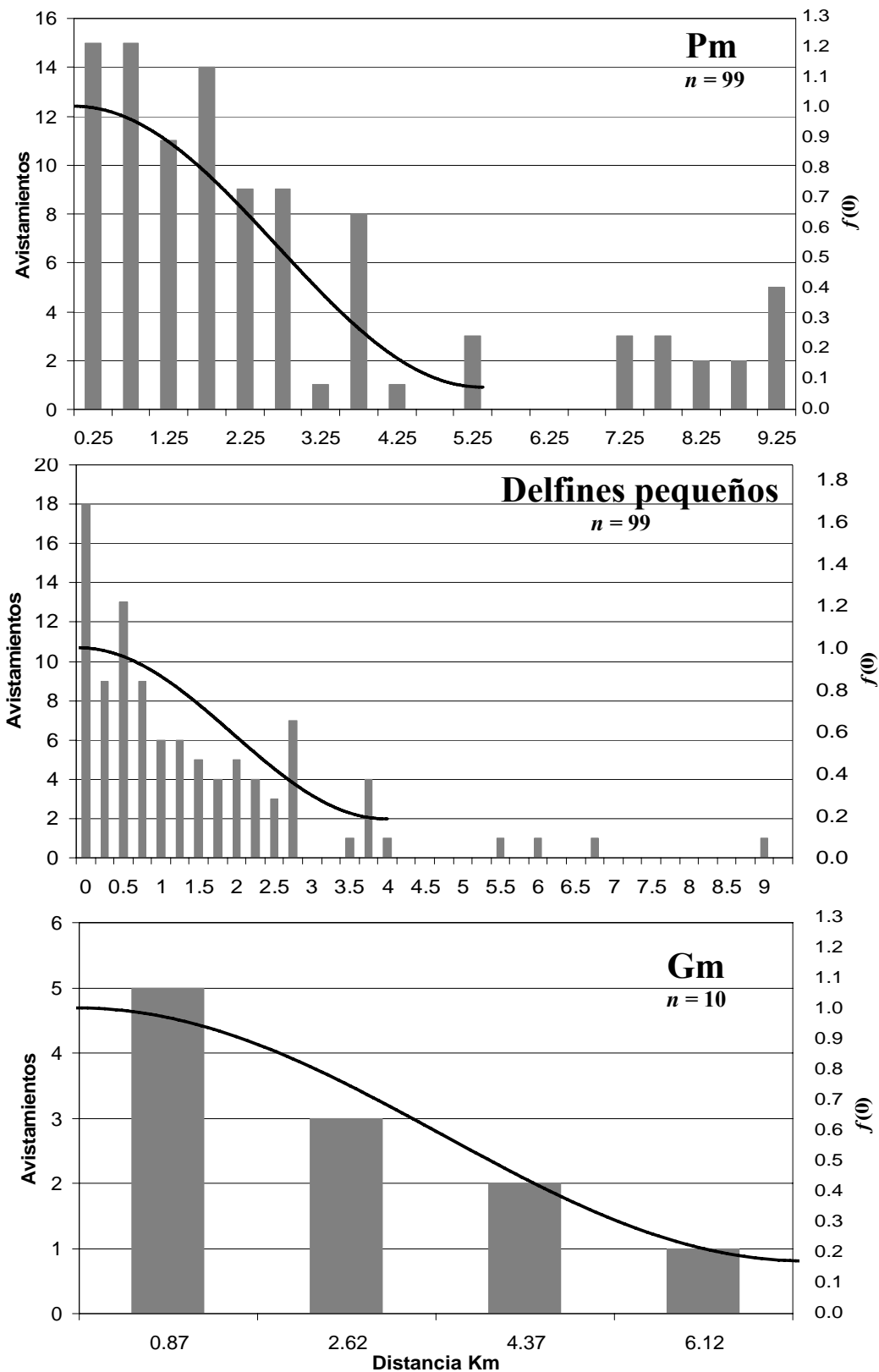


Figura 15. Frecuencia de las distancias perpendiculares a los avistamientos de *P. macrocephalus* (Pm), delfines pequeños y *G. macrorhynchus* (Gm) detectados en los transectos y utilizados para estimar la función de detección para primavera.

5.6.2 Otoño

En otoño el esfuerzo de observación en la zona norte fue de 223.87 km; en la zona central fue de 517.36 km; en la zona sur fue de 312.26 km; representando un esfuerzo total de 1,053.49 km. (Fig 16). En un total de 171 avistamientos se observaron 2,394 odontocetos de las especies *Delphinus spp*, *G. macrorhynchus*, *Kogia spp*, *O. orca*, *P. macrocephalus*, *T. truncatus* oceánico y *Mesoplodon peruvianus*. Los avistamientos de los odontocetos más comunes en otoño se ilustran en la Figura 17.

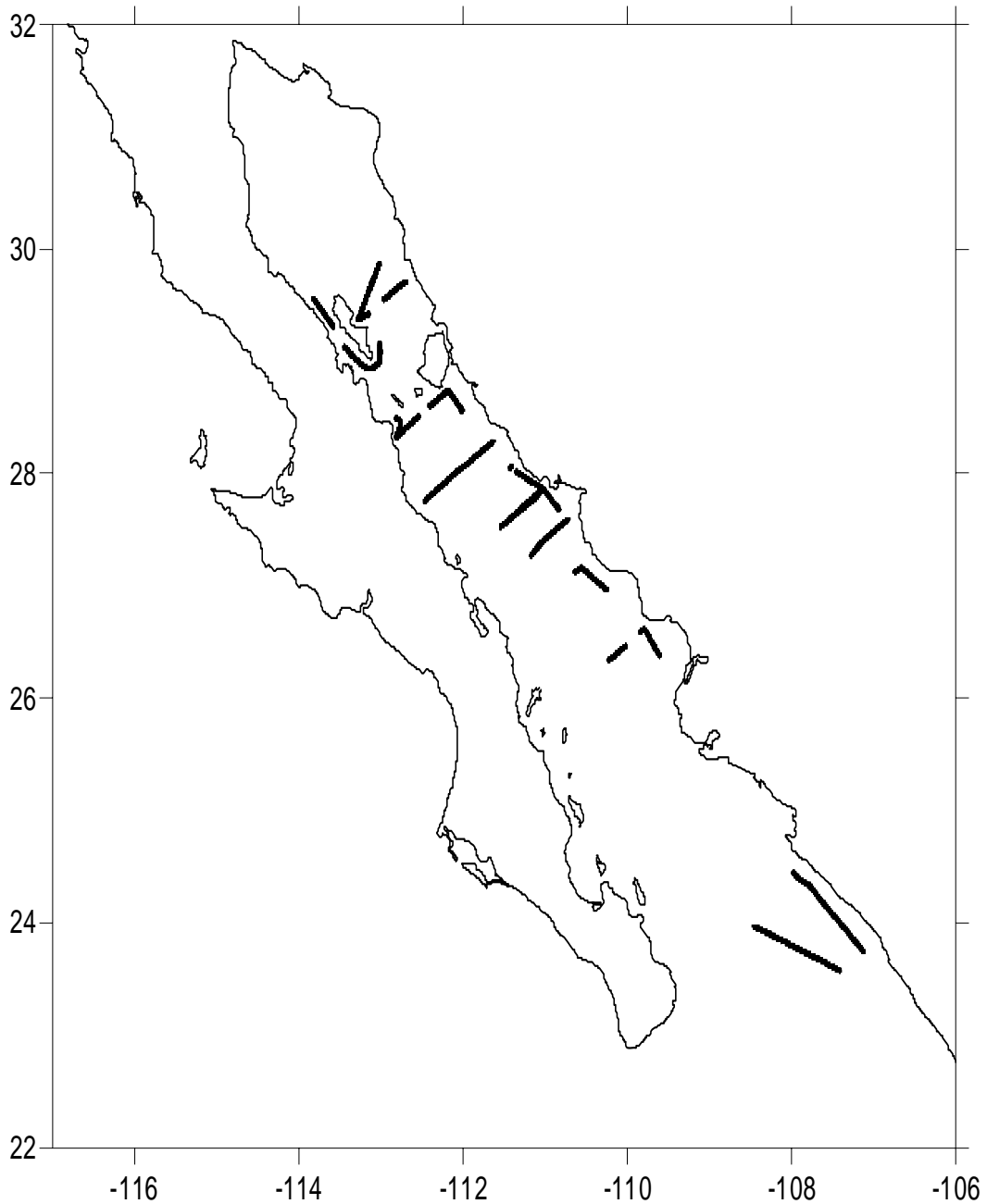


Figura 16. Esfuerzo de observación de cetáceos en otoño de 2005.

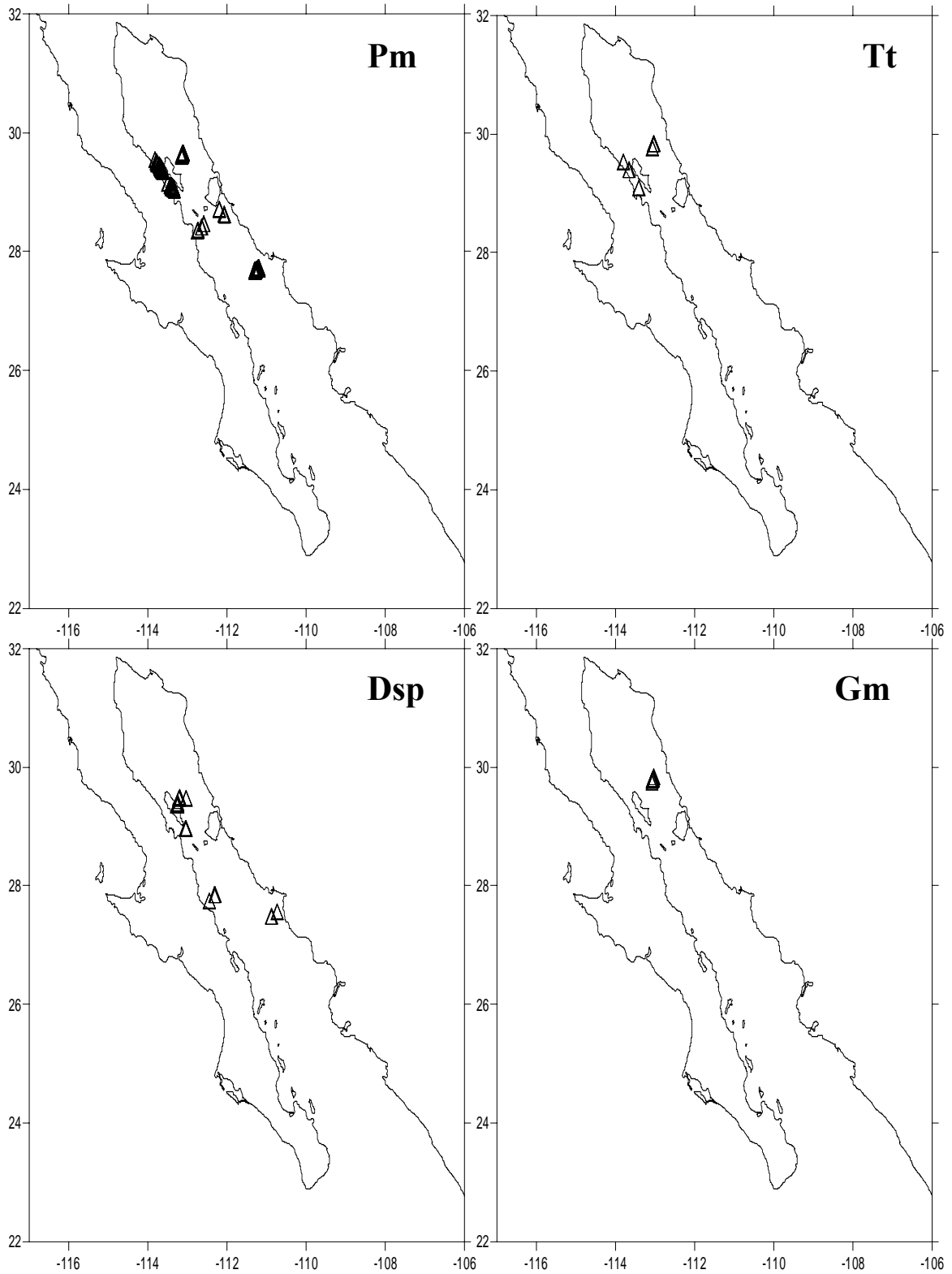


Figura 17. Avistamientos de *P. macrocephalus* (Pm), *T. truncatus* (Tt), *Delphinus sp.* (Dsp) y *G. macrorhynchus* (Gm) en el Golfo de California en otoño de 2005.

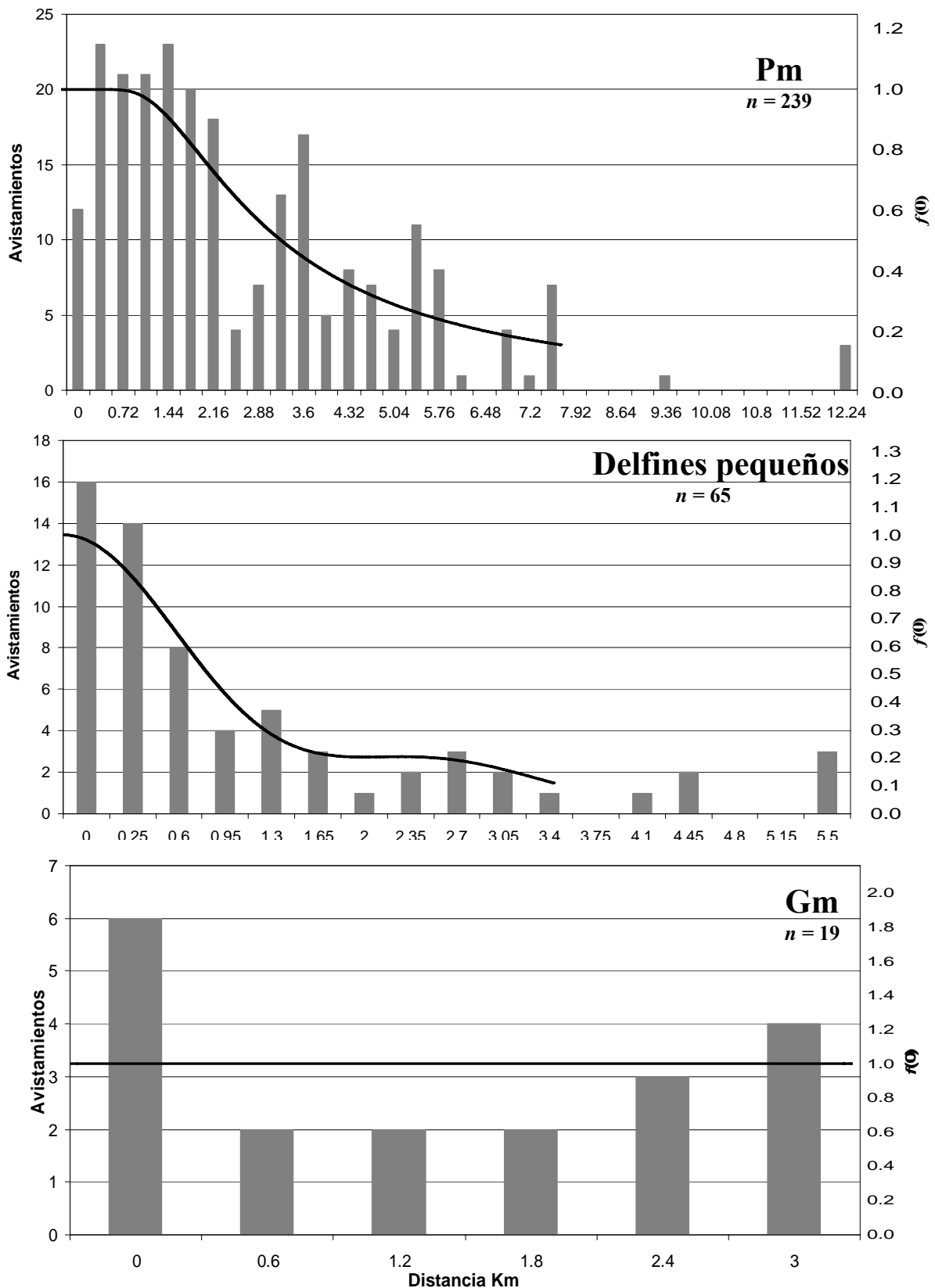


Figura 18. Frecuencia de las distancias perpendiculares a los avistamientos de *P. macrocephalus* (Pm), delfines pequeños y *G. macrorhynchus* (Gm) detectados en los transectos y utilizados para estimar la función de detección para otoño.

5.6.3 Cachalotes *P. macrocephalus*

Estimación de $g(0)$

Basados en los datos recabados a partir de los observadores independientes en los cruceros de primavera, se estimó la $g(0)$ para *P. macrocephalus* en el Golfo de California de 0.81 con una varianza = 0.18. Para otoño, debido a la falta de observadores independientes se asumió $g(0) = 1$, a sabiendas de que la estimación obtenida resultaría subestimada.

Primavera

Se observaron 132 cachalotes en 89 avistamientos distribuidos entre la zona central y sur del Golfo de California (Fig. 14). El tamaño promedio de agrupación o cluster fue de 1.4 cachalotes (0.07 DE). Tomando en cuenta la frecuencia de las distancias perpendiculares de los avistamientos de cachalotes, se decidió truncar los datos hasta 5.5 Km (Fig. 15). Se seleccionó el modelo uniforme con la función de ajuste de coseno. La $f(0)$ estimada fue de 0.344 Km^{-1} con un coeficiente de variación (%CV) de 4.46. Las estimaciones de densidad por estratos se resumen en la Tabla 14.

Otoño

Se observaron 159 cachalotes en 128 avistamientos distribuidos entre la zona norte y central del Golfo de California (Fig. 17). El tamaño promedio de agrupación o cluster fue de 1.6 cachalotes (0.06 DE). Tomando en cuenta la frecuencia de las distancias perpendiculares de los avistamientos de cachalotes, se decidió truncar los datos hasta 7.9 Km (Fig. 18). Se seleccionó el modelo de tasa de encuentro con la función de ajuste polinomial. La $f(0)$ estimada fue de 0.239 Km^{-1} con un coeficiente de variación (%CV) de 9.42. Las estimaciones de densidad por estratos se resumen en la Tabla 14.

5.6.4 Delfines de talla menor

Primavera

Los delfines de talla menor (*T. truncatus*, *Delphinus sp.* y delfines sin identificar la especie) tuvieron un tamaño de grupo promedio de 71.1 individuos (20.8 DE). Tomando en cuenta la frecuencia de las distancias perpendiculares de los avistamientos de delfines en primavera, se decidió truncar a la izquierda (<0.3 Km) como a la derecha (>4 Km) (Fig. 15). Esto se hizo con el fin de tener un mejor ajuste de modelo y una mejor estimación (Buckland *et al.*, 2001), ya que la conducta de acercamiento a las embarcaciones por parte

T. truncatus y *Delphinus sp.* incrementó el número de registros cercanos al transecto. Se seleccionó el modelo uniforme con la función de ajuste de coseno. La $f(0)$ estimada fue de 0.463 Km^{-1} con un coeficiente de variación (%CV) de 7.64.

Otoño

El tamaño de grupo promedio fue de 52.8 individuos (17.7 DE). Tomando en cuenta la frecuencia de las distancias perpendiculares de los avistamientos de delfines en otoño, se decidió truncar los datos desde 0.3 Km hasta 3.5 km (Fig. 18). A pesar de que la estimación hecha con el modelo tasa de encuentro presentó el menor AIC, también presentó una pendiente muy pronunciada cercana a cero y las estimaciones fueron muy elevadas. Por lo que se seleccionó el siguiente modelo con el menor AIC, el modelo semi-normal con la función de ajuste de coseno. La $f(0)$ estimada fue de 0.898 Km^{-1} con un coeficiente de variación (%CV) de 19.15.

5.6.4.1 Tursiones oceánicos *T. truncatus*

Primavera

Se observaron 986 tursiones oceánicos en 25 avistamientos distribuidos entre la zona central y sur del Golfo de California (Fig. 14). Las estimaciones de densidad por estratos se resumen en la Tabla 14.

Otoño

Se observaron 115 tursiones oceánicos en 7 avistamientos distribuidos en la zona norte del Golfo de California (Fig. 17). Las estimaciones de densidad por estratos se resumen en la Tabla 14.

5.6.4.2 Delfines comunes *Delphinus sp.*

Los resultados de *Delphinus sp.* corresponden a ambas especies (*D. delphis* y *D. capensis*) debido a que no en todos los avistamientos fue posible acercarse a corroborar la especie.

Primavera

Se observaron 1,550 delfines comunes en 11 avistamientos distribuidos entre las tres zonas del Golfo de California (Fig. 14). Las estimaciones de densidad por estratos se resumen en la Tabla 14.

Otoño

Se observaron 1,869 delfines comunes en 17 avistamientos distribuidos entre la zona norte y central del Golfo de California (Fig. 17). Las estimaciones de densidad por estratos se resumen en la Tabla 14.

5.6.4.3 Delfines sin identificar especie

Primavera

Se observaron 3,962 delfines sin identificar especie en 36 avistamientos distribuidos entre las tres zonas del Golfo de California. Las estimaciones de densidad por estratos se resumen en la Tabla 14.

Otoño

En otoño no hubo observaciones de delfines sin identificar la especie.

5.6.5 Calderones de aletas cortas *G. macrorhynchus*

Primavera

Se observaron 270 calderones de aletas cortas en 11 avistamientos distribuidos entre la zona central y sur del Golfo de California (Fig. 14). El tamaño de grupo promedio fue de 18.3 calderones de aletas cortas (7.3 DE). Tomando en cuenta los pocos datos de distancias perpendiculares para esta especie no se truncaron los datos de primavera (Fig. 15). Se seleccionó el modelo uniforme con la función de ajuste de coseno. La $f(0)$ estimada fue de 0.241 Km^{-1} con un coeficiente de variación (%CV) de 15.54. Las estimaciones de densidad por estratos se resumen en la Tabla 14.

Otoño

Se observaron 226 calderones de aletas cortas en 8 avistamientos distribuidos en la zona norte del Golfo de California (Fig. 17). El tamaño de grupo promedio fue de 31.9 calderones de aletas cortas (5.9 DE). Tomando en cuenta los pocos datos de distancias perpendiculares de los avistamientos de esta especie no se truncaron los datos de otoño (Fig. 18). Se seleccionó el modelo uniforme con la función de ajuste de coseno. La $f(0)$ estimada fue de 0.281 Km^{-1} con un coeficiente de variación (%CV) de 0. Las estimaciones por estratos se resumen en la Tabla 14.

Tabla 14. Estimaciones de densidad de cetáceos por estratos en primavera y otoño (E = Valor estimado; LCI = Límite de confianza inferior 95%; LCS = Límite de confianza superior 95%; n/L = Tasa de encuentro/Km⁻¹; D = Densidad/Km²; N = Abundancia).

Especie/ Parámetro	Norte				Central				Sur			
	E	% CV	LCI	LCS	E	% CV	LCI	LCS	E	% CV	LCI	LCS
Pm	Primavera											
n/L	0	-	-	-	0.071	95.25	0.013	0.389	0.038	41.90	0.017	0.086
D	0	-	-	-	0.021	102.11	0.003	0.121	0.011	55.77	0.004	0.031
N	0	-	-	-	595	102.11	103	3,427	987	55.77	353	2,759
	Otoño											
n/L	0.384	38.60	0.136	1.081	0.073	63.24	0.020	0.263	0	-	-	-
D	0.075	39.90	0.027	0.209	0.014	64.05	0.004	0.052	0	-	-	-
N	1,424	39.90	515	3,938	409	64.05	113	1,475	0	-	-	-
Tt	Primavera											
n/L	0	-	-	-	0.007	95.20	0.001	0.040	0.013	35.80	0.006	0.026
D	0	-	-	-	0.121	99.89	0.021	0.689	0.219	46.88	0.090	0.532
N	0	-	-	-	3,448	99.89	610	19,491	21,935	46.88	9,069	53,051
	Otoño											
n/L	0.022	40.86	0.007	0.066	0	-	-	-	0	-	-	-
D	0.530	56.21	0.171	1.635	0	-	-	-	0	-	-	-
N	9,984	56.21	3,236	30,798	0	-	-	-	0	-	-	-
Dsp	Primavera											
n/L	0.006	68.85	0.001	0.022	0.002	60.68	0.0007	0.008	0.004	73.04	0.001	0.015
D	0.100	75.20	0.025	0.397	0.040	67.81	0.011	0.143	0.068	79.06	0.017	0.276
N	2,548	75.20	642	10,103	1,149	67.81	325	4,067	6,006	79.06	1,494	24,142
	Otoño											
n/L	0.035	66.96	0.006	0.193	0.003	45.60	0.001	0.010	0	-	-	-
D	0.848	77.29	0.166	4.26	0.091	59.74	0.029	0.283	0	-	-	-
N	15,974	77.29	3,174	80,388	2,596	59.74	840	8,024	0	-	-	-

Continua.

Tabla 14. *Continuación.*

Especie/ Parámetro	Norte				Central				Sur			
	E	% CV	LCI	LCS	E	% CV	LCI	LCS	E	% CV	LCI	LCS
Delfines sp	Primavera											
n/L	0.008	48.11	0.003	0.021	0.009	52.98	0.003	0.028	0.018	31.86	0.009	0.034
D	0.133	56.84	0.045	0.391	0.162	61.01	0.051	0.513	0.302	43.94	0.131	0.694
N	3,397	56.84	1,159	9,956	4,597	61.01	1,456	14,519	26,428	43.94	11,502	60,723
Gm	Primavera											
n/L	0	-	-	-	0.017	35.18	0.008	0.035	0.003	36.68	0.001	0.006
D	0	-	-	-	0.038	55.39	0.013	0.110	0.007	56.35	0.002	0.021
N	0	-	-	-	1,082	55.39	373	3,139	646	56.35	221	1,885
	Otoño											
n/L	0.035	81.40	0.004	0.258	0	-	-	-	0	-	-	-
D	0.160	83.53	0.022	1.121	0	-	-	-	0	-	-	-
N	3,022	83.53	432	21,118	0	-	-	-	0	-	-	-

5.7 Correlación de cetáceos, calamar gigante y variables ambientales

5.7.1 Escalamiento No Métrico Multidimensional

Por medio de este método se obtuvo una solución tridimensional de ordenamiento con un estrés final de 5.54, una inestabilidad final de 0.04 y con diferencias significativas de ordenaciones al azar (Monte Carlo, eje 1 $p = 0.001$; eje 2 $p = 0.002$; eje 3 $p = 0.003$). Los coeficientes de determinación para las correlaciones entre las distancias de ordenación y las distancias en el espacio n-dimensional fueron de 0.514 para el eje 1, de 0.215 para el eje 2 y de 0.156 para el eje 3. Los primeros dos ejes explicaron el 73% de la variabilidad total (Fig. 19a), mientras que el eje 1 y 3 explicaron el 67% (Fig. 20b). La ordenación multidimensional indicó que el eje 1 estuvo explicado principalmente por gradientes en la biomasa de *D. gigas* y en menor magnitud por gradientes en la concentración de clorofila a. El eje 2 es un modo de variabilidad ocasionado principalmente por gradientes en la biomasa de zooplancton, temperatura superficial y concentración de clorofila a. El modo de variabilidad del eje 3 estuvo asociado casi exclusivamente por la variabilidad en la concentración de clorofila a (Tabla 15). La especie que tuvo la mayor correlación con el eje 1 fue *P. macrocephalus* indicando la alta asociación con la biomasa de calamar, mientras que en el eje 2 las especies con mayor correlación fueron *T. truncatus* y *P. macrocephalus*, y con el eje 3 *Delphinus sp.* De esta manera, el análisis indica que *P. macrocephalus* estuvo asociado a zonas con mayor biomasa de *D. gigas* y menor concentración de clorofila a. *Tursiops truncatus* estuvo asociado a hábitats con mayor biomasa de *D. gigas* y de zooplancton y zonas con altas temperaturas superficiales. *Delphinus sp.* se asociaron a hábitats con mayor concentración de clorofila a y bajos valores de biomasa de zooplancton y temperatura superficial. *Globicephala macrorhynchus* se encontró asociada con zonas de elevada biomasa de *D. gigas* y alta concentración de clorofila a (Fig. 19).

Con respecto a la asociación de los transectos categorizados por regiones y temporadas con las variables ambientales (Fig. 19a), el ENMM mostró la notable influencia de la biomasa de *D. gigas*, con respecto a la ubicación de las estaciones a la derecha del eje 1. De forma similar, las estaciones de las regiones central-primavera y central-otoño se localizaron a la derecha del eje 1 y en la parte central del eje 2, indicando cierta homogeneidad en las variables para esta zona en ambas temporadas. En cambio, las estaciones de la región sur-primavera se

distribuyeron de forma más amplia dentro del espacio de ordenación a todo lo largo del eje 2, denotando mayor heterogeneidad ambiental. Las estaciones de las regiones norte-primavera y norte-otoño presentaron las distribuciones más discretas en el espacio de ordenación, con ubicaciones diferentes en el espacio de ordenación, estando las de la región norte-primavera en la parte inferior del eje 2 y en la parte central del eje 1 y las de la región norte-otoño en la parte superior del eje 2 y a la derecha del eje 1. Al utilizar la ordenación sin la influencia de las variables de temperatura superficial y biomasa de zooplancton (eje 1 contra 3), se observa que la ubicación de la mayoría de las estaciones hacia la derecha se mantiene y que las especies se ordenan a su vez con respecto a la clorofila a (Fig. 19b).

Tabla 15. Coeficientes de determinación (r^2) para cada eje y correlación de Pearson y Kendall (r) para cada especie y variable ambiental estimado mediante una ordenación multidimensional de Escalamiento No Métrico Multidimensional.

Especies	Eje 1 ($r^2 = 0.514$)	Eje 2 ($r^2 = 0.215$)	Eje 3 ($r^2 = 0.156$)
<i>P. macrocephalus</i>	0.495	0.262	0.163
<i>T. truncatus</i>	0.267	0.612	-0.189
<i>Delphinus sp.</i>	0.174	-0.151	-0.692
<i>G. macrorhynchus</i>	0.246	-0.047	-0.155
Variables ambientales			
Biomasa de <i>D. gigas</i>	0.256	0.009	0.006
Biomasa de zooplancton	0.057	0.209	-0.003
Clorofila a	-0.121	-0.138	-0.139
Temperatura superficial	-0.025	0.146	-0.004

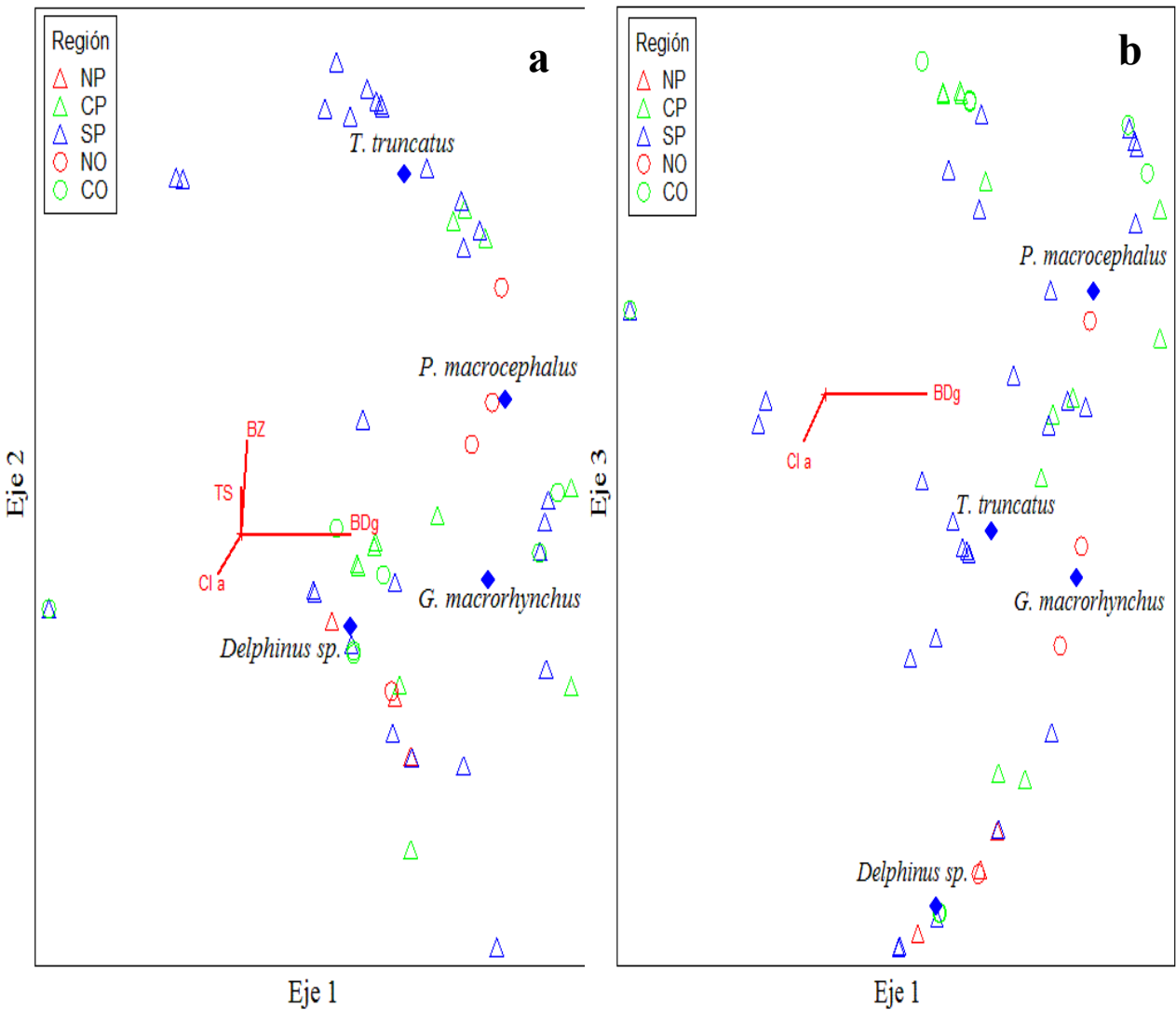


Figura 19. Regiones del Golfo de California norte-primavera (NP), central-primavera (CP), sur-primavera (SP), norte-otoño (NO) y central-otoño (CO) ordenadas en espacio multidimensional mediante la técnica de Escalamiento No Métrico Multidimensional para los gradientes de (a) eje 1 contra 2, y (b) eje 1 contra 3. Las especies están representadas por rombos azules en una posición promedio respecto a los gradientes multidimensionales.

5.7.2 Análisis Permutacional de Multi-Respuesta y Análisis Indicador de Especies

El Análisis Permutacional de Multi-Respuesta indicó que la variabilidad en la densidad de cetáceos fue significativamente distinta y por ende heterogénea entre regiones ($p = 0.002$). El Análisis Indicador de Especies mostró que *G. macrorhynchus* fue la única especie con una fidelidad a una región (norte-otoño) y sin presencia en las regiones norte-primavera y central-

otoño (Tabla 17). El resto de las especies no mostraron una fidelidad significativa a una zona en particular definida en el ENMM y APMR, debido a que se observaron en varias regiones. *Physeter macrocephalus* tuvo preferencia compartida por las regiones norte-otoño y central-primavera mientras que no tuvo presencia en la región norte-primavera. *Turiops truncatus* mostró preferencia por las regiones sur-primavera, norte-otoño y central-primavera y sin presencia en el resto de las regiones; *Delphinus sp.* tuvieron preferencia por las regiones central-otoño y norte-otoño.

Tabla 16. Análisis de variabilidad de la densidad de cetáceos entre regiones en el Golfo de California y preferencia entre las regiones norte-primavera (NP), central-primavera (CP), sur-primavera (SP), norte-otoño (NO) y central-otoño (CO).

Análisis Permutacional de Multi-Respuesta			Análisis Indicador de Especies		
Hipótesis nula	Valor A	Valor-p	Especie	Afinidad	Valor-p
Regiones	0.051	0.002	<i>P. macrocephalus</i>	NO	0.168
			<i>T. truncatus</i>	SP	0.641
			<i>Delphinus sp.</i>	CO	0.731
			<i>G. macrorhynchus</i>	NO	0.094

Tabla 17. Valores del Análisis Indicador de Especies (I) de los cetáceos en las regiones del Golfo de California.

Especies	Valor I (%) por Regiones				
	NP	CP	SP	NO	CO
<i>P. macrocephalus</i>	0	28	8	49	15
<i>T. truncatus</i>	0	28	38	34	0
<i>Delphinus sp.</i>	17	4	18	24	37
<i>G. macrorhynchus</i>	0	15	4	80	0

6. DISCUSIÓN

6.1 Provincias isotópicas

La variación en el $\delta^{15}\text{N}$ encontrado en la base de la cadena alimenticia entre las zonas del Golfo de California, representado por el fitoplancton (Tabla 1; Fig. 2c), y la diferencia significativa observada entre la zona de la boca y el resto de las zonas, sugieren la existencia de por lo menos dos provincias isotópicas en el Golfo de California. Aún considerando el bajo número de muestras de fitoplancton en la zona norte, los resultados obtenidos evidencian una señal isotópica empobrecida en ^{15}N en la zona de la boca del Golfo.

Dada la gran variedad de hábitats del Golfo de California y la complejidad de los ambientes oceanográficos presentes, es de esperarse que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en la base de la cadena trófica no sean similares en toda el área de estudio. En este ecosistema se presentan ciertos eventos oceanográficos como surgencias, frentes, remolinos e intrusiones debido a la confluencia de tres corrientes distintas (Roden, 1964; Badan-Dagon *et al.*, 1985; Lavín *et al.*, 1997). Durante las estaciones de verano y otoño, los vientos del sureste guían el agua superficial hacia el noreste y dan cabida a algunas surgencias a lo largo de la costa de Baja California. La distribución de salinidad sugiere que existe entrada de agua con salinidad baja a lo largo de la costa oriental del Golfo y salida de agua con salinidad alta a lo largo de la costa occidental, a profundidades entre 50 m y 100 m (Roden, 1964; Bray, 1988). Estos indicios indican un gran aporte de agua hacia el Golfo de California proveniente del Océano Pacífico.

Los valores enriquecidos de ^{15}N en la zona norte y central sugieren la influencia de los sedimentos generados en las proximidades del delta del río Colorado, producto de la transformación microbiana del material particulado de los sedimentos, suministrando nitrato- ^{15}N disponible para la productividad primaria (Aguñiga-García, 1999). En contraste, los valores isotópicos bajos encontrados en la zona de la boca sugieren la influencia del Pacífico y coincide con los valores promedio de $\delta^{15}\text{N}$ de 1.3‰ de diferencia en trampas de sedimentos y de 3‰ de diferencia en NO_3^- entre el Golfo de California y el océano abierto (Altabet *et al.*, 1999). Estos autores atribuyen esta diferencia principalmente a la modificación del $\delta^{15}\text{N}$ en el NO_3^- debido al proceso de desnitrificación y proponen la entrada al Golfo de aguas empobrecidas en ^{15}N provenientes del Pacífico.

Varias fraccionaciones isotópicas pueden ocurrir en el ciclo del nitrógeno en el ambiente marino. Una pérdida acumulativa más veloz de ^{14}N en comparación con la de ^{15}N durante la descomposición del nitrógeno particulado, resulta en el incremento de ^{15}N de 5-10‰ con el incremento de la profundidad (Peterson y Fry, 1987; Karl *et al.*, 2002). La nitrificación y denitrificación tiene un efecto de enriquecimiento alrededor de 10‰. En las zonas donde el nitrato es abundante, la asimilación por el fitoplancton tiene un efecto de 4-6‰ en la fase disuelta. Montoya *et al.* (2002) menciona que esta fraccionación en el consumo de nitrato por parte del fitoplancton puede ser de dos tipos: a) Cuando la producción primaria está limitada por el nitrógeno como nutriente, la fraccionación es mínima o no existe, sin embargo en zonas oligotróficas las cianobacterias pueden generar valores bajos de $\delta^{15}\text{N}$; b) cuando el nitrógeno es abundante como nutriente, existe una preferencia del fitoplancton por los compuestos formados por el isótopo más ligero en el consumo dando lugar a una alta fraccionación (en zonas de surgencias el nitrato disuelto tiene valores altos de $\delta^{15}\text{N}$).

Los procesos de surgencias y la entrada de aguas oceánicas son eventos importantes en el entendimiento de las diferencias isotópicas entre las zonas del Golfo. En zonas de surgencias, los nitratos son los compuestos nitrogenados con valores altos de $\delta^{15}\text{N}$ en comparación del nitrógeno nuevo fijado en la superficie. Cuando existe mezcla vertical de agua de la superficie con agua del fondo, valores de enriquecimiento en ^{15}N de 3‰ son observados a pesar de la combinación de nitrato enriquecido en ^{15}N del fondo con nitrato empobrecido por las cianobacterias y la atmósfera en la superficie (Altabet *et al.*, 1999; Voss *et al.*, 2005). Este enriquecimiento en la mezcla se debe a que las concentraciones de nitrato enriquecido con ^{15}N del fondo oscilan entre los 10 μM en comparación de los 3 μM del nitrato de la superficie. Esta combinación a su vez será enriquecida por el subsecuente proceso de denitrificación (Thunell *et al.*, 2004). En el proceso de denitrificación, una preferencia por nitrato- ^{14}N de las bacterias heterótrofas conlleva a una mayor concentración del nitrato- ^{15}N en el nitrato residual, se va depositando en el fondo y se va volviendo menos disponible como nutriente para los organismos de la superficie (Sigman *et al.*, 2003). Por lo tanto, es de esperar que en las zonas de surgencias como en caso del Golfo de California, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ estén enriquecidos en ^{15}N desde la base de la cadena trófica por efecto del enriquecimiento de los

nutrientes provenientes de aguas profundas. El nitrato proveniente del fondo que llega hasta la zona eufótica de las aguas superficiales por medio de las surgencias y el nitrógeno derivado de la fijación se considera “nitrógeno nuevo”. En contraste, el amonio denominado “nitrógeno regenerado” es el producto del proceso de reciclaje a corto plazo en la zona eufótica. De ahí que el aporte de nitrógeno a la zona eufótica por medio de las surgencias, contribuya enormemente a la demanda de nutrientes en forma de nitrato. Tomando en cuenta que el consumo de los nutrientes en la superficie es completo, la composición de la materia orgánica deberá ser similar a la de su fuente debido a una fraccionación mínima o nula, y si su fuente es nitrato enriquecido en ^{15}N , este enriquecimiento se verá reflejado en la base de la cadena trófica.

En aguas oceánicas tropicales, la fijación biológica del nitrógeno se lleva a cabo principalmente por las cianobacterias (Carpenter *et al.*, 1997; Galloway *et al.*, 2004). Estos organismos se caracterizan por producir valores bajos de $\delta^{15}\text{N}$ en el nitrógeno orgánico particulado. Estas aguas pelágicas se consideran oligotróficas en comparación con las zonas eutróficas de los sistemas costeros y de surgencias, debido a que el nitrógeno, oxígeno, fósforo y hierro en forma de nutrientes son factores limitantes en el crecimiento del fitoplancton. Eventos importantes en los ambientes oceánicos tropicales y subtropicales son los giros anticiclónicos, los cuáles se caracterizan por generar condiciones oligotróficas y de ahí la idea de que son grandes desiertos marinos (Sutka *et al.*, 2004). En las regiones mínimas de oxígeno del océano, la denitrificación resulta en un enriquecimiento del nitrato- ^{15}N por discriminación de los isótopos en función de la masa atómica (Brandes *et al.*, 1998). Sin embargo, estas regiones se encuentran a profundidades donde el fitoplancton no tiene acceso a estos nutrientes. En las zonas con grandes concentraciones de oxígeno, la asimilación preferencial de amonio- ^{14}N por el fitoplancton no existe, ya que el consumo de nutrientes es completo y sin discriminación isotópica, resultando en una fraccionación mínima o nula. La entrada de nitrógeno atmosférico reducido en ^{15}N , contribuye en gran medida al aporte de nutrientes en los sistemas oceánicos (McClelland *et al.*, 2003). En algunas áreas tropicales y subtropicales la principal fuente de nitrógeno para la producción primaria es el amonio regenerado. La producción primaria posiblemente se encuentra limitada por nitrógeno y todas las formas de nitrógeno inorgánico son obtenidas y regeneradas por los organismos dentro de un periodo

corto de tiempo. Bajo tales circunstancias los compuestos de nitrógeno inorgánico son utilizados rápidamente sin que se presente una fraccionación isotópica significativa. Por lo tanto, es de esperarse que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en el fitoplancton estén cercanos al valor promedio de $\delta^{15}\text{N}$ en el nitrato oceánico.

Este estudio reporta por primera vez, el $\delta^{15}\text{N}$ del fitoplancton de las diferentes zonas del Golfo de California (norte = 12.7‰, central = 10.6‰, sur = 11.6‰ y boca = 8.0‰). Altabet *et al.* (1999) reportan una variación estacional de $\pm 4.5\%$ en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de varios componentes de la base de la cadena trófica en la zona central (Cuenca de Guaymas) y zona sur (Cuenca de Carmen) para sedimentos (9.4 y 9.0‰ respectivamente). Suponiendo que el fitoplancton hubiera sido recolectado en el mismo año del muestreo de Altabet *et al.* (1999) y utilizando los componentes mencionados, se observaría un fraccionamiento isotópico promedio de 1.2 y 2.6‰ (central y sur, respectivamente) (Hobson y Welch, 1992; Smit, 2001). Con respecto al nitrato y material orgánico particulado, Altabet *et al.*, 1999 reportaron valores similares de $\delta^{15}\text{N}$ a los valores del fitoplancton superficial de este estudio en la zona norte (11.8 y 12.0‰), zona central (11.5 y 10‰) y zona sur (9.7 y 9.3‰).

Siguiendo ésta idea, en el siguiente nivel trófico, se reportan valores de 8.5‰ a 11.4‰ para $\delta^{15}\text{N}$ de once especies de copépodos pelágicos de la zona sur y de la boca del Golfo de California, siendo *Subeucalanus subcrassus* la especie más abundante en esa región y presentando el valor mas bajo (López-Ibarra, 2008). Esta especie tiene hábitos omnívoros y su señal isotópica coincide solamente con la señal de un depredador del fitoplancton de la zona de la boca del Golfo (asumiendo un fraccionamiento de 3‰), ya que la señal del fitoplancton del resto del Golfo de California presentó valores mayores al de los copépodos (Tabla 1).

Coincidiendo con lo anterior, los calamares de la zona de la boca presentaron los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ más bajos de todas las zonas del Golfo (Fig. 6, Tabla 2). Además de indicar la variación isotópica latitudinal dentro del Golfo de California, los calamares reflejan fielmente el metabolismo del nitrógeno a nivel regional, como en el caso de las zonas de desnitrificación o de fijación que ocurre en las aguas anóxicas del Pacífico Oriental Tropical (Takai *et al.*, 2000).

Finalmente, los cachalotes muestreados en la zona de la boca tuvieron los valores de $\delta^{15}\text{N}$ más bajos que los demás de otras zonas en el Golfo. Esto coincide con el patrón isotópico encontrado en el fitoplancton superficial y calamares gigantes en la misma región. Por lo que al tomar en cuenta los valores bajos en $\delta^{15}\text{N}$ del fitoplancton en la zona de la boca, la amplia gama de valores de $\delta^{15}\text{N}$ encontrada en los grupos de cachalotes en el Golfo de California serían el reflejo isotópico de la variabilidad a nivel espacial.

La comparación isotópica entre zonas tanto entre tursiones como en delfines comunes evidenció valores significativamente más altos de $\delta^{13}\text{C}$ en la zona central. Esto podría deberse a que las fuentes primarias en diferentes zonas del Golfo de California difieran en $\delta^{13}\text{C}$ debido a los valores empobrecidos en ^{13}C del fitoplancton oceánico en comparación a las macroalgas bénticas cercanas a la costa (Burton y Koch, 1999). Otro factor importante sería la influencia de las Grandes Islas sobre la zona central, donde el aporte de nutrientes provenientes del fondo es fundamental debido procesos de mezcla por mareas, las cuáles producen corrientes intensas que hacen circular aguas sub-superficiales ricas en nutrientes inorgánicos y que a su vez hacen que esta zona sea una de las más productivas del Golfo (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991; Lavín *et al.*, 1997). Se ha reportado que en zonas de mezcla vertical de agua, existe un enriquecimiento de los isótopos más pesados (Altabet *et al.*, 1999; Voss *et al.*, 2005). Por lo cuál, asumiendo que estos delfines no realicen extensos movimientos fuera de esta zona de alimentación, las diferencias encontradas en los valores de los tursiones y delfines comunes de la zona central contra la zona sur, se deban al reflejo de los valores isotópicos de la base de la cadena trófica en esta zona del Golfo.

6.2 Variación isotópica intra- e interespecifica

Se confirmaron los hábitos costeros de *Loligo spp.*, ya que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de fueron más altos en comparación a los de *D. gigas* de la misma talla.

En el caso de *D. gigas*, en este estudio se tienen bien representadas todas las tallas desde paralarvas de 2.5 hasta adultos de 84 cm de LM (Fig. 4, Fig. 5). Se observó una clara tendencia de incremento de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ con el incremento en la talla de los

calamares, confirmando lo previamente reportado por Ruiz-Cooley *et al* (2004). Se han reportado tendencias similares en paralarvas de las especies *Ommastrephes bartramii* y *Sthenoteuthis oualaniensis* (Parry, 2008) de la misma familia Ommastrephidae, a la cuál pertenece *D. gigas*. Este incremento en $\delta^{15}\text{N}$ también pudiera explicar el canibalismo reportado para esta especie, aún cuando fue atribuido principalmente a la pesca con poteras (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2003). También se observó que los calamares de 0 a 10 cm de longitud de manto se salen del patrón isotópico que el resto de las tallas, lo cuál pudiera ser el reflejo de una alimentación diferente en el estadio de paralarvas antes de desarrollar por completo los tentáculos e iniciar la depredación activa.

Este estudio concuerda con la distinción y representatividad de tres grupos de tallas de adultos de *D. gigas*: 1) pequeños de 13-26 y 14-34 cm LM; 2) medianos de 24-42 y 28-60 cm LM; y 3) grandes >40-50 y >55-65 cm LM, (machos y hembras respectivamente) reportado por Nigmatullin *et al.* (2001). Aunque el tamaño de muestra no permitió hacer un análisis estadístico robusto, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los calamares de las mismas tallas fueron similares entre temporadas (Fig. 5), lo cuál también corrobora lo previamente reportado para tallas grandes (Ruiz *et al.*, 2006). A diferencia de las muestras de calamares recolectadas en otoño, las muestras de primavera mostraron una gran variación en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre tallas similares. Bazzino *et al.* (2007) reportan que existe una gran variabilidad interanual en la estructura poblacional de calamar gigante en el Golfo de California, principalmente a nivel de estructura de tallas y madurez sexual, observándose una mayor proporción de individuos inmaduros en primavera y una mayor proporción de organismos maduros en otoño. Por lo que es posible que esta variación isotópica sea un reflejo de las diferencias en las proporciones de individuos maduros contra inmaduros, lo cuál a su vez pudiera estar asociado a la cantidad de alimento disponible entre temporadas, siendo mayor en primavera que en otoño.

Con respecto a los cetáceos, fueron los cachalotes, orcas y calderones de aletas cortas los que tuvieron los valores más altos de $\delta^{13}\text{C}$, sugiriendo una preferencia por zonas más cerca de la costa y/o que reflejen una bioacumulación de ^{13}C representativa de una posición trófica relativamente alta (Tabla 3, Fig. 8). En contraste, los tursiones oceánicos y delfines comunes

tuvieron los valores más bajos, lo cuál sugiere una preferencia por zonas más oceánicas. Se ha sugerido al $\delta^{13}\text{C}$ como una herramienta muy útil en redes tróficas pelágicas para diferenciar cetáceos con patrones costeros, los cuáles están relacionados con sistemas alimentarios ligados al bentos y que están más enriquecidos en ^{13}C en comparación con cetáceos con patrones oceánicos (Das *et al.*, 2003a), y específicamente para las formas oceánicas y costeras de tursiones del Golfo de California (Díaz-Gamboa, 2003). Aunque la mayoría de la variación en $\delta^{13}\text{C}$ en los cetáceos podría ser explicada por la distribución de las especies, parte de esa variación está relacionada con las preferencias alimentarias, especialmente en especies simpátricas (Lesage *et al.*, 2001).

Como era de esperarse, en cuanto al $\delta^{15}\text{N}$, los cachalotes y las orcas tuvieron los valores más altos, seguidos por los tursiones, y a su vez por los delfines comunes y calderones de aletas cortas. La sobreposición en las señales tróficas entre los cachalotes y las orcas no implica necesariamente una sobreposición de dietas, sobretodo conociendo la diferencia en sus hábitos alimentarios. Las diferencias significativas encontradas entre los tursiones oceánicos y los delfines comunes sugieren diferencias alimentarias entre estos dos delfinidos de talla menor. A pesar de que en la mayoría de los vertebrados, las especies de mayor tamaño ocupan niveles tróficos más altos, a nivel isotópico no se han encontrado suficientes evidencias para probar este supuesto (Kelly, 2000). Es posible que el mayor tamaño de los tursiones sea un factor que influya en el consumo de presas de mayor tamaño en comparación con los delfines comunes, ya que ambos han sido descritos como consumidores de peces epipelágicos y cefalópodos (Barros y Odell, 1990; Perrin, 2002).

Con base en la señal isotópica promedio y su variación tanto en los cetáceos como en el calamar gigante, y según el enriquecimiento promedio propuesto para $\delta^{13}\text{C} = 1\text{‰}$ y $\delta^{15}\text{N} = 3\text{‰}$ (Peterson y Fry, 1987; Hobson y Welch, 1992; Smit, 2001), podemos inferir, que *D. gigas* de 31 a 60 cm LM fueron la presa principal de los grupos de cachalotes hembras e inmaduros; de 21 a 30 cm LM fueron la presa principal de los tursiones oceánicos; de 11 a 20 cm LM la presa principal de los delfines comunes. En el caso de los calderones de aletas cortas, la señal isotópica indicó que algunos grupos estuvieron alimentándose posiblemente de calamares de 1 a 10 cm LM, y otros grupos se alimentaron en una cadena trófica diferente (Fig. 20).

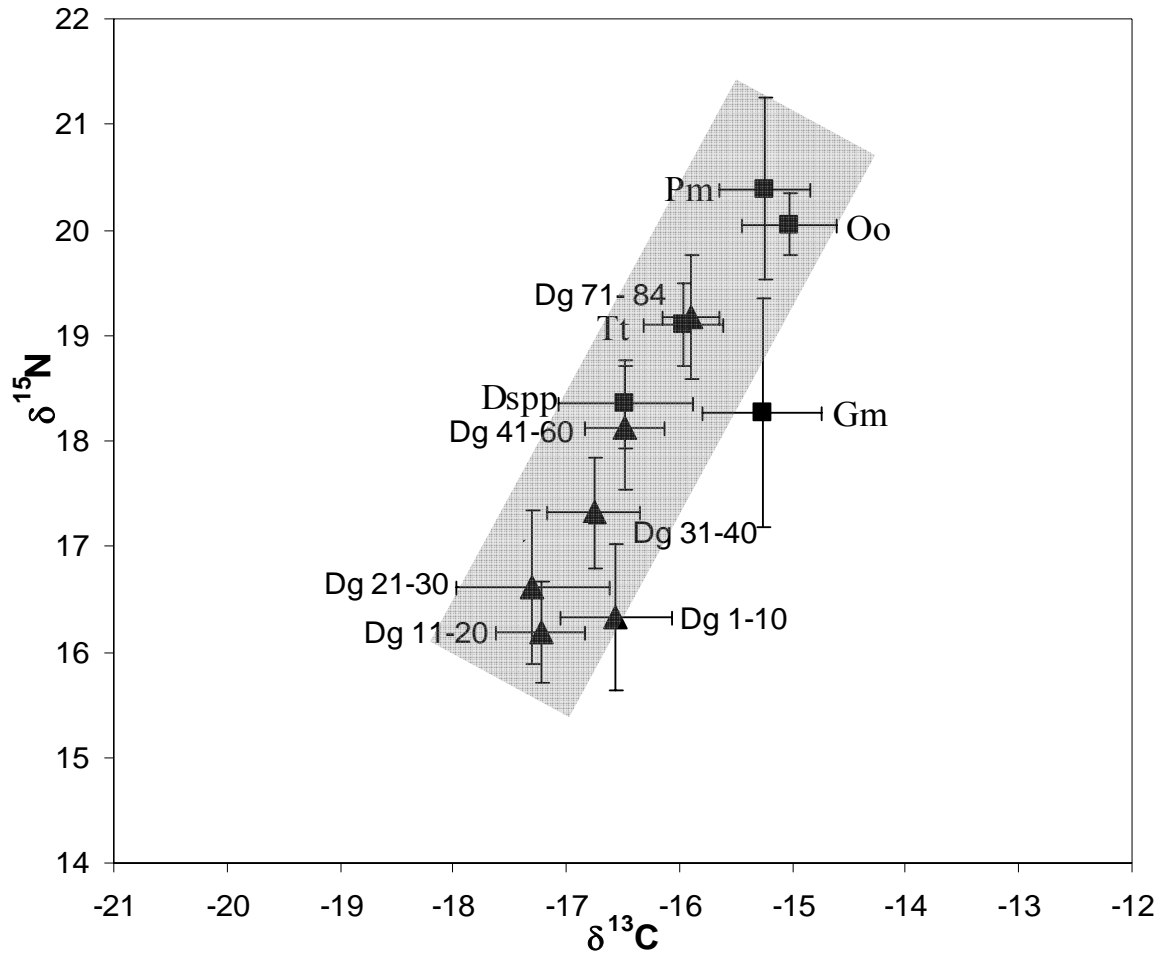


Figura 20. Relación entre el $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de calamares gigantes (triángulos) (Dg LM cm) y odontocetos (cuadros) en el Golfo de California. El área gris representa la cadena trófica.

Las relaciones tróficas entre los calamares y los cetáceos oceánicos en el Golfo de California se dan a nivel de presa-depredador pero también ocurren relaciones de competencia en distintas etapas del desarrollo del calamar, ya que se encontró que los calamares de 71 a 84 cm LM ocuparon una posición trófica similar a la de los tursiones oceánicos. También los calamares de 41 a 60 cm LM ocuparon una posición trófica similar al de los delfines comunes (Fig. 20). Es posible que estas posiciones tróficas similares entre calamares y odontocetos se vean aminoradas a nivel competitivo durante el día al encontrarse en diferentes estratos en la columna de agua (Gilly *et al.*, 2006) o de que se alimenten a diferentes horas (Galván-Magaña, 1999). Esto coincide con lo sugerido para las tramas tróficas asociadas al calamar y sus depredadores, la cuál se sustenta de una gran disponibilidad del recurso alimento (Ehrhardt *et al.*, 1986).

Se ha reportado ampliamente la utilidad de las razones isotópicas de nitrógeno como indicadores del nivel trófico en ecología animal. Sin embargo, también se ha generado una gran controversia con respecto al valor de enriquecimiento del $\delta^{15}\text{N}$ en una relación depredador-presa, a tal grado que este valor oscila entre de 1 a 5‰ (Peterson y Fry, 1987; Hobson *et al.*, 1996; Smit, 2001). La mayoría de los estudios isotópicos en cadenas tróficas acuáticas reportan que este enriquecimiento varía entre 2.5 y 3.5‰ (Hobson y Welch, 1992; Post, 2002; Bode *et al.*, 2003; MacNeil, 2005). Un factor primordial a considerar en este tipo de estudios es el tejido utilizado, así como la tasa metabólica y de renovación del mismo, y la tendencia de enriquecerse hacia un isótopo en particular, el más ligero o el más pesado. En un experimento con focas en cautiverio, Hobson *et al.* (1996) determinaron la fraccionación isotópica de nitrógeno en varios tejidos a través de una dieta controlada, entre los que destacan valores de enriquecimiento de 1.7‰ en sangre, 2.3‰ en piel, 2.4‰ en músculo y 3.0‰ en pelo. A partir de una revisión extensa sobre la aplicación de los isótopos estables de carbono y nitrógeno en ecología trófica animal, Kelly (2000) reporta que la piel, el hueso y las plumas tienden a estar enriquecidos en ^{15}N y que la fraccionación entre el consumidor y su presa es de 3 a 4‰, por lo cuál, los mamíferos marinos que consumen vertebrados tienden a presentar valores de $\delta^{15}\text{N}$ significativamente mayores que aquellos que consumen invertebrados. También se ha reportado que animales en condiciones de estrés, condición corporal deplorable o sin alimentarse muestran un incremento de $\delta^{15}\text{N}$ en sus tejidos, esto debido al consumo de las proteínas de sus propios tejidos para sobrevivir (Gannes *et al.*, 1997). En este estudio, se utilizó el valor de enriquecimiento de 3‰ entre el depredador y su presa, considerando que se encuentra dentro del promedio de lo reportando en estudios previos y asumiendo que la mayoría de los cetáceos oceánicos consumen invertebrados y que tuvieron una condición corporal saludable.

En un esquema general (Fig. 8 y 20), utilizando la información isotópica de ambos elementos, se observa que todas las especies de cetáceos estuvieron alimentándose en una misma cadena trófica oceánica a excepción de los calderones, de los cuáles algunos grupos presentaron una tendencia más costera. Sin embargo, las diferentes especies de cetáceos presentaron diferencias alimentarias tanto a nivel trófico como espacial. Las especies con

hábitos alimentarios similares tienden a reducir la competencia interespecífica alimentándose en diferentes localidades, de diferentes presas o utilizando diferentes estrategias (Gowans y Whitehead, 1995; Das *et al.*, 2000). Las diferencias en tamaño corporal, capacidad de buceo y de habilidades para capturar a sus presas son factores que refuerzan estas diferencias tróficas. En este estudio se observaron grupos de tursiones asociados a cachalotes, calderones y delfines comunes. Sin embargo, las diferencias encontradas en las posiciones tróficas entre estas especies nos indican que sus hábitos alimentarios no son similares. Suponiendo que se alimentaran en el mismo lugar y tiempo que los otros odontocetos, las diferencias encontradas en las señales isotópicas indican que los tursiones consumieron calamares de diferentes tamaños y/o complementaron su alimentación con otras especies de presa. En el caso de los cachalotes y los calderones, quienes exhibieron la mayor variabilidad isotópica, las diferencias encontradas entre los grupos muestreados nos hablan de la versatilidad trófica intraespecífica de estas especies, y la carencia de conocimiento acerca de sus movimientos y alimentación dentro del Golfo de California nos impiden explicar definitivamente estos resultados.

En cetáceos, la técnica de isótopos estables ha sido ampliamente utilizada para describir relaciones tróficas (Lesage *et al.*, 2001; Das *et al.*, 2003b; Capelli *et al.*, 2008); sin embargo tiene alcances limitados en la identificación directa de presas que contribuyen a las señales isotópicas del consumidor. En este estudio fue de gran utilidad para determinar las relaciones tróficas entre cetáceos y el calamar gigante, así como para ilustrar la aplicación de esta herramienta en un mejor entendimiento de las diferencias espaciales en el Golfo de California y de las diferencias tanto tróficas como ecológicas del calamar gigante y los cetáceos.

6.2.1 *Physeter macrocephalus*

Los valores isotópicos más bajos obtenidos en la piel de cachalotes recolectada en la boca del Golfo de California (encuentro 8), comparados con el resto de los encuentros con señales isotópicas similares (Tabla 4, Fig. 9), podría sugerir que los cachalotes de la boca estuvieron alimentándose poco tiempo en el Golfo y por lo tanto sus señales isotópicas sean aún del tipo oceánico, como lo es la boca del Golfo. A pesar de que se sabe poco acerca de los movimientos espaciales y temporales de los cachalotes en el Golfo y de su gran capacidad de

desplazamiento, las similitudes encontradas en los demás encuentros confirman este ecosistema como su zona de alimentación.

Aunque en este estudio se infiere que las diferencias isotópicas observadas entre el grupo de cachalotes muestreado en la zona de la boca y aquellos en el resto del Golfo son el reflejo de diferentes ecosistemas, no se descarta la posibilidad de que pudieran deberse a diferencias entre unidades sociales. Marcoux *et al.* (2007) reportan diferencias isotópicas entre grupos y clanes de cachalotes en el Pacífico Suroriental asociadas a diferencias sociales. Whitehead (2003) define unidad social como el conjunto de cachalotes que viven y se mueven juntos por períodos de años. Este mismo autor menciona que las asociaciones entre cachalotes son diversas y que se basan principalmente en la estructura social observada según la escala espacial y temporal que se considere. Por lo tanto, las diferencias en las asociaciones de gran escala entre cachalotes pudiera derivar también en diferencias alimentarias debido al aprendizaje de los individuos pertenecientes a unidades sociales diferentes (Marcoux *et al.*, 2007).

Los valores isotópicos promedios de los cachalotes hembras e inmaduros en este estudio ($\delta^{13}\text{C} = -15.2$ y $\delta^{15}\text{N} = 20.3$) fueron similares a lo previamente reportado para el Golfo de California ($\delta^{13}\text{C} = -13.8$ y $\delta^{15}\text{N} = 19.6$ Ruiz-Cooley *et al.*, 2004; $\delta^{13}\text{C} = -15.2$ y $\delta^{15}\text{N} = 19.3$ Díaz-Gamboa, 2003).

6.2.2 *Tursiops truncatus*

Los tursiones oceánicos fueron la especie mejor representada en este estudio, y los valores isotópicos promedio ($\delta^{13}\text{C} = -15.9$ y $\delta^{15}\text{N} = 19.1$) se mantuvieron en el rango previamente reportado para el Golfo de California ($\delta^{13}\text{C} = -15.7$ y $\delta^{15}\text{N} = 18.8$; Díaz-Gamboa, 2003). Estos resultados mostraron poca variación en las señales isotópicas entre ambos estudios a pesar de provenir de distintos años, diferentes áreas de muestreo y diferentes métodos de conservación (congelación contra DMSO). Esto indica que los hábitos alimentarios de los tursiones oceánicos no se han modificado por lo menos entre el 2002 y 2005. El ecotipo oceánico se alimenta principalmente de peces epipelágicos y cefalópodos (Noris y Prescott, 1961; Walker, 1981; Shane *et al.*, 1986; Barros y Odell, 1990; Waerebeek *et*

al., 1990). Aunado a una dieta poco variada, es posible que los diferentes grupos de tursiones se desplacen ampliamente entre las diferentes zonas del Golfo de California, resultando en una homogeneización de los valores isotópicos de nitrógeno. Por lo cuál, este desplazamiento debió estar comprendido en un tiempo promedio de 73 días, el cuál ha sido sugerido como la tasa de renovación de la piel (Hicks *et al.*, 1985) y que a su vez nos indica la escala de tiempo de la ventana trófica, a partir de la información isotópica encontrada.

6.2.3 *Delphinus sp.*

En este estudio la mayoría de las muestras de delfines comunes pertenecieron a *D. capensis*, lo cuál concuerda con lo reportado por Gerrodette y Palacios (1996), quienes mencionan que el delfín común de rostro largo es el cetáceo más abundante en el Golfo de California.

El valor isotópico promedio del $\delta^{15}\text{N}$ en la piel de los delfines comunes de rostro largo en este estudio (18.3‰) fue similar a lo previamente reportado en dientes de la misma especie también en el Golfo de California ($\delta^{15}\text{N} = 18.0\text{‰}$; Niño-Torres *et al.*, 2006). Esta similitud entre tejidos indica una baja variación en el alimento a lo largo de la vida de estos delfines, ya que la información isotópica en todo el diente refleja una dieta a largo plazo debido al depósito constante de dentina durante toda la vida del individuo (Walker y Macko, 1999). Para $\delta^{13}\text{C}$, la piel exhibió valores menores (-16.4‰) en comparación con los dientes (-13.2‰), lo cuál podría deberse al tejido usado ya que los dientes tienden a estar enriquecidos en ^{13}C . Una distribución más costera de esos delfines o un cambio en la dieta pudieran también explicar las diferencias en los valores de $\delta^{13}\text{C}$. A pesar de que se ha documentado que *D. capensis* prefiere aguas más someras y más cálidas que *D. delphis* (Perrin, 2002), en este estudio se observó la distribución simpátrica de ambas especies, lo cuál sugiere que la similitud en la señales isotópicas es el resultado de la alimentación en un nivel trófico similar.

Ambas especies de *Delphinus* han sido descritas principalmente piscívoras y con una amplia gama de presas entre las que se encuentran los peces epipelágicos y algunos calamares (Perrin, 2002). En este estudio se sugiere que ambas especies de delfines comunes se

alimentaron de calamares gigantes de 10 a 20 cm LM, aunque no se descarta la posibilidad de que complementan su dieta con peces pelágicos pequeños.

6.2.4 *Globicephala macrorhynchus*

La comparación isotópica entre grupos de calderones de aletas cortas reveló posiciones tróficas diferentes entre ellos (Tabla 8, Fig. 10), las cuáles no estuvieron relacionadas con las zonas del Golfo ni la proximidad a la costa, y sugieren que los grupos tienen hábitos tróficos diferentes o que reflejan diferentes áreas de alimentación. Se ha documentado cierta fidelidad a algunas áreas en el Golfo por parte de los calderones (Vázquez-Morquecho, 1997), por lo que las diferencias isotópicas podrían ser el reflejo de la señal de dichas áreas. Los calderones son cetáceos altamente sociales que forman grupos donde todas las clases de edad y sexo se incluyen (Olson y Reilly, 2002). Estos mismos autores mencionan que los individuos forman grupos estables con asociaciones matrilineales donde crecen y la mayoría permanecen de por vida y que en ocasiones diferentes grupos de calderones se juntan formando súper-agregaciones temporales, donde los machos se reproducen con hembras de otros grupos y luego regresan a sus grupos originales. Lo cuál refuerza la idea de que diferentes grupos pudieran distribuirse de forma heterogénea en el Golfo.

6.2.5 *Orcinus orca*

Los resultados correspondientes a *O. orca* provienen de pocas muestras y de dos grupos particulares, por lo cuál la señal isotópica promedio mostró poca variación (Tabla 9). Al comparar la señal de las orcas ($\delta^{13}\text{C} = -15.0$ y $\delta^{15}\text{N} = 20.0$) con las de algunas presas reportadas del Golfo de California, se concluye que los valores isotópicos concuerdan con los incrementos esperados en una relación depredador-presa ($\delta^{13}\text{C} = 1\text{‰}$ y $\delta^{15}\text{N} = 3\text{‰}$) (Hobson y Welch, 1992; Smit, 2001). Así es para el músculo de mantas *Mobula japonica* ($\delta^{13}\text{C} = -17.5$ y $\delta^{15}\text{N} = 16.3$) y *Mobula thurstoni* ($\delta^{13}\text{C} = -16.7$ y $\delta^{15}\text{N} = 16.9$) (Sampson-Tenorio, 2007). Esta relación depredador-presa también se ve reflejada con los valores de delfines comunes encontrada en este estudio (Tabla 6). A pesar de las diferencias en los hábitos alimentarios de ambas presas potenciales, es posible que el promedio de ambas esté reflejado en la señal isotópica de las orcas.

En un estudio con diferentes grupos de orcas en el Pacífico Nororiental, se reportan diferencias isotópicas entre ecotipos de orcas transeúntes y residentes (Herman *et al.*, 2005), los cuáles a su vez difieren en su dieta, siendo los transeúntes consumidores de mamíferos marinos y los residentes piscívoros (Ford, 2002). Las orcas muestreadas en el Golfo de California tuvieron señales similares a las orcas transeúntes de ese estudio ($\delta^{13}\text{C} = -16.7$ y $\delta^{15}\text{N} = 20.0$). Krahn *et al.* (2007) reportan que los valores isotópicos en orcas del “grupo L” en el Pacífico Nororiental ($\delta^{13}\text{C} = -15.8$ y $\delta^{15}\text{N} = 16.7$), así como la concentración de contaminantes organoclorados ($\Sigma\text{DDTs}/\Sigma\text{PCBs}$), corresponden a la señal de California. Los valores de isotopos que reportan son similares a los encontrados en este estudio y concuerda con el movimiento de orcas entre el Golfo de California y California reportado por medio de foto-recapturas, especialmente de un grupo denominado “LA” y que ha sido identificado como transeúnte (Guerrero-Ruiz *et al.*, 1998). Por lo cuál, es muy posible que las orcas muestreadas en este estudio sean transeúntes y se alimenten de mamíferos marinos.

6.3 Análisis de posición trófica

Los estudios de posiciones tróficas permiten conocer el lugar que ocupan los organismos en la circulación de energía y nutrientes en la cadena trófica en la que se desarrollan. Sin embargo, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ solamente brindan información relativa de la posición trófica, lo cuál puede llevar a errores en la comparación de estas posiciones de organismos de diferentes áreas. En este estudio se estimaron los niveles tróficos de los calamares y cetáceos a partir de sus composiciones isotópicas con referencia a la del fitoplancton superficial de la misma zona, lo cuál permitió la comparación de estos organismos en las diferentes áreas del Golfo de California.

Otra especie de calamar de menor tamaño, *Loligo sp* de hábitos más costeros, tuvo valores de $\delta^{15}\text{N}$ mayores que los de *D. gigas* de la misma talla (Fig. 4). Sin embargo, al estimar el nivel trófico a partir de $\delta^{15}\text{N}$ del fitoplancton de la zona donde fueron capturados, su nivel trófico fue similar al de *D. gigas* de talla similar (Tabla 10). En el caso de *D. gigas*, al estimar el nivel trófico se encontró que los calamares de la zona central y de la boca fueron mayores que los de la zona norte (Tabla 10) a diferencia de lo encontrado en el patrón de $\delta^{15}\text{N}$

por zonas y tallas (Tabla 2). Coincidiendo con lo encontrado para *D. gigas*, los cachalotes muestreados en la zona de la boca tuvieron los valores de $\delta^{15}\text{N}$ más bajos que los de otras zonas en el Golfo, y al estimar el nivel trófico fue similar al de la zona central y mayor que los de la zona sur (Tabla 11). Esto corrobora que los cambios en la base de la cadena trófica altera la señal isotópica de los niveles tróficos más altos y que las diferencias isotópicas a nivel espacial son reflejadas en los depredadores tope (Rau *et al.*, 2003; Menard *et al.*, 2007).

Estudios sobre nivel trófico de calamares han documentado el incremento en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y de nivel trófico proporcional al incremento del tamaño, debido al cambio en el consumo de presas de tallas más grandes (Kelly, 2000). En este estudio se observó el incremento en el nivel trófico asociado al incremento en talla en *D. gigas*. Los distintos niveles tróficos obtenidos por etapas de vida del calamar gigante contrastan las aproximaciones de Pauly *et al.* (1998), los cuáles atribuyen un mismo nivel trófico por tallas sin importar la especie de calamar, asignando un nivel trófico de 3.2 a aquellas menores de 50 cm LM y de 3.7 a las mayores de 50 cm. Por otra parte, basados en valores de $\delta^{15}\text{N}$, Ostrom *et al.* (1993) estimaron el nivel trófico de 3.1 para *Illex illecebrosus* de 24.5 cm LM, perteneciente a la misma familia que *D. gigas* (Ommastrephidae), lo cuál concuerda con lo encontrado en este estudio para *D. gigas* de talla similar. Esta variabilidad en el nivel trófico por tallas es de gran relevancia, sobretodo a la hora de inferir sobre los niveles tróficos de los depredadores.

La estimación del nivel trófico de los cetáceos por especie estuvo en concordancia con los valores de $\delta^{15}\text{N}$ promedio para cada especie, estando los cachalotes y las orcas en los niveles tróficos más altos, seguidos por los tursiones oceánicos, delfines comunes y calderones de aletas cortas. Una comparación de estos niveles tróficos con los inferidos para 97 mamíferos marinos (Pauly *et al.*, 1998) revela que los niveles tróficos estimados en cetáceos del Golfo de California son más bajos para los delfines (Tabla 18). Las estimaciones de estos autores se basan sobre información de la dieta, lo cuál resulta en una aproximación sobreestimada al asumir una dieta piscívora para la mayoría de los delfines, ya que una dieta que incluya cefalópodos oceánicos reflejará valores bajos de $\delta^{15}\text{N}$ en los tejidos de los depredadores (Kelly, 2000; Hooker *et al.*, 2001).

Tabla 18. Comparación de niveles tróficos en cetáceos.

Especie	Este estudio	Pauly <i>et al</i> (1998)
<i>P. macrocephalus</i>	4.3	4.4
<i>T. truncatus</i>	3.8	4.2
<i>Delphinus spp.</i>	3.6	4.2
<i>G. macrorhynchus</i>	3.6	4.3
<i>O. orca</i>	4.2	4.5

6.4 Biomasa de calamar

La estimación de biomasa de calamar gigante para primavera en el Golfo de California (177,954.5 tons CI = 94,986.2 a 260,922.8) fue similar a la estimación de 172,344.2 tons (CI = 162,567.8 a 182,120.6) reportada en cruceros del Instituto Nacional de la Pesca para el verano del mismo año desde el sur de las Grandes Islas hasta Loreto, Baja California Sur y Yavaros, Sonora (Velázquez-Abunader, datos no publicados). Es posible que los mayores intervalos de confianza de la estimación de primavera se deban a que se realizó con un menor número de estaciones de muestreo, así como la consideración de un área mayor al incluir la zona sur, dónde se encontró una concentración importante de calamar gigante (Fig. 11 y 12). Sin embargo, la estimación realizada para otoño en este estudio muestra un incremento importante en la biomasa total (Tabla 13). Esto sugiere la migración de al menos una gran parte del recurso a la zona norte en otoño, lo cuál no concuerda con la migración sugerida de *D. gigas*, que considera una emigración de verano a otoño de la zona central del Golfo hacia el sur y fuera del mismo (Ehrhardt *et al.*, 1986). Tomando en cuenta que esta especie es considerada un depredador altamente voraz y con una tasa metabólica acelerada (Ehrhardt *et al.*, 1986; Markaida y Sosa.Nishizaki, 2001), es posible que el incremento de biomasa total estimada en otoño sea el reflejo del incremento en talla de los calamares.

El reclutamiento de calamar gigante en primavera en la zona central del Golfo de California es el más importante y es el que sustenta la pesquería en verano, siendo a su vez el resultado de desove en un tiempo anterior y en otra área dentro o fuera del Golfo (Hernández-Herrera *et al.*, 1998). Estos mismos autores, descartan un segundo reclutamiento en la zona central del Golfo en otoño, y mencionan la posibilidad de que éste ocurra en un área diferente. El cambio en la distribución y biomasa del calamar gigante registrado en este estudio, siendo las zonas central y sur importantes en primavera mientras que la zona norte lo fue en otoño, podría explicar un segundo reclutamiento anual en la zona norte. Estudios previos, describen que la distribución de calamar gigante varía estacionalmente, considerando solamente su presencia en Baja California Sur y Sonora en primavera, en Baja California Sur en verano, fuera de la península de Baja California en otoño y en la zona central del Golfo en invierno (Ehrhardt *et al.*, 1986), y desde 1994 se ha observado su presencia en Santa Rosalía en verano y en Guaymas en invierno (Markaida y Sosa.Nishizaki, 2001).

En este estudio se registraron diferentes tamaños de manto en las capturas, tanto en primavera como en otoño, coincidiendo las mayores tallas en las zonas de mayor abundancia (Fig. 12). Nesis (1983) menciona que las formas de talla grande de calamar gigante son el resultado de desarrollarse en áreas de surgencia de aguas frías con alimento abundante. Esto coincide con lo observado en este estudio ya que las tallas de mayor tamaño de se registraron en las proximidades de las Grandes Islas, lugar que se caracteriza por fuertes surgencias por corrientes de marea (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991; Lavín *et al.*, 1997). Por medio de análisis de frecuencias en los tamaños de manto, se implementó una estrategia de manejo de la pesquería del calamar gigante en el Golfo de California basada en la existencia de un solo cohorte (Hernández-Herrera *et al.*, 1998). Sin embargo, se ha sugerido que la especie presenta desoves ocasionales en diferentes regiones y épocas del año reflejando una estructura poblacional compleja con diferentes tallas de madurez sexual y múltiples cohortes intra-anales (Ehrhardt *et al.*, 1986; Markaida, 2006; Bazzino *et al.*, 2007). Los resultados obtenidos en este estudio apoyan la idea de diferentes cohortes entre temporadas.

6.5 Densidad de cetáceos

6.5.1 Esfuerzo y distribución

El esfuerzo total de observación durante los cruceros fue el doble en primavera comparado con el esfuerzo en otoño. Uno de los factores principales en esta diferencia fueron las condiciones adversas del clima en otoño, ya que el estado del mar fue frecuentemente mayor de 3 en escala Beaufort durante el recorrido de los transectos, lo cuál no permitió la realización correcta del esfuerzo de observación, especialmente en la zona sur. Por lo cuál, las estimaciones de otoño en la zona sur no se consideraron representativas.

Las especies más comunes avistadas en ambas temporadas fueron *P. macrocephalus*, *T. truncatus*, *Delphinus sp.* y *G. macrorhynchus*. A excepción de *Delphinus sp.*, fue evidente el cambio en la distribución de estas especies entre temporadas, siendo importantes las zonas central y sur en primavera y la zona norte en otoño (Fig. 14 y 17). En un crucero realizado en el Golfo de California en verano-otoño de 1993 (Mangels y Gerrodette, 1994), las especies más comúnmente avistadas fueron los delfines comunes, tursiones y delfines no identificados. Estos mismos autores, también encontraron comúnmente al delfín de Risso *Grampus griseus*, especie conocida como teutófaga. El registro de sólo un avistamiento de esta especie en primavera contrasta esos resultados, y es probable que se deba a la conducta discreta que presenta esta especie en superficie, así como el tamaño de grupo pequeño que forman, ya ambos factores que dificultan su avistamiento (Wade y Gerrodette, 1993). No se puede descartar que esta especie haya disminuido considerablemente su abundancia desde esa fecha o que el menor esfuerzo de observación haya sido un factor importante en la ausencia de sus avistamientos.

La distribución de los cachalotes en la zona sur y central en primavera concuerda con lo reportado para la primavera de 1998 y la de 1999 (Jaquet y Gendron, 2002). El cambio en la distribución hacia la zona central y norte en otoño difiere de lo reportado en verano-otoño en 1993, cuando no se observaron cachalote en la zona norte (Mangels y Gerrodette, 1994).

De forma similar, los tursiones se encontraron en las zonas central y sur en primavera, mientras que en otoño solamente se avistaron en la zona norte (Fig. 14 y 17). En contraste,

Mangels y Gerrodette (1994) reportan la distribución de tursiones en las tres zonas del Golfo de California en verano-otoño de 1993. Es importante resaltar que estos autores encuentran avistamientos de esta especie cercanos a la costa en la zona norte y no distinguen entre el ecotipo costero y oceánico. Por lo cuál es muy probable que sea la distribución de tursiones oceánicos sea similar a la observada en este estudio.

Los delfines comunes presentaron la distribución más amplia de todos los cetáceos avistados, encontrándose en las tres zonas del Golfo en primavera, y en la zona norte y central en otoño (Fig. 14 y 17), lo cuál concuerda con la distribución reportada por Mangels y Gerrodette (1994) en verano de 1993.

Los calderones de aletas cortas se distribuyeron en la zona central y sur en primavera, y concuerda con la distribución reportada para esta especie en verano de 1993 (Mangels y Gerrodette, 1994). En contraste, en otoño solamente se observó a esta especie en la zona norte del Golfo.

6.5.2 Estimaciones

En verano-otoño de 1993, se reportan las estimaciones de densidad y abundancia de varios cetáceos en el Golfo de California a partir de una misma tasa de encuentro para todo el Golfo, además de contemplar un área total de estudio mucho mayor que la considerada en este estudio (Gerrodete y Palacios, 1996). Tomando en cuenta los cambios de distribución de los cetáceos entre temporadas y la diferencia en el esfuerzo de observación por zona, se asume que las estimaciones mediante la estratificación por zonas en el Golfo de California sería lo más recomendable a diferencia de las realizadas por esos autores (Buckland *et al.*, 2001).

Las estimaciones de densidad y abundancia de *P. macrocephalus*, *T. truncatus*, *Delphinus sp.* y *G. macrorhynchus* están dentro del rango previamente reportado por Gerrodete y Palacios (1996). A pesar de que se observó un cambio en la distribución de los cetáceos de primavera a otoño, las estimaciones de densidad y abundancia totales fueron similares entre temporadas. Esto podría indicar que el uso del hábitat se ha mantenido constante desde 1993.

6.5.2.1 *Physeter macrocephalus*

En este estudio se estimó una $g(0) = 0.81$ (Var. = 0.18), a partir de la información recabada por observadores independientes en primavera. En cruceros en la costa de California se reporta una $g(0) = 1$ para esta especie a partir de observadores independientes, utilizando binoculares 25x150 sobre una plataforma de 10 m sobre el nivel del mar (Barlow, 1994). Las estimaciones de $g(0)$ a partir de observadores independientes son de gran utilidad en el mejoramiento de las estimaciones de cachalotes debido a que normalmente tienden a la subestimación por efecto de la conducta de buceo. Sin embargo, estas estimaciones solamente toman en cuenta los avistamientos no detectados por los observadores principales e ignoran la fracción de animales que no están disponibles dentro del rango visual de todos los observadores ya que se encuentran buceando (Barlow y Sexton, 1996). Mediante un modelo de simulación para estimar la $g(0)$ de cachalotes, a partir de observaciones en transectos lineales con binoculares 25x150, y basados en tres componentes (modelo de búsqueda, modelo de buceo y modelo de detección), Barlow y Sexton (1996) reportan valores de 0.82 (CV = 0.13), 0.87 (CV = 0.09) y 0.53 (CV = 0.07) con ciclos de buceo de 10, 30 y 60 minutos, respectivamente, lo cuál es similar al valor de $g(0)$ utilizado en este estudio para cachalotes, ya que la mayoría de los avistamientos de cachalotes fueron de hembras y juveniles con buceos promedio de 30 a 40 minutos. Por lo cuál, las estimaciones de este estudio seguramente no contemplan en su totalidad a los cachalotes machos solitarios que tienen una capacidad de buceo mayor.

En el caso especial de los cachalotes, el odontoceto de mayor tamaño, es relativamente fácil detectar los soplos a grandes distancias en estado de mar entre 0 y 2 en la escala Beaufort. Otro factor que ayuda a esta detección es que debido a sus largos períodos de buceo, pasan períodos alrededor de 8 a 9 minutos en superficie (Watkins *et al.*, 2002; Drouot *et al.*, 2004; Davis *et al.*, 2007) por lo que son relativamente fáciles de detectar. También se facilita la detección cuando se encuentran en grupos grandes debido a que son varios soplos a diferencia de un animal solitario, especialmente cuando sus inmersiones no están sincronizadas, por lo que se observan soplos durante un tiempo mayor al tiempo en superficie de un solo individuo.

Las estimaciones de densidad en primavera fueron mayores en la zona central, mientras que en otoño lo fueron en la zona norte. La estimación de primavera concuerda con lo encontrado por Jaquet y Gendron (2002), quienes reportan una mayor abundancia relativa de cachalotes en la zona central del Golfo, especialmente en las cercanías a la depresión de Guaymas y San Pedro Mártir aunque no exploraron la zona norte. En este estudio se estimó una abundancia de 1,582 cachalotes en primavera y 1,853 en otoño para el Golfo de California (Tabla 14). Esto está con concordancia con la existencia de más de 800 individuos diferentes registrados fotográficamente desde 1993 hasta la fecha en el laboratorio de mamíferos marinos del CICIMAR. Basados en la técnica de fotoidentificación, Jaquet *et al.* (2003) estiman 941 cachalotes (LCI = 386; LCS = 2,493) en la zona central y sur del Golfo para 1998-1999, y también Gerrodette y Palacios (1996) estimaron 417 cachalotes (LCI = 164; LCS = 1,144) para el verano de 1993. Tomando en cuenta los resultados obtenidos en este estudio con los anteriores, se observa que existe una sobreposición con los intervalos de confianza de la abundancia de cachalotes desde 1993 a la fecha en el Golfo de California. Jaquet y Gendron (2002) notaron la presencia de súper-agregaciones de cachalotes cerca de la isla San Pedro Mártir, dónde además se ha observado la presencia de esta especie durante muchos años. Debido a que no hubo observaciones en esta zona en particular en este estudio en otoño, existe la posibilidad de una subestimación de cachalotes en otoño.

6.5.2.2 *Tursiops truncatus*

La densidad de tursiones estimada en primavera ($0.17/\text{Km}^2$) fue similar a lo previamente reportado ($0.13/\text{Km}^2$) en el verano de 1993 en el Golfo (Gerrodette y Palacios, 1996). En contraste, la estimación de otoño ($0.53/\text{Km}^2$) fue mayor. Al estimar la abundancia total de esta especie, se observó sobreposición en los intervalos de confianza entre temporadas.

6.5.2.3 *Delphinus sp.*

En contraste con las otras especies de cetáceos analizadas en este estudio, las estimaciones de densidad, tanto primavera como otoño, mostraron los valores más altos en la zona norte (Tabla 14), y para todo el Golfo se estimó una densidad de 0.07 delfines

comunes/Km² en primavera y 0.47/Km² en otoño. En contraste, Gerrodette y Palacios (1996) estiman una densidad de *D. capensis* de 0.264/Km² y de *D. delphis* de 0.122/Km² para el verano de 1993. Al igual que los tursiones, al tomar en cuenta todas las zonas del Golfo, se observó sobreposición entre los intervalos de confianza en la abundancia de esta especie.

A pesar de que no se pudo hacer la distinción entre *D. capensis* y *D. delphis* en todos los avistamientos, es probable que la mayoría sean de *D. capensis*, ya que casi todos los avistamientos identificados fueron de *D. capensis*. Esto concuerda con lo reportado por Gerrodette y Palacios (1996), quienes mencionan que el delfín común de rostro corto es el cetáceo más común en todos los países del Pacífico Tropical Oriental a excepción de Colombia y del Golfo de California, en donde el delfín común de rostro largo es el más común.

6.5.2.4 Delfines sin identificar la especie

La categoría de delfines sin identificar resulta ante la dificultad de definir la especie debido a que se encontraron lejos del transecto. La importancia de esta categoría radica en que podría complementar las estimaciones de *T. truncatus* y *Delphinus sp.* Las estimaciones de densidad de esta categoría en primavera mostraron que los valores más altos estuvieron en la zona sur, seguidos por la zona central y norte (Tabla 14).

6.5.2.5 *Globicephala macrorhynchus*

Las estimaciones de densidad hechas en este estudio evidenciaron que los valores más altos estuvieron en la zona central en primavera, mientras que la mayor de todas se estimó en otoño en la zona norte (Tabla 14). La estimación de densidad de calderones de aletas cortas en el Golfo de California en primavera (0.02 /Km²) fue menor a la de otoño (0.16/Km²). Comparando estas estimaciones con lo estimado para esta especie en verano de 1993 (0.01/Km²) (Gerrodette y Palacios, 1996), se encuentra similitud solamente con aquella de primavera. Al igual que el resto de las otras especies, al tomar en cuenta todas las zonas del Golfo, se encuentra sobreposición entre los intervalos de confianza en la abundancia de esta especie.

6.6 Relaciones tróficas espacio-temporales

Por medio del Escalamiento No Métrico Multidimensional se obtuvo una ordenación significativa que hizo evidente una estructuración heterogénea de los odontocetos en el Golfo de California a partir de las variables ambientales analizadas. La biomasa de *D. gigas* explicó la mayor parte de la variabilidad espacio-temporal de las especies de odontocetos teutófagos (51.4%), encontrándose en estrecha asociación con las zonas de mayor abundancia de su presa principal en el Golfo de California. Esta heterogeneidad espacial fue corroborada por el Análisis Permutacional de Multi-Respuesta, y mediante el Análisis Indicador de Especies se observó que los cetáceos odontocetos tuvieron preferencia a diferentes zonas del Golfo entre temporadas. También se observó que *P. macrocephalus*, *T. truncatus* y *G. macrorhynchus* tuvieron mayor presencia (aunque no significativa) en las zonas del Golfo con mayor concentración de calamar entre temporadas y sin presencia en zonas donde no hubo calamar (Fig. 12, Tabla 17). Este resultado era esperado debido a que las tres especies son consideradas teutófagas (Olson y Reilly, 2002; Díaz-Gamboa, 2003; Ruiz-Cooley *et al.*, 2004; Astruc y Beaubrun, 2005) y se observó anteriormente que la distribución en las áreas del Golfo, del calamar y los cetáceos, fue similar entre temporadas. A su vez, *Delphinus sp.* tuvieron presencia en todas las zonas del Golfo en ambas temporadas, con mayoría en las de otoño, indicando tener una asociación relativamente menor con las zonas de concentración de biomasa de *D. gigas* en relación con la densidad de estos cetáceos. Es posible que la biomasa de *D. gigas* no sea un factor importante para *Delphinus sp.* por su amplio espectro de hábitos alimentarios, especialmente piscívoros (Perrin, 2002) y su versatilidad oportunista de consumir distintas presas dependiendo de su disponibilidad (Santos *et al.*, 2005). En el Mar Mediterraneo, Praca y Gannier (2008) encontraron segregación en los hábitats de tres cetáceos teutófagos, *P. macrocephalus*, *G. macrorhynchus* y *G. griseus* asociada a gradientes de temperatura superficial, salinidad, profundidad, concentración de clorofila y la pendiente de la plataforma continental. Astruc y Beaubrun (2005) sugieren que a pesar de que algunos cetáceos teutófagos comparten presas y nichos tróficos en el Mar Mediterraneo, no existe competencia intensa entre ellos debido a que complementan sus dietas con especies no compartidas entre depredadores.

En el caso de la clorofila a, esta variable tuvo influencia positiva en la densidad de *Delphinus sp.* y *G. macrorhynchus* y de forma negativa para *P. macrocephalus*. Se ha sugerido que existe una consistencia en los requerimientos de producción primaria por parte de los mamíferos marinos entre las diferentes áreas del Océano Pacífico, a pesar de las diferencias en los valores de producción primaria y retraso temporal en la transferencia de energía entre extremos de la trama trófica (Trites *et al.*, 1997). Estos mismos autores sugieren que esto se debe a la capacidad de los mamíferos marinos de explotar al máximo su nicho ecológico y maximizar el uso de los recursos disponibles. Para *G. macrorhynchus*, los resultados de este estudio corroboran la correlación positiva entre la concentración de clorofila y la densidad de esta especie encontrada por Praca y Gannier (2008) en el Mar Mediterraneo, y también la explicada por Davis *et al.* (2002) como la ocurrencia de esta especie en zonas de giros donde la termoclina es somera. Para *Delphinus sp.*, se corrobora la correlación positiva con la concentración de clorofila en el Pacífico Oriental Tropical (Reilly y Fiedler, 1994; Danil y Chivers, 2006). Los resultados del presente estudio también corroboran la correlación negativa encontrada en el Golfo de California durante primavera entre la concentración de clorofila a y la densidad de *P. macrocephalus* (Chávez-Andrade, 2006), en la corriente de California (Smith *et al.*, 2004) y en el Golfo de México (Braumgartner *et al.*, 2001). Con una escala espacial y temporal mayor, Jaquet *et al.* (1996) encontraron correlación positiva entre la concentración de clorofila y la densidad de esta especie en el Océano Pacífico, debido al desfase en el tiempo de al menos cuatro meses entre los valores altos en la concentración de clorofila y la densidad de *P. macrocephalus*. En contraste, Jaquet y Whitehead (1996) no encontraron correlación significativa a en escalas de espacio y tiempo cortas entre la concentración de fitoplancton y la densidad de *P. macrocephalus* en el Pacífico Sur. Por lo cuál resulta importante considerar el desfase temporal y espacial de mayor escala en estudios de este tipo.

Con respecto a la temperatura superficial del mar y biomasa de zooplancton, estas variables tuvieron influencia positiva en la densidad de *T. truncatus*, negativa en la de *Delphinus sp.* y no tuvieron influencia para *P. macrocephalus* y *G. macrorhynchus*. Davis *et al.* (2002) sugieren que la correlación positiva entre la biomasa de zooplancton y la cantidad de paralarvas de cefalópodos es un indicio de zonas preferenciales de cetáceos teutófagos. En

este estudio solamente se encontró ésta relación para *T. truncatus*. Es posible que la relación entre la biomasa del zooplancton y las paralarvas de cefalópodos, se deba a que la mayoría del zooplancton está conformada por copépodos, lo cuál puede ser el alimento de este estadio de calamar. En el caso de *T. truncatus*, los resultados corroboran la correlación positiva de la densidad de esta especie con la biomasa del zooplancton encontrada en el Golfo de México (Baumgartner *et al.*, 2001). Estos mismos autores también encontraron correlación positiva significativa con la temperatura superficial del mar, sugiriendo la asociación de esta especie con frentes oceánicos. Para *Delphinus sp.*, los resultados de este estudio corroboran la correlación negativa con la temperatura superficial del mar y la biomasa del zooplancton tanto en el Pacífico Oriental Tropical como en Atlántico Norte Occidental, sugiriendo la preferencia de esta especie por hábitats de surgencia y en la frontera fría de los frentes oceánicos (Reilly y Fiedler, 1994; Griffin, 1997). En el caso de *P. macrocephalus* y *Globicephala sp.*, nuestros resultados confirman la relación nula entre estas dos variables y las densidades de estas especies en el Océano Pacífico (Reilly y Fiedler, 1994; Jaquet y Whitehead, 1996). En contraste, el Golfo de México se encontró una correlación negativa entre la temperatura superficial y la densidad de *P. macrocephalus* (Davis *et al.*, 1998).

6.7 Enfoque multidisciplinario

En el Golfo de California se encontraron evidencias de provincias isotópicas de carbono y nitrógeno desde la base de la cadena trófica, el fitoplancton superficial, como en los eslabones superiores, en diferentes tallas de calamar y también en las diferentes especies de cetáceos. Esto se debe principalmente a la gran variedad de hábitats dentro del Golfo, así como la presencia de ciertos eventos oceanográficos que promueven el aporte de nutrientes en algunas zonas y en otras no. Conscientes de estas diferencias isotópicas en el Golfo, se realizó la comparación intra- e interespecífica de nivel trófico de calamar gigante y los cetáceos teutófagos y se identificaron relaciones tróficas de depredador-presa entre ellos, así como también algunas posiciones tróficas similares. Además, se corroboraron estas relaciones tróficas depredador-presa mediante el Escalamiento No Métrico Multidimensional, en el cuál se observó que la densidad de los cetáceos entre zonas y temporadas estuvo explicada en su mayoría por la distribución de la biomasa del calamar gigante, lo cuál indica que la distribución espacio-temporal de los cetáceos estuvo influenciada por el movimiento de su presa principal. Sin embargo, se observó a su vez una segregación en los hábitats preferenciales de estos cetáceos, así como también una preferencia por calamares de diferentes tallas, sugiriendo una reducción en la competencia entre la comunidad de cetáceos teutófagos por el recurso calamar gigante.

Con base en lo anterior, podemos sugerir que los cachalotes hembras e inmaduros se alimentaron principalmente de calamares gigantes medianos y grandes de 31 a 60 cm LM en zonas con alta biomasa de calamar y baja concentración de clorofila a. Los tursiones oceánicos se alimentaron principalmente de calamares medianos de 21 a 30 cm LM en zonas con alta biomasa de calamar, altas concentraciones de zooplancton y temperatura superficial relativamente alta. En el caso de los delfines comunes, éstos se alimentaron de calamares pequeños de 11 a 20 cm LM en zonas con alta concentración de clorofila a y baja concentración de zooplancton y temperatura superficial relativamente baja, sugiriendo una versatilidad trófica para no estar restringidos a una alta biomasa de calamar. A su vez, los calderones de aletas cortas presentaron una amplia gama trófica indicando que algunos grupos se alimentaron de calamares gigantes pequeños de 1 a 10 cm LM en zonas con alta biomasa de calamar y alta concentración de clorofila a.

Se ha observado una expansión en la distribución y un incremento poblacional de *D. gigas* en el Pacífico Oriental, atribuidos principalmente a la reducción en las poblaciones de depredadores tope como los atunes, tiburones y picudos, entre otros (Zeidberg y Robinson, 2007). Estos mismos autores mencionan que el rápido crecimiento hasta tallas grandes y su aparente reproducción todo el año, son factores que le permiten al calamar gigante ocupar los nichos de los depredadores tope en declive debido a la reducción en la mortalidad de los calamares juveniles por depredación, a la disminución de la competencia con depredadores tope y al aumento de presas por una menor depredación. En el Golfo de California se ha reportado el incremento en la abundancia de calamar gigante desde 1994 y solamente han registrado decrementos importantes ligados a eventos de El Niño (Nevárez-Martínez *et al.*, 2000; Bazzino *et al.*, 2007; Rosas-Luis *et al.*, 2008). Además, esta especie es considerada como clave para del funcionamiento trófico en el Golfo debido a que es la presa principal de tiburones, peces epipelágicos de gran tamaño y cetáceos, y a su vez depredador de peces epipelágicos pequeños, calamares y crustáceos (Rosas-Luis *et al.*, 2008). En este estudio, se observaron cambios en la distribución de calamar gigante, así como también en la de los cetáceos teutófagos en las zonas del Golfo de primavera a otoño, con una mayor biomasa de calamar en otoño y una abundancia similar de cetáceos entre temporadas, lo cuál sugiere la existencia de varios cohortes de calamar entre temporadas y una demanda constante de este recurso por diferentes especies de cetáceos. Basándose en las estimaciones de abundancia en las de la tasa de consumo diario de cada especie de cetáceos de Trites *et al.* (1997) y asumiendo que solamente se alimentaron de calamar gigante, se hizo una aproximación del consumo de esta presa por los cetáceos teutófagos por temporadas en el 2005 en el Golfo de California, y luego se comparó con las estimaciones de biomasa de *D. gigas* (Tabla 19-21). Al parecer el calamar gigante en el Golfo no es un recurso limitante para su consumo por los cetáceos teutófagos, aún adicionándole las ~50,000 tons en la captura anual registrada por las pesquerías (Rosas-Luis *et al.*, 2008). Esto confirma que el calamar gigante desempeña un papel importante en la trama trófica del Golfo de California tanto como presa como depredador, por lo que la expansión en su distribución y su incremento poblacional tendrán gran impacto en las comunidades de cetáceos teutófagos dadas las relaciones de depredador-presa como de competencia entre ellos.

Tabla 19. Peso promedio de cetáceos teutófagos y estimaciones de tasa de consumo diario. Los pesos promedios de *P. macrocephalus* y *G. macrorhynchus* son basados en hembras adultas y los de *Delphinus sp.* en individuos de *D. capensis* adultos.

Especie	Peso promedio (Kg)	Tasa de consumo diario^(a) (Kg)
<i>P. macrocephalus</i>	15,000 ⁽¹⁾	219.22
<i>T. truncatus</i>	275 ⁽²⁾	8.94
<i>Delphinus sp.</i>	135 ⁽³⁾	5.06
<i>G. macrorhynchus</i>	1,500 ⁽⁴⁾	34.74

(a) Tasa de consumo diario = $0.1 * \text{Peso}^{0.8}$ (Trites *et al.*, 1997); (1) Whitehead, 2003; (2) Reynolds-III *et al.*, 2000; (3) Perrin, 2002; (4) Kasuya y Marsh, 1984.

Tabla 20. Abundancia y tasa de consumo diario de cetáceos teutófagos en primavera y otoño de 2005 en el Golfo de California (N = abundancia; LCI = límite de confianza inferior; LCS = Límite de confianza superior; R = Tasa de consumo diario en toneladas).

Especie	Primavera			Otoño		
	N	LCI	LCS	N	LCI	LCS
<i>P. macrocephalus</i>	791	228	3093	917	314	2707
<i>T. truncatus</i>	12692	4840	36271	9984	3236	30798
<i>Delphinus sp.</i>	3234	820	12771	9285	2007	44206
<i>G. macrorhynchus</i>	864	297	2512	3022	432	21118
Especie	R	LCI	LCS	R	LCI	LCS
<i>P. macrocephalus</i>	173.40	49.98	678.05	201.02	68.84	593.43
<i>T. truncatus</i>	113.47	43.27	324.26	89.26	28.93	275.33
<i>Delphinus sp.</i>	16.36	4.15	64.62	46.98	10.16	223.68
<i>G. macrorhynchus</i>	30.02	10.32	87.27	104.98	15.01	733.64

Tabla 21. Tasa de consumo diario y por temporadas de cetáceos teutófagos y biomasa de calamar gigante en primavera y otoño de 2005 en el Golfo de California (E = estimación en toneladas; LCI = límite de confianza inferior; LCS = Límite de confianza superior).

Valores	Primavera			Otoño		
	E	LCI	LCS	E	LCI	LCS
Tasa de consumo DIARIO de cetáceos teutófagos	333	108	1,154	442	123	1,826
Tasa de consumo por TEMPORADAS de cetáceos teutófagos	60,818	19,659	210,641	80,710	22,434	333,260
Biomasa de calamar gigante por TEMPORADAS	177,955	94,986	260,923	718,484	462,215	974,953

7. CONCLUSIONES

Se encontraron evidencias de provincias isotópicas de carbono y nitrógeno en el Golfo de California desde el fitoplancton superficial hasta el calamar y los cetáceos.

Se encontró una clara tendencia de incremento en los valores isotópicos con respecto a la talla del calamar gigante, corroborando lo previamente reportado por Ruiz Cooley *et al.* (2006).

Existió una mayor proporción de calamares de tallas grandes en otoño con una distribución más norteña, y en primavera con tallas menores y una distribución central-sureña. Las diferencias observadas tanto en la distribución como en los tamaños de manto de las capturas, apoyan la idea de diferentes cohortes entre temporadas.

Los cachalotes, orcas y calderones de aletas cortas reflejaron un ambiente más cercano a la costa ($\delta^{13}\text{C}$) a diferencia de los tursiones oceánicos y delfines comunes quienes reflejaron un ambiente más oceánico. A su vez, los cachalotes y orcas ocuparon los niveles tróficos más altos ($\delta^{15}\text{N}$), seguidos por los tursiones, y los delfines comunes y calderones de aletas cortas con los niveles tróficos más bajos.

Se observaron diferencias en la distribución de los cetáceos con una mayor densidad en la zona central y sur en primavera y en otoño en la zona norte. Se encontró sobreposición en las estimaciones de abundancia de los cetáceos por temporada.

Se identificaron relaciones de depredador-presa entre las diferentes especies de cetáceos y calamares de diferentes tallas, así como también posiciones tróficas similares entre calamares y cetáceos.

La distribución de la densidad de los cetáceos entre zonas y temporadas en el Golfo de California estuvo explicada en su mayoría por la distribución de la biomasa del calamar gigante. También se encontró una segregación en los hábitats preferenciales de los cetáceos.

8. LITERATURA CITADA

Abend, A. y T. Smith. 1997. Differences in stable isotope ratios of carbon and nitrogen between long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) and their primary prey in the western north Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*. 54: 500-503.

Aguñiga-García, S. 1999. Geoquímica de la cuenca estuarina del Río Colorado: $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$ y biomarcadores lipídicos en sedimentos superficiales. Tesis de Doctorado, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California, Mexico.

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.

Álvarez-Borrego S. 1983. Gulf of California. P. 427-449. *En*: Ketchum, B.H. (Ed.) *Ecosystems of the World 26 Estuaries and Enclosed Seas*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, 500 pp.

Álvarez-Borrego, S. y J.R. Lara-Lara. 1991. The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. P. 555-567. *En*: B.R.T. Simoneit y J.P. Dauphin (Eds.). *The Gulf and peninsular province of the Californias*. American Association of Petroleum Geologists Memoirs No. 47.

Amos, W. y A.R. Hoelzel. 1991. Long-term preservation of whale skin for DNA analysis. P. 99-103. *En*: A.R. Hoelzel (Ed.). *Genetic ecology of whales and dolphins. Report of the International Whaling Commission*, (Special issue 13). 311 pp.

Arnbom, T. 1987. Individual identification of sperm whales. *Report of the International Whaling Commission*. 37: 201-204.

Astruc, G. y P. Beaubrun. 2005. Do Mediterranean cetaceans diets overlap for the same resources? *European Research on Cetaceans*. 19:81.

Badan-Dangon, A., C. Koblinsky y T. Baumgartner. 1985. Spring and summer in the Gulf of California: observations of surface thermal patterns. *Acta Oceanológica*. 1:13-22.

Barlow, J. y S. Sexton. 1996. The effect of diving and searching behavior on the probability of detecting track-line groups, *go*, of long-diving whales during line-transect surveys. *Southwest Fisheries Science Center Administrative Report LJ-96-14*. 21 pp.

Barros, N. y D. Odell. 1990. Food habits of bottlenose dolphins in the south-eastern United States. P. 309-328. *En*: S. Leatherwood y R.R. Reeves (Eds.). *The Bottlenose Dolphin*. Academic Press. USA. 653 pp.

Bazzino, G., C. Salinas-Zavala y U. Markaida. 2007. Variabilidad en la estructura poblacional del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en Santa Rosalía, región central del Golfo de California. *Ciencias Marinas*. 33(2):173-186.

Bode, A., P. Carrera y S. Lens. 2003. The pelagic foodweb in the upwelling ecosystem of Galicia (NW Spain) during spring: natural abundance of stable carbon and nitrogen isotopes. *ICES Journal of Marine Science*. 60(1):11-22.

Boutton, T. 1991. Stable carbon isotope ratios of natural materials: I. Sample preparation and mass spectrometric analysis. P. 173-185. *En*: D. Coleman y B. Fry (Eds.). *Carbon Isotope Techniques*. Academic Press. USA. 274 pp.

Brandes, J. A., A.H. Devol, T. Yoshinari, D.A. Jakakumar y S.W.A. Naqvi. 1998. Isotopic composition of nitrate in the central Arabian Sea and eastern tropical North Pacific: A tracer for mixing and nitrogen cycles. *Limnology and Oceanography*. 43(7): 1680-1689.

Braumgartner, M.F., K.D. Mullin, L.N. May y T.D. Leming. 2001. Cetacean habitats in the northern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin*. 99:219–239.

Bray, N. 1988. Thermohaline circulation in the Gulf of California. *Journal of Geophysical Research*. 93: 4993-5020.

Brinton, E., A. Fleminger y D. Siegel-Causey. 1986. The temperate and tropical planktonic biotas of the Gulf of California. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report*. 27:228-266.

Buckland, S.T., D.R. Anderson, K.P. Burnham, J.L. Laake, D.L. Borchers y L. Thomas. 2001. *Introduction to Distance Sampling: Estimating abundance of biological populations*. Oxford University Press. 432 pp.

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

Carpenter, E.J., H. R. Harvey, B. Fry y D.G. Capone. 1997. Biogeochemical tracers of the marine cyanobacterium *Trichodesmium*. *Deep Sea Research part I*. 44(1): 27-38.

Capelli, R., K. Das, R. De Pellegrini, G. Drava, G. Lepoint, C. Miglio, V. Minganti y R. Poggi. 2008. Distribution of trace elements in organs of six species of cetaceans from the Ligurian Sea (Mediterranean), and the relationship with stable carbon and nitrogen ratios. *Science of the Total Environment*. 390:569-578.

Castro R., V.M. Godínez, M.F. Lavín, E. Beier y C.E. Cabrera-Ramos. 2006. Hydrography of the southern Gulf of California during the North American Monsoon Experiment: Campaign NAME-02, August 7-20, 2004. Departamento de Oceanografía Física, CICESE. 221 pp.

Chávez-Andrade, M. 2006. Caracterización del hábitat de grandes cetáceos del Golfo de California durante invierno. Tesis de maestría. CICIMAR-IPN. México. 68 pp.

Clarke, M. 1986. Cephalopods in the diet of odontocetes. P. 281-321. *En*: M. Bryden y R. Harrison (Eds.). *Research on dolphins*. Clarendon Press. USA. 478 pp.

Danil, K. y S.J. Chivers. 2006. Habitat-based spatial and temporal variability in life history characteristics of female common dolphins *Delphinus delphis* in the eastern tropical Pacific. *Marine Ecology Progress Series*. 318:277-286.

Das, K., G. Lepoint, V. Loizeau, V. Debacker, P. Dauby y J. Bouquegneau. 2000. Tuna and dolphin associations in the northeast Atlantic: evidence of different ecological niches from stable isotope and heavy metal measurements. *Marine Pollution Bulletin*. 40(2): 102-109.

Das, K., C. Beans, L. Holsbeek, G. Mauger, S.D. Berrow, E. Rogan y J.M. Bouquegneau. 2003a. Marine mammals from northeast atlantic: relationship between their trophic status as determined by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ measurements and their trace metal concentrations. *Marine Environmental Research*. 56:349–365

Das, K., G. Lepoint, Y. Leroy y J.M. Bouquegneau. 2003b. Marine mammals from the southern North Sea : feeding ecology data from $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ measurements. *Marine Ecology Progress Series*. 263:287-298.

Davis, R.W., G.S. Fargion, N. May, T.D. Leming, M. Baumgartner, W.E. Evans, L.J. Hansen, y K. Mullin. 1998. Physical habitat of cetaceans along the continental slope in the north-central and western Gulf of Mexico. *Marine Mammal Science*. 14(3):490-507.

Davis, R.W., J.G. Ortega-Ortiz, C.A. Ribic, W.E. Evans, D.C. Biggs, P.H. Ressler, R.B. Cady, R.R. Leben, K. Mullin y B. Würsig. 2002. Cetacean habitat in the northern oceanic Gulf of Mexico. *Deep-Sea Research I*. 49:121-142.

Davis, R.W., N. Jaquet, D. Gendron, U. Markaida, G. Bazzino y W. Gilly. 2007. Diving behavior of sperm whales in relation to behavior of a major prey species, the jumbo squid, in the Gulf of California, Mexico. *Marine Ecology Progress Series*. 333: 291-302.

Diario Oficial de la Federación 39. 24 de mayo de 2002. “México, Refugio de Ballenas”.

Díaz-Gamboa, R.E. 2003. Diferenciación entre tursiones *Tursiops truncatus* costeros y oceánicos en el Golfo de California por medio de isótopos estables de carbono y nitrógeno. Tesis de maestría. CICIMAR-IPN. La Paz, B.C.S. 62 pp.

Díaz-Gamboa, R.E. y D. Gendron. 2002. Método de varilla para la colecta de biopsias de piel de toninas (*Tursiops truncatus*) para análisis de isótopos estables. P. 49. *En*: Resúmenes de la XXVII Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos. Veracruz, Ver., México. 71 pp.

Druot, V., A. Gannier y J.C. Goold. 2004. Diving and Feeding Behaviour of Sperm Whales (*Physeter macrocephalus*) in the Northwestern Mediterranean Sea. *Aquatic Mammals*. 30(3): 419-426.

Dufrene, M. y P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*. 67:345-366.

Enciso-Enciso, C. y J.C. Román-Reyes. 2002. Contenido estomacal de *Stenella longirostris* (Gray, 1828) en el sur del Golfo de California. P. 45. *En*: Resúmenes de la XXVII Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos. Veracruz, Ver., México. 71 pp.

Ehrhardt, N.M., N.A. Solís, P.S. Jacquemin, C.J. Ortiz, R.P. Ulloa, D.G. González y B.F. García. 1986. Análisis de la biología y condiciones del stock del calamar gigante *Dosidicus gigas* en el Golfo de California, México, durante 1980. *Ciencias Pesqueras*. 5:63–76.

Ford, J.K.B. 2002. Killer whale *Orcinus orca*. P. 669-676. *En*: W. Perrin, B. Würsig y J. Thewissen (Eds.). *Encyclopedia of Marine Mammals*. Academic Press. USA. 1414 pp.

Galloway, J.N., F.J. Dentener, D.G. Capone, E.W. Boyer, R.W. Howarth, S.P. Seitzinger, G.P. Asner, C.C. Cleveland, P.A. Green, E.A. Holland, D.M. Karl, A.F. Michaels, J.H. Porter, A.R. Townsend y C.J. Vorosmarty. 2004. Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry*. 70: 153-226.

Galván-Magaña, F. 1999. Relaciones tróficas interespecíficas de la comunidad de depredadores epipelágicos del Océano Pacífico oriental. Tesis Doctoral. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Ensenada, Baja California, México. 212 pp.

Gannes, L.Z., D.M O'brien y C. Martinez del Rio. 1997. Stable isotopes in animal ecology: assumptions, caveats, and a call for more laboratory experiments. *Ecology*. 78:1271-1276.

Gaxiola-Castro, G., S. Álvarez-Borrego y R. A. Schwartzlose. 1978. Sistema del bióxido de carbono en el Golfo de California. *Ciencias Marinas*. 5: 25-40.

Gerrodette, T. y D. Palacios. 1996. Estimates of cetacean abundance in EEZ waters of the Eastern Tropical Pacific. *Southwest Fisheries Science Center Administrative Report LJ-96-10*. 28 pp.

Gilly, W.F., U. Markaida, C.H. Baxter, B.A. Block, A. Boustany, L. Zeidberg, K. Reisenbichler, B. Robison, G. Bazzino y C. Salinas. 2006. Vertical and horizontal migrations by the jumbo squid *Dosidicus gigas* revealed by electronic tagging. *Marine Ecology Progress Series*. 324:1-17.

Gowans, S. y H. Whitehead. 1995. Distribution and habitat partitioning by small odontocetes in the Gully, a submarine canyon on the Scotian Shelf. *Canadian Journal of Zoology*. 73:1599-1608.

Griffin, R.B. 1997. Relationships between odontocete distributions and zooplankton community structure along the southern edge of Georges Bank. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*. 22:27-36.

Guerrero-De la Rosa, F.J. 2008. Variación en la dieta de los cachalotes del Golfo de California con base en isótopos estables de carbono y nitrógeno. Tesis de maestría. CICIMAR-IPN. 67 pp.

Guerrero-Ruiz, M., D. Gendron y J. Urbán-Ramírez. 1998. Distribution, movements and communities of killer whales (*Orcinus orca*) in the Gulf of California, Mexico. *Report of the International Whaling Commission*. 48:537-543.

Herman, D.P., D.G. Burrows, P.R. Wade, J.W. Durban, C.O. Matkin, R.G. LeDuc, L.G. Barrett-Lennard y M.M. Krahn. 2005. Feeding ecology of eastern North Pacific killer whales *Orcinus orca* from fatty acid, stable isotope, and organochlorine analyses of blubber biopsies. *Marine Ecology Progress Series*. 302:275-291.

Hernández-Herrera, A., E. Morales-Bojórquez, M.A. Cisneros-Mata, M.O. Nevárez-Martínez y G.I. Rivera-Parra. 1998. Management strategy for the giant squid (*Dosidicus gigas*) fishery in the Gulf of California, Mexico. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report*. 39:212-218.

Hicks, B.D., D.J. Aubin, J.R. Geraci y W.R. Brown. 1985. Epidermal growth in the bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*. *The Journal of Investigative Dermatology*. 85(1): 60-63.

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

Hobson, K.A., D.M. Schell, D. Renouf, y E. Noseworthy. 1996. Stable carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissues of captive seals: implications for dietary reconstructions involving marine mammals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 53:528–533.

Hooker, S.K., S.J. Iverson, P. Ostrom y S.C. Smith. 2001. Diet of northern bottlenose whales inferred from fatty-acid and stable-isotope analyses of biopsy samples. *Canadian Journal of Zoology*. 79: 1442-1454.

IUCN. 2003. *2003 IUCN Red List of Threatened Species*. En: <http://www.redlist.org>

Jaquet, N. y D. Gendron. 2002. Distribution and relative abundance of sperm whales in relation to key environmental features, squid landings and the distribution of other cetacean species in the Gulf of California, Mexico. *Marine Biology*. 141: 591–601.

Jaquet, N., D. Gendron y A. Coakes. 2003. Sperm whales in the Gulf of California: residency, movements, behavior, and the possible influence of variation in food supply. *Marine Mammal Science*. 19(3): 545-562.

Jaquet, N. y H. Whitehead. 1996. Scale-dependent correlation of sperm whale distribution with environmental features and productivity in the South Pacific. *Marine Ecology Progress Series*. 135:1-9.

Jaquet, N., H. Whitehead y M. Lewis. 1996. Coherence between 19th century sperm whale distributions and satellite-derived pigments in the tropical Pacific. *Marine Ecology Progress Series*. 145:1-10.

Jaramillo-Legorreta, A.M., T. Gerrodette y L. Rojas-Bracho. 1999. A new abundance estimate for vaquitas: first step for recovery. *Marine Mammal Science*. 15(4): 957-973.

Karl, D., R. Letellier, L. Tupas, J. Dore, J. Christian y D. Hebel. 1997. The role of nitrogen fixation in biogeochemical cycling in the subtropical North Pacific Ocean. *Nature*. 388: 533-538.

Kasuya, T. y H. Marsh (1984). Life history and reproductive biology of the Short-finned Pilot Whale, *Globicephala macrorhynchus*, off the Pacific coast of Japan. Pp. 259-310. En: Perrin,

W.F., R.L. Brownell Jr. y D.P. DeMaster (Eds). *Reports of the International Whaling Commission (Special Issue 6)*. Cambridge. 495 pp.

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

Krahn, M.M., M.B. Hanson, R.W. Baird, R.H. Boyer, D.G. Burrows, C.K. Emmons, J.K.B. Ford, L.L. Jones, D.P. Noren, P.S. Ross, G.S. Schorr y T.K. Collier. 2007. Persistent organic pollutants and stable isotopes in biopsy samples (2004/2006) from Southern Resident killer whales. *Marine Pollution Bulletin*. 54:1903–1911.

Lavín M. F., E. Beier y A. Badan. 1997. Estructura hidrográfica y circulación del Golfo de California: escalas estacional e interanual. Pp. 141-171. En: M. F. Lavín (Ed.) *Contribuciones a la Oceanografía Física en México, Monografía No. 3*, Unión Geofísica Mexicana, Ensenada.

Lesage, V., M.O. Hammill y K.M. Kovacs. 2001. Marine mammals and the community structure of the Estuary and Gulf of St Lawrence, Canada: evidence from stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series*. 210:203-221.

López-Ibarra, G.A. 2008. Estructura trófica de los copépodos pelágicos en el Océano Pacífico Oriental Tropical. Tesis de Doctorado. CICIMAR-IPN. México. 92 pp.

Mangels, K.F. y T. Gerrodette. 1994. Report of cetacean sightings during a marine mammal survey in the Eastern Pacific Ocean and the Gulf of California aboard the NOAA ships McArthur and David Starr Jordan July 28 – November 6, 1993. *Southwest Fisheries Science Center Administrative Report LJ-96-10*. Southwest Fisheries Science Center, La Jolla, California, Technical Memorandum. US Department of Commerce, NOAA/NMFS. 88 pp.

Marcoux, M., H. Whitehead y L. Rendell. 2007. Sperm whale feeding variation by location, year, social group and clan: evidence from stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series*. 333:309–314.

Marinone, S. G. 2003. A three-dimensional model of the mean and seasonal circulation of the Gulf of California. *Journal of Geophysical Research*, 108, No. C10: 3325, doi: 10.1029/2002JC001720.

Marinone S.G. y M.F. Lavín. 1997. Mareas y corrientes residuales en el Golfo de California. Pp. 113–139. En: M. F. Lavín (Ed.) *Contribuciones a la Oceanografía Física en México, Monografía No. 3*, Unión Geofísica Mexicana, Ensenada.

Markaida, U. 2006. Population structure and reproductive biology of jumbo squid *Dosidicus gigas* from the Gulf of California after the 1997–1998 El Niño event. *Fisheries Research*. 79: 28–37.

Markaida, U. y O. Sosa-Nishizaki. 2001. Reproductive biology of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, 1995-1997. *Fisheries Research*. 54: 63-82.

Markaida, U. y O. Sosa-Nishizaki. 2003. Food and feeding habits of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, México. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 83: 507-522.

McClelland, J.W., C.M. Holl y J.P. Montoya. 2003. Relating low $\delta^{15}\text{N}$ values of zooplankton to N_2 –fixation in the tropical North Atlantic: insights provided by stable isotope ratios of amino acids. *Deep Sea Research Part I*. 50: 849-861.

McConnaughey T.A. y C.P. McRoy. 1979. Food-web structure and fractionation of carbon isotopes in the Bering Sea. *Marine Biology*. 53:257–262

McCune, B. and M. J. Mefford. 1999. *Multivariate Analysis of Ecological Data Version 4.25*. MjM Software, Glenden Beach, Oregon, U.S.A.

McCune, B., J. Grace, y D. Urban. 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM Software Desings. Glenden Beach Oregon, USA. 300 pp.

McNeil, M.A., G.B. Skomal y A.T. Fisk. 2005. Stable isotopes from multiple tissues reveal diet switching in sharks. *Marine Ecology Progress Series*. 302:199-206.

Menard, F., A. Lorrain, M. Potier y F. Marsac. 2007. Isotopic evidence of distinct feeding ecologies and movement patterns in two migratory predators (yellowfin tuna and swordfish) of the western Indian Ocean. *Marine Biology*. 153: 141-152.

Montoya, J.P., E.J. Carpenter y D. capone. 2002. Nitrogen fixation and nitrogen isotope abundances in zooplankton of the oligotrophic North Atlantic. *Limnology and Oceanography*. 47(6):1617-1628.

Morales-Bojórquez, E., A. Hernández-Herrera, M.O. Nevárez-Martínez, A.J. Díaz de León, G.I. Rivera y A. Ramos. 1997. Abundancia poblacional del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en las costas de Sonora, México. *Oceánides* 12(2): 89-95.

Nesis, Nesis KN. 1983. *Dosidicus gigas*. En: P.R. Boyle (Ed.) *Cephalopod Life Cycles. Vol. I. Species Accounts*. Academic Press. 215–231 pp.

Nevárez-Martínez, M.O., Hernández-Herrera, A., E. Morales-Bojórquez, A. Balmori-Ramírez, M.A. Cisneros-Mata y R. Morales-Azpeitia. 2000. Biomass and distribution of the jumbo squid (*Dosidicus gigas*; d'Orbigny, 1835) in the Gulf of California, Mexico. *Fisheries Research*. 49:129-140.

Nigmatullin, C.M., K.N. Nesis y A.I. Arkhipkin. 2001. Biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas*. (Cephalopoda: Ommastrephidae). *Fisheries Research*. 54: 9-19.

- Niño-Torres, C.A., J.P. Gallo-Reynoso, F. Galván-Magaña, E. Escobar-Briones y S.A. Macko. 2006. Isotopic analysis of $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, and $\delta^{34}\text{S}$ “a feeding tale” in teeth of the longbeaked common dolphin, *Delphinus capensis*. *Marine Mammal Science*. 22(4):831–846.
- Norris, K. y J. Prescott. 1961. Observations on Pacific cetaceans of Californian and Mexican waters. *University of California Publications in Zoology*. 63(4): 291-402.
- Olson, P.A. y S.B. Reilly. 2002. Pilot whales *Globicephala melas* and *G. macrorhynchus*. P. 898-903. En: W. Perrin, B. Würsig y J. Thewissen (Eds.). *Encyclopedia of Marine Mammals*. Academic Press. USA. 1414 pp.
- Ostrom, P., J. Lien y S. Macko. 1993. Evaluation of the diet of Sowerby’s beaked whale, *Mesoplodon bidens*, based on isotopic comparisons among northwestern Atlantic cetaceans. *Canadian Journal of Zoology*. 71(4): 858-861.
- Paré, J., J. Bélanger y S. Stafford. 1994. Microwave-assisted process (MAPTM): a new tool for the analytical laboratory. *Trends in Analytical Chemistry*. 4: 176-184.
- Parry, M. 2008. Trophic variation with length in two ommastrephid squids, *Ommastrephes bartramii* and *Sthenoteuthis oualaniensis*. *Marine Biology*. 153: 249–256.
- Patenaude, N.J. y B.N. White. 1995. Skin biopsy sampling of beluga whale carcasses: Assessment of biopsy darting factors for minimal wounding and effective sample retrieval. *Marine Mammal Science*. 11(2):163-171.
- 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.

- Perrin, W.F. 2002. Common dolphins *Delphinus delphis*, *D. capensis*, and *D. tropicalis*. P. 245-248. *En*: W. Perrin, B. Würsig y J. Thewissen (Eds.). *Encyclopedia of Marine Mammals*. Academic Press. USA. 1414 pp.
- Pierce, G.J. y A. Guerra. 1994. Stock assessment methods used for cephalopod fisheries. *Fisheries Research*. 21: 225-285.
- Peterson, B. y B. Fry. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 18: 293-320.
- Post, D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*. 83:703–718.
- Praca, E. y A. Gannier. 2008. Ecological niches of three teuthophageous odontocetes in the northwestern Mediterranean Sea. *Ocean Sciences*. 4:49-59.
- Rau, G., D. Ainley, J. Bengtson, J. Torres y T. Hopkins. 1992. $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ in weddell seabirds, seals and fish: implications for diet and trophic structure. *Marine Ecology Progress Series*. 84: 1-8.
- Rau, G.H., M.D. Ohman y A. Pierrot-Bults. 2003. Linking nitrogen dynamics to climate variability off central California: a 51 year record based on $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ in CalCOFI zooplankton. *Deep-Sea Research II*. 50: 2431–2447.
- Reilly, S.B. y P.C. Fiedler. 1994. Interannual variability of dolphin habitats in the eastern tropical Pacific. I: Research vessel surveys 1986–1990. *Fishery Bulletin*. 92:434–450.
- Renoe, B. 1995. Microwave-assisted extraction for environmental analyses. *American Environmental Laboratory*. 7(5): 26-27.

Reynolds-III, J.E., R.S. Wells y S.D. Eide. 2000. *The bottlenose dolphin. Biology and conservation*. University Press of Florida. USA. 288 pp.

Robles, J.M. y S.G. Marinone. 1987. Seasonal and interannual thermohaline variability in the Guaymas Basin in the Gulf of California. *Continental Shelf Research*. 7: 715–733.

Roden, G.I. 1964. Oceanographic aspects of the Gulf of California. P. 30-58. *En*: T.H. van Andel y G.S. Shore (Eds.). *Marine Geology of the Gulf of California*. American Association of Petroleum Geologists Memoirs No. 3.

Rodríguez-Pérez, M.Y. 2007. Origen de la dieta y posición trófica de la vaquita, *Phocoena sinus* (Norris y McFarland, 1958), con base en el análisis isotópico de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en dientes: comparación con un modelo teórico. Tesis de maestría. UNAM. 47 pp.

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. CIMIMAR-IPN. 143 pp.

Roman-Reyes, J.C. y C. Enciso-Enciso. 2002. Contenido estomacal de *Delphinus delphis* (Linnaeus, 1758) y *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821) en el Océano Pacífico Oriental. P.46. *En*: Resúmenes de la XXVII Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos. Veracruz, Ver., México. 71 pp.

Rosas-Luis, R., C.A. Salinas-Zavala, V. Koch, P. Del Monte Luna y M.V. Morales-Zárate. 2008. Importance of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) in the pelagic ecosystem of the central Gulf of California. *Ecological Modelling*. 218:149-161.

Ruiz-Cooley, R.I., D. Gendron, S. Aguíñiga, S. Mesnick y J.D. Carriquiry. 2004. Trophic relationships between sperm whales and jumbo squid using stable isotopes of C and N. *Marine Ecology Progress Series*. 277: 275-283.

Ruiz-Cooley, I., U. Markaida, D. Gendron y S. Aguíñiga. 2006. Stable isotopes in jumbo squid (*Dosidicus gigas*) beaks to estimate its trophic position: comparison between stomach contents and stable isotopes. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*. 86: 437-445.

Santos, M.B., G.J. Pierce, A. López, J.A. Martínez, M.T. Fernández, E. Ieno, E. Mente, C. Porteiro, y M. Meixide. 2005. Variability in the diet of common dolphins (*Delphinus delphis*) in Galician waters 1991-2003 and relationship with prey abundance. *European Research on Cetaceans*. 19:22.

Sampson-Tenorio, L. 2007. Dieta, posición trófica y variación en la señal isotópica de *Mobula thurstoni* y *Mobula japonica* en el suroeste del Golfo de California. Tesis de maestría. CICIMAR-IPN. México. 60 pp.

Shane, S., R. Wells y B. Würsig. 1986. Ecology, behavior and social organization of bottlenose dolphin: A review. *Marine Mammal Science*. 2(1): 34-63.

Shepard FP. 1950. Submarine topography of the Gulf of California, Part 3 of the 1940 EW Scripps cruise to the Gulf of California. *Geological Society of America*, Memoir 43, 32 pp.

Sigman, D.M., R. robinson, A.N. Knapp, A.V. Geen, D.C. McCorkle, J.A. Brandes y R.C. Thunell. 2003. Distinguishing between water column and sedimentary denitrification in the Santa Barbara Basin using the stable isotopes of nitrate. *Geochemistry Geophysics Geosystems*. 4(5)1040, doi:10.1029/2002GC00 0384.

Smit A. 2001. Source identification in marine ecosystems. P. 219-245. En: M. Unkovich, J. Pate, A. McNeill y D. Gibbs (eds). *Stable isotope techniques in the study of biological processes and functioning of ecosystems*. Kluwer Academic Publishers, Holland.

Smith, R.C., P. Dustan, D. Au, K.S. Baker y E.A. Dunlap. 2004. Distribution of cetaceans and sea-surface chlorophyll concentrations in the California Current. *Marine Biology*. 91:385-402.

StatSoft, Inc. 2001. STATISTICA (Data analysis software system). Version 6. U.S.A. www.statsoft.com.

Sutka, R. L., N. E. Ostrom, P.H. Ostrom y M.S. Phanikumar. 2004. Stable nitrogen isotope dynamics of dissolved in a transect from the North Pacific Subtropical Gyre to the Eastern Tropical North Pacific. *Geochimica and Cosmochimica*. 68(3): 517-527.

Sverdrup, H. U. y R. H. Fleming. 1941. The waters off southern California March to July 1937. *Bulletin of Scripps Institute Oceanography*. University of California, La Jolla, 4: 261-378.

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 Marine Biological Association of the United Kingdom*. 80 (4): 675-684.

Thomas, L., J.L. Laake, S. Strindberg, F.F.C. Marques, S.T. Buckland, D.L. Borchers, D.R. Anderson, K.P. Burnham, S.L. Hedley, J.H. Pollard y J.R.B. Bishop. 2006. Distance 5.1. Release 2. Research Unit for Wildlife Population Assessment. University of St. Andrews, UK. <http://www.ruwpa.st-and.ac.uk/distance/>

Thunell, R., C. Pride, P. Ziveri, F. Muller-Karger, C. Sancetta y D. Murray. 1996. Plankton response to physical forcing in the Gulf of California. *Journal of Plankton Research*. 18 (11): 2017-2026.

Thunell, R.C., D. M. Sigman, F. Muller-Karger, Y. Astor y R. Varela. 2004. Nitrogen isotope dynamics of the Cariaco Basin, Venezuela. *Global Biogeochemical Cycles*. 18: 1-13.

Todd, S., P. Ostrom, J. Lien y J. Abrajano. 1997. Use of biopsy samples of humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) skin for stable isotope $\delta^{13}\text{C}$ determination. *Journal Northwest Atlantic Fishery Science*. 22: 71-76.

Trites, A.W., V. Christensen y D. Pauly. 1997. Competition between fisheries and marine mammals for prey and primary production in the Pacific Ocean. *Journal of the Northwest Atlantic Fishery Science*. 22:173-187.

Urbán, J. y L. Rojas. 1999. Los programas de conservación de mamíferos marinos. P. 541-573. En: H.M. Rodríguez y C. Hernández (Eds.). *Océanos: ¿Una fuente inagotable de recursos?* UNAM-SEMARNAP. México. 589 pp.

Vázquez-Morquecho, E.I. 1997. Distribución espacio-temporal, fidelidad al área y tamaño poblacional del calderón de aletas cortas *Globicephala macrorhynchus* (Gray, 1846) en la Bahía de La Paz, B.C.S., México (1989-1995). Tesis de Licenciatura. UABCS. México. 66 pp.

Velázquez-Abunader, J.I. Datos no publicados. Variación de la distribución y biomasa del calamar gigante *Dosidicus gigas* (D'Orbigny, 1835) en la región central del Golfo de California.

Voss, M., K.C. Emeis, S. Hille, T. Neumann y J.W. Dippner. 2005. Nitrogen cycle of the Baltic Sea from an isotopic perspective. *Global Biogeochemical Cycles*. 19, GB3001, doi:10.1029/2004GB002338.

Wade, P.R. y T. Gerrodette. 1993. Estimates of cetacean abundance and distribution in the Eastern Tropical Pacific. *Report of International Whaling Commission* 43. P 777-493.

Waerebeek, K., J. Reyes, A. Read y J. McKinnon. 1990. Preliminary observations of bottlenose dolphins from the Pacific Coast of South America. P. 143-154. *En*: S. Leatherwood y R.R. Reeves (Eds.). *The Bottlenose Dolphin*. Academic Press. USA. 653 pp.

Walker, B.W. 1960. The distribution and affinities of the marine fish fauna of the Gulf of California. *Systematic Zoology*. 9(3): 123 – 133.

Walker, J.L. y S.A. Macko. 1999. Dietary studies of marine mammals using stable carbon and nitrogen isotopic ratios of teeth. *Marine Mammal Science*. 15(2):314-334.

Walker, W. 1981. Geographical variation in morphology and biology of bottlenose dolphins (*Tursiops*) in the Eastern North Pacific. NOAA/NMFS Southwest Fisheries Center Administrative Report. No. LJ-81-03C. USA. 21 pp.

Watkins, W.A., M.A. Daher, N.A. DiMarzio, A. Samuels, K.M. Fristrup, P.W. Howey y R.R. Maiefski. 2002. Sperm whale dives tracked by radio tag telemetry. *Marine Mammal Science*. 18(1):55-68.

Whitehead, H. 2003. *Sperm whales. Social evolution in the ocean*. University of Chicago Press. 431 pp.

Zeidberg, L.D. y B.H. Robinson. 2007. Invasive range expansion by the Humboldt squid, *Dosidicus gigas*, in the eastern North Pacific. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 104(31):12948-12950.