



"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

Que para obtener el grado de:
DOCTOR EN CIENCIAS MARINAS

Presenta:
M. en C. José Cristóbal Román Reyes

La Paz, Baja California Sur. 2005



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
COORDINACION GENERAL DE POSGRADO E INVESTIGACION

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

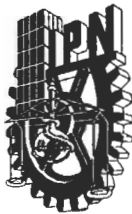
En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 10 del mes Junio del año 2005, el (la) que suscribe JOSÉ CRISTÓBAL ROMÁN REYES alumno(a) del Programa de DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS con número de registro B001210 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de: DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA y cede los derechos del trabajo titulado: "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" 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: jocrore@yahoo.com.mx

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

JOSÉ CRISTÓBAL ROMÁN REYES

nombre y firma



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
COORDINACION GENERAL DE POSGRADO E INVESTIGACION
ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 11:00 horas del día 03 del mes de Junio del 2005 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:

“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 OCEANO PACÍFICO ORIENTAL”

Presentada por el alumno:

ROMÁN

Apellido paterno

REYES

materno

JOSÉ CRISTÓBAL

nombre(s)

Con registro:

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

Aspirante al grado de:

DOCTOR 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

DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA

PRESIDENTE

DR. DAVID AURIOLES GAMBOA

SECRETARIO

DR. SERGIO AGUÍNIGA GARCÍA

SEGUNDO VOCAL

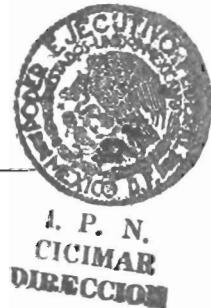
DR. JOSÉ LUIS CARBALLO CENIZO

TERCER VOCAL

DR. ROBERT OLSON

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO

DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE



ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	i
GLOSARIO	iii
LISTA DE FIGURAS.....	vii
LISTA DE TABLAS	xi
RESUMEN	xii
ABSTRACT	xiii
1.- Introducción.....	1
1.1.- Introducción general.....	1
1.2.- Planteamiento del problema.....	2
1.3.- Justificación.....	4
1.3.1.- Generalidades en el uso de la razón de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en estudios de ecología trófica.....	7
1.4.- Antecedentes	13
1.5.- Objetivos	19
2.- Materiales y métodos	20
2.1.- Área de estudio y origen de las muestras	20
2.2.- Análisis de los isótopos estables de carbono y nitrógeno	22
2.2.1.- Preparación de las muestras.....	24
2.2.2.- Determinación de los isótopos estables de carbono y nitrógeno.....	25
2.2.3.- Tratamiento estadístico de los datos de la razón de isótopos estables.....	26
2.3.- Análisis de la dieta dentro y entre depredadores	27
3.- Resultados	32
3.1.- Atún aleta amarilla.....	41
3.1.1.- Isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$)	41
3.1.2.- Composición de la dieta	45
3.2.- Delfín manchado	53
3.2.1.- Isótopos estables de carbono y nitrógeno	53
3.2.2.- Composición de la dieta	58
3.3.- Delfín tornillo	64
3.3.1.- Isótopos estables de carbono y nitrógeno	64

3.3.2.- Composición de la dieta	65
3.4.- Comparaciones interespecíficas	75
3.4.1.- Razones isotópicas ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$)	75
3.4.2.- Similitud trófica	87
4.- Discusión.....	92
4.1.- Comparaciones intraespecíficas (contenido estomacal e isótopos estables).....	93
4.2.- Comparaciones interespecíficas (isótopos estables y similitud trófica)	103
5.- Conclusiones.....	115
6.- Literatura citada.....	119

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi más sincero agradecimiento a mi consejero y director de tesis, Dr. Felipe Galván Magaña, por ir más allá de sus responsabilidades como director; proporcionándome su apoyo, orientación, libertad e independencia durante mi investigación. Esto me ha permitido crecer como persona y como investigador. Muchas gracias por su paciencia, comprensión, confianza y por desarrollar en mí el interés y motivación para emprender investigación novedosa.

De la misma manera, mi agradecimiento se hace extensivo a todas aquellas personas que han sido muy importantes en mi formación como docente e investigador. Muy especialmente al M. en C. Ramón Enrique Morán Angulo, al Dr. Mario Nieves Soto y al Dr. Domenico Voltolina.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), al programa institucional de formación de investigadores (PIFI) del Instituto Politécnico Nacional, a la Universidad Autónoma de Sinaloa y al Programa del Mejoramiento del Profesorado (PROMEP) por proporcionarme las becas para estudios doctorales y para terminación de la tesis, lo cual permitió culminar totalmente este trabajo. También mi más sincero agradecimiento a la Comisión Interamericana de Atún Tropical (CIAT) en La Jolla, California, USA, por permitirme utilizar la base de datos de depredadores epipelágicos del Océano Pacífico oriental. Espero haber correspondido con mi trabajo al esfuerzo de todas aquellas personas e instituciones que han hecho posible la elaboración de esta tesis.

Muchas gracias al personal del Laboratorio de Química Marina y de Desarrollo de Tecnologías del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas por brindarme su amistad y facilitarme la utilización de sus instalaciones y equipo. Agradezco muy especialmente a Juan Fuentes Valdivia por su indispensable cooperación con apoyo técnico en los análisis de preparación de las muestras para los análisis de isótopos estables.

También me gustaría agradecer anticipadamente a los miembros del comité de revisión del manuscrito por el tiempo dedicado a leer esta tesis; espero que no haya resultado

demasiado tediosa. Gracias por ofrecer sus comentarios y atinadas sugerencias para el enriquecimiento del presente trabajo.

La realización de esta tesis no podría haber sido posible sin la contribución de mucha gente. A cada uno de los que contribuyeron en este trabajo, mi más profunda gratitud. Estoy cordialmente agradecido con el Dr. Sergio Aguinaga por sus valiosas sugerencias, apoyo, consejos y cooperación durante el desarrollo del presente trabajo. También deseo dar un especial agradecimiento a todos aquellos amigos, compañeros y colegas del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas que contribuyeron en hacer más agradable mi estancia en La Paz, Baja California. Asimismo, le agradezco profundamente al personal administrativo del CICIMAR por agilizar los trámites académicos correspondientes.

Gracias a mi madre y hermanos por su apoyo abnegado, a pesar de no entender nada de la ciencia, lo que no es necesario para comprender la necesidad de apoyo humano en los momentos necesarios.

Finalmente, esta tesis está dedicada a mi esposa Mary y a mis hijos (Luis Alberto, José Roberto y Marianita) por soportar mis ausencias. Esto no lo podría haber logrado sin su apoyo.

¡Y a mi madre! que a pesar de no entender lo que es la ciencia ni la investigación, su sonrisa complacida me indicaba que entendió mis prolongadas ausencias y justificaba el olvido de mis obligaciones de hijo. Para ella con cariño.

¡Muchas gracias a todos!

GLOSARIO

Analizador elemental: Instrumento automatizado que convierte la muestra en un gas para ser inyectados en el espectrómetro de masas. Contiene un incinerador para la combustión química de la muestra, una trampa química para purificar los gases y el cromatógrafo de gases para separar las especies de gases puros para los análisis.

CIAT: Comisión interamericana de atún tropical

Conspecífico: Termino aplicado a los individuos o poblaciones de la misma especie

Dendograma: Diagrama esquemático en forma de un árbol diseñado para indicar el grado de relación entre objetos mediante clasificación jerárquica.

Depredador especialista: Una especie que tiene preferencias alimenticias estrechas.

Depredador generalista: Una especie que tiene preferencias alimenticias amplias. Algunas especies pueden ser generalistas obligadas (incapaces de persistir sin un conjunto completo de presas específicas) o generalistas oportunistas (capaces de persistir de manera flexible a partir de diferentes tipos de especies presas).

Depredador oportunista: Una especie que consume presas de forma no selectiva. Las presas son consumidas en proporción directa a como están presentes en el ambiente.

Discriminación isotópica: La diferencia neta en la abundancia isotópica causada por una conducta variable de los isótopos de algún elemento, lo cual es determinado por los procesos biogeoquímicos debido a procesos termodinámicos y cinéticos relacionados con las diferencias en la masa nuclear.

Enriquecimiento trófico: Diferencia entre la razón isotópica de un animal y su dieta. Los isótopos más pesados de un elemento se incrementan en abundancia en relación a los isótopos livianos debido a los procesos de discriminación isotópica.

Epipelágico: Estrato vertical entre 0 y 200 metros de profundidad en el área oceánica en donde los niveles de luz aun permiten una tasa neta positiva de fotosíntesis. Este término también se utiliza para distinguir a los organismos pelágicos encontrados dentro de esos límites de profundidad durante el día.

Espectrómetro de masas de razones isotópicas: Instrumento analítico de gran precisión que se utiliza para medir la razón absoluta entre dos isótopos (R) y obtener posteriormente la razón isotópica de una muestra relativa a un estándar (δ). La muestra se introduce como un gas, el cual es bombardeado con electrones para crear iones. Estos iones son acelerados a través de un tubo de vacío y expuestos a un campo magnético que causa que los iones de diferente masa sean desviados a trayectorias ligeramente diferentes. Los detectores (vasos de Faraday) están colocados en cada trayectoria para capturar los iones de masa específica. El valor resultante es comparado con los valores (R) obtenidos en el gas estándar y posteriormente utilizado para calcular δ .

Estrategias de alimentación: Conjunto de tácticas con la que un depredador selecciona distintos tipos de presas en el medio ambiente

Fraccionación isotópica: El enriquecimiento o reducción de un isótopo estable causado por procesos naturales o artificiales.

Interacción: Acción recíproca entre los miembros de un grupo o comunidad: Puede tomar la forma de competencia, interacción depredador-presa, simbiosis, etc.

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

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

Isótopo: Átomos de un mismo elemento en cuyo núcleo contiene el mismo número de protones pero diferente número de neutrones.

Isótopo estable: Un isótopo no radiactivo en el cual los neutrones no se degradan espontáneamente para formar un electrón y un protón. Los isótopos estables no tienen riesgo fisiológico.

Mesopelágico: El estrato vertical oceánico entre 200 y 1000 metros. Corresponde a la zona en donde la penetración de la luz es insuficiente para sostener una productividad neta positiva. Este término también se utiliza para distinguir a los organismos pelágicos encontrados dentro de esos límites de profundidad. Los indicios de luz mínimos que ahí prevalecen dan origen a conductas diferenciales en la migración vertical diaria de los organismos que habitan esa región.

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

Nivel trófico: Literalmente una posición trófica jerárquica en una red de alimentos (desde productores a consumidores). Los organismos son asignados al nivel trófico más alto en el cual están funcionando como consumidores.

Notación delta (δ): Es la diferencia en partes por mil (‰) entre la razón absoluta (R) de la muestra de interés y un estándar internacional. Se utiliza porque las diferencias absolutas en R son muy pequeñas y difíciles de detectar. Su definición es: $\delta = (R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}} - 1) * 1000$, la cual proporciona cantidades más grandes (en partes por mil) y fáciles de medir. Con esta formulación, si $R_{\text{muestra}} < R_{\text{estándar}}$ entonces el valor δ es negativo.

OPOT: Océano Pacífico oriental tropical.

Pee Dee Belemnita (PDB): Es un fósil de *Belemnita Americana* de la formación geológica Pee Dee del Sur de Carolina, USA. Es utilizado como estándar para expresar la abundancia isotópica de carbono y oxígeno. Su razón isotópica absoluta (R) es 0.011238.

Razón carbono-nitrógeno (C/N): La cantidad de carbono dividido por la cantidad de nitrógeno presente en una muestra.

Razón isotópica absoluta (R): Se refiere a la razón absoluta del isótopo pesado y el isótopo más liviano. Por ejemplo, el nitrógeno atmosférico tiene 0.3663 atom % de ^{15}N (isótopo pesado) y 99.6337 atom % de ^{14}N (isótopo liviano), por lo que su razón isotópica absoluta es $0.3663/99.6337=0.003676466$.

Repartición de recursos: Subdivisión de un recurso entre organismos que coexisten, se asume a menudo que es resultado de la competencia.

Superposición trófica: Se refiere al uso común de las mismas presas por dos o más especies. No está relacionado necesariamente con competencia.

Tasa de recambio: Una medida de la velocidad de movimiento de un elemento o compuesto en un ciclo biogeoquímico.

Trazador isotópico: Se refiere a una cantidad de isótopos estables elevada, la cual es superior a los niveles de abundancia natural.

Trófico: Implica los hábitos de alimentación o relaciones alimenticias de diferentes organismos en una cadena o red de alimentos

Vida media biológica: El tiempo que requiere un sistema biológico para eliminar por medio de procesos naturales la mitad de una sustancia que ha entrado en él.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.- Área de estudio en el Océano Pacífico oriental tropical (OPOT) en donde los atunes y delfines son capturados en agregaciones poliespecíficas por barcos atuneros que utilizan redes de cerco. Los puntos señalan las localidades de avistamientos de delfines del género *Stenella* por observadores a bordo de barcos atuneros y de investigación (base de datos 1971- 1999 de NOAA/NMFS/SWFSC, tomado de Fiedler, 2002).

Figura 2.- Procedencia geográfica de las muestras. Los cuadros pequeños muestran la posición de los lances de pesca en donde se obtuvieron estómagos de atunes y delfines para los análisis del contenido estomacal. Las letras señalan las regiones definidas por un análisis de árboles de regresión efectuado por G. Watters (CIAT), utilizando datos de biomasa de la dieta de varios depredadores del Pacífico oriental y analizados por Galván-Magaña (1999).

Figura 3. Sitios de muestreo en el OPOT en donde fueron colectados los diferentes depredadores para el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno.

Figura 4.- Isótopos estables de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) y carbono ($\delta^{13}\text{C}$) del atún aleta amarilla capturado en diferentes sitios del OPOT. Los sitios están definidos en la tabla 1 y la figura 3. a) gráfica de dispersión y b) gráfica de promedios ($\pm$ desviación estándar)

Fig.5. Relación entre C/N y la razón de isótopos estables de carbono en el músculo dorsal del atún aleta amarilla

Figura 6. Gráficos por sexo de la relación del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ con la longitud furcal del atún aleta amarilla del OPOT. a) hembras, b) machos

Figura 7.- Representación gráfica de los resultados del análisis del porcentaje de similitud (SIMPER). Se muestran las presas que contribuyeron con el 90% de similitud acumulada en la dieta del atún aleta amarilla en cada una de las áreas. a) en abundancia numérica y b) abundancia en biomasa. SP indica la similitud promedio de todas las muestras dentro de cada área y los números entre paréntesis señalan los estómagos analizados con alimento. La nomenclatura de las presas se indica en la tabla 2.

Figura 8.- Resultados del análisis del porcentaje de similitud (SIMPER). Se muestran las presas que contribuyeron con el 90% de similitud acumulada en la dieta del atún aleta amarilla por sexo y clases de longitud. a) abundancia numérica y b) abundancia en biomasa. SP indica la similitud promedio de todas las muestras dentro de cada área y los números entre paréntesis señalan los estómagos analizados con alimento. ANOSIM entre longitudes (% N : $R=0.045$, $P=0.244$; % W : $R=-0.005$, $P=0.403$) y sexo (% N : $R=-0.091$, $P=0.952$; % W : $R=-0.096$, $P=0.994$). La nomenclatura de las presas se indica en la tabla 2.

Figura 9.- Gráficas tridimensionales para describir la importancia de las principales presas en la dieta y describir las estrategias de alimentación con las que fueron consumidas por el atún aleta amarilla en diferentes áreas de OPOT (definidas en la figura 2). La nomenclatura de las presas se indica en la tabla 2 y la interpretación de las gráficas se presenta en la tabla 3.

Figura 10.- Razón de Isótopos estables de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) y carbono ($\delta^{13}\text{C}$) del delfín manchado capturados en diferentes sitios del OPOT. a) gráfico de dispersión y b) gráfico de promedios ($\pm$ desviación estándar), n es el tamaño de la muestra. Los sitios están definidos en la tabla 1 y figura 3.

Figura 11.- Relación entre C/N y la razón de isótopos estables de carbono en el músculo dorsal del delfín manchado.

Figura 12.- Gráficos por sexo de la relación del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ con la longitud del delfín manchado del OPOT. a) hembras, b) machos

Figura 13.- Representación gráfica de los resultados del análisis del porcentaje de similitud (SIMPER). Se muestran las presas que contribuyeron con el 90% de similitud acumulada en la dieta del delfín manchado en cada una de las áreas. a) abundancia numérica y b) abundancia en biomasa. SP indica la similitud promedio de todas las muestras dentro de cada área y los números entre paréntesis señalan los estómagos analizados con alimento. La nomenclatura de las presas se indica en la tabla 2

Figura 14.- Resultados del análisis del porcentaje de similitud (SIMPER). Se muestran las presas que contribuyeron con el 90% de similitud acumulada en la dieta del delfín manchado por sexo en términos de abundancia numérica (% N) y de biomasa (% W). SP indica la similitud promedio de todas las muestras dentro de cada área y los números entre paréntesis señalan los estómagos analizados con alimento. ANOSIM entre sexos (% N : $R=-0.020$, $P=0.61$; % W : $R=-0.035$, $P=0.70$). La nomenclatura de las presas se indica en la tabla 2

Figura 15.- Gráficas tridimensionales para describir la importancia de las presas más importantes y las estrategias de alimentación del delfín manchado en diferentes áreas de OPOT (definidas en la figura 2). La nomenclatura de las presas se indica en la tabla 2 y la interpretación de las gráficas se presenta en la tabla 3.

Figura 16.- Isótopos estables de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) y carbono ($\delta^{13}\text{C}$) de los delfines tornillo capturados en diferentes sitios del OPOT. a) gráfico de dispersión y b) gráfico de promedios ($\pm$ desviación estándar), n es el tamaño de la muestra.

Figura 17.- Relación entre C/N y la razón de isótopos estables de carbono en el músculo dorsal del delfín tornillo.

Figura 18.- Gráficos por sexo de la relación del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ con la longitud del delfín tornillo del OPOT. a) hembras, b) machos

Figura 19.- Representación gráfica de los resultados del análisis del porcentaje de similitud (SIMPER). Se muestran las presas que contribuyeron con el 90% de similitud acumulada en la dieta del delfín tornillo en cada una de las áreas. a) abundancia numérica y b) abundancia en biomasa. SP indica la similitud promedio de todas las muestras dentro de cada área y los números entre paréntesis señalan los estómagos analizados con alimento. La nomenclatura de las presas se indica en la tabla 2.

Figura 20.- Resultados del análisis del porcentaje de similitud (SIMPER). Se muestran las presas que contribuyeron con el 90% de similitud acumulada en la dieta del delfín tornillo por sexo en términos de abundancia numérica (%N) y de biomasa (%W). SP indica la similitud promedio de todas las muestras dentro de cada área y los números entre paréntesis señalan los estómagos analizados con alimento. ANOSIM entre sexos (%N: $R=-0.039$, $P=0.62$; %W: $R=-0.051$, $P=0.69$). La nomenclatura de las presas se indica en la tabla 2

Figura 21.- Gráficas tridimensionales para describir la importancia de las presas más importantes y las estrategias de alimentación del delfín tornillo en diferentes áreas del OPOT (definidas en la figura 2). La nomenclatura de las presas se indica en la tabla 2 y la interpretación de las gráficas se presenta en la tabla 3.

Figura 22.- Representación gráfica de los valores promedios $\pm$ DE del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en músculos de atunes y delfines capturados en diferentes sitios del OPOT. Se incluyen los datos complementarios de barriletes (Kp) y dorados (Ch) para mostrar el efecto del sitio 4 sobre las razones isotópicas. AAA: atún aleta amarilla, DM: Delfín manchado, DT: delfín tornillo. También se incluye el mapa superior como referencia para los sitios de muestreo señalados en la gráfica.

Figura 23.- Representación gráfica de las señales isotópicas (promedio $\pm$ DE) en el músculo del delfín manchado (DM), barrilete (Kp), dorado (Ch) y atún aleta amarilla (AAA) para demostrar el efecto del sitio 4 (aguas frente a la costa occidental de Costa Rica). n es el tamaño de la muestra.

Figura 24.- Representación gráfica de las señales isotópicas (promedio $\pm$ DE) en el músculo del delfín manchado (DM), delfín tornillo (DT), barrilete (Kp), dorado (Ch), y atún aleta amarilla (AAA) agrupados por regiones. CM: costa occidental de México (sitios 1, 7, 5), CR: costa occidental de Costa Rica (sitio 4), OCE: región oceánica (sitios 2, 3, 6, 8, 9). n es el tamaño de la muestra.

Figura 25.- Dendograma de similitud (a) y el diagrama de ordenación construido mediante el escalamiento multidimensional no métrico (b) utilizando el índice de biomasa (% *W*) para mostrar la sobreposición en la composición específica de la dieta del atún aleta amarilla (AAA), el delfín manchado (DM) y el delfín tornillo (DT) por medio del coeficiente de similitud de Bray y Curtis. *n* es el número de estómagos agrupados con mayor similitud indicando las áreas donde fueron colectados. El valor de Stress de 0.18 significa un agrupamiento aceptable de la similitud entre muestras (Clarke y Warwick, 1994).

Figura 26.- Dendograma de similitud (a) y el diagrama de ordenación construido mediante el escalamiento multidimensional no métrico (b) utilizando el índice numérico (% *N*) para mostrar la sobreposición en la composición específica de la dieta del atún aleta amarilla (AAA), el delfín manchado (DM) y el delfín tornillo (DT) por medio del coeficiente de similitud de Bray y Curtis. *n* es el número de estómagos agrupados con mayor similitud indicando las áreas donde fueron colectados. El valor de Stress de 0.13 significa un agrupamiento aceptable de la similitud entre muestras (Clarke y Warwick, 1994).

LISTA DE TABLAS

Tabla 1.- Promedios y desviaciones estándar ($\bar{x} \pm DE$) de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ obtenidos en el músculo dorsal de siete depredadores epipelágicos del Pacífico oriental. Se muestran los sitios y las fechas de captura e incluye la ubicación geográfica de los sitios y el número de individuos analizados (n) en cada sitio.

Tabla 2.- Composición específica de la dieta combinada del atún aleta amarilla y de los delfines manchado y tornillo. Las claves señalan la identificación de las presas en las figuras 7, 8, 9, 13, 14, 15, 19, 20 y 21. %N : porcentaje numérico; %W : porcentaje en biomasa; %F_i : porcentaje de frecuencia de aparición. ^aNúmero total, ^bBiomasa total, ^cEstómagos con alimento.

Tabla 3.- Interpretación de la importancia de las presas, las estrategias de alimentación y la homogeneidad de la alimentación utilizando las gráficas tridimensionales de Cortés (1997)

Tabla 4. Tabla de comparaciones múltiples (post hoc Student Newman-Keuls) de las razones isotópicas promedio en los depredadores capturados en diferentes sitios del OPOT. La mitad inferior de la tabla corresponde a los valores de probabilidad para las comparaciones del $\delta^{15}\text{N}$ y la mitad superior para $\delta^{13}\text{C}$. Los valores en negritas señalan diferencias significativas entre las comparaciones. AAA: atún aleta amarilla, DM: Delfín manchado, DT: delfín tornillo, Kp: barrilete, Ch: dorado.

Tabla 5.- Tabla de comparaciones múltiples (post hoc Student Newman-Keuls) de las razones isotópicas promedio de los depredadores capturados en los diferentes sitios agrupados por regiones en el OPOT (tabla superior) y todos los depredadores combinados por regiones (tabla inferior). La mitad inferior de la tabla corresponde a los valores de probabilidad para las comparaciones del $\delta^{15}\text{N}$ y la mitad superior para $\delta^{13}\text{C}$. Los valores en negritas señalan diferencias significativas entre las comparaciones. AAA: atún aleta amarilla, DM: Delfín manchado, DT: delfín tornillo, Kp: barrilete, Ch: dorado. CM: costas de México, OCE: región oceánica, CR: región frente a Costa Rica.

Tabla 6.- Tabla de comparaciones múltiples (post hoc Student Newman-Keuls) de las razones isotópicas promedio de los depredadores capturados en los diferentes sitios agrupados por regiones en el OPOT (se excluyen los delfines manchados del sitio 4 y los delfines tornillos de los sitios 9 y 6 para evitar la influencia de valores extremos en las comparaciones). La mitad inferior de la tabla corresponde a los valores de probabilidad para las comparaciones del $\delta^{15}\text{N}$ y la mitad superior para $\delta^{13}\text{C}$. Los valores en negritas señalan diferencias significativas entre las comparaciones. AAA: atún aleta amarilla, DM: Delfín manchado, DT: delfín tornillo, Kp: barrilete, Ch: dorado.

Tabla 7.- Diferencias en los valores del $\delta^{15}\text{N}$ para estimar la sobreposición trófica (en términos de niveles tróficos) entre el atún aleta amarilla (AAA), el delfín manchado (DM) y el delfín tornillo (DT) utilizando el modelo combinado de Gu *et al.*, (1996) con tres factores de enriquecimiento (α).

RESUMEN

Las agregaciones del atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*), el delfín manchado (*Stenella attenuata*) y el delfín tornillo (*Stenella longirostris*) son frecuentes en el Océano Pacífico oriental tropical. A pesar del considerable interés, la asociación entre el atún aleta amarilla y las especies de delfines no se comprende totalmente. La hipótesis de que la asociación está basada en la alimentación ha sido explorada a través del estudio del contenido estomacal, la cual está limitada sólo a describir la alimentación en el corto plazo. La razón de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) representan trazadores ecológicos para evaluar el flujo de nutrientes en los ecosistemas y para estudiar la dieta y las relaciones tróficas en el largo plazo. En este estudio, he combinado el análisis de la dieta y de los isótopos estables en músculo para obtener más información sobre las relaciones tróficas entre atunes y delfines capturados en agregaciones poliespecíficas durante la pesca de atún con redes de cerco. Aunque encontré alguna variación en la razón de isótopos estables, los datos del contenido estomacal y de los isótopos estables produjeron resultados consistentes. Hubo diferencias significativas, en número y biomasa, en la composición taxonómica específica de las presas entre las tres especies (ANOSIM Permutation test, No: $R=0.875$, $p<0.01$; Wt: $R=0.710$, $p<0.01$). El atún aleta amarilla se alimentó principalmente de *Auxis* spp. y cefalópodos epipelágicos, el delfín manchado de cefalópodos epipelágicos y peces mictófidios mesopelágicos, y el delfín tornillo de peces mesopelágicos principalmente. Las señales isotópicas de las tres especies mostraron diferencias significativas en los valores del $\delta^{15}\text{N}$ y por consiguiente una clara separación en la posición trófica. El delfín tornillo presentó el valor más bajo del $\delta^{15}\text{N}$ (promedio $\pm$ 1DS, 13.33 ± 0.57) y el atún aleta amarilla el valor más alto $\delta^{15}\text{N}$ (promedio $\pm$ 1DS, 14.33 ± 0.59), mientras que el delfín manchado presentó valores intermedios (promedio $\pm$ 1DS, 13.86 ± 0.68). No obstante estas diferencias, los valores del $\delta^{15}\text{N}$ en el delfín manchado fueron mucho más variables y se sobreponen con el rango de valores obtenidos en el atún aleta amarilla y el delfín tornillo. Esta variabilidad probablemente refleja que la población del delfín manchado basa su nutrición sobre dos tipos de presas con posición trófica diferente, y la sobreposición con el atún aleta amarilla y con el delfín tornillo es debido aparentemente a que asimilan presas con posición trófica similar. Los valores del $\delta^{13}\text{C}$ no fueron diferentes entre las tres especies: El atún aleta amarilla tuvo un promedio $\pm$ DE de -16.37 ± 0.46 ; el delfín manchado de -16.53 ± 0.38 , y el delfín tornillo de -16.86 ± 0.44 . La ausencia de diferencias en los valores del $\delta^{13}\text{C}$ probablemente refleja una alimentación basada en fuentes de energía primaria similar en la base de la red de alimentos del Océano Pacífico oriental.

ABSTRACT

Aggregations of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*), spotted dolphins (*Stenella attenuata*), and spinner dolphins (*Stenella longirostris*) are common in the eastern tropical Pacific Ocean. Despite considerable interest, the association between yellowfin tuna and the dolphins is not fully understood. The hypothesis that the association is food-based has been explored through stomach-contents analysis, which is limited to describe only short-term feeding behavior. Stable isotope ratios, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, represent ecological tracers to evaluate nutrient flow in ecosystems and to study long-term diet and trophic relationships. In this study, I combined diet analysis and stable isotope analysis of muscle to obtain more information on the trophic relationships among tunas and dolphins caught in polyspecific aggregations during purse-seine fishing operations. Although I found some variations in stable isotope ratios, stomach content and isotope data yielded consistent results. There were significant differences, in number and biomass, in the species composition of the stomach contents among the three species (ANOSIM Permutation test, No: $R=0.875$, $p<0.01$; Wt: $R=0.710$, $p<0.01$). The yellowfin tuna fed mainly on *Auxis* spp. and epipelagic cephalopods, the spotted dolphins on mesopelagic myctophid fishes and epipelagic cephalopods, and the spinner dolphins preyed mainly on mesopelagic fishes. Isotopic signatures in the muscle samples of these three species showed significant differences in $\delta^{15}\text{N}$ and therefore a clear separation in trophic position. Spinner dolphins had the lowest $\delta^{15}\text{N}$ (mean $\pm$ 1SD 13.33 $\pm$ 0.57) and yellowfin the highest $\delta^{15}\text{N}$ (mean $\pm$ 1SD 14.33 $\pm$ 0.59), whereas I found intermediate values (mean $\pm$ 1SD; 13.86 $\pm$ 0.68) for spotted dolphins. Nevertheless, the differences in $\delta^{15}\text{N}$ values in spotted dolphins was much more variable and overlapped with the range of values obtained from both yellowfin tuna and spinner dolphins. This variability is probably due to the spotted dolphin populations relying on two prey types with different trophic position, and overlap with yellowfin tuna and spinner dolphins is due apparently to the feeding on prey with similar trophic level. $\delta^{13}\text{C}$ values were not different among the three species: yellowfin tuna had a mean $\pm$ 1SD of -16.37 $\pm$ 0.46; spotted dolphin -16.53 $\pm$ 0.38, and spinner dolphin -16.86 $\pm$ 0.44. The lack of differences in $\delta^{13}\text{C}$ values probably reflect feeding on prey that had similar primary producers at the base of the food web of the eastern Pacific Ocean.

1.- INTRODUCCIÓN

1.1.- INTRODUCCIÓN GENERAL

En el Océano Pacífico se han desarrollado numerosas pesquerías costeras y oceánicas, entre las que destaca la pesca de atún, por ser la más lucrativa y presentar los mayores volúmenes de captura. Actualmente, en el Océano Pacífico se capturan cerca de 2.5 millones de toneladas métricas de atún, cuya cantidad corresponde al 64% de la captura mundial (Joseph, 2003). Durante 1998, el último año del que se dispone información de mercado, la pesquería atunera obtuvo ganancias por aproximadamente tres billones de dólares (Cascorbi, 2003). El 65% de la captura es obtenida por la flota que opera con red de cerco (Joseph, 2003).

En la región oriental tropical del Océano Pacífico (OPOT), al este de los 150° de longitud, predomina la pesquería que utiliza redes de cerco para capturar atún. La especie objetivo de la pesquería es el atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*), la cual es capturada frecuentemente en lances asociados con el delfín manchado (*Stenella attenuata*), el delfín tornillo (*Stenella longirostris*) y el delfín común (*Delphinus delphis*) (Scott y Cattanch, 1998; Scott, 1999), pero el 70% de los lances son efectuados en asociación con el delfín manchado (Perrin, 1968; Allen, 1985; Au y Pitman, 1988; Hall, 1992; Edwards, 1996). Ésta asociación ha sido aprovechada por los pescadores atuneros desde hace poco más de 55 años para incrementar el volumen de sus capturas (Perrin, 1968; Perrin, 1969). La pesquería ha experimentado presiones políticas y económicas muy intensas debido a que la actividad es considerada como una de las principales causas de la reducción de algunos stocks de delfines en el OPOT (Smith, 1983; Wade y Gerrodette, 1993; Wade, 1993); sin embargo, la comisión

interamericana de atún tropical (IATTC, 2002) ha señalado que la mejor evidencia científica disponible, no muestra que la pesquería de atún con redes de cerco esté teniendo un impacto adverso significativo sobre las poblaciones de delfines del OPOT.

La asociación entre atunes y mamíferos marinos pequeños también ha sido observada en otros océanos del mundo, pero curiosamente la asociación es más fuerte y persistente en el OPOT. Ésta región se caracteriza por presentar una termoclina y capa de mezcla muy superficial (<100 m de profundidad) (Au y Perryman, 1985). Se presume que estas condiciones probablemente facilitan los encuentros e incrementan la estabilidad de la asociación (Edwards, 1992; Hall *et al.*, 1999). A pesar de que esta conducta ha sido estudiada ampliamente, los trabajos de investigación no han sido concluyentes por lo que aún no se conoce con certeza cuál es la razón o los mecanismos que conducen a la asociación de atunes y delfines en el OPOT (Edwards, 1992; Scott y Cattanach, 1998). Los datos de captura y estudios de comportamiento señalan que los atunes y delfines se separan durante la noche (Scott y Cattanach, 1998), por lo que se considera que la asociación no es continua y permanente; sin embargo, diferentes líneas de evidencias muestran que cuando están asociadas, ésta puede estar basada en la búsqueda y localización de las presas (Perrin *et al.*, 1973; Stuntz, 1981; Scott y Cattanach, 1998) y algunas de esas presas pueden ser la clave central del vínculo (Perrin *et al.*, 1973; Galván-Magaña, 1999).

1.2.- PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Los trabajos de investigación dirigidos al estudio de las relaciones tróficas de atunes y delfines para tratar de explicar la asociación han sido sustentadas sobre observaciones en el medio natural (Au y Pitman, 1986) y en algunos estudios descriptivos basados en

los contenidos estomacales en áreas restringidas y con un número limitado de muestras (Shomura y Hida, 1965; Perrin *et al.*, 1973; Norris y Dohl, 1980; Hassani *et al.*, 1997). Los datos del contenido estomacal forma la base principal de los resultados obtenidos en los trabajos de investigación; sin embargo, en los últimos cincuenta años se ha realizado una amplia revisión de los índices para medir la importancia de las presas encontradas en los contenidos estomacales, los cuales han sido criticados fuertemente (Hynes, 1950; Windell, 1968; Berg, 1979; Hyslop, 1980; Kohler y Ney, 1982; Cortés, 1997; Hansson, 1998). La crítica principal es que pueden no ser buenos indicadores de la importancia de las presas y por lo tanto no representan correctamente la dieta principal de los depredadores. El problema puede magnificarse debido al desarrollo reciente de modelos multiespecíficos y el interés en la evaluación de las pesquerías al nivel de los ecosistemas (May *et al.*, 1979; Daan, 1987; Pauly *et al.*, 2000; Pitcher, 2000; Whipple *et al.*, 2000; Lehodey, 2001; Olson y Watters, 2003; Watters *et al.*, 2003); la dieta, determinada a partir del análisis del contenido estomacal, forma datos básicos para la parametrización y desarrollo de esos modelos.

Adicionalmente, los trabajos de investigación efectuados con base en muestreos intensivos y extensivos de los contenidos estomacales, aunque proporcionan información valiosa de la variación y la resolución taxonómica de las presas ingeridas a largo plazo, son cuestionables debido a las limitaciones inherentes del análisis del contenido estomacal. Por ejemplo, el contenido estomacal sólo proporciona información sobre las presas ingeridas recientemente y puede no ser un buen indicador de la dieta general. La retención selectiva de algunas estructuras de las presas difíciles de digerir, tales como otolitos de peces y los aparatos mandibulares de los cefalópodos (los cuales aparecen muy frecuentemente en los estómagos de atunes y delfines), es considerado

como un proceso que genera la sobre-estimación de su contribución en la dieta (Bigg y Fawcett 1985; Michener y Schell, 1994; Smith y Whitehead 2000, Santos *et al.*, 2001). De la misma manera, las presas de digestión rápida, puede que sólo sean registradas ocasionalmente en los análisis. También, las artes y periodos de muestreo (en caso de la pesquería de atún con redes de cerco, restringido sólo a periodos diurnos), el diseño experimental y los análisis estadísticos a menudo ejercen efectos adversos importantes en el establecimiento de diferencias y similitudes en los hábitos alimenticios (Cortés, 1997).

Finalmente, como resultado de las deficiencias inherentes en los métodos utilizados para cuantificar las presas, la interpretación de los datos de la dieta es siempre controversial. El problema se magnifica cuando se compara la dieta de varios depredadores, especialmente si estos presentan diferencias en las tasas de digestión de las presas, de evacuación gástrica y ritmos de alimentación, que si no se consideran en los estudios de alimentación tienen importantes implicaciones en la interpretación de los datos de la dieta y en las subsecuentes comparaciones interespecíficas.

1.3.- JUSTIFICACIÓN

El estado actual del desarrollo en la investigación científica de las relaciones tróficas, señala coincidencia entre los investigadores al considerar que los análisis del contenido estomacal sólo proporcionan una medida muy general de la importancia de las presas consumidas por los depredadores en espacios y tiempos específicos. Estas limitaciones complican la interpretación de los datos del contenido estomacal y conducen a contradicciones serias cuando se estiman las relaciones tróficas entre los organismos. En consecuencia, la magnitud del problema enfatiza la necesidad de mejorar y explorar

nuevas técnicas para estudiar los hábitos alimenticios y la dinámica de las interacciones entre los componentes de los ecosistemas, de tal manera que puedan ser entendidas con mayor certidumbre.

Recientemente se han desarrollado nuevas técnicas (análisis de isótopos estables, ácidos grasos, contaminantes orgánicos persistentes y metales pesados como trazadores tróficos) que tratan de superar los problemas inherentes en los análisis del contenido estomacal. Las técnicas se basan en que las fuentes de alimentos pueden tener una composición bioquímica diferente que llegan a acumularse en sus depredadores.

El análisis de isótopos estables constituye una herramienta valiosa para investigar patrones biogeoquímicos y ecológicos (Peterson y Fry, 1987; Lajtha y Michener, 1994) y pueden ser utilizados a escalas que varían desde el nivel individual hasta el nivel del ecosistema. En particular, el análisis de la razón de isótopos estables de carbono y nitrógeno y su uso como trazadores tróficos, constituye una técnica analítica que está siendo utilizada ampliamente para definir las interacciones tróficas y el flujo de energía entre los organismos (Peterson y Fry, 1987; Kling *et al.*, 1992; Cabana y Rasmussen, 1994; Hobson y Welch, 1995). En algunos casos, las estructuras tróficas determinadas a partir de datos de la razón de isótopos estables de nitrógeno han coincidido bastante bien con aquellos del contenido estomacal (Hansson *et al.*, 1997), con los experimentos de alimentación en el laboratorio (Dittel *et al.*, 2000), y en los modelos de producción pesquera (Fry, 1988).

Las ventajas que ofrecen los isótopos estables sobre las técnicas convencionales es que proporciona la representación integral de la dieta asimilada o de los procesos metabólicos en el corto o largo plazo, lo cual depende de las tasas de ingestión, de

acumulación, del recambio del tejido analizado y del crecimiento (Fry y Arnold, 1982; Tieszen *et al.* 1983). Aunque la técnica por sí sola no es autosuficiente, ya que no proporcionan la resolución taxonómica de las presas consumidas (por lo que son consideradas complementarias a los análisis del contenido estomacal), ha llegado a ser una herramienta muy valiosa, que cuando se combina con información de la dieta, ha ayudado a establecer con mayor certidumbre las interacciones en la red de alimentos y el flujo de energía en varios ecosistemas (Hansson *et al.* 1997; Fantle *et al.*, 1999; Jardine *et al.*, 2003). Su uso en los estudios ecológicos ha perfeccionado el conocimiento de las relaciones en la red de alimentos, de la repartición intra e interespecífica de los recursos, la importancia de fuentes de nutrientes específicos y el uso del hábitat por especies residentes y migratorias (Peterson y Fry, 1987; Schell *et al.* 1989; Kiyashko *et al.*, 2001; Lesage *et al.*, 2001).

Con base en la información anterior, la utilización de los datos del contenido estomacal combinados con información de la razón de isótopos estables de carbono y nitrógeno, constituyen dos fuentes de información complementarias para estudiar las relaciones tróficas intraespecíficas e interespecíficas entre atunes y delfines asociados y pueden ser de gran ayuda para confirmar o revelar algunas relaciones tróficas difíciles de observar con los métodos tradicionales. Además, por primera vez se presenta la oportunidad de explorar las ventajas que ofrece el uso de la técnica de isótopos estables para estudiar las relaciones tróficas de atunes y delfines capturados en agregaciones multiespecíficas en el Océano Pacífico oriental, con lo cual se pretende iniciar con la generación de una base de datos de señales isotópicas de los depredadores epipelágicos del Pacífico oriental, que pueden ser de gran utilidad en el estudio de la ecología y dinámica de los depredadores epipelágicos del OPOT.

1.3.1.- Generalidades en el uso de la técnica de la razón de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en estudios de ecología trófica

1.3.1.1.- Principios básicos

La aplicación de los isótopos estables en los estudios ecológicos tuvo sus inicios en los años 1950's, durante la investigación de los isótopos de carbono en material vegetal (Lajtha y Marshall, 1994). Desde entonces, la técnica ha sido aplicada en una amplia variedad de problemas ecológicos, enfocados principalmente en como el carbono y el nitrógeno están siendo incorporado en los organismos y como fluyen éstos a través del ecosistema.

Los isótopos estables son átomos de un elemento con el mismo número atómico pero con diferente masa atómica. El número de protones para cada isótopo es fijo, mientras el número de neutrones varía, lo que les confiere masa atómica diferente (Atkins y Beran, 1990). Algunos ejemplos de elementos que se ajustan a esta definición son C, N, O, S e H. Estos cinco elementos poseen isótopos estables que están siendo estudiados ampliamente para responder a los cuestionamientos de los procesos biogeoquímicos y ecológicos que acontecen en los ecosistemas (Peterson y Fry, 1987).

Para cuantificar la razón de isótopos estables de una muestra se utiliza un espectrómetro de masas de razones isotópicas y consiste en comparar la razón absoluta de los isótopos pesado/liviano (ej. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ó $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) de la muestra en relación a la misma razón isotópica absoluta de un estándar internacional y expresarla en notación delta (δ). Puesto que las diferencias de las razones isotópicas entre la

muestra y el estándar son muy pequeñas, las razones isotópicas estandarizadas son expresadas como desviaciones en partes por mil (‰) en relación al estándar.

Las razones isotópicas son expresadas utilizando la notación delta mediante la ecuación general $\delta X(\text{‰}) = (R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}} - 1) * 1000$ (McKinney *et al.* 1950), en donde $\delta X(\text{‰})$ es la razón isotópica de la muestra en notación delta en partes por mil (ej. $\delta^{13}\text{C}\text{‰}$ ó $\delta^{15}\text{N}\text{‰}$), R_{muestra} es la razón isotópica absoluta de la muestra y $R_{\text{estándar}}$ es la razón isotópica absoluta del estándar. Se considera que los valores del $\delta X(\text{‰})$ están enriquecidos (valores altos) o disminuidos (valores bajos) en el isótopo más pesado (^{13}C ó ^{15}N) en relación al estándar internacional (Lajtha y Michener, 1994). El fundamento de la utilización del material estándar es que éstos tienen un valor isotópico absoluto constante, que cuando se comparan con los valores isotópicos absolutos de las muestras, permite obtener una medida isotópica estandarizada que es comparable entre laboratorios. Por conveniencia se considera que el estándar tiene un valor de 0 ‰.

El estándar internacional para los isótopos de carbono es una formación de carbonato en la era cretácica (Pee Dee Belemnita, *Belemnitella americana*) cuya razón isotópica absoluta ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) es de 0.0112372. Los materiales con razones isotópicas absolutas mayores o menores a éste valor, tienen valores delta positivos o negativos respectivamente. El estándar Pee Dee Belemnita (PDB) no está disponible en grandes cantidades; sin embargo, por convención internacional se ha creado varios estándares secundarios (ej. NBS18, NBS19, NBS22, IAEA6) que son utilizados como material de calibración relativos al PDB (Coplen *et al.*, 1983). Asimismo, el material de referencia para el nitrógeno es el nitrógeno atmosférico (aire) (Mariotti, 1983) con razón isotópica

absoluta ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) de 0.003676466, aunque otros materiales han sido calibrados al nitrógeno atmosférico y son utilizados como estándares secundarios (ej. IAEAN1, IAEAN2).

1.3.1.2.- Cambio isotópico (fraccionación) entre la dieta y los consumidores

La aplicación de la razón de isótopos estable de carbono y nitrógeno en los estudios de ecología trófica, se fundamenta en el hecho de que las señales isotópicas de carbono y nitrógeno reflejan el material asimilado por los consumidores a largo plazo (DeNiro y Epstein, 1978, 1981; Tieszen *et al.*, 1983; Peterson y Fry, 1987); lo cual se debe principalmente a la digestión diferencial o al proceso de fraccionación isotópica que acontece durante la asimilación y los procesos metabólicos. Es decir, las razones de los isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en los tejidos de los depredadores reflejan a las de sus presas de manera predecible, debido a que se presenta un enriquecimiento aproximadamente constante por cada nivel trófico en la red de alimentos (DeNiro y Epstein 1978, 1981). En los depredadores de los ecosistemas marinos se ha detectado un enriquecimiento típico del $\delta^{15}\text{N}$ en un intervalo de 3 a 4‰ por cada nivel trófico (Owens, 1987; Wada *et al.*, 1991; Post, 2002). En cambio, el $\delta^{13}\text{C}$ presentan un valor de enriquecimiento entre 0 y 1‰ (Rau *et al.*, 1983; Wada *et al.*, 1987; Fry, 1988; Hobson y Welch, 1992; France y Peters, 1997; Kelly, 2000). Este enriquecimiento isotópico predecible ha sido de gran utilidad para detectar algunas relaciones alimenticias difíciles de observar con los métodos tradicionales (Kling *et al.* 1992) y ha demostrado ser bastante consistente en los estudios de laboratorio y en el campo (Post, 2002).

La razón de isótopos estables de nitrógeno, debido a su mayor fraccionación isotópica, generalmente indica el nivel trófico de los organismos; mientras que la razón de isótopos estables de carbono, por su nula o mínima fraccionación, refleja la fuente de nutrición autotrófica en la base de la red de alimentos (DeNiro y Epstein, 1978, 1981; Minagawa y Wada, 1984). Debido a que el fitoplancton contiene señales isotópicas que reflejan el hábitat en que se desarrollan (Hobson *et al.*, 1994; France, 1995; Hobson *et al.*, 1997) (por ejemplo, alimentación oceánica o costera, pelágica o bentónica) y éstas se transmiten hacia los niveles tróficos superiores a razón de unas cuantas partes por mil (0 a 1‰), el $\delta^{13}\text{C}$ puede ser utilizado como un indicador de las zonas de alimentación, y consecuentemente, en el rastreo de los desplazamientos y el patrón de migración de los animales entre regiones geográficas isotópicamente diferentes (McConnaughey y McRoy, 1979; Nakamura *et al.*, 1982; Rau *et al.*, 1983; Hobson y Welch, 1992; Hobson, 1993; Hobson *et al.*, 1994; Smith *et al.*, 1996; Minami y Ogi, 1997; Gannes *et al.*, 1998; Schell *et al.*, 1998; Burton y Koch, 1999; Cherel *et al.*, 2000; Kurle y Worthy, 2001; Fry *et al.*, 2003).

Carbono - El alimento asimilado por los consumidores contribuye al crecimiento a través de las vías anabólicas o se pierde a través de la respiración o la excreción. Durante el ciclo de vida del consumidor, una gran parte del material asimilado se pierde finalmente a través de la respiración y la excreción (Humphreys, 1979). Debido a que el CO_2 respirado es isotópicamente más liviano que el carbono asimilado (DeNiro y Epstein, 1978; Checkley y Entzeroth, 1985), los animales deben estar ligeramente más enriquecidos en ^{13}C en relación a su dieta, y la fraccionación debe ser mayor entre animales con las tasas mayores de respiración, relativo a su crecimiento. Por ejemplo,

dado que la respiración relativa es mayor para homeotermos que para poikilotermos (Humphreys 1979), los valores del $\delta^{13}\text{C}$ deben ser mayores para las aves y mamíferos que para los peces e invertebrados. Los peces de la familia Scombridae (donde se incluye a los atunes) son únicos entre los teleósteos por tener adaptaciones endotérmicas (Carey y Teal, 1966; Dizon y Brill, 1979) y presentar tasas de metabolismo muy altas (Brill, 1996) por lo que los valores del $\delta^{13}\text{C}$ pueden ser más elevados en relación al resto de los peces que no presentan estas adaptaciones. Por otra parte, debido a que la urea y el ácido úrico contienen carbono, pero no el amonio, la forma de excretar desechos puede afectar la magnitud de la fraccionación isotópica, especialmente si las tasas de excreción son altas; sin embargo, esta posibilidad ha sido poco estudiada (Bearhop *et al*, 2000).

Usualmente los lípidos están disminuidos en ^{13}C con relación a proteínas y carbohidratos, debido al proceso de fraccionación isotópica que sucede durante la oxidación del piruvato a acetil coenzima A (DeNiro y Epstein, 1977; Focken y Becker, 1998). De esta manera, es probable que los valores del $\delta^{13}\text{C}$ sean menores para muestras con contenido de lípidos alto (ej. hígado) que para muestras con contenido de lípidos bajo (ej. músculo). Los valores del $\delta^{13}\text{C}$ también deben ser menores para animales analizados enteros que para animales analizados como tejido muscular, debido a que los últimos tienen menos contenido de lípidos. Para muestras analizadas como tejido muscular, los valores del $\delta^{13}\text{C}$ deben ser bajos para muestras no tratadas que para muestras tratadas con solventes de extracción, para remover el contenido de lípidos (Focken y Becker, 1998). Entre los animales terrestres, los carbonatos parecen ser obtenidos en su mayor parte del CO_2 respirado y por lo general están ligeramente

disminuidos en ^{13}C en relación al carbono de la dieta. Para los consumidores acuáticos, el carbonato de conchas o huesos es obtenido del carbono inorgánico disuelto del medio ambiente y generalmente esta enriquecido en ^{13}C en relación a la dieta (McConnaughey *et al.*, 1997). La acidificación de muestras para remover carbonatos debe resultar en estimaciones bajas de $\delta^{13}\text{C}$ para organismos completos, especialmente para consumidores acuáticos, pero la variabilidad analítica puede ser alta cuando las muestras han sido acidificadas (Bunn *et al.*, 1995; Bosley y Wainright, 1999).

Nitrógeno – Típicamente, el nitrógeno excretado está disminuido en ^{15}N en relación a la dieta (DeNiro y Epstein, 1981) o al tejido del consumidor (Checkley y Miller, 1989); de ésta manera, la fraccionación isotópica para nitrógeno debe ser mayor entre animales alimentados con dietas compuestas de mayores contenidos de nitrógeno (ej. mayor tasa de excreción de nitrógeno relativo a la tasa de asimilación). Debido a que la razón del nitrógeno excretado al asimilado es mayor durante los periodos de inanición, $\delta^{15}\text{N}$ también es mayor para animales que pasan periodos de ayuno frecuentes (Scrimgeour *et al.*, 1995). La forma en que los consumidores excretan los compuestos nitrogenados de desecho (amonio, urea, ácido úrico), también puede afectar la tasa de fraccionación del nitrógeno, pero la actual comprensión de los mecanismos que regulan los valores del $\delta^{15}\text{N}$ es insuficiente para elaborar predicciones específicas de los efectos de las formas de compuestos nitrogenados de desecho sobre los valores del $\delta^{15}\text{N}$.

1.4.- ANTECEDENTES

Actualmente se han propuesto cinco hipótesis para tratar de explicar la conducta asociativa de atunes y delfines (Stuntz, 1981; Scott, 1999; Freón y Dagorn, 2000). Las hipótesis se basan sobre cuestiones tróficas o protección a los depredadores (Perrin *et al.*, 1973; Stuntz, 1981; Au y Pitman, 1988; Hall, 1992) y por razones energéticas (Edwards, 1992); sin embargo, la hipótesis más aceptada esta relacionada con una conducta adaptativa del atún aleta amarilla, la cual inicia a partir de que los atunes pequeños tienden a asociarse a objetos flotantes y que posteriormente se extiende a la asociación de atunes grandes con delfines (Hall, 1992), pero también parece ser explicativa la hipótesis de la búsqueda y detección de presas (Stuntz, 1981) basado en las características sensoriales (visual y olfativo para el atún aleta amarilla y de sonar y visual para los delfines), lo que los hace más eficientes durante la búsqueda, localización y caza de las presas; pero no se han encontrado evidencias que permitan afirmar ésta última hipótesis. Recientemente, Freón y Dagorn (2000) propusieron la hipótesis “moving meeting point”, argumentando que los atunes tienen la necesidad de asociarse a grupos de su misma especie; sin embargo, es más fácil detectar a una manada de delfines (debido a que son organismos de mayor tamaño, más ruidosos por sus saltos fuera del agua y emiten sonidos) que a un cardumen de atún, por lo que los atunes incrementan la probabilidad de encuentros con éstas especies. Esto podría explicar por qué Perrin (1969) observó a los atunes siguiendo a los delfines. Sin embargo, puesto que el seguir a los delfines involucra un gasto extra de energía, los atunes deben poder alimentarse eficientemente durante la asociación; por lo tanto, aunque probablemente esto no significa un incremento en la intensidad de la

alimentación, la hipótesis no excluye que la asociación pueda contribuir en el beneficio directo para los atunes, puesto que la localización de presas se vuelve más eficiente.

El estudio más popular del que se tiene referencia para tratar de explicar la asociación de atunes y delfines en agregaciones mixtas con base en la alimentación, utilizando contenidos estomacales, ha sido sin duda, el de Perrin *et al.* (1973). Sin embargo, sus resultados estuvieron sustentados por un pequeño número de muestras (6 lances con 79 atunes, 140 delfines manchados y 46 delfines tornillo) y en temporadas (del 9 al 18 de abril de 1968) y regiones geográficas ($07^{\circ} 11' \text{ N}$ y $12^{\circ} 51' \text{ N}$ de latitud a $90^{\circ} 32' \text{ W}$ y $93^{\circ} 18' \text{ W}$ de longitud) restringidas, los cuales probablemente pudieron no ser representativos del área más extensa en donde se presenta la asociación. Las principales conclusiones obtenidas durante el estudio fue que las especies presentaron sobreposición importante en la dieta, pero con evidencias de especialización sobre tipos de presas particulares, en periodos específicos de alimentación y en la profundidad a la que se alimentaron. También señalaron que a pesar de que viajaban en grupos mezclados, no se alimentaron sobre las mismas presas al mismo tiempo ni en el mismo lugar y sugirieron que si la asociación se basa en las presas, un buen candidato pueden ser los calamares epipelágicos de la familia Ommastrephidae, al menos en el área de estudio. Sin embargo, en el estudio no se consideraron las horas de captura, el grado de digestión de las presas y la repleción gástrica; en consecuencia, la retención frecuente de los aparatos mandibulares de los calamares en los estómagos de los depredadores pudieron haber afectado la interpretación de los resultados, debido principalmente a que se acumulan en los estómagos y su contribución en la dieta generalmente se sobre-estima.

En un estudio más reciente, con aplicación de mayor esfuerzo de muestreo para estudiar la dieta de los depredadores epipelágicos del Pacífico oriental, en el que se incluye el atún aleta amarilla, el delfín manchado y el delfín tornillo, Galván-Magaña (1999) incluyó en sus análisis las horas de captura, el grado de digestión de las presas y la repleción gástrica. Excluyendo los picos de calamares y los otolitos durante sus análisis, encontró que el mayor traslape ocurrió entre el atún aleta amarilla y el delfín manchado debido a que ambas especies consumieron a las presas *Dosidicus gigas*, *Coryphaena equiselis*, *Auxis* spp. y *Cubiceps pauciradiatus*, *Exocoetus volitans* y *Oxyporhamphus micropterus*. Describió que estas presas fueron consumidas en proporción menor por el delfín manchado que por el atún aleta amarilla y concluyó que las principales presas consumidas por cada depredador fueron diferentes. Sin embargo, indicó que la especie *Auxis* spp. fue la presa más común entre ambas especies, sugiriendo que tal vez esta especie presa constituya un factor importante de la asociación diurna (12-15 horas) entre ambos depredadores. Adicionalmente, apoyado por los resultados de los datos de repleción gástrica y el estado de digestión de las presas registrados durante diferentes periodos del día, determinó que las principales presas consumidas por cada depredador fueron ingeridas en diferentes periodos del día, con un comportamiento de alimentación diurna (sobre presas epipelágicas) para el atún aleta amarilla y nocturna (sobre presas mesopelágicas) para el delfín manchado, presentando ésta última alimentación complementaria durante el día. También, no descartó la posibilidad que el atún aleta amarilla pudo haber presentado alimentación complementaria importante durante la noche.

Respecto al delfín tornillo, encontró que las presas principales fueron los peces mesopelágicos de la familia Myctophidae y, aunque no significativo, reportó que el

traslapamiento trófico con el atún aleta amarilla fue debido a las presas *Vinciguerria lucetia* y *Cubiceps pauciradiatus*; mientras que el traslapamiento con el delfín manchado fue debido a la presa *Abraliopsis falco* y peces mesopelágicos de la familia Myctophidae; pero, no obstante un comportamiento de alimentación nocturna en ambas especies de delfines y la importancia de la familia Myctophidae en sus estómagos, la composición específica de las presas fue diferente. Otros estudios de la dieta y de comportamiento utilizando marcas telemétricas archivadoras parecen apoyar la conducta del atún aleta amarilla, el delfín tornillo y el delfín manchado, descrito en el estudio de Galván-Magaña (1999) (Perrin *et al*, 1973; Ortega-García *et al.*, 1992; Bayliff, 1995; Scott y Cattanach, 1998; Chivers y Scott, 2002).

En otros trabajos de investigación, Bernard y Hohn (1989) y Robertson y Chivers (1997) señalaron el efecto que tienen las hembras del delfín manchado en diferentes condiciones reproductivas (preñadas y lactando) sobre los cambios en la dieta. Sus resultados fueron contradictorios con respecto a la importancia de peces y cefalópodos en cada una de las condiciones reproductivas. En ambos trabajos se discute la importancia de las presas en términos del aporte energético para sustentar la demanda metabólica de las hembras lactando; sin embargo, Robertson y Chivers (1997) señalaron que, más que un cambio en la composición de la dieta, las demandas energéticas y nutricionales altas de la lactación, podrían ser satisfechas por el incremento en la cantidad del alimento consumido a través del día, por lo que consumen una mayor proporción de cefalópodos, debido a que la producción de leche incrementa la demanda de agua metabólica. También, Archer y Robertson (2004) señalan que la edad a la que ocurre el destete de las crías del delfín manchado, puede tener un efecto significativo sobre la composición específica de la dieta. Estos hechos

marcan la posibilidad de que la variabilidad intraespecífica en la selección de las presas por el delfín manchado podría influenciar la sobreposición trófica interespecífica y otras relaciones ecológicas subsecuentes.

En general, la controversia en la interpretación de los datos de la dieta es el resultado de las deficiencias inherentes en los métodos utilizados para cuantificar las presas, lo que dificulta las comparaciones interespecíficas, principalmente cuando las tasas de digestión, de evacuación gástrica y los ritmos de alimentación son diferentes entre los depredadores. Este puede ser el caso cuando se compara la dieta del atún aleta amarilla y los delfines manchados y tornillos, puesto que mientras que los atunes tienen un comportamiento de alimentación diurna, los delfines presentan una conducta de alimentación mayormente nocturna y su captura sólo se realiza durante el día; en consecuencia, los estómagos de los delfines generalmente se encuentran vacíos o con alimento muy digerido por lo que probablemente las presas encontradas en sus estómagos no representan la dieta preferencial.

Por otra parte, la interpretación de los datos de la dieta utilizando isótopos estables de carbono y nitrógeno no están sujetos a las limitaciones inherentes del contenido estomacal, por lo que pueden representar mejor la variabilidad intraespecífica de la dieta y determinar las semejanzas o diferencias interespecíficas en la dieta de las tres especies depredadoras objeto de estudio. Los isótopos estables de carbono y nitrógeno han sido utilizados en otras regiones del mundo para estudiar la ecología trófica de ballenas (Abend y Smith, 1995, 1997; Hobson y Schell, 1998; Hooker *et al.*, 2001; Hoekstra *et al.*, 2002), tiburones (Fisk *et al.*, 2002), focas marinas (Kurle y Worthy, 2001; Kurle, 2002), tortugas marinas (Godley *et al.*, 1998; Hatase *et al.*, 2002), atunes y delfines oceánicos (Das *et al.*, 2000, Das *et al.*, 2003); sin embargo, la potencialidad de

la técnica para estudiar la ecología y dinámica de las poblaciones no ha sido explorada en el Océano Pacífico oriental o empieza a desarrollarse (Gendron *et al*, 2001; Olson *et al.*, 2004; Román-Reyes *et al*, 2004; Galván-Magaña *et al.*, 2004;).

1.5.- OBJETIVOS

1.5.1.- Objetivo general

Conocer las relaciones tróficas intraespecíficas e interespecíficas del atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*), el delfín manchado (*Stenella attenuata*) y el delfín tornillo (*Stenella longirostris*) utilizando la razón de isótopos estables de carbono y nitrógeno.

1.5.2.- Objetivos específicos

a).- Determinar las diferencias intraespecíficas e interespecíficas en la razón de los isótopos estables de carbono y nitrógeno ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) en el músculo dorsal del atún aleta amarilla, el delfín manchado y el delfín tornillo.

b).- Determinar si la sobreposición y la amplitud de los valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ reflejan diferencias o similitudes en la dieta del atún aleta amarilla y las especies de delfines.

c).- Determinar las fuentes potenciales de variación en la razón de isótopos estables de carbono y nitrógeno en el tejido muscular del atún aleta amarilla y las especies de delfines, considerando el sexo, tamaño y el efecto geográfico.

2.- MATERIALES Y MÉTODOS

2.1.- Área de estudio y origen de las muestras

La asociación entre atunes y delfines sucede principalmente en una extensa área del Océano Pacífico oriental en forma de triángulo que se extiende desde la costa (20°N a 15°S) con mayor intensidad a lo largo de los 10° de latitud norte hasta los 140° de longitud oeste (Figura 1). Esta región se caracteriza por presentar aguas cálidas de baja salinidad, menor variación relativa de las condiciones en la superficie durante el año, una capa de mezcla muy superficial (<100 m de profundidad) y una estructura termal de profundidad intermedia a superficial muy estratificada (Au y Perriman, 1985; Hall, *et al.*, 1999),

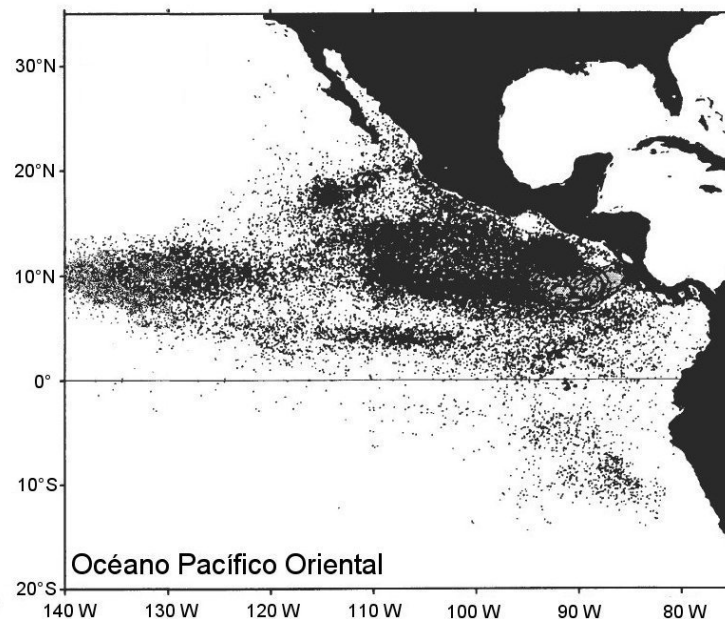


Figura 1.- Área de estudio en el Océano Pacífico oriental tropical (OPOT) en donde los atunes y delfines son capturados en agregaciones poliespecíficas por barcos atuneros que utilizan redes de cerco. Los puntos señalan las localidades de avistamientos de delfines del género *Stenella* por observadores a bordo de barcos atuneros y de investigación (base de datos 1971- 1999 de NOAA/NMFS/SWFSC, tomado de Fiedler, 2002).

De junio de 1992 hasta agosto de 1994 la Comisión Interamericana de Atún Tropical, con base principal en la ciudad de La Jolla, California, emprendió un amplio programa de muestreo en esta área, con el objetivo de examinar algunos aspectos de los hábitos alimentarios y la dinámica trófica de los depredadores epipelágicos capturados en agregaciones poliespecíficas por barcos atuneros que pescan con redes de cerco. El propósito principal de ese estudio fue la aportación de información para tratar de entender la naturaleza de la asociación de atunes y delfines.

La información de los contenidos estomacales del presente trabajo provienen de la base de datos de ese estudio y los análisis están particularmente referidos al atún aleta amarilla y a los delfines manchado y tornillo como especies fuertemente asociadas en el OPOT. La figura 2 muestra la posición geográfica de los lances (126 en total) de las que fueron obtenidas las muestras de estómagos (2024 para el atún aleta amarilla, 312 para el delfín manchado y 208 para el delfín tornillo) para el análisis del contenido estomacal.

Durante las campañas de muestreo también se colectaron muestras de tejido muscular para el análisis de isótopos estables de aproximadamente 27 especies de depredadores epipelágicos; sin embargo, en el presente estudio, los análisis para isótopos estables sólo fueron aplicados a 7 especies depredadoras, los cuales incluyen al atún aleta amarilla y las especies de delfines objetivos de estudio. Asimismo se añaden los análisis isotópicos de Barrilete (*Katsuwonus pelamis*), dorado (*Coryphaena hippurus*), tiburón piloto (*Carcharhinus falciformis*) y pez vela (*Istiophorus platypterus*) que fueron capturados en los mismos lances con el atún aleta amarilla y las especies de delfines y que podrían ser de utilidad como información complementaria durante la interpretación de los análisis. Además, se registran en los resultados del presente

trabajo como una contribución en el desarrollo de una base de datos de señales isotópicas de depredadores epipelágicos del OPOT.

El muestreo consistió en extraer una porción muscular (~5 g) de la región dorsal, inmediatamente posterior a la cabeza de los animales, los cuales fueron congelados inmediatamente para evitar la acción bacteriana sobre los tejidos.

Las variables utilizadas para investigar las diferencias y similitudes en la alimentación de atunes y delfines fueron la fecha, hora y el área de captura, las presas encontradas en los estómagos cuantificadas por medio del peso húmedo, número y frecuencia de aparición y la razón de isótopos estables de carbono y nitrógeno utilizando el músculo dorsal.

2.2.- Análisis de los isótopos estables de carbono y nitrógeno

La razón de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) reflejan una relación directa entre los tejidos de los depredadores y los de sus presas. Asimismo, diferencias isotópicas grandes dentro de la población son indicadores de la variación en la dieta asimilada en el periodo correspondiente al tiempo de recambio del tejido analizado (Fry *et al.*, 1978; Angerbjorn *et al.*, 1994; Fry *et al.*, 1999); en consecuencia, el análisis del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en músculo reflejará la variación de la dieta asimilada sobre el tiempo y pueden ser usados para integrar la varianza temporal de la dieta, por lo que pueden ser indicadores tróficos confiables sobre escalas temporales grandes. Fry *et al.* (1978) mencionan que una varianza intraespecífica alta en la razón isotópica indica una extensa y consistente variación en la dieta, mientras que una menor variación indica mayor especialización trófica; mientras que Bearhop *et al.* (2004) proponen que los

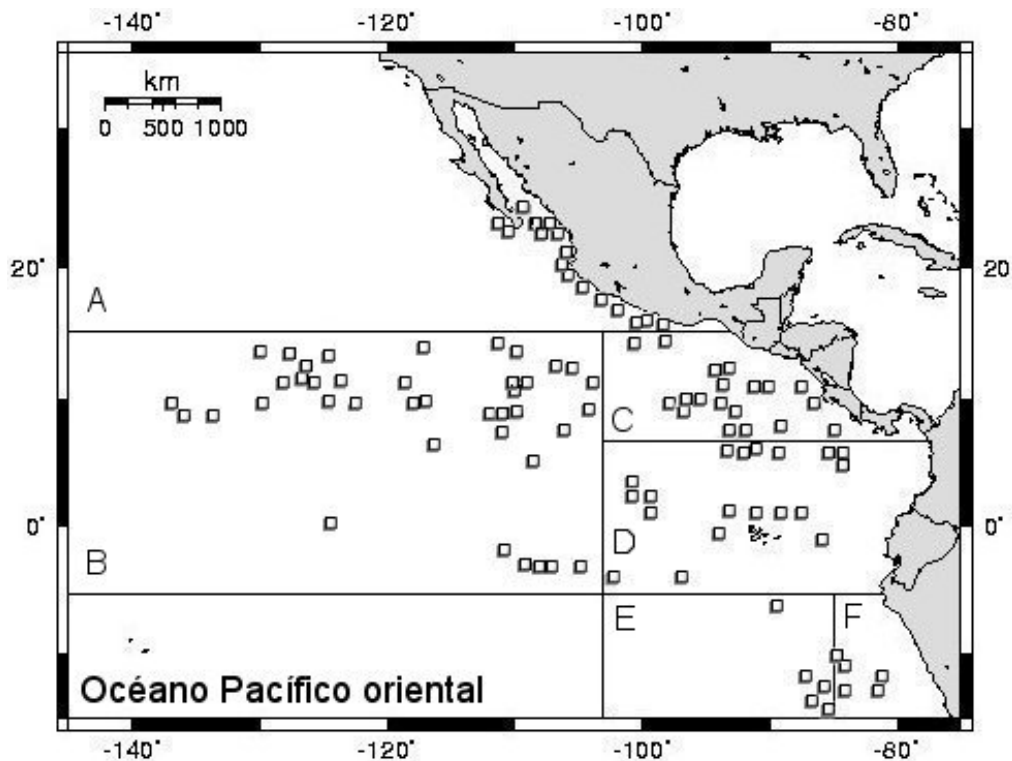


Figura 2.- Procedencia geográfica de las muestras. Los cuadros pequeños muestran la posición de los lances de pesca en donde se obtuvieron estómagos de atunes y delfines para los análisis del contenido estomacal. Las letras señalan las regiones definidas por un análisis de árboles de regresión efectuado por G. Watters (CIAT), utilizando datos de biomasa de la dieta de varios depredadores del Pacífico oriental y analizados por Galván-Magaña (1999).

isótopos estables pueden ser usados para la comparación del nicho trófico entre las especies utilizando la varianza isotópica, por lo que podrían ser muy útiles para describir las estrategias de alimentación (especialistas o generalistas) de atunes y delfines. Asimismo Gu *et al.*, (1996) señalan que la comparación de los valores del $\delta^{15}\text{N}$ en el músculo de los depredadores puede proporcionar el grado de sobreposición de la dieta. Por otra parte, aunque el valor del $\delta^{13}\text{C}$ también puede ser utilizado como indicador de la dieta, su mayor uso ha sido para diferenciar el uso del hábitat por los depredadores (por ejemplo, hábitat costero, oceánico, pelágico, bentónico), por lo que

pueden ser de gran ayuda para identificar grupos de animales que se mueven entre redes de alimentos con señal isotópica distinta.

2.2.1.- Preparación de las muestras

El procedimiento de preparación de la muestra se realizó en el Laboratorio de Química Marina del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, en La Paz, Baja California Sur. Inicialmente, las muestras de músculo dorsal (~2 g) fueron colocadas en frascos de 5 ml, posteriormente ultracongeladas (-40°C) y liofilizadas (-46°C a -50°C y 55 MBR de presión durante 24 horas). A continuación fueron sometidas al proceso de extracción de lípidos y luego homogeneizadas en morteros de ágata. Las muestras homogeneizadas se pesaron (aprox. 1 mg) con una balanza analítica SARTORIUS con precisión de ± 0.01 mg, se empacaron en cápsulas de estaño, se almacenaron en cajas de plástico con identificación bidimensional y posteriormente fueron enviadas al laboratorio de isótopos estables de la Universidad de California, Davis, USA.

Para la extracción de lípidos se utilizó la técnica descrita por Paré *et al.*, (1994) y Renoe (1994), que consiste en realizar la extracción de lípidos mediante la utilización del microondas MES 1000 (CEM Corp., Matthews, NC). En general, la justificación principal para el proceso de extracción es reducir las fuentes de variación del ^{13}C y poder comparar muestras de tejidos que provienen de grupos taxonómicos diferentes, los cuales podrían ser diferentes en su composición bioquímica (por ejemplo, diferente contenido de grasa). El proceso de extracción permite hacer comparaciones entre organismos sin el efecto confuso de las diferencias en el contenido de lípidos.

2.2.2.- determinación de los Isótopos estables de carbono y nitrógeno

Las razones de isótopos estables de carbono y nitrógeno fueron determinadas utilizando un espectrómetro de masas de flujo continuo Europa 20-20 (PDZ Europa Ltd., Sandbach, UK), después de la combustión (a 1000°C) y transformación de la muestra (a CO_2 y N_2) en el analizador elemental C-N (PDZ Europa, ANCA-GSL) conectado al espectrómetro de masas. Los gases fueron separados en una columna (Carbosieve Gas Column, Supelco, Bellefonte, PA, USA) antes de ser inyectados al espectrómetro de masas. Los valores isotópicos fueron expresados en unidades delta (δ) como la razón absoluta $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ó $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ de la muestra relativa a un estándar en partes por mil (‰), los cuales representan una medida estandarizada que indican las unidades de desviación en partes por mil con respecto al estándar internacional.

La notación delta convencional utilizada para expresar la razón de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) con relación a un estándar internacional es definida por las siguientes expresiones (Park and Epstein 1961):

$$\delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = \left[\frac{\left(\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \text{ muestra} - \frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \text{ estándar} \right)}{\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \text{ estándar}} \right] \times 1000$$

$$\delta^{15}\text{N} (\text{‰}) = \left[\frac{\left(\frac{^{15}\text{N}}{^{14}\text{N}} \text{ muestra} - \frac{^{15}\text{N}}{^{14}\text{N}} \text{ estándar} \right)}{\frac{^{15}\text{N}}{^{14}\text{N}} \text{ estándar}} \right] \times 1000$$

El estándar del laboratorio para estimar $\delta^{13}\text{C}$ fue el azúcar (sucrosa, IAEA-C6) de la remolacha (-23.83‰ vs. PeeDee Belemnita, calibrada contra NBS 22 a -29.74‰) y

para $\delta^{15}\text{N}$ se utilizó el sulfato de amonio (1.33‰ vs. aire atmosférico, calibrado contra IAEN1 and IAEN2) (David Harris, responsable del laboratorio de isótopos estables en la Universidad de California, Davis, en comunicación personal). Con base en el análisis de tres repeticiones del material estándar de referencia (después de cada 5 ó 7 muestras para calibrar el sistema y corregir algún funcionamiento anómalo del espectrómetro de masas), la precisión de las corridas (una desviación estándar) fue de 0.03‰ para $\delta^{13}\text{C}$ y 0.07‰ para $\delta^{15}\text{N}$. Adicionalmente, junto con los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ también fue posible obtener los valores del contenido de nitrógeno y carbono de la muestra, los cuales fueron utilizados para demostrar que las muestras fueron bioquímicamente similares (menor variación en la razón C/N); es decir, los tejidos tienen una proporción similar en el contenido de carbono (lípidos) y nitrógeno (proteínas) (McConnaughey y McRoy, 1979). Con este fin, se aplicó un tratamiento para extraer los lípidos de las muestras antes de la determinación isotópica. Durante cada corrida, la cantidad de C y N en la muestra fue medida en el analizador elemental con una precisión (una desviación estándar) de 3.6 μg para N y 7.6 μg para C, mientras que la precisión en la medición de la razón C/N fue de 0.1.

2.2.3.- Tratamiento estadístico de los datos de la razón de isótopos estables

Para verificar si los datos cumplieron con los supuestos estadísticos básicos, se aplicaron pruebas de normalidad de Lilliefors y de homogeneidad de varianzas de Bartlett (Zar, 1996). Se detectó una ligera desviación de la normalidad, por lo que para la comparación simultánea de los valores del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ entre grupos (años, sitios y entre especies depredadoras) se utilizó en análisis de varianza multifactorial con el

estadístico Lambda de Wilks, el cual ha demostrado ser un estadístico robusto cuando se viola el supuesto de normalidad (Tabachnick y Fidell, 1996). Cuando las pruebas multifactoriales resultaron ser significativas, se aplicaron análisis de varianzas de una vía para cada variable dependiente y las pruebas de comparaciones múltiples de Student Newman-Keuls (Field, 2000). Para evaluar la significancia de las relaciones entre variables se calcularon coeficientes de determinación (r^2) (Zar, 1996).

2.3.- Análisis de la dieta dentro y entre depredadores

La base de datos disponible contiene información del número y la biomasa de las presas encontradas en los estómagos de los depredadores en cuestión. A partir de esa información, se calcularon los siguientes índices de importancia de las presas (Hyslop, 1980):

El índice del porcentaje de frecuencia de aparición ($\% F_i$): $\% F_i = \frac{M_i}{M} \times 100$,

El índice del porcentaje en número ($\% N$): $\% N = \frac{N_i}{N_{\Sigma}} \times 100$,

El índice del porcentaje de biomasa ($\% W$): $\% W = \frac{W_i}{W_{\Sigma}} \times 100$,

donde M_i es el número de estómagos que contienen la presa i ; M es el número de estómagos con alimento; N_i es el número de especímenes presa del grupo de presa i ; N_{Σ} es el número total de presas detectadas; W_i es el peso húmedo en gramos del grupo de presa i y W_{Σ} es el peso húmedo total en gramos de las presas detectadas. Estos análisis se efectuaron de manera combinada, por regiones geográficas, por sexo

y por clases de longitud en cada grupo de depredadores. No se calculó el índice de importancia relativa (IIR) de Pinkas *et al.* (1971) porque es muy dependiente de la resolución taxonómica de las presas (Hansson, 1998); además, para un depredador que consume presas con un intervalo de tamaños muy amplio, el índice está bastante influenciado por presas pequeñas y muy numerosas (Olson y Galván-Magaña, 2001).

En el análisis de la importancia de las presas por regiones en el Pacífico oriental (ver figura 2), se utilizaron las regiones empleadas por Galván-Magaña (1999). Éstas fueron determinadas de acuerdo a las presas más abundantes que caracterizaron a cada región utilizando el análisis de árboles de regresión, el cual fue realizado por G. Watters de la Comisión Interamericana del Atún Tropical. La variable predictora utilizada para estos análisis fue el porcentaje de la biomasa de las presas encontradas en los estómagos de varios depredadores del Pacífico oriental, y que fueron analizados por Galván-Magaña (1999).

Para investigar las diferencias en la composición específica de las presas dentro de los depredadores (sexo, longitud) y entre los grupos de depredadores se utilizaron los datos del índice numérico y de biomasa de las presas, las cuales fueron transformadas a $\log_{10}(X+1)$ para obtener un balance razonable entre las presas dominantes y raras. La adición de la unidad es necesaria para eliminar la influencia de muchos ceros y valores menores a la unidad. Las presas que fueron incluidas en estos análisis fueron asignadas arbitrariamente como aquellas que representaron al menos el 1% ($>1\%$) de su importancia numérica y de biomasa en el análisis más general.

Los índices numérico ($\%N$) y de biomasa ($\%W$) indican la importancia de una presa en relación al resto de las presas en la dieta de un depredador; mientras que el

índice de frecuencia de aparición ($\% F_i$) indica cualitativamente que tan uniformemente un depredador selecciona una presa, sin indicar su importancia en relación a las otras presas (Tirasin y Jorgensen, 1999; Cabral y Murta, 2002). En consecuencia el índice de frecuencia de aparición sólo se empleó junto con el índice numérico y de biomasa para construir las gráficas tridimensionales propuestas por Cortés (1997). Las gráficas permitirán estimar el grado de dominancia y la uniformidad con la que el atún aleta amarilla y los delfines manchado y tornillo consumen presas específicas y describir si éstos presentan una dieta especializada o generalizada (Bowen, 1996; Cortés 1997).

Con base en los índices del porcentaje numérico y de biomasa transformados, se construyeron matrices de similitud utilizando el coeficiente de Bray y Curtis (1957) y el algoritmo de grupos jerárquicos conglomerados unidos mediante el grupo promedio. A partir de ésta matriz de similitud definida por el coeficiente de Bray-Curtis se elaboraron gráficas de clasificación (dendogramas) y de ordenación (escalamiento multidimensional no métrico). Éste último ordena grupos con valores de similitud clasificados por rangos a lo largo de dos o tres dimensiones de la gráfica, de tal manera que los grupos más cercanos corresponden a grupos con composición específica de presas más similar y los grupos más separados son más disimilares (Jongman *et al.*, 1987). El análisis de ordenación no maximiza la variabilidad asociada con cada dimensión individual; en consecuencia, los ejes de la gráfica resultante son arbitrarios, de tal manera que la gráfica puede ser movida en cualquier dirección sin afectar la configuración de la ordenación de los grupos.

Adicionalmente, se utilizó la prueba estadística de ANOSIM (análisis de similitud de una vía) para determinar si la composición específica de las presas fueron

significativamente diferentes entre los grupos definidos previamente (Clarke, 1993). ANOSIM es un procedimiento no paramétrico, análogo al análisis de varianza, que se basa en el remuestreo multifactorial utilizando permutaciones. La prueba estadística implica el cálculo de un estadístico global (R), el cual contrasta la varianza de la similitud dentro y entre los grupos. Cuando los grupos de muestras son distintos unos de otros, la composición de la similitud dentro de los grupos son más grandes que las similitudes que pueda haber entre las muestras de diferentes grupos. El estadístico R, de ANOSIM, varía entre -1 y 1, alcanzando su valor máximo cuando todas las similitudes dentro de los grupos son mayores que las similitudes entre los grupos (hay separación perfecta en la estructura trófica entre los grupos); mientras que en caso contrario, R alcanza su valor mínimo e indica que no hay separación en la estructura trófica entre los grupos. La significancia de la prueba estadística se determina comparando el estadístico R de la muestra con aquellos que resultan del procedimiento de asignar muestras aleatorias a los grupos a través del remuestreo utilizando permutaciones (Clarke y Warwick, 1994). La proporción del arreglo aleatorio con valores de R mayores que el valor R de la muestra es el nivel de significancia de la prueba (Clarke y Gorley, 2001).

ANOSIM solamente indica si los grupos difieren o no en la composición de especies presa, sin referencia a que presas causan dichas diferencias. En consecuencia, para determinar la contribución de cada especie presa a la similitud promedio dentro y entre los grupos se utilizó el análisis de similitud en porcentaje SIMPER (Clarke, 1993), el cual permite conocer que presas contribuyen mayormente a las diferencias entre los grupos. Estos análisis fueron realizados mediante la utilización

del paquete PRIMER V4.0 (Plymouth Routines in Marine Environmental Research programs) (Clarke y Warwick, 1994).

3.- RESULTADOS

La tabla 1 muestra los sitios de muestreo con las respectivas posiciones geográficas, el número de depredadores, las fechas de capturas y los promedios $\pm$ una desviación estándar ($\bar{x} \pm DE$) de los isótopos estables de carbono y nitrógeno para cada depredador.

La figura 3 señala los puntos geográficos de cada uno de los sitios de muestreo en el OPOT. Aunque se efectuó el análisis para ocho especies, los objetivos de este trabajo están dirigidos al estudio del atún aleta amarilla, el delfín manchado y el delfín tornillo. Sin embargo, algunos de los depredadores que fueron analizados de oportunidad, serán utilizados como fuente de información complementaria para explicar o confirmar algún patrón de variación en las razones de isótopos estables que no pueda ser explicado con los datos disponibles de las especies objetivo del estudio.

En la tabla 2 se muestra la composición específica de la dieta combinada para el atún aleta amarilla, el delfín manchado y el delfín tornillo respectivamente. Se señala la importancia de las presas en términos de los porcentajes numérico, de biomasa y frecuencia de aparición. En los siguientes apartados se describe la interpretación de los resultados encontrados durante el presente estudio.

Tabla 1.- Promedios y desviaciones estándar ($\bar{x} \pm DE$) de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ obtenidos en el músculo dorsal de siete depredadores epipelágicos del Pacífico oriental. Se muestran los sitios y las fechas de captura e incluye la ubicación geográfica de los sitios y el número de individuos analizados (n) en cada sitio.

Sitio	Posición geográfica	Fecha de captura	Depredador	n	$\delta^{15}\text{N} \text{ ‰}$ ($\bar{x} \pm DE$)	$\delta^{13}\text{C} \text{ ‰}$ ($\bar{x} \pm DE$)
7	17°57'N 101° 44'W	09/06/93	<i>Stenella attenuata</i>	1	14.52	-16.41
			<i>Thunnus albacares</i>	9	14.22 $\pm$ 0.83	-16.49 $\pm$ 0.45
3	11°21'N 125°57'W	14/09/93	<i>Carcharhinus falciformis</i>	2	14.50 $\pm$ 0.18	-17.62 $\pm$ 0.66
			<i>Stenella attenuata</i>	5	13.53 $\pm$ 0.71	-16.52 $\pm$ 0.27
			<i>Stenella longirostris</i>	2	13.22 $\pm$ 0.03	-16.85 $\pm$ 0.11
			<i>Thunnus albacares</i>	5	13.93 $\pm$ 0.52	-16.57 $\pm$ 0.56
6	14°13'N 117° 52'W	22/09/93	<i>Stenella attenuata</i>	5	13.89 $\pm$ 0.83	-16.60 $\pm$ 0.14
			<i>Stenella longirostris</i>	1	14.41	-17.76
2	10°31'N 123°14'W	22/09/93	<i>Stenella longirostris</i>	5	13.30 $\pm$ 0.33	-16.70 $\pm$ 0.30
4	10° 44'N 86° 27'W	29/11/93	<i>Coryphaena hippurus</i>	3	14.45 $\pm$ 0.44	-17.59 $\pm$ 0.62
			<i>Katsuwonus pelamis</i>	8	14.99 $\pm$ 0.58	-17.56 $\pm$ 0.66
			<i>Stenella attenuata</i>	3	14.38 $\pm$ 0.62	-17.63 $\pm$ 0.04
			<i>Thunnus albacares</i>	6	14.18 $\pm$ 0.39	-16.56 $\pm$ 0.47
1	19°11'N 105°15'W	20/04/94	<i>Istiophorus platypterus</i>	2	15.59 $\pm$ 0.46	-17.32 $\pm$ 0.66
			<i>Stenella attenuata</i>	2	13.50 $\pm$ 0.27	-16.39 $\pm$ 0.47
			<i>Thunnus albacares</i>	4	14.54 $\pm$ 0.19	-16.43 $\pm$ 0.52
5	16°17'N 99°02'W	19/05/94	<i>Istiophorus platypterus</i>	3	15.16 $\pm$ 0.57	-17.38 $\pm$ 0.43
			<i>Stenella attenuata</i>	4	13.84 $\pm$ 0.73	-16.34 $\pm$ 0.68
			<i>Thunnus albacares</i>	5	14.23 $\pm$ 0.51	-15.82 $\pm$ 0.23
8	09°58'N 125°26'W	29/07/94	<i>Stenella longirostris</i>	5	13.18 $\pm$ 0.79	-16.70 $\pm$ 0.39
			<i>Thunnus albacares</i>	4	14.52 $\pm$ 0.43	-16.41 $\pm$ 0.37
9	10°12'N 137°02'W	15/07/94	<i>Stenella attenuata</i>	2	13.87 $\pm$ 0.65	-16.95 $\pm$ 0.05
			<i>Stenella longirostris</i>	1	13.39	-17.57
			<i>Thunnus albacares</i>	8	14.53 $\pm$ 0.31	-16.42 $\pm$ 0.34

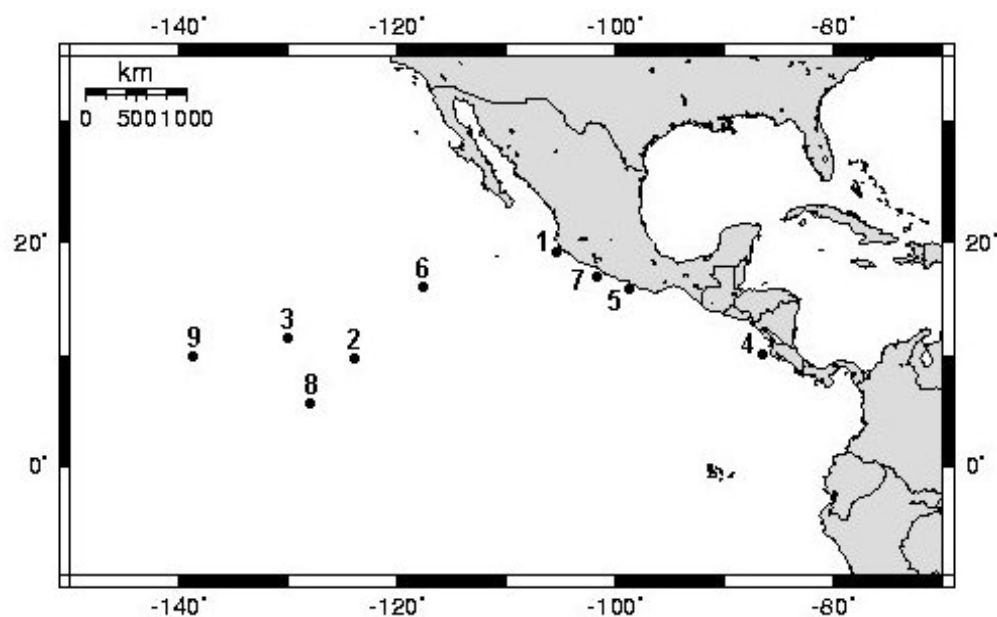


Figura 3. Sitios de muestreo en el OPOT en donde fueron colectados los diferentes depredadores para el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno.

Tabla 2.- Composición específica de la dieta combinada del atún aleta amarilla y de los delfines manchado y tornillo. Las claves señalan la identificación de las presas en las figuras 7, 8, 9, 13, 14, 15, 19, 20 y 21. % N : porcentaje numérico; % W : porcentaje en biomasa; % F_i : porcentaje de frecuencia de aparición. ^aNúmero total, ^bBiomasa total, ^cEstómagos con alimento.

PRESA	Clave	Atún aleta amarilla			Delfín manchado			Delfín tornillo		
		% N	% W	% F_i	% N	% W	% F_i	% N	% W	% F_i
Phylum Mollusca		26.7	5.3	51.4	58.4	15.6	93.4	2.4	6.9	34.8
Clase Gastropoda		0.1	<0.1	0.6	<0.1	<0.1	0.4			
Clase Cephalopoda		26.6	5.3	51.1	58.3	15.6	93.4	2.4	6.9	34.8
Orden Teuthoidea	Teu	20.9	5.1	45.8	58.3	15.5	93.4	2.4	6.9	34.8
Familia Enoploteuthidae		0.9	<0.1	2.1	26.1	7.6	54.2	1.2	5.5	21.0
<i>Abraliopsis falco</i>	Afa	0.9	<0.1	1.9	24.1	7.4	44.5	1.1	5.4	16.7
<i>Abraliopsis</i> spp.	Abr	<0.1	<0.1	0.1	2.0	0.2	9.7	0.1	0.1	5.1
Familia Mastigoteuthidae		2.3	0.1	11.2	3.0	0.7	34.8	0.3	0.4	16.7
<i>Mastigoteuthis</i> spp.	Mas	2.3	0.1	11.2	3.0	0.7	34.8	0.3	0.4	16.7
Familia Ommastrephidae	Omm	16.8	4.8	40.5	22.5	5.9	83.3	0.7	0.6	20.3
<i>Dosidicus gigas</i>	Dgi	16.2	4.7	38.3	9.5	1.8	50.7	0.6	0.3	13.8
<i>Sthenoteuthis oualaniensis</i>	Sou	0.2	0.1	2.8	10.7	3.8	62.1	<0.1	0.1	4.3
Familia Onychoteuthidae		0.1	<0.1	0.8	3.9	0.7	32.6	0.1	0.2	8.0
<i>Onychoteuthis banksii</i>	Oba	0.1	<0.1	0.7	3.9	0.7	32.2	0.1	0.2	7.2
<i>Onychoteuthis</i> spp.		<0.1	<0.1	0.1	<0.1	<0.1	0.4	<0.1	<0.1	0.7
Familia Pholidoteuthidae		0.1	<0.1	1.0						
<i>Pholidoteuthis boschmani</i>		0.1	<0.1	1.0						
Familia Thysanoteuthidae		0.3	<0.1	4.2	0.1	0.1	5.3			
<i>Thysanoteuthis rhombus</i>	Trh	0.3	<0.1	4.2	0.1	0.1	4.8			
Familia Loliginidae		0.2	<0.1	0.5	<0.1	<0.1	0.4			
<i>Loligo opalescens</i>		0.2	<0.1	0.3						
Familia Octopoteuthidae		0.1	<0.1	0.9	2.7	0.4	20.3	0.1	0.1	5.1
<i>Octopoteuthis deletron</i>	Ode	0.1	<0.1	0.9	2.7	0.4	20.3	0.1	0.1	5.1

.....Continua tabla 2

PRESA	Clave	Atún aleta amarilla			Delfín manchado			Delfín tornillo		
		% N	% W	% F_i	% N	% W	% F_i	% N	% W	% F_i
Familia Vampyromorpha		<0.1	<0.1	0.1						
<i>Vampyroteuthis infernalis</i>		<0.1	<0.1	0.1						
Orden Octopoda		5.7	0.2	29.5	<0.1	<0.1	1.3			
Familia Tremoctopodidae		<0.1	<0.1	1.0	<0.1	<0.1	0.4			
<i>Tremoctopus violaceus</i>		<0.1	<0.1	1.0	<0.1	<0.1	0.4			
Familia Argonautidae		4.4	0.1	24.1	<0.1	<0.1	0.9			
<i>Argonauta</i> spp.	Arg	4.4	0.1	24.1	<0.1	<0.1	0.9			
Familia Bolitaenidae		1.2	<0.1	10.5						
<i>Japetella diaphana</i>	Jdi	1.2	<0.1	10.5						
Familia Allopodidae		<0.1	<0.1	0.4						
<i>Alloposus mollis</i>		<0.1	<0.1	0.3						
Familia Vitreledonellidae		<0.1	<0.1	0.3						
<i>Vitreledonella richardi</i>		<0.1	<0.1	0.3						
Familia Octopodidae		0.1	<0.1	1.2						
<i>Octopus rubescens</i>		0.1	<0.1	1.2						
Phylum Arthropoda		27.1	3.1	11.2	<0.1	<0.1	0.4	<0.1	0.4	2.2
Clase Crustacea		27.1	3.1	11.2	<0.1	<0.1	0.4	<0.1	0.4	2.2
Orden Decapoda		27.1	3.1	11.2				<0.1	0.4	1.4
Familia Pasiphaeidae								<0.1	0.4	1.4
Familia Penaeoidae		<0.1	<0.1	0.1						
Familia Galatheidae		26.1	1.8	6.5						
<i>Pleuroncodes planipes</i>	Ppl	26.1	1.8	6.5						
Familia Portunidae		0.6	1.2	3.4						
<i>Portunus xantusii</i>		0.1	0.1	1.3						
<i>Euphyllax robustus</i>	Ero	0.5	1.1	2.1						

.....Continua tabla 2

PRESA	Clave	Atún aleta amarilla			Delfín manchado			Delfín tornillo		
		% N	% W	% F_i	% N	% W	% F_i	% N	% W	% F_i
Phylum Chordata		46.2	91.7	78.8	41.6	84.4	48.9	97.6	92.7	92.0
Clase Osteichthyes		46.2	91.7	78.8	41.6	84.4	48.9	97.6	92.7	92.0
Orden Stomiiformes		10.3	3.4	4.5	1.9	<0.1	1.3	8.2	29.3	21.7
Familia Gonostomatidae					<0.1	<0.1	0.4			
Familia Phosichthyidae		10.3	3.4	4.5	1.9	<0.1	0.9	8.2	29.3	21.7
<i>Vinciguerria lucetia</i>	Vlu	10.3	3.4	4.5	1.9	<0.1	0.9	8.2	29.3	21.7
<i>Ichthyococcus</i> spp.								<0.1	0.1	2.2
Orden Myctophiformes		0.5	<0.1	1.0	27.8	2.0	33.0	86.5	33.7	82.6
Familia Myctophidae	Myc	0.5	<0.1	1.0	27.8	2.0	33.0	86.5	33.7	82.6
<i>Benthoosema panamense</i>	Bpa	0.2	<0.1	0.6	8.1	0.4	7.0	28.0	19.6	48.6
<i>Symbolophorus</i> spp.	Sym	<0.1	<0.1	0.1	4.3	0.5	22.5	6.9	1.2	49.3
<i>Ceratoscopelus warmingii</i>					0.1	<0.1	0.9	0.1	0.1	4.3
<i>Diaphus splendidus</i>					0.9	<0.1	0.9	0.1	0.1	4.3
<i>Diaphus</i> spp.	Dia				0.7	<0.1	1.8	1.3	0.4	15.2
<i>Diogenichthys laternatus</i>	Dla				0.3	<0.1	1.3	5.2	1.0	42.0
<i>Hygophum</i> spp.	Hyg				0.1	<0.1	0.9	1.2	0.5	18.8
<i>Lampadena luminosa</i>					<0.1	<0.1	0.4	<0.1	0.1	3.6
<i>Lampadena</i> spp.					0.4	<0.1	2.2			
<i>Lampanyctus idostigma</i>	Lid				3.0	0.1	5.7	<0.1	0.1	2.2
<i>Lampanyctus Omostigma</i>					0.2	<0.1	1.3	0.1	0.1	2.9
<i>Lampanyctus parvicauda</i>	Lpa				4.5	0.3	16.3	3.0	0.9	37.7
<i>Lampanyctus</i> spp.	Lam				0.1	<0.1	1.3	14.5	0.5	18.8
<i>Myctophum aurolaternatum</i>	Mau				2.6	0.2	9.3	0.3	0.4	15.9
<i>Myctophum nitidulum</i>					0.1	<0.1	0.9	0.2	0.1	5.8
<i>Notoscopelus</i> spp.	Not				0.6	0.1	3.5	4.5	0.4	16.7
<i>Taaningichthys</i> spp.					0.1	<0.1	0.4	1.9	0.3	13.0
<i>Parvilux ingens</i>	Pin				1.8	0.1	6.2	<0.1	<0.1	0.7

.....Continua tabla 2

PRESA	Clave	Atún aleta amarilla			Delfín manchado			Delfín tornillo		
		% N	% W	% F_i	% N	% W	% F_i	% N	% W	% F_i
<i>Myctophum spinosum</i>	Msp							0.1	0.1	5.1
<i>Myctophum</i> spp.								7.0	0.1	2.2
<i>Diaphus mollis</i>								0.1	0.2	8.0
Orden Perciformes		28.1	75.0	52.6	8.3	59.7	23.8	2.1	29.2	39.9
Familia Coryphaenidae		0.1	0.5	1.2	0.1	10.8	0.4			
<i>Coryphaena hippurus</i>	Ceq	<0.1	<0.1	0.1						
<i>Coryphaena equiselis</i>		<0.1	0.4	0.8	0.1	10.8	0.4			
Familia Echeneididae		<0.1	<0.1	0.1						
Familia Kyphosidae		<0.1	<0.1	0.1						
<i>Sectator ocyurus</i>		<0.1	<0.1	0.1						
Familia Carangidae		0.2	0.4	2.3	0.1	4.5	1.8			
<i>Chloroscombrus orqueta</i>					0.1	1.9	1.3			
<i>Naucrates ductor</i>		0.1	0.3	1.0						
<i>Decapterus macrosoma</i>		<0.1	<0.1	0.3						
<i>Decapterus</i> spp.		<0.1	<0.1	0.7						
<i>Trachurus symmetricus</i>		<0.1	<0.1	0.1						
Familia Scombridae		9.4	61.4	37.2	1.1	30.5	9.7			
<i>Auxis</i> spp.	Aux	9.0	54.8	34.4	1.1	30.1	9.7			
<i>Euthynnus lineatus</i>	Eli	0.1	2.1	0.8						
<i>Katsuwonus pelamis</i>	Kpe	0.2	4.2	1.6	<0.1	0.4	0.4			
<i>Scomber japonicus</i>		<0.1	<0.1	0.1						
<i>Thunnus albacares</i>		0.1	0.3	0.9						
Familia Nomeidae		18.5	12.7	15.6	6.9	13.9	17.2	2.1	29.2	39.9
<i>Cubiceps pauciradiatus</i>	Cpa	18.4	12.7	15.3	6.8	13.7	16.3	2.1	29.1	37.7
<i>Cubiceps baxteri</i>		0.1	<0.1	0.3	0.1	0.2	1.8	<0.1	0.1	3.6
<i>Cubiceps</i> spp.					<0.1	<0.1	0.4			

.....Continua tabla 2

PRESA	Clave	Atún aleta amarilla			Delfín manchado			Delfín tornillo		
		% N	% W	% F_i	% N	% W	% F_i	% N	% W	% F_i
Familia Stromatidae					<0.1	<0.1	0.4	<0.1	<0.1	0.7
<i>Hyperoglyphe</i> sp.					<0.1	<0.1	0.4	<0.1	<0.1	0.7
Orden Beloniformes		2.0	4.0	17.6	1.6	21.4	13.7			
Familia Exocoetidae		0.7	1.7	10.9	1.1	13.6	11.5			
<i>Cheilopogon furcatus</i>		<0.1	<0.1	0.2						
<i>Cheilopogon dorsomacula</i>		<0.1	<0.1	0.1	<0.1	1.7	0.4			
<i>Cheilopogon</i> spp.		0.1	0.1	1.6	0.2	0.4	2.6			
<i>Exocoetus monocirrhus</i>		0.1	0.2	1.6	<0.1	1.3	1.3			
<i>Exocoetus volitans</i>	Evo	0.3	0.9	4.1	0.7	6.6	4.0			
<i>Exocoetus</i> spp.		0.2	0.4	3.1	0.1	0.3	3.5			
<i>Hirundichthys speculiger</i>		<0.1	<0.1	0.1	<0.1	1.8	1.3			
<i>Hirundichthys</i> spp.		<0.1	0.1	0.2						
<i>Prognichthys</i> spp.					<0.1	1.5	0.9			
Familia Hemiramphidae		1.2	2.3	8.5	0.5	7.8	5.3			
<i>Oxyporhamphus micropterus</i>	Omi	1.2	2.3	8.5	0.5	7.8	5.3			
Orden Tetraodontiformes		5.2	9.2	15.0	<0.1	1.1	0.4			
Familia Balistidae		0.1	0.6	1.4						
<i>Balistes polylepis</i>		<0.1	<0.1	0.1						
Familia Ostraciidae		5.0	8.6	13.9						
<i>Lactoria diaphanum</i>	Ldi	5.0	8.6	13.9						
<i>Xantichthys mento</i>		<0.1	<0.1	0.1						
Familia Tetraodontidae		<0.1	<0.1	0.5	<0.1	1.1	0.4			
<i>Lagocephalus lagocephalus</i>		<0.1	<0.1	0.5	<0.1	1.1	0.4			
Familia Monacanthidae		<0.1	<0.1	0.1						
<i>Alutera</i> sp.		<0.1	<0.1	0.1						
Orden Gadiformes		<0.1	<0.1	0.1	0.1	<0.1	0.4	0.7	0.3	12.3

.....Continua tabla 2

PRESA	Clave	Atún aleta amarilla			Delfín manchado			Delfín tornillo		
		% N	% W	% F_i	% N	% W	% F_i	% N	% W	% F_i
Familia Bregmacerotidae		<0.1	<0.1	0.1	0.1	<0.1	0.4	0.7	0.3	12.3
<i>Bregmaceros bathymaster</i>		<0.1	<0.1	0.1	0.1	<0.1	0.4	0.7	0.3	12.3
Orden Gasterosteiformes		<0.1	<0.1	0.2						
Familia Syngnathidae		<0.1	<0.1	0.2						
<i>Hippocampus ingens</i>		<0.1	<0.1	0.1						
Orden Beryciformes					0.5	<0.1	1.8	<0.1	0.1	2.9
Familia Melamphidae					0.5	<0.1	1.8	<0.1	0.1	2.9
<i>Scopelogadus bispinosus</i>					0.5	<0.1	1.8	<0.1	0.1	2.9
Orden Salmoniformes								<0.1	0.1	2.2
Familia Bathylagidae								<0.1	0.1	2.2
<i>Bathylagus</i> spp.								<0.1	0.1	2.2
Orden Aulopiformes					1.5	0.1	5.3	0.1	0.1	1.4
Familia Evermannellidae								<0.1	<0.1	1.4
<i>Evermannella</i> spp.								<0.1	<0.1	1.4
Familia Scopelarchidae					0.9	0.1	4.8			
<i>Scopelarchus</i> spp.					0.9	0.1	4.8			
Familia Notosudidae					0.6	<0.1	0.9	<0.1	<0.1	0.7
<i>Scopelosaurus</i> spp.	Sco				0.6	<0.1	0.9	<0.1	<0.1	0.7
Familia Paralipididae								0.1	<0.1	1.4
<i>Stemonosudis</i> spp.								0.1	<0.1	1.4
		^a 38514	^b 336009	^c 1539	^a 10255	^b 10601	^c 227	^a 39839	^b 5578	^c 138

3.1.- Atún aleta amarilla

3.1.2.-Isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$)

Los valores combinados de la razón de isótopos estables del nitrógeno en el músculo dorsal del atún aleta amarilla registraron un valor mínimo y máximo de 12.91‰ y 15.46‰ respectivamente, con un promedio ($\pm$ desviación estándar) de 14.30 ± 0.53 ‰; mientras que los valores de los isótopos estables de carbono fluctuaron desde -17.23‰ a -15.52‰ con un promedio de -16.40 ± 0.46 ‰. Los datos fueron colectados durante 1993 y 1994 en regiones diferentes del Océano Pacífico oriental (tabla 1, figuras 4a y 4b); sin embargo, no hubo un efecto significativo de los años (MANOVA: Wilks Lambda $F_{2,38}=3.1560$, $P=0.0601$) ni de los sitios de muestreo (MANOVA: Wilks Lambda $F_{12,66}=1.38$, $P=0.1960$) sobre los valores del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$. Las pruebas de razón de varianzas para todos los sitios de muestreo no fueron significativas en ambas señales isotópicas ($\delta^{15}\text{N}$: Bartlett=10.84, g.l.=6, $P=0.09$; $\delta^{13}\text{C}$: Bartlett=3.66, g.l.=6, $P=0.72$). Una situación notable, aunque no significativa, fue la presencia de atunes con valores del $\delta^{13}\text{C}$ elevados (menos negativos) en los sitios 1, 7 y 5 ubicados frente a la costa occidental de México, lo cual puede estar reflejando algún proceso biogeoquímico costero que influencia los valores del $\delta^{13}\text{C}$ en la base de la red de alimentos y que se transmite a través de la red de alimentos pelágica.

En las figuras 5 y 6 se presentan los análisis efectuados para examinar si la extracción de lípidos en el músculo del atún aleta amarilla y si la longitud de los individuos por sexo tuvieron un efecto significativo en la varianza de los isótopos de carbono y nitrógeno. Del análisis de regresión, es evidente que las relaciones entre la razón C/N y los valores del $\delta^{13}\text{C}$ no fueron significativas (figura 5); esto indica que los

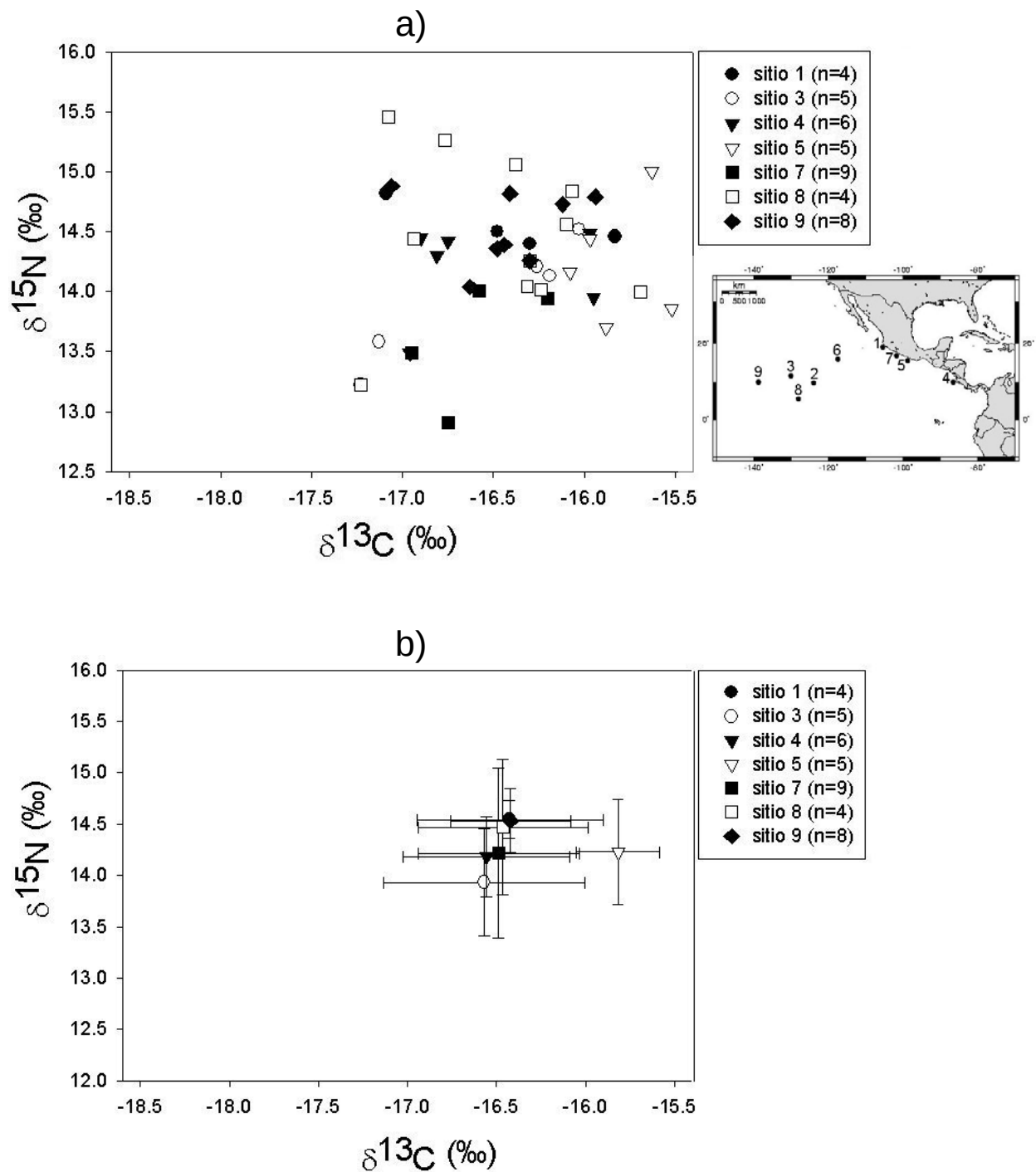


Figura 4.- Isótopos estables de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) y carbono ($\delta^{13}\text{C}$) del atún aleta amarilla capturado en diferentes sitios del OPOT. Los sitios están definidos en la tabla 1 y la figura 3. a) gráfica de dispersión y b) gráfica de promedios ($\pm$ desviación estándar)

músculos tuvieron una razón C/N más o menos constante (2.8 ± 0.06) o que fueron bioquímicamente similares. Por consiguiente, la extracción de lípidos fue completa y éstos no tuvieron un efecto significativo en la interpretación de las razones isotópicas del $\delta^{13}\text{C}$ en el músculo dorsal del atún aleta amarilla.

Por otra parte, el análisis de regresión detectó un efecto importante de la longitud de las hembras sobre la señal isotópica del $\delta^{15}\text{N}$, pero no en los valores del $\delta^{13}\text{C}$ (figura 6a); mientras que en los machos no se presentó un efecto significativo de la longitud sobre ambas razones isotópicas (figura 6b). Con los datos disponibles, la relación positiva indica que la longitud de las hembras contribuyó significativamente en la varianza total de los valores del $\delta^{15}\text{N}$.

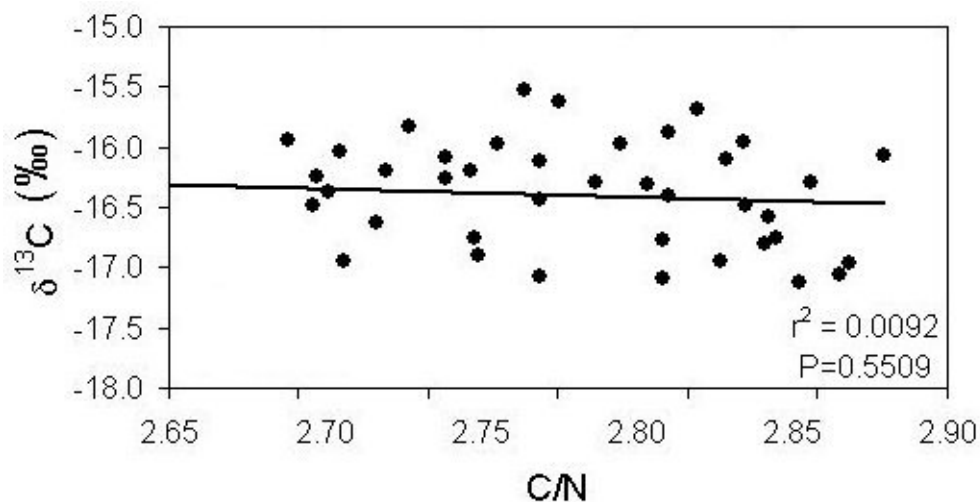


Fig.5. Relación entre C/N y la razón de isótopos estables de carbono en el músculo dorsal del atún aleta amarilla

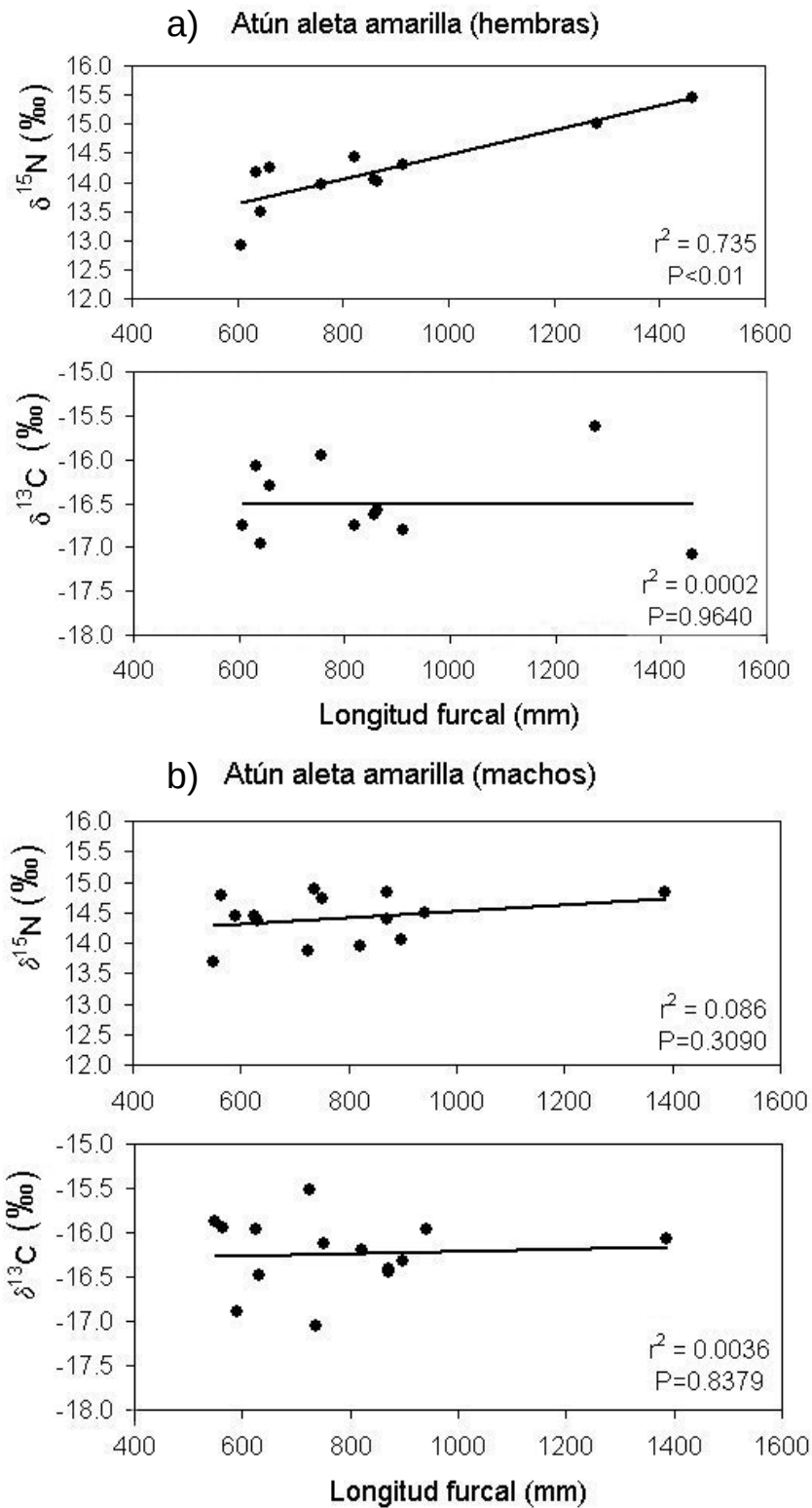


Figura 6. Gráficos por sexo de la relación del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ con la longitud furcal del atún aleta amarilla del OPOT. a) hembras, b) machos

3.1.3.- Composición de la dieta

Se utilizó el análisis del contenido estomacal para determinar si la composición específica de la dieta, en relación a la región geográfica, sexo y longitud furcal [mayores y menores de 90 cm, propuesto por Olson y Watters (2003) para atunes aletas amarillas juveniles y adultos respectivamente] constituyeron factores importantes que pudieran explicar la variación detectada en los análisis de las señales isotópicas del atún aleta amarilla.

La base de datos para el análisis de la dieta tiene registrados 2024 estómagos de atún aleta amarilla que fueron capturados en asociación con el delfín manchado y el delfín tornillo, desde junio del 1992 a julio de 1994. 1539 estómagos tuvieron alimento, el resto estuvieron vacíos (485 estómagos). La dieta combinada estuvo compuesta de 54 especies las cuales pertenecen a 3 Phylum, 4 Clases, 10 Ordenes y 37 Familias. La composición específica de las presas fue alta, pero muy pocas presas contribuyeron de manera importante en la dieta general (ver tabla 2). Numéricamente (%N), las especies presa que contribuyeron con al menos el 1% de abundancia incluyeron al crustáceo *Pleuroncodes planipes* (26.1%); los peces *Cubiceps pauciradiatus* (18.4%), *Vinciguerria lucetia* (10.3%), *Auxis* spp (9.0%), *Lactoria diaphanum* (5.0%) y *Oxyporhamphus micropterus* (1.2%); y los cefalópodos *Dosidicus gigas* (16.2%), *Argonauta* spp. (4.4%), *Mastigoteuthis* spp. (2.3%) y *Japetella diaphana* (1.2%). Sin embargo, el análisis de similitud en porcentaje (SIMPER) señaló que las presas que contribuyeron con más del 90% de la similitud entre todos los estómagos analizados fueron *Dosidicus gigas*, *Auxis* spp., *Argonauta* spp., *Vinciguerria lucetia*, *Japetella diaphana*, *Cubiceps pauciradiatus* y *Oxyporhamphus micropterus*.

Las presas que se presentaron en la dieta con al menos el 1% de abundancia en biomasa (%W) fueron *Auxis* spp. la cual contribuyó con el 54.8%, seguido de *C. pauciradiatus* (12.7%), *L. diaphanum* (8.6%), *D. gigas* (4.7%), *Katsuwonus pelamis* (4.2%), *V. lucetia* (3.4%), *O. micropterus* (2.3%), *P. planipes* (1.8%) y *Euphyllax robustus* (1.1%). El método SIMPER indicó que *Auxis* spp., *D. gigas* y *O. micropterus* fueron las presas que fueron consumidas en mayor biomasa y que contribuyeron con el 90% de la similitud en todos los estómagos analizados. Las presas que se presentaron con mayor frecuencia (% F_i) en los estómagos del atún aleta amarilla fueron *D. gigas* (38.3%), *Auxis* spp. (34.4%), *Argonauta* spp. (24.1%), *C. pauciradiatus* (15.3%), *L. diaphanum* (13.9%), *Mastigoteuthis* spp. (11.2%), *J. diaphana* (10.5%) y *O. micropterus* (8.5%).

En los análisis de la dieta del atún aleta amarilla por áreas, los resultados del porcentaje de similitud (SIMPER) (figuras 7a y 7b) señalaron que la composición específica de la dieta fue muy similar dentro de las áreas (entre 58% y 95% en %N y entre 45% y 99% en %W), por lo que ANOSIM indica que las diferencias entre áreas fueron altamente significativas (No: $R=0.662$, $P=0.001$, 5000 permutaciones; Wt: $R=0.691$, $P<0.01$, 5000 permutaciones). El área A presentó el valor más bajo en el porcentaje de similitud promedio (%N: 58.3%; %W: 45.3%), debido a que la alimentación fue más heterogénea en número y biomasa, la cual estuvo basada sobre las presas *D. gigas*, *P. planipes*, *Argonauta* spp., *Auxis* spp. y *V. lucetia* principalmente. Mientras que *D. gigas*, *P. planipes*, *Argonauta* spp. y *V. lucetia* contribuyeron con el 93% de la similitud en importancia numérica en el área A, *P. planipes*, *Auxis* spp., *D. gigas* y *V. lucetia* lo hicieron con el 91% de similitud en términos de biomasa. En el resto de las áreas los porcentajes de similitud entre las muestras dentro de las áreas

fueron altos, lo cual parece indicar que la dieta fue más homogénea consumiendo distintos tipos de presas en proporciones similares o consumiendo presas específicas tal como lo indica el análisis en términos de abundancia numérica y de biomasa respectivamente.

Las diferencias más marcadas entre áreas parecen ser debidas a la presencia de presas regionales en los estómagos del atún aleta amarilla. Por ejemplo *P. planipes* fue una presa característica de el área A; mientras que *L. diaphanum*, *Katsuwonus pelamis* y *Mastigoteuthis* spp. lo fueron en el área B y *Euphylax robustus* fue una especie presa exclusiva del área C. En las áreas D, E y F los atunes presentaron presas con mayor afinidad entre ellos, destacando *Auxis* spp, *D. gigas*, *Oxyporhamphus micropterus* y *Argonauta* spp. como las presas que contribuyeron en la similitud. Sin embargo, también destacan por su importancia numérica *C. pauciradiatus* y *V. lucetia* en el área D y *Japatella diaphana* en el área E. De gran relevancia resulta la presencia de *O. micropterus* en las áreas C y D en términos de número y biomasa. *C. pauciradiatus* también fue una presa importante en el área B.

El análisis de similitud ANOSIM no mostró diferencias significativas en la composición específica de la dieta entre atunes de diferentes clases de longitud (% *N* : $R=0.045$, $P=0.244$, 5000 permutaciones; % *W* : $R=-0.005$, $P=0.403$, 5000 permutaciones) y sexo (% *N* : $R=-0.091$, $P=0.952$, 5000 permutaciones; % *W* : $R=-0.096$, $P=0.994$, 5000 permutaciones) (figuras 8^a y 8^b). Adicionalmente, también se exploró la posibilidad de las diferencias entre hembras de diferentes longitudes; sin embargo, no fueron significativas (% *N* : 1000 permutaciones, $R=0.133$, $P=0.801$; % *W* : 1000 permutaciones, $R=0.090$, $P=0.750$). En general, aunque con muchas especies

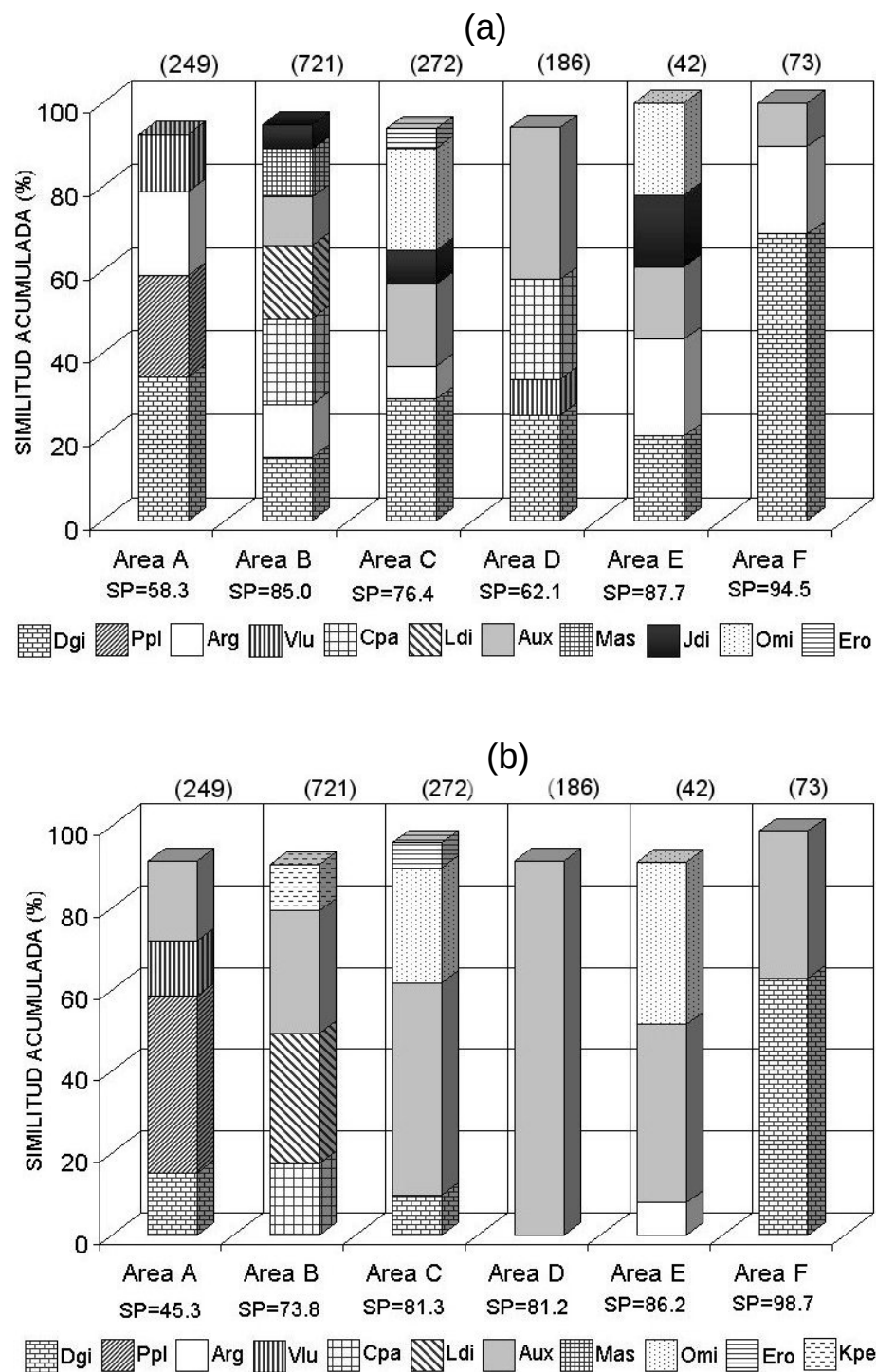


Figura 7.- Representación gráfica de los resultados del análisis del porcentaje de similitud (SIMPER). Se muestran las presas que contribuyeron con el 90% de similitud acumulada en la dieta del atún aleta amarilla en cada una de las áreas. a) en abundancia numérica y b) abundancia en biomasa. SP indica la similitud promedio de todas las muestras dentro de cada área y los números entre paréntesis señalan los estómagos analizados con alimento. La nomenclatura de las presas se indica en la tabla 2.

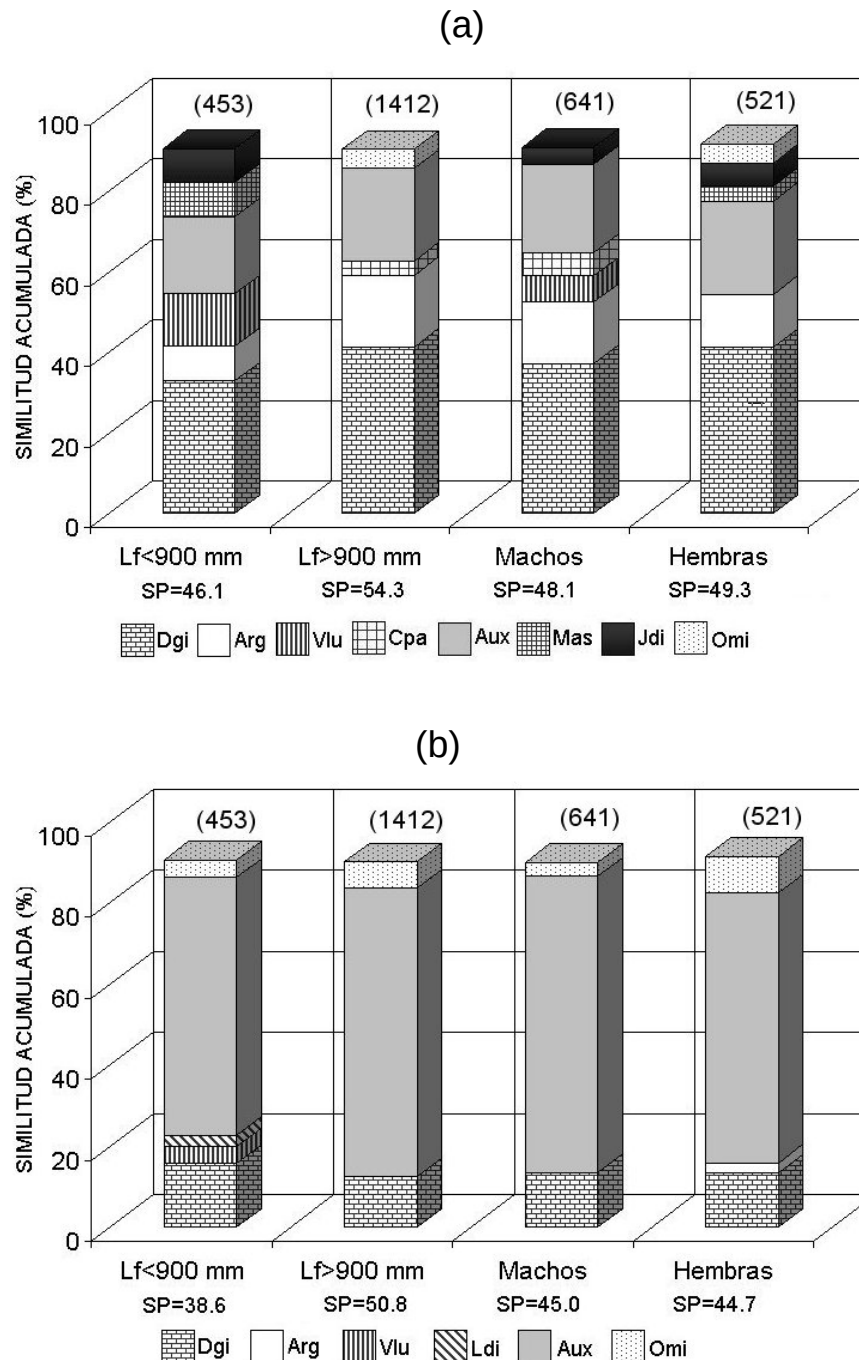


Figura 8.- Resultados del análisis del porcentaje de similitud (SIMPER). Se muestran las presas que contribuyeron con el 90% de similitud acumulada en la dieta del atún aleta amarilla por sexo y clases de longitud. a) abundancia numérica y b) abundancia en biomasa. SP indica la similitud promedio de todas las muestras dentro de cada área y los números entre paréntesis señalan los estómagos analizados con alimento. ANOSIM entre longitudes (No: $R=0.045$, $P=0.244$; Wt: $R=-0.005$, $P=0.403$) y sexo (No: $R=-0.091$, $P=0.952$; Wt.: $R=-0.096$, $P=0.994$). La nomenclatura de las presas se indica en la tabla 2.

raras y la importancia regional de algunas especies presa, la dieta del atún aleta amarilla por sexo y clases de longitud parece ser muy consistente. El análisis SIMPER señaló que las presas de mayor importancia y con mayor contribución a la similitud en la dieta entre sexos y clases de longitud fueron los cefalopodos epipelágicos, (dominada por *D. gigas* y *Argonauta* spp.) y los peces *Auxis* spp. y *O. micropterus* principalmente.

Para describir las estrategias de alimentación (especialista o generalista) del atún aleta amarilla, se elaboraron las graficas tridimensionales propuestas por Cortés (1997). La tabla 3 indica como deben ser interpretadas las gráficas, tal como se señala en Cortés (1997); y la figura 9 muestra las graficas tridimensionales por regiones, en donde cada punto en la gráfica representa el porcentaje de frecuencia de aparición y la abundancia (% de número y biomasa) de las presas que mostraron al menos el 1% de la importancia en número y biomasa.

Muchas presas fueron raras en la dieta y representaron menos del 1% en importancia, pero los datos de las especies más abundantes representadas en los gráficos señalan dos estrategias de alimentación contrastantes sobre especies específicas en la mayoría de las áreas (figura 9).

La mayor frecuencia de aparición y mayor importancia en biomasa y en número de la presas *Auxis* spp. y *D. gigas* respectivamente en los estómagos del atún aleta amarilla parece indicar cierto grado de especialización; sin embargo, el hecho de que *D. gigas* (y en general los cefalópodos) contribuyan más en abundancia numérica y frecuencia de aparición en algunas áreas, se debe a que las partes duras de esas presas se acumulan en los estómagos. Por otra parte, también es probable que estos

grupos de presas sean muy abundantes a través del espacio de distribución del atún aleta amarilla y están siendo consumidas de manera oportunista.

La mayor abundancia numérica de *C. pauciradiatus* en los estómagos de los atunes capturados en el área D, pudo ser un efecto de la acumulación de otolitos en los estómagos. El resto de las presas presentes en la dieta, estuvieron representadas con menor frecuencia de aparición y en baja abundancia en los estómagos, por lo que se presume que fueron presas ocasionales. En el área B, la situación parece ser diferente; aunque *Auxis* spp. predominó en biomasa, su aparición en los estómagos fue muy similar en proporción al resto de las presas, lo cual indica que la población presentó una tendencia generalista en sus hábitos de alimentación.

Tabla 3.- Interpretación de la importancia de las presas, las estrategias de alimentación y la homogeneidad de la alimentación utilizando las gráficas tridimensionales de Cortés (1997)

Descripción	Importancia de las presas (dominantes o raras) y estrategias de alimentación (dieta especializada o generalizada)
Puntos próximos a 100% F_i , 100% W y 100% N	Presas dominantes
Puntos localizados cerca del origen de los tres ejes (0% F_i , 0% W y 0% N)	Presas raras
Puntos más próximos al eje % N que al eje % W (a lo largo del plano horizontal)	Presas más importantes en abundancia numérica que en biomasa
Puntos más próximos al eje % W que al eje % N (a lo largo del plano horizontal)	Presas más importantes en biomasa que en abundancia numérica
Puntos próximos a 100% F_i y al origen de los ejes % W y % N	Dieta generalizada (muchos individuos de la población consumen varias especies presa en baja abundancia)
Puntos próximos a 1% F_i , 100% W y 100% N	Pocos individuos se especializan sobre presas que contribuyen mucho en número y biomasa
Puntos próximos a 100% F_i , 100% N y 1% W	Muchos individuos consumen presas que contribuyen poco en biomasa
Puntos próximos a 1% F_i , 1% N y 100% W	Pocos individuos consumen pocas presas que contribuyen mucho en biomasa
Puntos próximos a 100% F_i , 100% W y 1% N	Muchos individuos consumen pocas presas que contribuyen mucho en biomasa
Puntos próximos a 1% F_i , 1% W y 100% N	Pocos individuos con dieta especializada sobre presas muy numerosas que contribuyen poco en biomasa

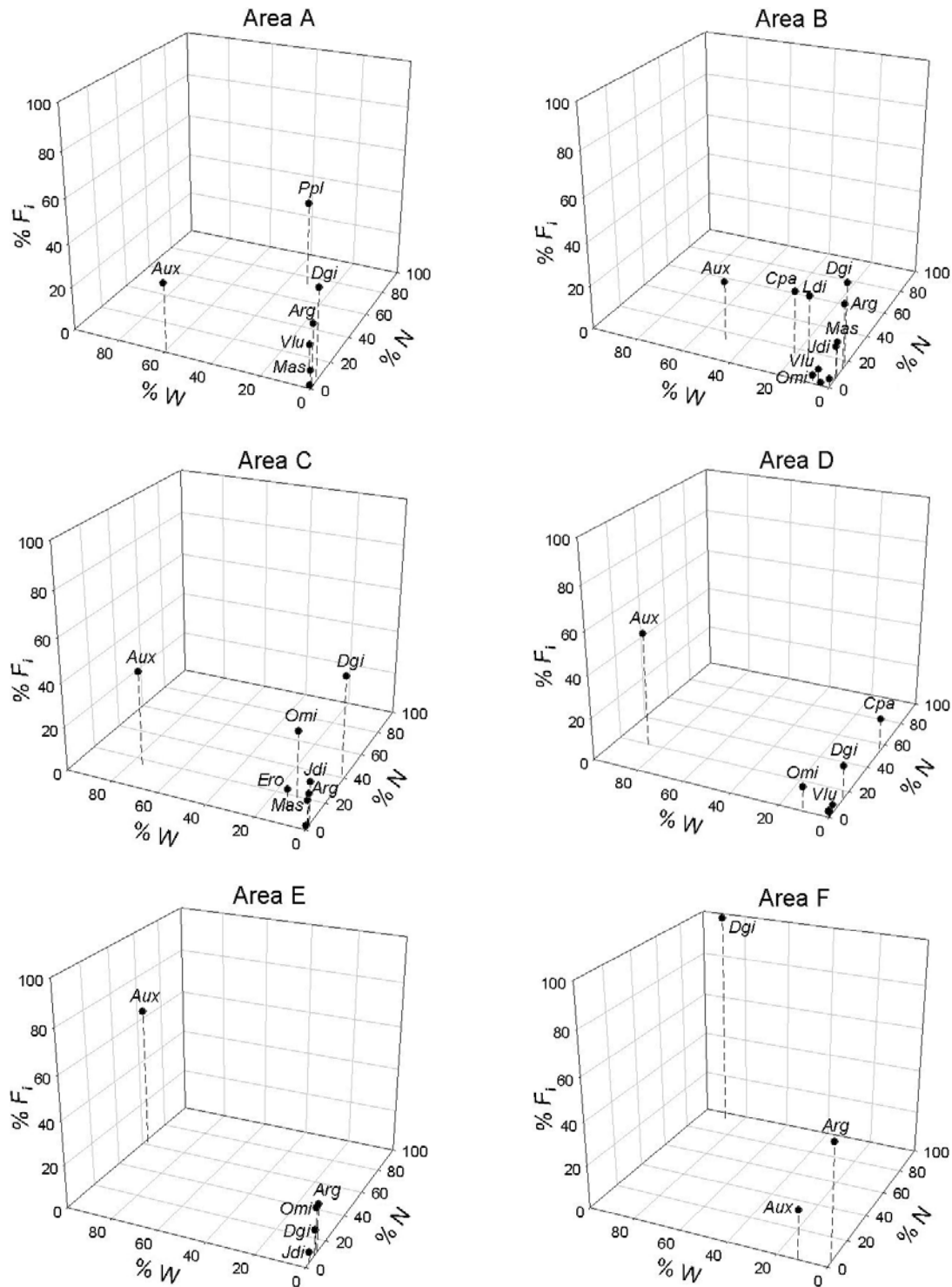


Figura 9.- Gráficas tridimensionales para describir la importancia de las principales presas en la dieta y describir las estrategias de alimentación con las que fueron consumidas por el atún aleta amarilla en diferentes áreas de OPOT (definidas en la figura 2). La nomenclatura de las presas se indica en la tabla 2 y la interpretación de las gráficas se presenta en la tabla 3.

3.2.- Delfín manchado

3.2.1.- Isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$)

Los valores del $\delta^{15}\text{N}$ en músculo del delfín manchado fluctuaron entre 12.56‰ y 15.01‰ con un promedio $\pm$ DE de 13.86 ± 0.68 ‰, mientras que el $\delta^{13}\text{C}$ fue desde un valor mínimo de -17.66‰ hasta un máximo de -15.79‰, con un promedio de -16.68 ± 0.52 ‰ (figura 10b).

Los análisis no indicaron un efecto significativo de los años sobre ambos valores del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ del delfín manchado (MANOVA: Wilks Lambda $F_{2,14}=1.03$, $P=0.3825$); sin embargo, el análisis conjunto de los valores del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en los sitios en donde se colectaron un número suficiente de individuos para hacer comparaciones estadísticas (sitios 3, 4, 5, 6), si mostraron un efecto significativo (MANOVA: Wilks Lambda $F_{6,24}=4.97$, $P=0.0019$). Posteriormente, se efectuaron dos análisis de varianza de una vía para determinar si las razones de isótopos estables de carbono y nitrógeno del delfín manchado fueron diferentes entre los sitios. Las pruebas univariadas indicaron que los valores del $\delta^{15}\text{N}$ no fueron estadísticamente diferentes (ANAVA: $F_{3,13}=0.8280$, $P=0.5016$), pero si lo fueron los valores del $\delta^{13}\text{C}$ (Kruskal-Wallis: $H=8.89$, g.l.=3, $n=17$, $P=0.0201$).

El análisis de las comparaciones entre sitios indicó que el delfín manchado del sitio 4 fue diferente del resto de los sitios ($P<0.01$ en todos los casos); adicionalmente, la menor varianza en las muestras del sitio 4 contribuyeron significativamente en la heterogeneidad de la varianza total entre los sitios de muestreo ($\delta^{13}\text{C}$: Bartlett=13.81, g.l.=3, $P=0.0030$). En el gráfico de dispersión (figura 10a) también se observa el efecto

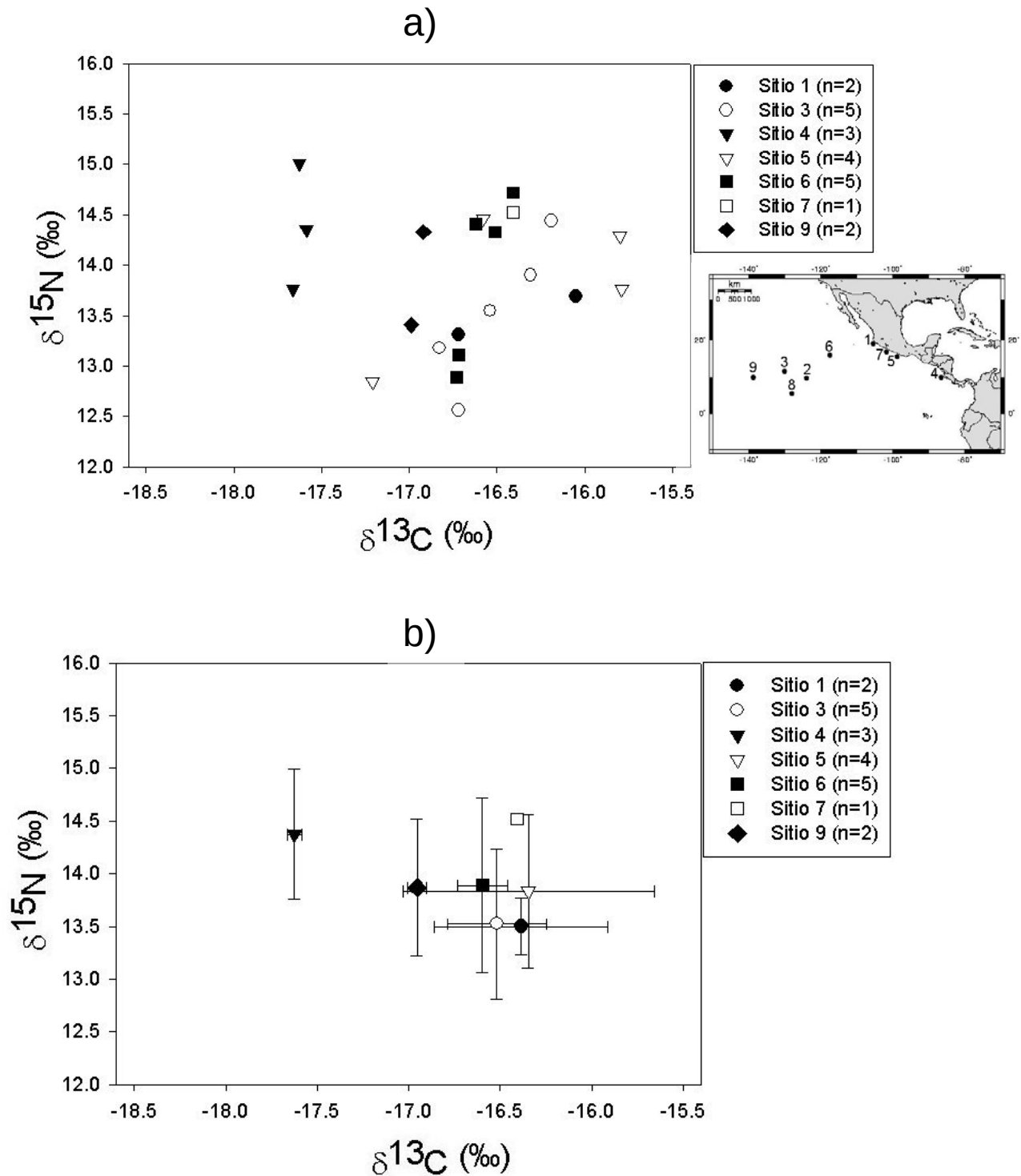


Figura 10.- Razón de Isótopos estables de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) y carbono ($\delta^{13}\text{C}$) del delfín manchado capturados en diferentes sitios del OPOT. a) gráfico de dispersión y b) gráfico de promedios ($\pm$ desviación estándar), n es el tamaño de la muestra. Los sitios están definidos en la tabla 1 y figura 3.

del sitio 4 sobre la heterogeneidad de la varianza total de los valores del $\delta^{13}\text{C}$ (valores menores). Adicionalmente, aunque no fue demostrado estadísticamente, parece haber un efecto hacia valores mayores (menos negativos) del $\delta^{13}\text{C}$ en los sitios ubicados frente a la costa occidental de México, tal como se detectó en algunos individuos del atún aleta amarilla capturados en esta misma región.

En la figura 11 se presenta el análisis de regresión de la razón isotópica del carbono y nitrógeno contra la razón C/N, para investigar si hubo algún efecto significativo de los lípidos residuales sobre la razón de isótopos estables del carbono después de la extracción. El análisis de regresión no mostró una relación significativa entre los valores del $\delta^{13}\text{C}$ contra C/N ($P=0.4465$), lo cual indica que los tejidos fueron bioquímicamente similares ($\text{C/N promedio} \pm \text{DE}$: 2.86 ± 0.05), por lo tanto, probablemente no influenciaron significativamente la interpretación de las señales isotópicas.

El efecto de la longitud y el sexo sobre los valores del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ se presentan en la figura 12. Aunque las pendientes no fueron significativas y explican menos del 29% de variación en todos los casos, los análisis de regresión parecen señalar una ligera tendencia hacia el incremento de ambas razones isotópicas con el incremento en la longitud de las hembras (figura 12a), pero más perceptible en $\delta^{15}\text{N}$, lo cual explica el valor de variación más alto encontrado ($r^2=0.2949$). También, el análisis de regresión parece indicar una aparente reducción en la señal isotópica del nitrógeno con el incremento en la longitud de los machos (figura 12b); mientras que los valores del $\delta^{13}\text{C}$ no revelaron ninguna tendencia con la longitud.

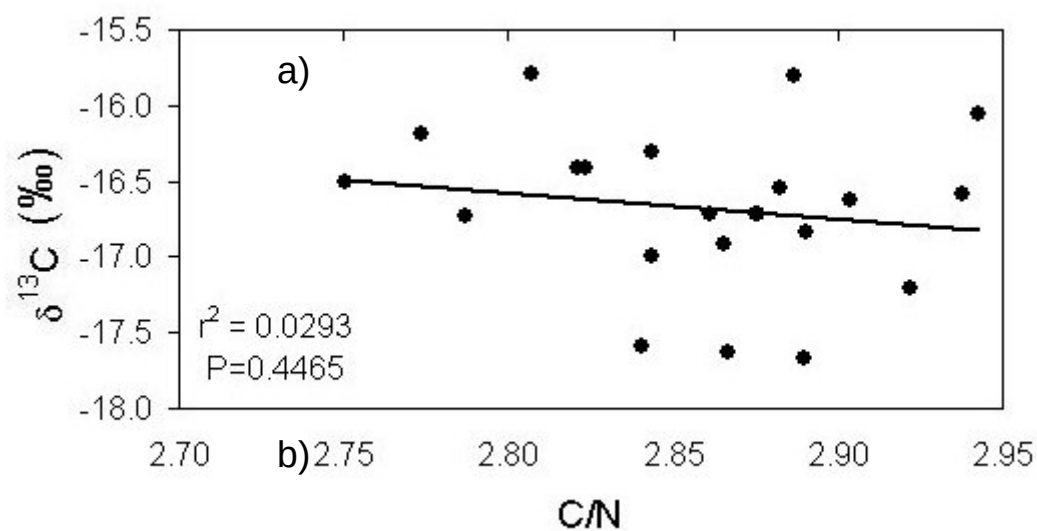


Figura 11.- Relación entre C/N y la razón de isótopos estables de carbono en el músculo dorsal del delfín manchado.

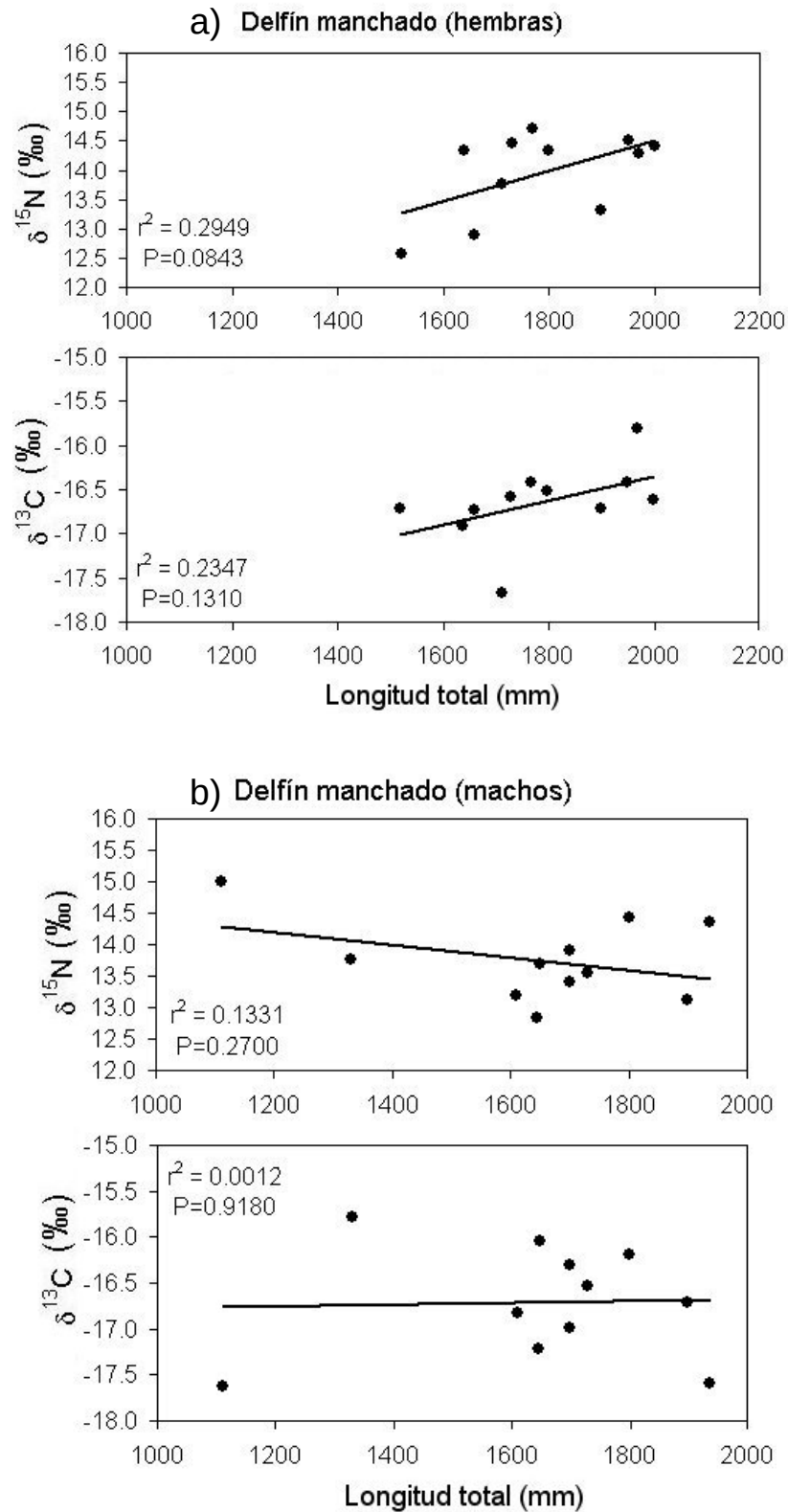


Figura 12.- Gráficos por sexo de la relación del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ con la longitud del delfín manchado del OPOT. a) hembras, b) machos

3.2.2.- Composición de la dieta

Para describir si la composición específica de las presas fueron causas importantes de la variación isotópica en los músculos del delfín manchado, la base de datos registra 312 estómagos del delfín manchado, de los cuales 85 no tienen alimento.

Los contenidos de 227 estómagos revelaron 62 especies diferentes que fueron reconocibles en la dieta (ver tabla 2). En total, 28 especies fueron presas importantes con al menos el 1% de abundancia numérica; sin embargo el análisis mas general del porcentaje de similitud (SIMPER) señaló que *Sthenoteuthis oualaniensis*, *D. gigas*, *Abraliopsis falco*, *Mastigoteuthis* spp., *Onychoteuthis banksii*, *Octopoteuthis deletron*, *Lampanyctus parvicauda*, *Symbolophorus* spp., *C. pauciradiatus*, y cefalópodos no identificados del orden Teuthoidea contribuyeron con el 90% de la similitud promedio en todos los estómagos analizados.

En biomasa la mayor representatividad, con al menos el 1% de contribución, fue para 15 especies pesas, pero SIMPER señaló que la mayor contribución con más del 90% de similitud entre todos los estómagos analizados, fueron las presas *S. oualaniensis*, *A. falco*, *D. gigas*, cefalópodos no identificados del orden Teuthoidea, *Mastigoteuthis* spp., *Auxis* spp., *C. pauciradiatus*, *O. banksii*, *O. deletron*, y *Symbolophorus* spp. En frecuencia de aparición, en al menos el 10% de los estómagos analizados sobresale la importancia de las presas *S. oualaniensis* (62.1%), *Dosidicus gigas* (50.7%), *Abraliopsis falco* (44.5%), *Mastigoteuthis* spp. (34.8%), *Onychoteuthis banksii* (32.2%), *Symbolophorus* spp. (22.5%), *Octopoteuthis deletron* (20.3%), *Cubiceps pauciradiatus* (16.3%), *Lampanyctus parvicauda* (16.3%). El 11.5% de cefalópodos de Familia Ommastrephidae y el 10.1% de los cefalópodos del Orden Teuthoidea (10.1%) no pudieron ser identificados a nivel taxonómico menor.

Los datos de la dieta mostraron un efecto significativo sobre la composición específica de las presas entre áreas en términos de %N (ANOSIM: global $R=0.469$, $p<0.01$, 5000 permutaciones) y %W (ANOSIM: global $R=0.463$, $p<0.01$, 5000 permutaciones), lo cual indica que la similitud fue mayor dentro de las áreas que entre ellas. Las áreas que presentaron la mayor similitud en la composición específica de las presas en número fueron el área F, B, C y D con el 76.7%, 73.2%, 66.1% y 66.6% de similitud respectivamente (figura 13a). El análisis también mostró que la población consumió varias especies presas en proporciones similares en las áreas B, D y F, mientras que en el área C, la mayor contribución a la similitud total en el área fue debido a las presas *D. gigas*, *A. falco* y *Mastigoteuthis* spp. principalmente. La dieta en las áreas E y A fueron menos similares (41.5% y 50.5% de similitud respectivamente) debido a que distintos componentes de la población del delfín manchado se alimentaron de diferentes tipos de presas y diferente proporción, siendo la mayor contribución de *Myctophum aurolaternatum* en el área E, y *S. oualaniensis* y *A. falco* en el área A. En términos de biomasa la similitud en la composición específica de las presas dentro de las áreas fue muy baja (32.4% a 57.2% de similitud) (figura 13b), lo cual indica que los individuos también consumieron distintos tipos de presas en proporciones diferentes.

También se probaron las diferencias entre grupos de delfines machos y hembras (figura 14); Sin embargo, no se detectó un efecto significativo del sexo (%N : $R=-0.020$, $P=0.61$; %W : $R=-0.035$, $P=0.70$) sobre la composición específica de las presas de ambos grupos. En general, el delfín manchado consumió proporciones muy variables en número y biomasa de diferentes presas dentro de cada grupo (figura 14). Las presas que más destacaron fueron *S. oualaniensis*, *A. falco*, *D. gigas*, *Mastigoteuthis* spp,

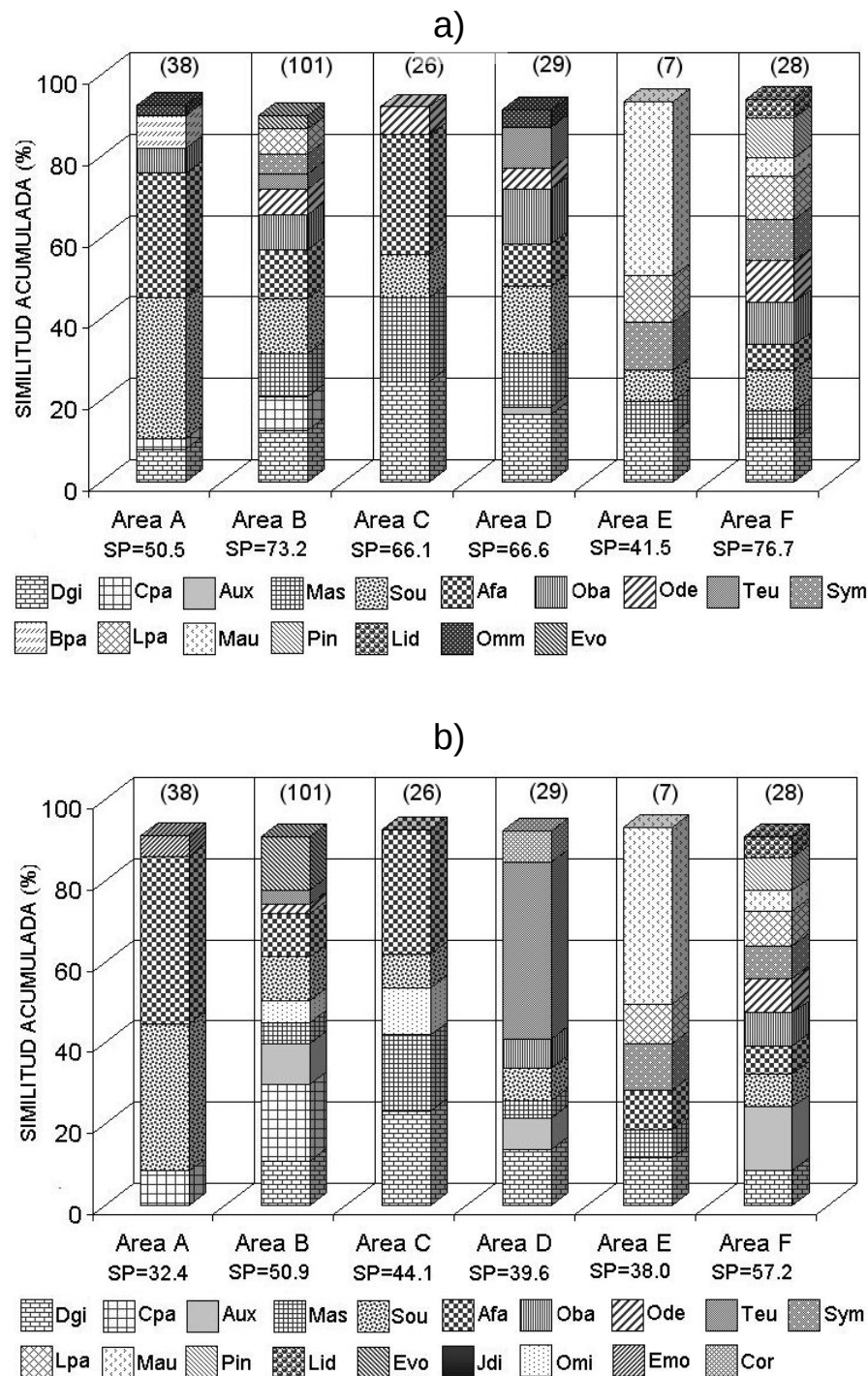


Figura 13.- Representación gráfica de los resultados del análisis del porcentaje de similitud (SIMPER). Se muestran las presas que contribuyeron con el 90% de similitud acumulada en la dieta del delfín manchado en cada una de las áreas. a) abundancia numérica y b) abundancia en biomasa. SP indica la similitud promedio de todas las muestras dentro de cada área y los números entre paréntesis señalan los estómagos analizados con alimento. La nomenclatura de las presas se indica en la tabla 2

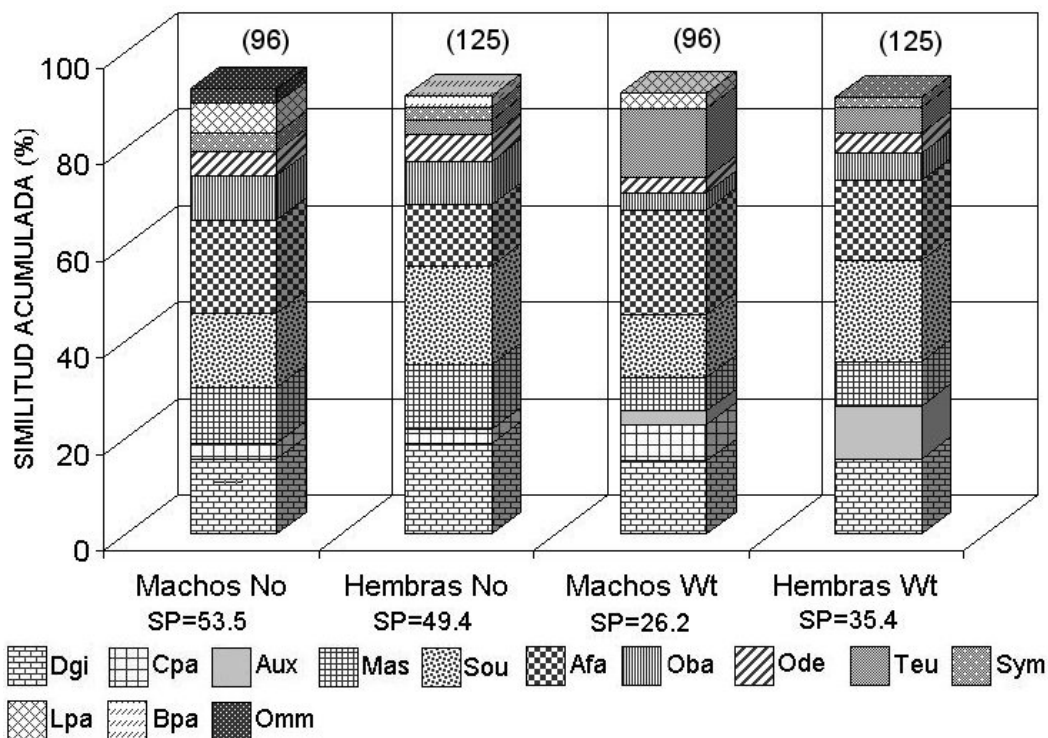


Figura 14.- Resultados del análisis del porcentaje de similitud (SIMPER). Se muestran las presas que contribuyeron con el 90% de similitud acumulada en la dieta del delfín manchado por sexo en términos de abundancia numérica (No) y de biomasa (Wt). SP indica la similitud promedio de todas las muestras dentro de cada área y los números entre paréntesis señalan los estómagos analizados con alimento. ANOSIM entre sexos (No: R=-0.020, P=0.61; Wt: R= -0.035, P=0.70). La nomenclatura de las presas se indica en la tabla 2

cefalópodos del Orden Teutoidea y *Auxis* spp. principalmente, pero la contribución de estas presas en la dieta del delfín manchado entre los sexos fue más homogénea.

Los gráficos tridimensionales de Cortés (1997) para mostrar las estrategias de alimentación (especialista o generalista) con que las principales presas fueron consumidas en cada una de las áreas definidas en el OPOT se muestran en la figura 15. En general, la dieta del delfín manchado fue muy variada dentro y entre áreas y aunque *Auxis* spp., *C. pauciradius*, *Coryphaena equiselis*, *E. volitans*, *E. monocirrhus* y los calamares del Orden Teuthoidea fueron presas dominante en la dieta en términos

de biomasa, no contribuyeron significativamente en la dieta general, debido probablemente a que no fueron muy frecuente en los estómagos (valores menores de $\% F_i$), excepto en el área D y en el área E dónde *Auxis* spp y *O. micropterus* fueron las presas de mayor contribución en la dieta respectivamente. *C. pauciradiatus* también fue una presa que contribuyó con la mayor biomasa en el área B.

Los análisis también indicaron que los cefalópodos y algunos peces mesopelágicos, mostraron una aparente abundancia numérica y de frecuencia de aparición mayor que en importancia en biomasa, con mayor énfasis sobre las presas *S. oualaniensis*, *A. falco*, *D. gigas*, *Symboloporus* spp, *Myctophum aurolaternatum*, *Lampanyctus parvicauda* y *Scopelogadus bispinosus*. Esto fue debido parcialmente a la acumulación de las partes duras de las presas que son difíciles de digerir en los estómagos. Con excepción del área D, donde parece haber una mayor importancia de la presa *Auxis* spp., muchas presas ingeridas por el delfín manchado se presentaron en muy baja abundancia pero con alta frecuencia de aparición en los estómagos, lo cual parece indicar que el delfín manchado se comporta como un depredador generalista; sin embargo, la inconsistencia en la importancia de las presas a través de las áreas muestreadas, indica que más bien, la mayoría de las presas están siendo consumidas con una conducta de alimentación oportunista por el delfín manchado..

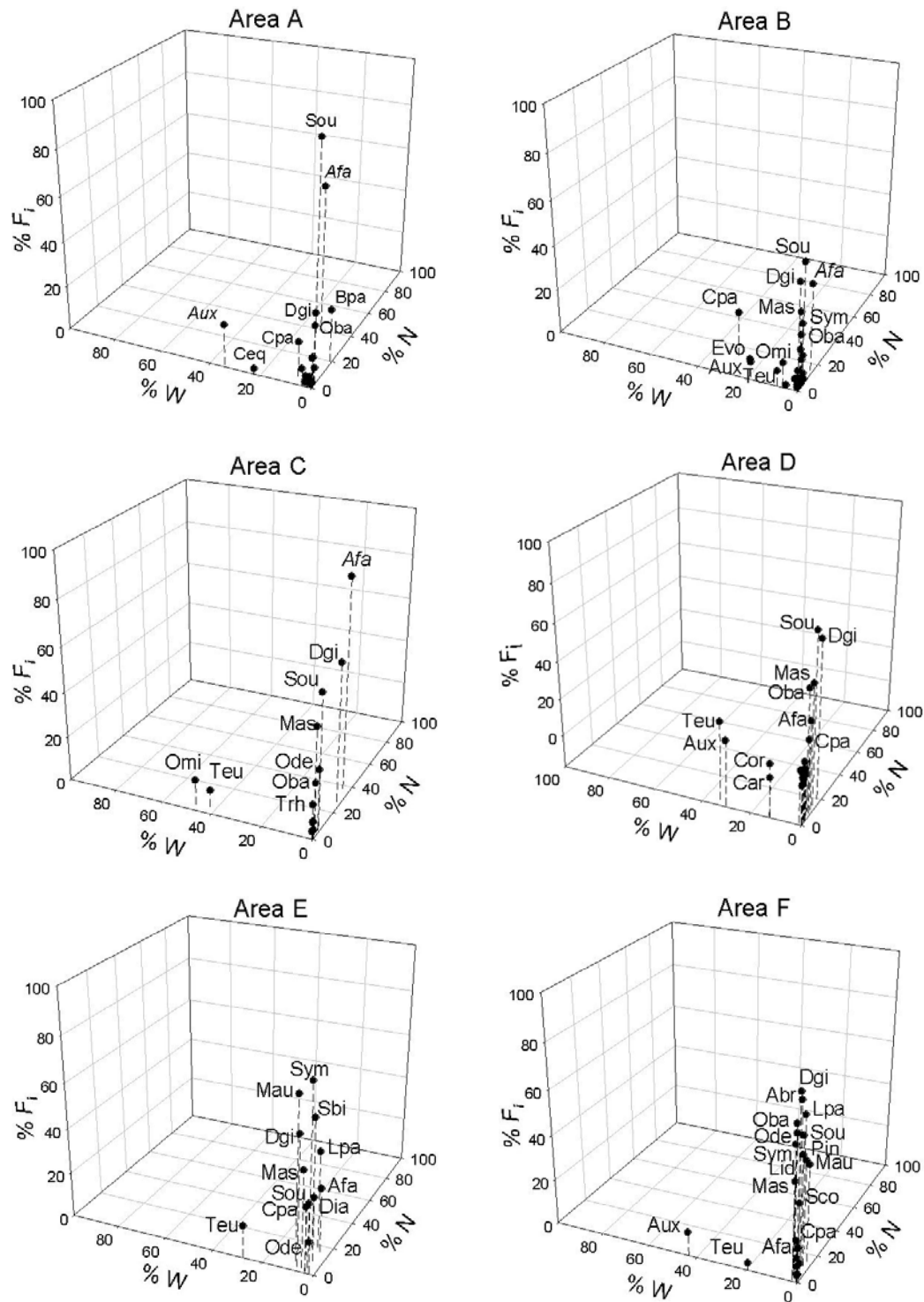


Figura 15.- Gráficas tridimensionales para describir la importancia de las presas más importantes y las estrategias de alimentación del delfín manchado en diferentes áreas de OPOT (definidas en la figura 2). La nomenclatura de las presas se indica en la tabla 2 y la interpretación de las gráficas se presenta en la tabla 3.

3.3.- Delfín tornillo

3.3.1.- Isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$)

Los valores del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en los músculos del delfín tornillo fluctuaron desde 12.45‰ a 14.41‰ con un promedio $\pm$ DE de $13.33 \pm 0.57\%$, y desde -16.00‰ a -17.76‰ con un promedio $\pm$ DE de $-16.86 \pm 0.44\%$ respectivamente (figura 16b). No se colectaron un número suficiente de muestras para hacer comparaciones entre años y sólo los sitios 2 (n=5) y 8 (n=5) tuvieron un número suficiente de muestras; sin embargo, no se detectaron diferencias estadísticas en la razón de isótopos estables en el músculo del delfín tornillo entre sitios ($\delta^{15}\text{N}$: t de Student $t_{0.05, 8}=0.3085$, $P=0.7656$; $\delta^{13}\text{C}$: Mann-Whitney $Z=-0.1044$, $P=0.9168$). El diagrama de dispersión de la figura 16a señala que una muestra del sitio 8 y las muestras de los sitios 6 y 9 contribuyeron mayormente en la varianza global del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$, con un mayor efecto de los sitios sobre este último.

En la figura 17 se muestra el efecto de la composición bioquímica de los tejidos (lípidos) sobre la composición isotópica del delfín tornillo. Puesto que los lípidos fueron extraídos antes de los análisis isotópicos, cualquier remanente en los tejidos no parece afectar de manera significativa la variación intraespecífica del $\delta^{13}\text{C}$ (C/N vs. $\delta^{13}\text{C}$: $r^2=0.023$, $P=0.5989$, figura 17). La mínima variación en los valores de la razón C/N (2.9 ± 0.03) confirma la similitud bioquímica entre los tejidos, por lo que es posible esperar que lípidos remanentes en los tejidos, no tengan un efecto significativo sobre la interpretación de las señales isotópicas del carbono en el músculo del delfín tornillo.

En la figura 18 se presentan los análisis efectuados para examinar si la longitud de los individuos de cada sexo contribuyeron significativamente en la varianza global de la señal isotópica de carbono y nitrógeno. La amplitud total en la longitud de las hembras

fue muy reducida y su efecto sobre las señales isotópicas debe interpretarse con precaución; sin embargo, aunque la relación no fue estadísticamente significativa, el análisis de regresión explicó que cerca del 63% de la variación encontrada en la señal isotópica del nitrógeno y el 29% en la señal isotópica del carbono (figura 18a) se debe a la longitud. Los machos, aunque con un intervalo de longitud más amplio, no presentaron ninguna tendencia aparente ni efecto significativo de la longitud sobre ambas razones isotópicas (figura 18b).

3.3.2.- Composición de la dieta

Para describir el efecto de la composición de la dieta sobre la variación de la señal isotópica del delfín tornillo, se tiene en la base de datos un total de 208 estómagos, de los cuales 70 estaban vacíos. El análisis combinado de 138 estómagos encontrados con alimento indicaron que las presas numéricamente dominantes fueron los peces de la familia Myctophidae (86.5%) (tabla 2). Catorce especies fueron las presas más importantes con al menos el 1% de abundancia numérica, pero SIMPER señaló que *Benthoosema panamense*, *Diogenichthys laternatus*, *Lampanyctus parvicauda*, *Symbolophorus* spp., peces no identificados de la familia Myctophidae, *Abraliopsis falco*, *Vinciguerria lucetia*, *Diaphus* spp. y *Cubiceps pauciradiatus* fueron las especies presa que contribuyeron con el 90% de la similitud en todos los estómagos encontrados con alimento. En biomasa, también la familia Myctophidae dominó la dieta (33.7%), pero las especies presa de la familia Phosichthyidae (*V. lucetia*) y Nomeidae (*C. pauciradiatus*) estuvieron mejor representadas con el 29.3% y 29.2% respectivamente. La especie presa que mejor representó a la familia Myctophidae fue

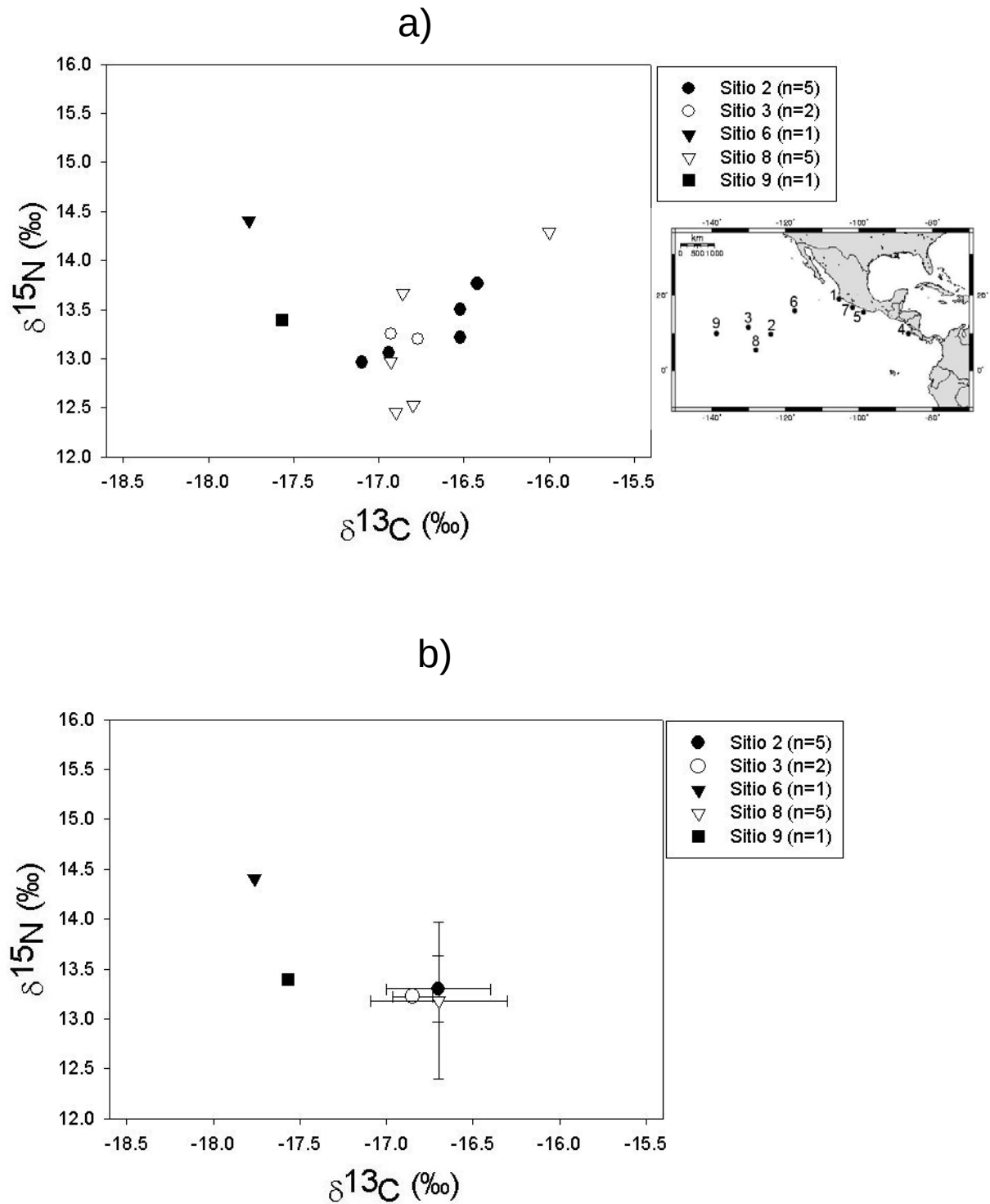


Figura 16.- Isótopos estables de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) y carbono ($\delta^{13}\text{C}$) de los delfines tornillo capturados en diferentes sitios del OPOT. a) gráfico de dispersión y b) gráfico de promedios ($\pm$ desviación estándar), n es el tamaño de la muestra.

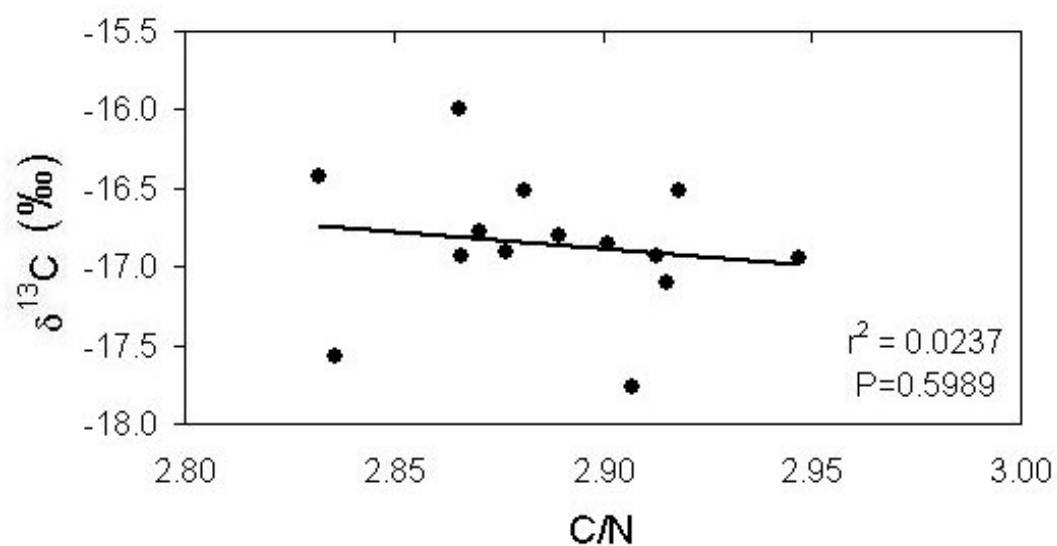


Figura 17.- Relación entre C/N y la razón de isótopos estables de carbono en el músculo dorsal del delfín tornillo.

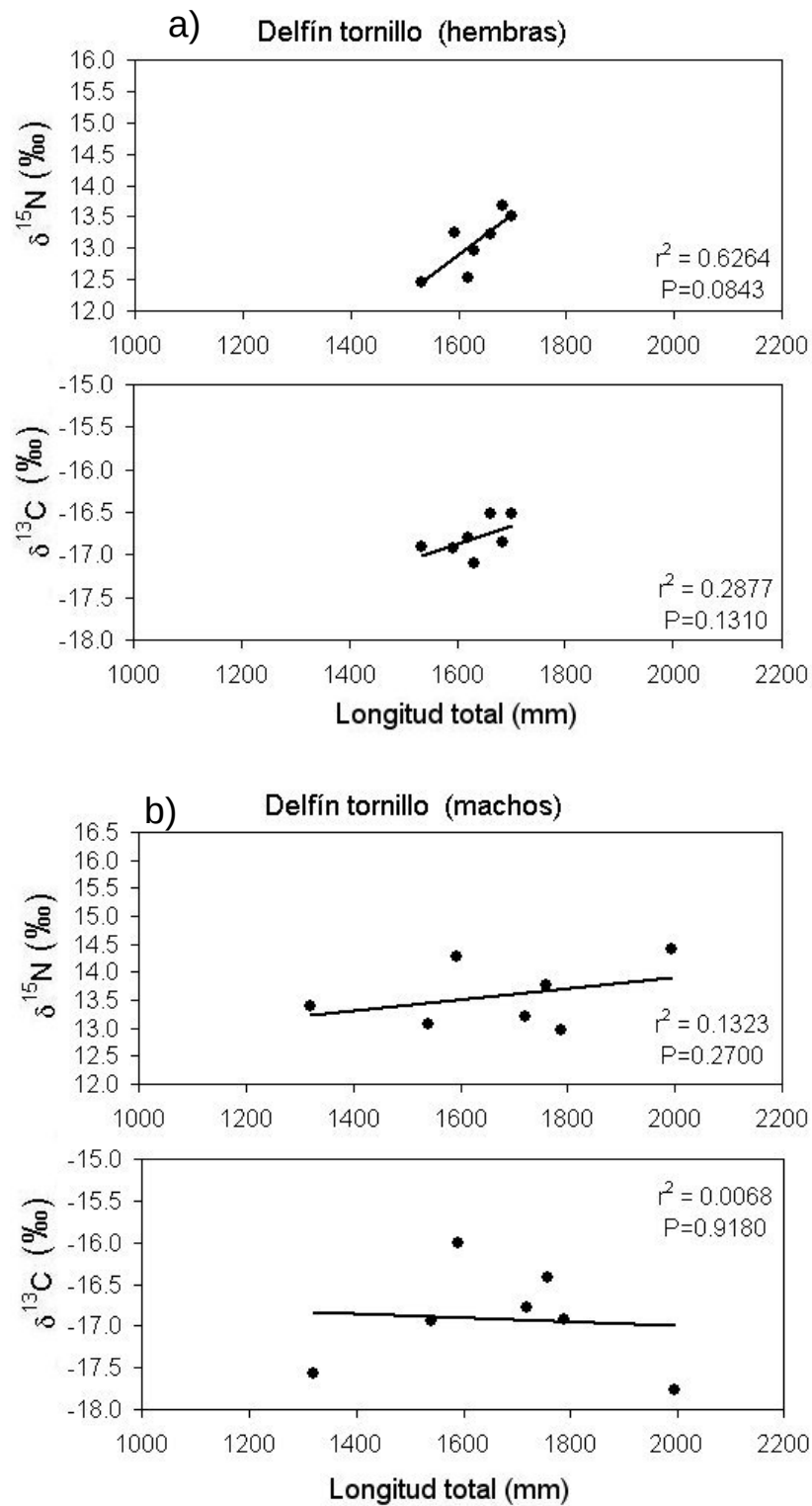


Figura 18.- Gráficos por sexo de la relación del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ con la longitud del delfín tornillo del OPOT. a) hembras, b) machos

Benthosema panamense con el 19.6% de la biomasa consumida. Otras presas que se presentaron con al menos el 1% de la biomasa ingerida fueron peces no identificados de la familia Myctophidae (7.4%), el cefalópodo *Abraliopsis falco* (5.5%), *Symbolophorus* spp. (1.2%) y *Diogenichthys laternatus* (1%). SIMPER también indicó que estas especies anteriores fueron las que contribuyeron con más del 90% de similitud promedio en todos los estómagos que se analizaron con alimento. Las especies presa encontradas más frecuentemente en los estómagos fueron *Benthosema panamense* (32.2%), *Symbolophorus* spp. (32.7%), *Diogenichthys laternatus* (27.9%), *C. pauciradiatus* (25.0%), *L. parvicauda* (25.0%), f. Myctophidae (17.8%) y *V. lucetia* (14.4%), entre otros (ver tabla 2).

El análisis de ANOSIM indicó que las diferencias en la composición específica de las presas entre áreas (área F no incluida porque sólo se encontraron 2 estómagos con alimento) fueron altamente significativas (No: $R=0.858$, $P<0.01$, 5000 permutaciones; Wt: $R=0.941$, $P<0.01$, 5000 permutaciones). La composición específica de la dieta fue muy similar dentro de las áreas (entre 56% y 90% en No y entre 65% y 90% en Wt), lo cual indica que las presas que contribuyen a la mayor similitud (90%), en términos de número y biomasa, dentro de las áreas están siendo consumidas en proporciones similares por el delfín tornillo (figura 19). Destacan las áreas B y E por presentar el mayor número de especies presa que contribuyen a la mayor similitud en el total de estómagos analizados (ver figura 19a y 19b). Entre áreas no se observó un patrón consistente en la importancia específica de las presas, excepto la presencia de *B. panamense* como presa más abundante en el área B y C. *C. pauciradiatus* también se presentó como segunda especie presa en importancia en el área A; sin embargo, en

general el patrón de variación en la composición específica de las presas en términos de número y biomasa fue alto entre áreas.

El efecto del sexo sobre la composición específica de las presas no fue significativo (No: $R=-0.039$, $P=0.62$, 5000 permutaciones; Wt: $R=-0.051$, $P=0.69$, 5000 permutaciones). *B. panamense*, *D. laternatus*, *Symbolophorus* spp., *L. parvicauda* y f. Myctophidae fueron las presas más abundantes y que contribuyeron más a la similitud dentro y entre hembras y machos (figura 20).

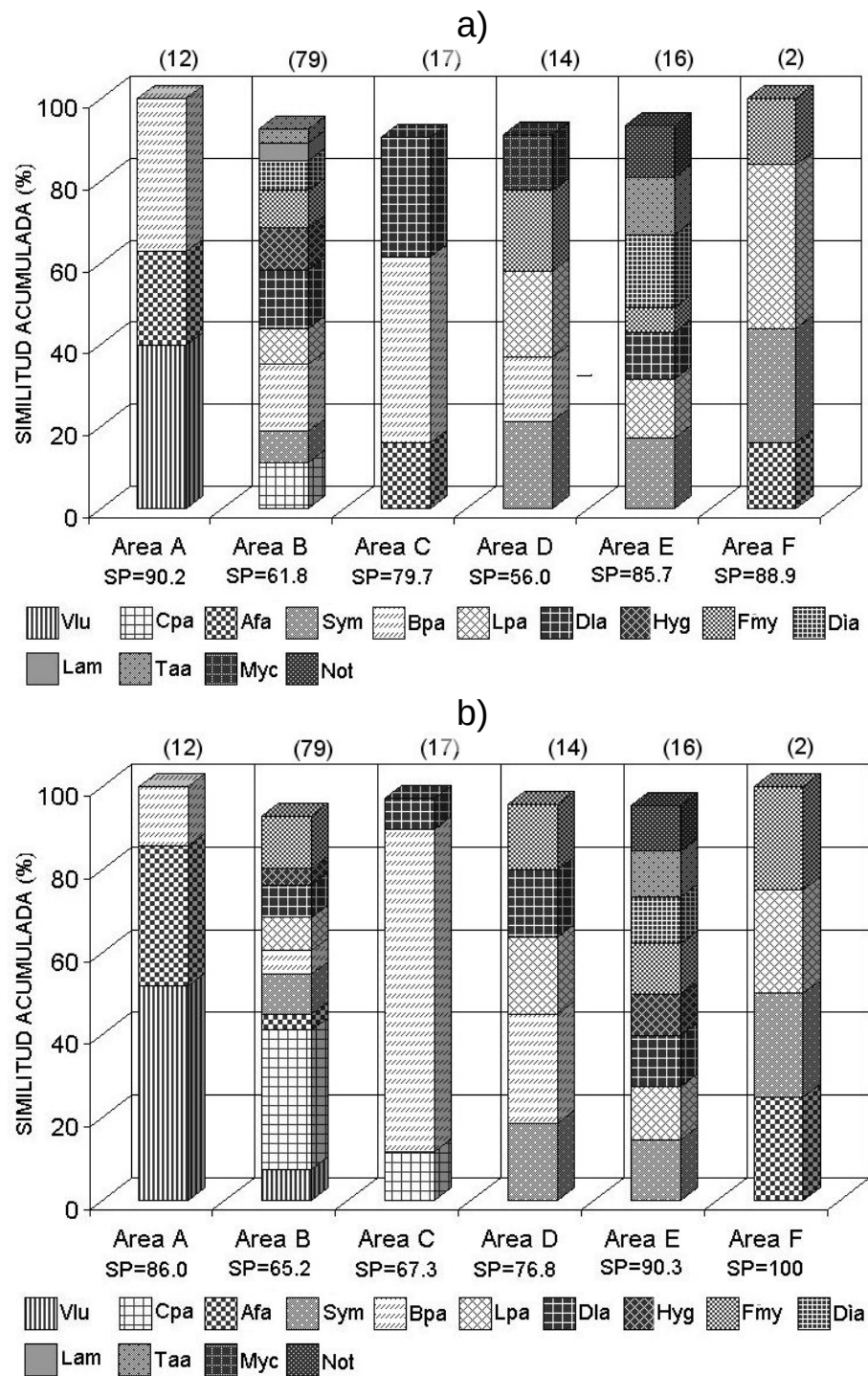


Figura 19.- Representación gráfica de los resultados del análisis del porcentaje de similitud (SIMPER). Se muestran las presas que contribuyeron con el 90% de similitud acumulada en la dieta del delfín tornillo en cada una de las áreas. a) abundancia numérica y b) abundancia en biomasa. SP indica la similitud promedio de todas las muestras dentro de cada área y los números entre paréntesis señalan los estómagos analizados con alimento. La nomenclatura de las presas se indica en la tabla 2

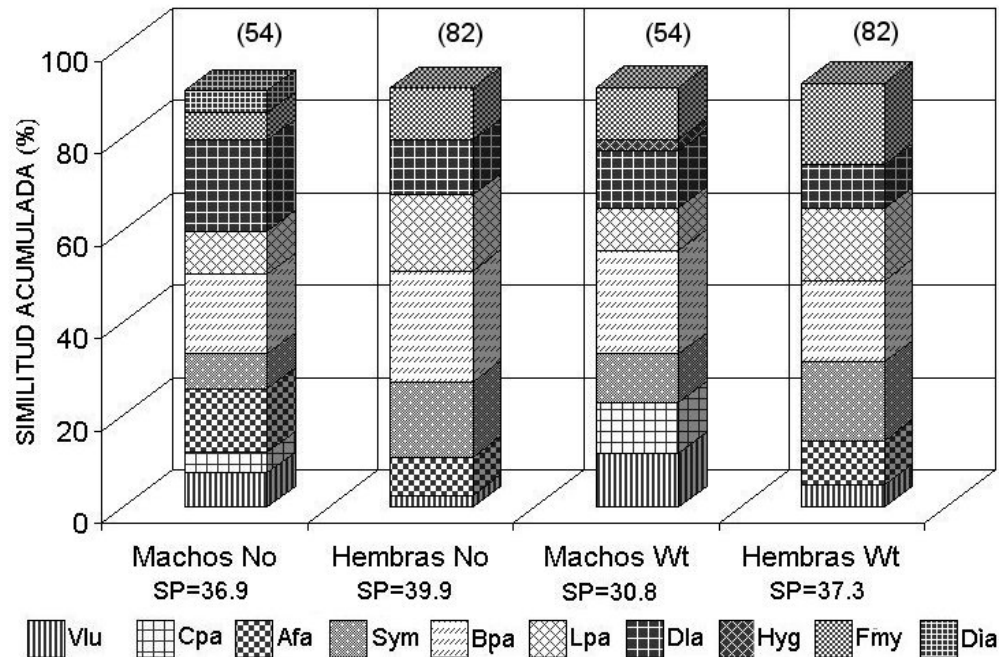


Figura 20.- Resultados del análisis del porcentaje de similitud (SIMPER). Se muestran las presas que contribuyeron con el 90% de similitud acumulada en la dieta del delfín tornillo por sexo en términos de abundancia numérica (No) y de biomasa (Wt). SP indica la similitud promedio de todas las muestras dentro de cada área y los números entre paréntesis señalan los estómagos analizados con alimento. ANOSIM entre sexos (No: R=-0.039, P=0.62; Wt: R= -0.051, P=0.69). La nomenclatura de las presas se indica en la tabla 2

La figura 21 muestra las presas de mayor contribución en la dieta del delfín tornillo en términos del índice de numérico, de biomasa y frecuencia de aparición. Los gráficos también son utilizados para mostrar las estrategias de alimentación (especialistas o generalistas) con la que las presas fueron consumidas por la población en cada una de las áreas en el Pacífico oriental. Es evidente la dominancia de presas específicas en algunas áreas. *V. lucetia* fue la presa dominante en términos de los tres índices de importancia en el área A, mientras que *C. pauciradiatus* lo fue en el área B, y *B. panamense* lo fue en las áreas C y D; sin embargo ésta última compite en biomasa con la presa *C. pauciradiatus* en el área C, aunque fue poco frecuente en los estómagos.

Varias presas fueron dominantes en el área E; pero *Symbolophorus* spp., aunque no muy superior a la importancia de las otras presas, fue la presa que se presentó los valores mayores de importancia en número, biomasa, y se encontró más frecuentemente en los estómagos. Muchas presas estuvieron presentes en muy baja abundancia en biomasa y regularmente en número, pero fueron bastante frecuentes en los estómagos, lo cual evidencia el efecto de la acumulación de algunas estructuras duras de las presas que son difíciles de digerir. En general, el delfín tornillo parece tener cierta preferencia por algunas presas en áreas específicas, lo cual podría señalar que se comporta como un depredador especialista; sin embargo, esto también podría ser el reflejo de una alimentación oportunista como un efecto de la abundancia excepcional de ciertas presas en áreas específicas.

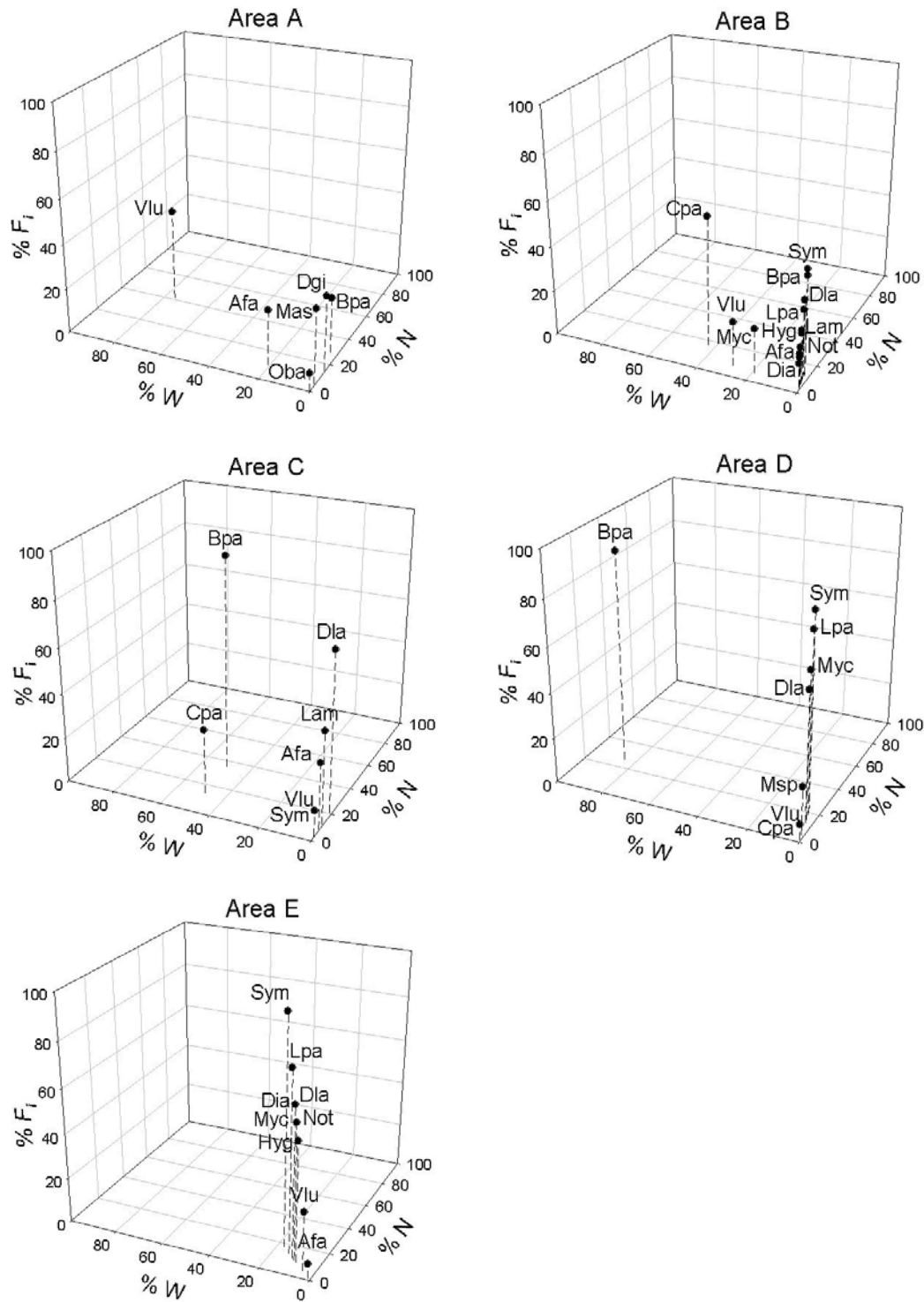


Figura 21.- Gráficas tridimensionales para describir la importancia de las presas más importantes y las estrategias de alimentación del delfín tornillo en diferentes áreas del OPOT (definidas en la figura 2). La nomenclatura de las presas se indica en la tabla 2 y la interpretación de las gráficas se presenta en la tabla 3.

3.4.- Comparaciones interespecíficas

3.4.1.- Razones isotópicas ($\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$)

La figura 22 muestra los promedios ($\pm\text{DE}$) de los valores de las razones isotópicas de carbono y nitrógeno de los depredadores muestreados en diferentes sitios del OPOT. Es evidente en la figura el efecto del sitio 4 sobre la señal isotópica del carbono en los tejidos del delfín manchado. Para investigar el efecto que tiene el sitio 4 sobre la señal isotópica del carbono en los depredadores se incluyeron en los análisis las señales isotópicas de 8 barriletes (*Katsuwonus pelamis*) y 3 dorados (*Coryphaena hippurus*) capturados en el mismo sitio y en el mismo lance.

Los sitios en donde se colectaron un número suficiente de muestras para hacer comparaciones entre depredadores tuvieron un efecto significativo sobre ambas señales isotópicas (MANOVA: Wilks Lambda $F_{28,126}=4.12$, $P<0.001$). Las pruebas de comparaciones múltiples de Newman-Keuls (tabla 4) señalaron que la razón isotópica del nitrógeno fue diferente entre el delfín tornillo del sitio 8 y el atún aleta amarilla del sitio 1, 8 y 9; mientras que los valores del $\delta^{13}\text{C}$ mostraron que el delfín manchado del sitio 4 presentó valores muy diferente al resto de los grupos. Esto puede indicar que las diferencias en los valores promedios del $\delta^{15}\text{N}$ probablemente se deben a que el atún aleta amarilla y el delfín tornillo consumen presas de nivel trófico diferente, o a que existe una razón isotópica de nitrógeno diferencial (geográfica o temporal) en la base de la red de alimentos que sostiene a cada depredador; mientras que las diferencias en la razón de isótopos estables de carbono, sugiere que el delfín manchado capturado en el sitio 4 difiere del resto de los depredadores debido a que están asimilando fuentes diferentes de carbono en la base de la red de alimentos.

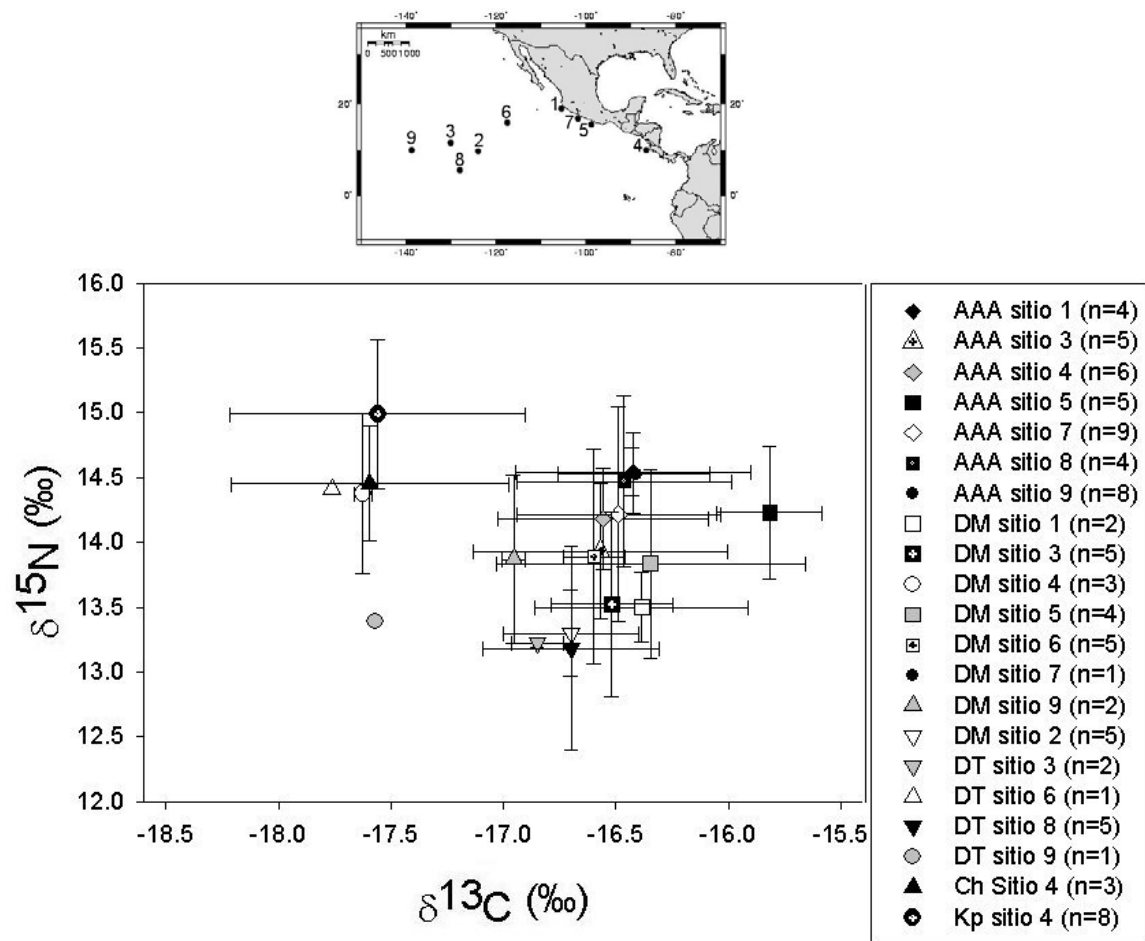


Figura 22.- Representación gráfica de los valores promedios $\pm$ DE del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en músculos de atunes y delfines capturados en diferentes sitios del OPOT. Se incluyen los datos complementarios de barriletes (Kp) y dorados (Ch) para mostrar el efecto del sitio 4 sobre las razones isotópicas. AAA: atún aleta amarilla, DM: Delfín manchado, DT: delfín tornillo. También se incluye el mapa superior como referencia para los sitios de muestreo señalados en la gráfica.

Tabla 4. Tabla de comparaciones múltiples (post hoc Student Newman-Keuls) de las razones isotópicas promedio en los depredadores capturados en diferentes sitios del OPOT. La mitad inferior de la tabla corresponde a los valores de probabilidad para las comparaciones del $\delta^{15}\text{N}$ y la mitad superior para $\delta^{13}\text{C}$. Los valores en negritas señalan diferencias significativas entre las comparaciones. AAA: atún aleta amarilla, DM: Delfín manchado, DT: delfín tornillo, Kp: barrilete, Ch: dorado.

Depred/Sitios	DM/S5	DM/S4	DM/S3	DM/S6	AAA/S1	AAA/S5	AAA/S7	AAA/S4
DM/S5		0.0056	0.9933	0.9824	0.9640	0.7141	0.9793	0.9819
DM/S4	0.7963		0.0115	0.0181	0.0090	0.0006	0.0060	0.0175
DM/S3	0.4202	0.3551		0.7972	0.9905	0.8790	0.9971	0.9266
DM/S6	0.8876	0.8028	0.6088		0.9805	0.8011	0.9898	0.9096
AAA/S1	0.7502	0.9923	0.2728	0.7907		0.8348	0.9919	0.9844
AAA/S5	0.9069	0.7061	0.5273	0.9012	0.9637		0.4513	0.7833
AAA/S7	0.8590	0.9088	0.4723	0.8314	0.9780	0.9699		0.9884
AAA/S4	0.8044	0.9575	0.4338	0.7294	0.9805	0.9912	0.9295	
AAA/S3	0.9672	0.7736	0.7163	0.9174	0.8029	0.8626	0.7386	0.5151
AAA/S8	0.6939	0.9257	0.2425	0.7250	0.9979	0.8748	0.9322	0.9499
AAA/S9	0.7241	0.9770	0.2581	0.7609	0.9768	0.9338	0.9620	0.9692
DT/S2	0.3464	0.1333	0.5575	0.4182	0.0834	0.2456	0.2194	0.2084
DT/S8	0.3283	0.0761	0.6447	0.3549	0.0419	0.1563	0.1423	0.1406
Ch/S4	0.7458	0.8438	0.2934	0.7654	0.9952	0.8330	0.9270	0.9550
Kp/S4	0.1311	0.6026	0.0172	0.1587	0.2496	0.4388	0.4800	0.4798
Promedio $\pm$ DE $\delta^{15}\text{N}$	13.84 $\pm$ 0.73	14.38 $\pm$ 0.62	13.53 $\pm$ 0.71	13.89 $\pm$ 0.83	14.61 $\pm$ 0.19	14.23 $\pm$ 0.51	14.22 $\pm$ 0.83	14.18 $\pm$ 0.39
Promedio $\pm$ DE $\delta^{13}\text{C}$	-16.35 $\pm$ 0.69	-17.63 $\pm$ 0.04	-16.52 $\pm$ 0.27	-16.60 $\pm$ 0.14	-16.43 $\pm$ 0.52	-16.10 $\pm$ 0.63	-16.34 $\pm$ 0.49	-16.63 $\pm$ 0.36

.....Continua tabla 4

Depred/Sitios	AAA/S3	AAA/S8	AAA/S9	DT/S2	DT/S8	Ch/S4	Kp/S6
DM/S5	0.9928	0.9829	0.8078	0.9878	0.8287	0.0018	0.2913
DM/S4	0.0100	0.0143	0.0102	0.0091	0.0390	0.7025	0.1209
DM/S3	0.8978	0.9678	0.9978	0.9710	0.8205	0.0045	0.3528
DM/S6	0.9208	0.9782	0.9925	0.9613	0.8481	0.0078	0.4152
AAA/S1	0.9840	0.9880	0.9891	0.9452	0.8667	0.0032	0.3565
AAA/S5	0.8865	0.7754	0.7335	0.8750	0.4125	0.0002	0.0646
AAA/S7	0.9974	0.9883	0.9605	0.9966	0.8517	0.0019	0.3092
AAA/S4	0.9585	0.9317	0.9930	0.9741	0.7649	0.0082	0.3695
AAA/S3		0.9765	0.9978	0.9191	0.8351	0.0038	0.3476
AAA/S8	0.7228		0.9940	0.9825	0.5421	0.0074	0.2777
AAA/S9	0.7673	0.9742		0.9963	0.8994	0.0036	0.3936
DT/S2	0.4734	0.0748	0.0791		0.8484	0.0033	0.3467
DT/S8	0.3800	0.0384	0.0402	0.7603		0.0266	0.3556
Ch/S4	0.7513	0.8603	0.9762	0.0993	0.0535		0.1316
Kp/S4	0.1732	0.6142	0.4627	0.0030	0.0012	0.6296	
Promedio±DE $\delta^{15}\text{N}$	13.93±0.52	14.52±0.43	14.53±0.31	13.30±0.33	13.18±0.79	14.45±0.44	14.99±0.58
Promedio±DE $\delta^{13}\text{C}$	-16.48±0.56	-16.66±0.45	-16.42±0.32	-16.45±0.36	-16.85±0.21	-17.74±0.72	-17.14±0.73

Los análisis también indicaron que las señales isotópicas del barrilete y el dorado no fueron diferentes de la señal isotópica del delfín manchado, lo cual confirma que los especímenes capturados en el sitio 4 están asimilando una señal isotópica de carbono diferente al que asimilan los depredadores capturados en el resto de las áreas. Sin embargo, no obstante esta semejanza, el barrilete parece diferir. En efecto, los valores del $\delta^{13}\text{C}$ de los barriletes no fueron estadísticamente diferentes del resto de los depredadores debido a que presentaron una alta variabilidad, mientras que los dorados mostraron diferencias con todos los depredadores, con excepción del delfín manchado del sitio 4. Esto podría indicar que el barrilete capturado en el sitio 4 tiene afinidad con los depredadores de las otras áreas, pero algunos individuos están equilibrados con la señal isotópica de la región. También, considerando que se trata de barriletes capturados en un solo lance, la variabilidad observada también sugiere que hay una alta heterogeneidad en los cardúmenes de esta especie, debido probablemente a que presentan alta movilidad y los individuos se mezclan intensamente.

En términos del $\delta^{15}\text{N}$, los barriletes fueron diferentes del delfín manchado del sitio 3 y del delfín tornillo del sitio 2 y 8, mientras que los dorados no fueron estadísticamente diferentes del resto de los depredadores.

Un hecho notable que fue observado al explicar la variación isotópica entre los depredadores, se relaciona con la señal isotópica del carbono que presentó el atún aleta amarilla en el sitio 4. Aunque el delfín manchado y los datos complementarios de otros depredadores que fueron capturados en el sitio 4 presentaron una señal isotópica de carbono que las distingue de las demás, este no fue el caso para el atún aleta amarilla (figura 23). Aunque fue capturado en el mismo lance con los delfines

manchado, los barriletes y los dorados, las señales isotópica del Atún aleta amarilla fueron muy similares a los del resto de la población, lo cual sugiere que los especímenes se encontraban en tránsito por la región y no permanecen el tiempo suficiente en la zona como para adquirir la señal isotópica que podrían tener los animales residentes o que permanecen por largos periodos en la región frente a Costa Rica. Una situación semejante podría tener lugar frente a la costa occidental de México, pero no fue tan evidente, debido probablemente a que los individuos de la población, residentes y en tránsito, se mezclan intensamente en esa región.

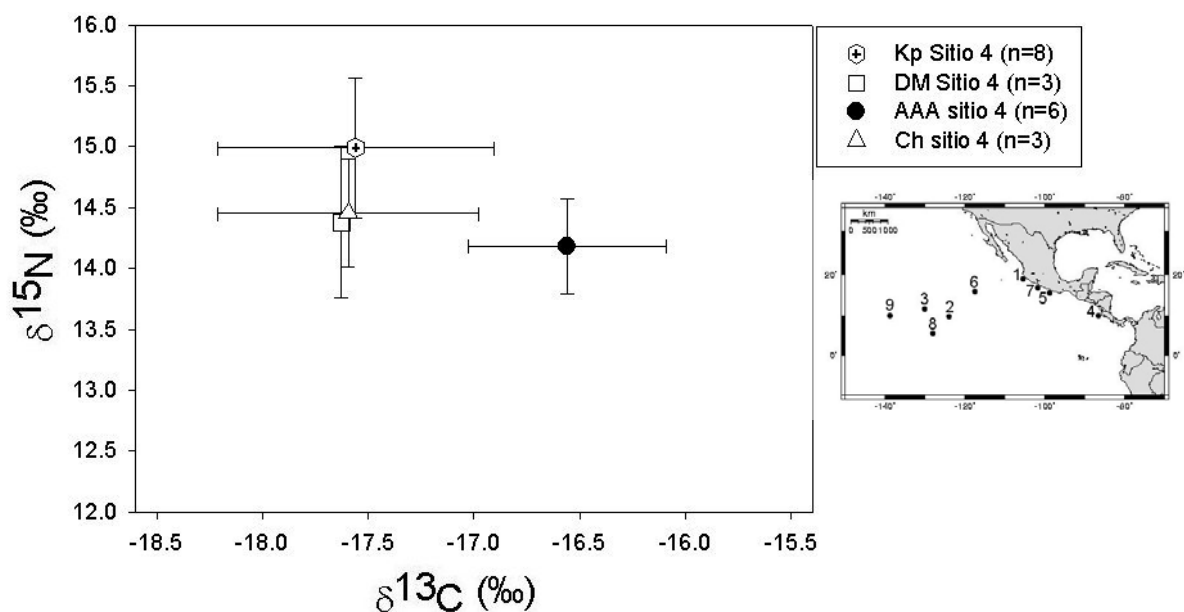


Figura 23.- Representación gráfica de las señales isotópicas (promedio $\pm$ DE) en el músculo del delfín manchado (DM), barrilete (Kp), dorado (Ch) y atún aleta amarilla (AAA) para demostrar el efecto del sitio 4 (aguas frente a la costa occidental de Costa Rica). n es el tamaño de la muestra.

Para incrementar la resolución de las comparaciones entre los depredadores e incluir a aquellos sitios representados con pocas muestras, estos fueron agrupados por regiones más amplias en el OPOT (figura 24). Los depredadores capturados en los

sitios 1, 7 y 5 fueron agrupados como procedentes de aguas frente a la costa occidental de México (CM), los capturados en los sitios 2, 3, 6, 8 y 9 clasificados como de origen oceánico (OCE), y los capturados en el sitio 4 clasificados como procedentes de aguas costeras frente a Costa Rica (CR). En general, los análisis indicaron que sólo algunas regiones tuvieron un efecto significativo en ambas razones isotópicas de los depredadores (MANOVA: Wilks Lambda $F_{14,136}=4.71$, $P<0.001$). Las comparaciones múltiples señalaron que el delfín tornillo de la región oceánica fue diferente a los atunes aleta amarilla procedentes de todas las regiones en términos de los valores del $\delta^{15}\text{N}$ y el delfín manchado capturado frente a Costa Rica tuvo una señal isotópica del $\delta^{13}\text{C}$ muy diferente al resto de los depredadores que fueron capturados en aguas costeras mexicanas y la región oceánica (Tabla 5).

La tabla 5 también señala las diferencias encontradas para todos los depredadores combinados en cada región. Se muestra el efecto que tiene la región frente a las costas de México (CM) sobre los valores de la razón isotópica del carbono de los depredadores. Los valores del $\delta^{13}\text{C}$ en los tejidos de los depredadores fueron mayores en relación a los depredadores capturados en la región oceánica (OCE) y la región frente a Costa Rica (CR).

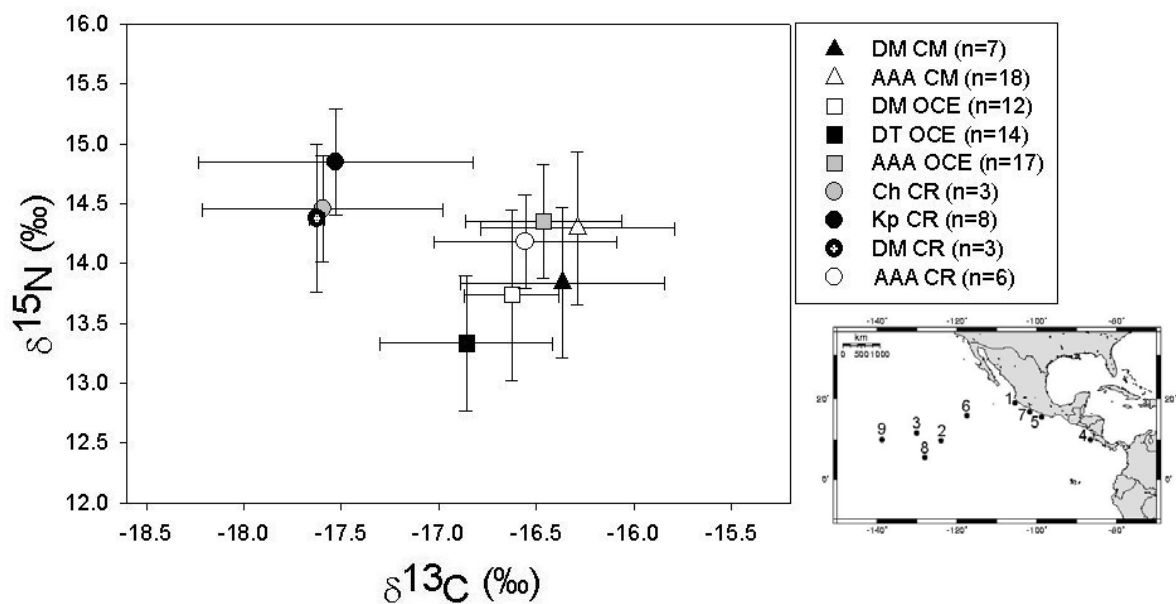


Figura 24.- Representación gráfica de las señales isotópicas (promedio $\pm$ DE) en el músculo del delfín manchado (DM), delfín tornillo (DT), barrilete (Kp), dorado (Ch), y atún aleta amarilla (AAA) agrupados por regiones. CM: costa occidental de México (sitios 1, 7, 5), CR: costa occidental de Costa Rica (sitio 4), OCE: región oceánica (sitios 2, 3, 6, 8, 9). n es el tamaño de la muestra.

Tabla 5.- Tabla de comparaciones múltiples (post hoc Student Newman-Keuls) de las razones isotópicas promedio de los depredadores capturados en los diferentes sitios agrupados por regiones en el OPOT (tabla superior) y todos los depredadores combinados por regiones (tabla inferior). La mitad inferior de la tabla corresponde a los valores de probabilidad para las comparaciones del $\delta^{15}\text{N}$ y la mitad superior para $\delta^{13}\text{C}$. Los valores en negritas señalan diferencias significativas entre las comparaciones. AAA: atún aleta amarilla, DM: Delfín manchado, DT: delfín tornillo, Kp: barrilete, Ch: dorado. CM: costas de México, OCE: región oceánica, CR: región frente a Costa Rica.

Depred/Sitios	AAA OCE	AAA CR	AAA CM	DT OCE	DM CM	DM CR	DM OCE
AAA OCE		0.6695	0.7010	0.2741	0.6556	0.0001	0.7414
AAA CR	0.8378		0.6075	0.3526	0.6566	0.0002	0.7576
AAA CM	0.8435	0.7131		0.1054	0.7220	0.0001	0.5378
DT OCE	0.0138	0.0302	0.0171		0.1687	0.0008	0.2847
DM CM	0.3236	0.2551	0.2893	0.2186		0.0001	0.6372
DM CR	0.9376	0.9166	0.9587	0.0147	0.3853		0.0001
DM OCE	0.2504	0.3021	0.2551	0.1841	0.7335	0.2814	
Promedio $\pm$ DE $\delta^{15}\text{N}$	14.35 $\pm$ 0.47	14.18 $\pm$ 0.39	14.29 $\pm$ 0.64	13.33 $\pm$ 0.57	13.84 $\pm$ 0.63	14.38 $\pm$ 0.62	13.74 $\pm$ 0.71
Promedio $\pm$ DE $\delta^{13}\text{C}$	-16.46 $\pm$ 0.40	-16.56 $\pm$ 0.47	-16.29 $\pm$ 0.50	-16.86 $\pm$ 0.44	-16.37 $\pm$ 0.52	-17.63 $\pm$ 0.04	-16.62 $\pm$ 0.24

	Todos OCE	Todos CM	Todos CR
Todos OCE		0.0442	0.0884
Todos CM	0.1708		0.0010
Todos CR	0.1982	0.7243	
Promedio $\pm$ DE $\delta^{15}\text{N}$	13.85 $\pm$ 0.72	14.17 $\pm$ 0.66	14.25 $\pm$ 0.45
Promedio $\pm$ DE $\delta^{13}\text{C}$	-16.56 $\pm$ 0.50	-16.31 $\pm$ 0.50	-16.91 $\pm$ 0.65

En el análisis combinado para examinar diferencias y similitudes isotópicas entre depredadores, y si éstas reflejan diferencias y similitudes en los estatus tróficos de los depredadores, se excluyeron las señales isotópicas del delfín manchado capturado en el sitio 4 (región frente a Costa Rica) y los delfines tornillo capturados en los sitios 9 y 6, para evitar la influencia geográfica más extrema en los análisis estadísticos. La prueba estadística indicó que los depredadores ejercieron un efecto significativo sobre ambas señales isotópicas (MANOVA: Wilks Lambda $F_{4,126}=6.95$, $P<0.001$). y las pruebas univariadas posteriores indicaron que las razones isotópicas del $\delta^{15}\text{N}$ fueron diferentes entre todos los depredadores; mientras que los valores del $\delta^{13}\text{C}$ no fueron diferentes entre los depredadores (tabla 6). Los valores promedio del $\delta^{15}\text{N}$ revelaron que hubo un enriquecimiento isotópico consistente en el atún aleta amarilla en relación a los delfines manchado y tornillo, indicando que esta especie probablemente se alimentó de presas con niveles tróficos superiores. Sin embargo el enriquecimiento fue más pequeño que el reportado en la literatura (2 a 4‰) para depredadores alimentándose de dos niveles tróficos adyacentes (DeNiro y Epstein, 1981; Minagawa y Wada, 1984; Owen, 1987), lo que sugiere que hubo sobreposición trófica importante entre algunas de las especies. Esto no indica necesariamente que los depredadores consumen presas similares, sino que también puede indicar de que los depredadores consumen presas distintas pero con posición trófica similar en la red de alimentos.

Se aplicó el modelo combinado (mixing model) de Gu *et al.*, (1996) para estimar el porcentaje de sobreposición en la dieta de los atunes y delfines estudiados. El modelo tiene la siguiente expresión: $f(\%) = \left[1 - \frac{(x-y)}{a} \right] 100$, donde $f(\%)$ es el porcentaje de sobreposición, x y y son los valores del $\delta^{15}\text{N}$ entre par de depredadores, y a es

un $\delta^{15}\text{N}$ factor de enriquecimiento. No existe un factor de enriquecimiento para las especies estudiadas, pero se utilizaron los valores reportados en la literatura (2.5‰, 3.0‰ y 3.5‰) para algunas especies marinas y que son de aceptación general (Minagawa y Wada, 1984; Dickson, 1986; Fry, 1988).

Usando el modelo con un factor de enriquecimiento de 2.5‰ se estimó que la sobreposición entre el atún aleta amarilla y el delfín manchado (78.8%) y entre el delfín manchado y el delfín tornillo (78.6%) fue más intensa. El mayor factor de enriquecimiento señala una diferencia menor al 10% en relación al factor de 2.5‰ (tabla 7) lo cual sugiere que la sobreposición fue importante entre esas especies. Es decir, el delfín manchado asimiló presas con posición trófica semejantes a las que asimila al atún aleta amarilla y el delfín tornillo. Los cefalópodos tuvieron una contribución importante en la dieta del delfín manchado y el atún aleta amarilla, lo que sugiere que estas presas probablemente contribuyeron mayormente en la sobreposición trófica entre estas dos especies. Debido a que el delfín tornillo tuvo una dieta basada en peces mictófidios principalmente, la sobreposición trófica estimada sugiere que el delfín manchado también depende intensamente de esas presas. La sobreposición del 57.4% registrado para el atún aleta amarilla y el delfín tornillo probablemente indica que las presas que asimilan ambos depredadores no están muy separadas en los niveles de organización de la red trófica del OPOT.

Tabla 6.- Tabla de comparaciones múltiples (post hoc Student Newman-Keuls) de las razones isotópicas promedio de los depredadores capturados en los diferentes sitios agrupados por regiones en el OPOT (se excluyen los delfines manchados del sitio 4 y los delfines tornillos de los sitios 9 y 6 para evitar la influencia de valores extremos en las comparaciones). La mitad inferior de la tabla corresponde a los valores de probabilidad para las comparaciones del $\delta^{15}\text{N}$ y la mitad superior para $\delta^{13}\text{C}$. Los valores en negritas señalan diferencias significativas entre las comparaciones. AAA: atún aleta amarilla, DM: Delfín manchado, DT: delfín tornillo, Kp: barrilete, Ch: dorado.

Depred	AAA	DM	DT
AAA		0.3079	0.1254
DM	0.0105		0.3387
DT	0.0001	0.0137	
Promedio $\pm$ DE $\delta^{15}\text{N}$	14.32 $\pm$ 0.56	13.77 $\pm$ 0.67	13.33 $\pm$ 0.57
Promedio $\pm$ DE $\delta^{13}\text{C}$	-16.37 $\pm$ 0.46	-16.53 $\pm$ 0.38	-16.86 $\pm$ 0.44

Tabla 7.- Diferencias en los valores del $\delta^{15}\text{N}$ para estimar la sobreposición trófica (en términos de niveles tróficos) entre el atún aleta amarilla (AAA), el delfín manchado (DM) y el delfín tornillo (DT) utilizando el modelo combinado de Gu *et al.*, (1996) con tres factores de enriquecimiento (α)

$\delta^{15}\text{N}$ (promedio $\pm$ DE)			
	AAA	DM	DT
	14.32 $\pm$ 0.56	13.77 $\pm$ 0.67	13.33 $\pm$ 0.57
Sobreposición trófica (%)			
Diferencia	$\alpha=2.5$	$\alpha=3.0$	$\alpha=3.5$
AAA-DM = 0.52	78.8	82.4	84.9
AAA-DT = 1.1	57.4	64.5	69.6
DM-DT = 0.54	78.6	82.1	84.7

3.4.2.- Similitud trófica

Se empleó el análisis de clasificación y de ordenación multifactorial para incrementar la resolución y objetividad de las comparaciones entre los estómagos del atún aleta amarilla, el delfín manchado y el delfín tornillo que fueron capturados en las distintas áreas del OPOT.

El análisis de clasificación elabora dendogramas que muestran el nivel de similitud a la que son conectadas cada par de muestras y el análisis de ordenación sitúa pares de muestras en un espacio bidimensional para indicar que las muestras con mayor similitud están más cercanas unas de otras. La matriz de datos fue construida con los datos de biomasa (% W) y de abundancia numérica (% N) de las presas encontradas en los estómagos de los depredadores capturados en áreas respectivas del OPOT y que contribuyeron con al menos el 1% de la abundancia en el análisis global.

Las figuras 25 y 26 muestran los resultados de las similitudes y diferencias en el conjunto total de presas y evaluadas mediante el índice de biomasa y numérico respectivamente. Los valores de “stress” (% W : 0.18 y % N : 0.13), una medida de la bondad de ajuste de la similitud entre las muestras de los grupos formados en los diagramas de ordenación (Clarke y Warwick, 1994), señalan que hay una buena representación de la similitud en la dieta entre las muestras en términos de biomasa y de abundancia numérica (figuras 25b y 26b respectivamente).

Los análisis cluster y de ordenación de la abundancia de las presas en términos de biomasa (figuras 25a y 25b) y número (figuras 26a y 26b) para los tres depredadores combinados revelaron una clara separación en la composición específica de las presas entre los depredadores. ANOSIM confirmó estadísticamente este patrón (% N : R

global=0.875, $P<0.01$; %W : R global=0.710, $P<0.01$). Todas las muestras del delfín tornillo estuvieron unidas a un nivel de similitud del 25.2%, con un promedio de 40.8% en términos de abundancia numérica, mientras que las del delfín manchado estuvieron unidas con el 36.3% de similitud (promedio de 52.1%) y las del atún aleta amarilla con el 33.4% de similitud y un promedio de 50.6%. Aunque los grupos fueron muy disimilares entre sí, el atún aleta amarilla y el delfín manchado fueron los grupos de depredadores que presentaron mayor similitud (21.8%) con una disimilitud promedio de 79.2%. En términos de la biomasa de las presas ingeridas el análisis de similitud indicó que todas las muestras del delfín tornillo estuvieron unidas a un nivel de similitud del 13.8%, con un promedio de 36.2%, mientras que las del delfín manchado estuvieron unidas con el 24.1% de similitud (promedio de 30.5%) y las del atún aleta amarilla con el 37.4% de similitud y un promedio de 46.2%.

En general, aunque los grupos de depredadores fueron muy diferentes entre sí, los análisis mostraron una menor separación trófica cuando fueron evaluados en términos de la abundancia en biomasa; por lo que, aunque las similitudes no fueron significativas, con el fin de distinguir a las especies presa responsables de la mayor similitud entre depredadores, los análisis posteriores están referidos a la evaluación de las similitudes en función del índice de biomasa de las presas ingeridas.

Aunque no significativas, las presas que más contribuyeron a la similitud trófica entre el atún aleta amarilla y el delfín manchado, en orden de importancia fueron: *C. pauciradiatus*, *O. micropterus*, *D. gigas* y *Auxis* spp.; mientras que entre el atún aleta amarilla y el delfín tornillo la mayor similitud fue debida a las presas: *V. lucetia* y *C. pauciradiatus*; y entre el delfín manchado y el delfín tornillo fueron las presas: *L.*

parvicauda, *Symbolophorus* spp., *Abraliopsis falco*, *C. pauciradiatus* y *Benthosema panamense*. Sin embargo, utilizando el análisis SIMPER se encontró que las presas fueron consumidas en proporciones diferentes entre los depredadores; en consecuencia, las diferencias en las proporciones de presas consumidas (las cuales fueron comunes entre par de depredadores) y la presencia de presas específicas que consume cada depredador, fueron las causas de las diferencias significativas entre cada par de depredadores.

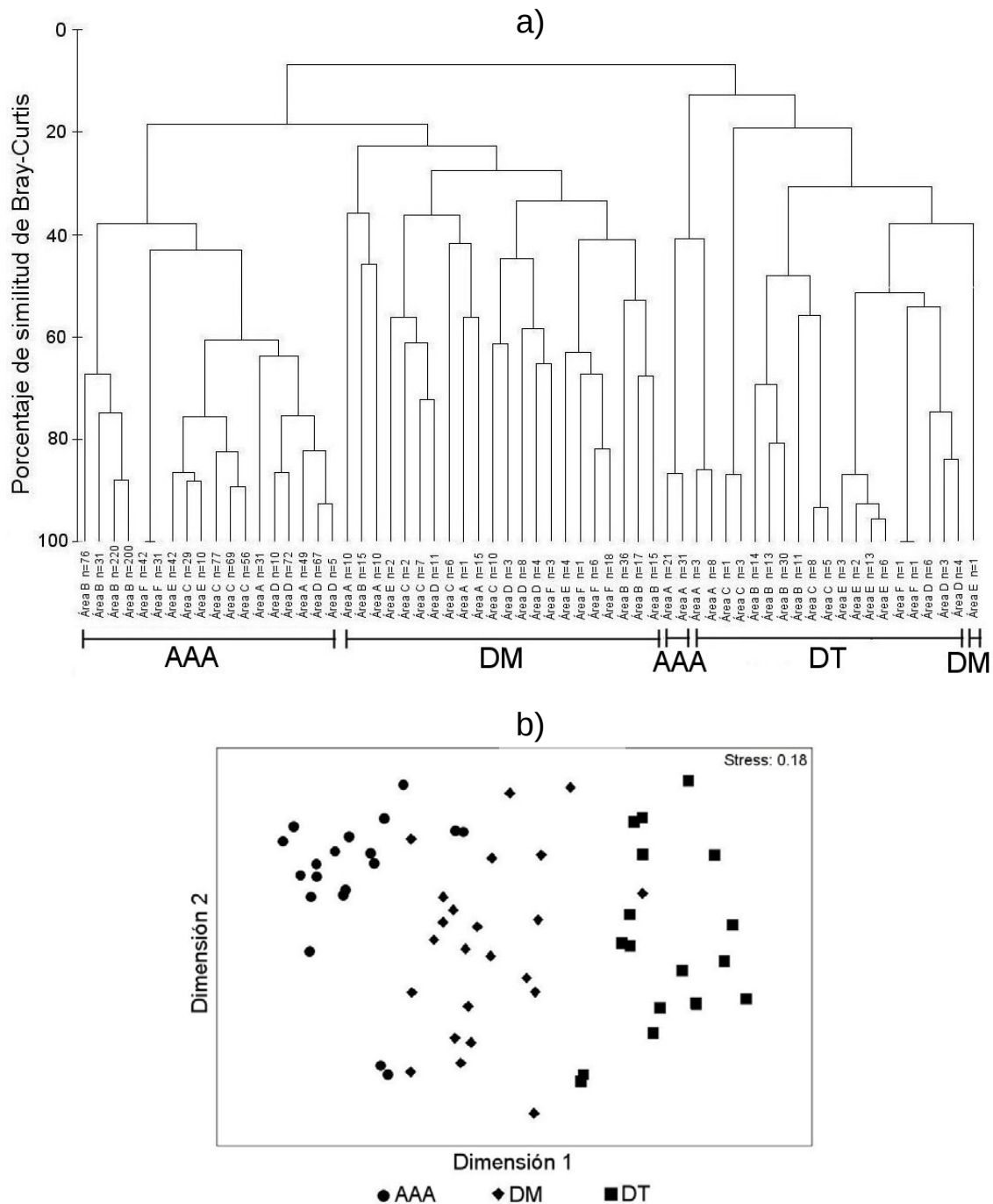


Figura 25.- Dendrograma de similitud (a) y el diagrama de ordenación construido mediante el escalamiento multidimensional no métrico (b) utilizando el índice de biomasa (%W) para mostrar la sobreposición en la composición específica de la dieta del atún aleta amarilla (AAA), el delfín manchado (DM) y el delfín tornillo (DT) por medio del coeficiente de similitud de Bray y Curtis. n es el número de estómagos agrupados con mayor similitud indicando las áreas donde fueron colectados. El valor de Stress de 0.18 significa un agrupamiento aceptable de la similitud entre muestras (Clarke y Warwick, 1994).

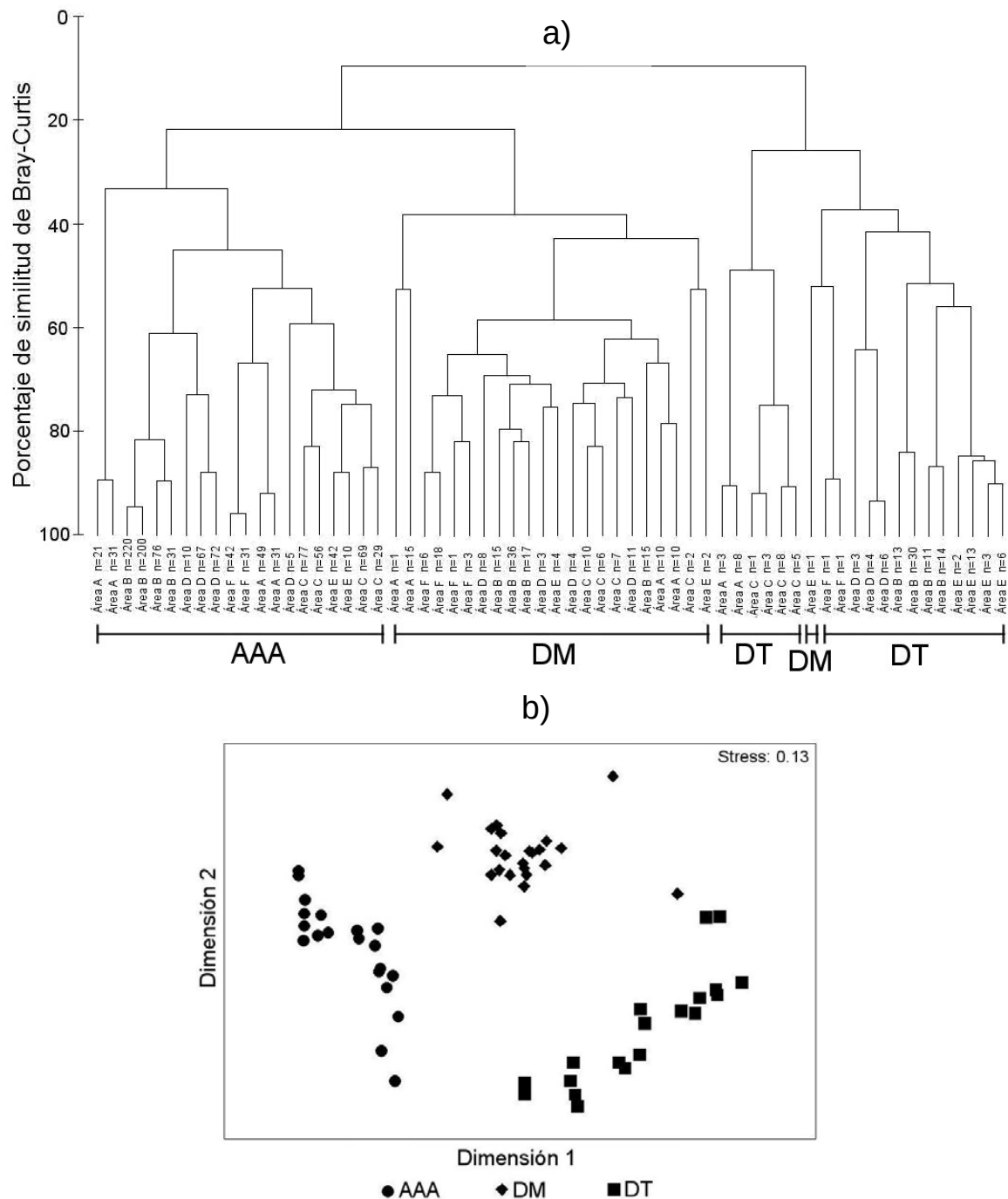


Figura 26.- Dendrograma de similitud (a) y el diagrama de ordenación construido mediante el escalamiento multidimensional no métrico (b) utilizando el índice numérico (%N) para mostrar la sobreposición en la composición específica de la dieta del atún aleta amarilla (AAA), el delfín manchado (DM) y el delfín tornillo (DT) por medio del coeficiente de similitud de Bray y Curtis. n es el número de estómagos agrupados con mayor similitud indicando las áreas donde fueron colectados. El valor de Stress de 0.13 significa un agrupamiento aceptable de la similitud entre muestras (Clarke y Warwick, 1994).

4.- DISCUSIÓN

La dieta y las relaciones tróficas del atún aleta amarilla, delfín manchado y delfín tornillo han sido estudiadas ampliamente en el Océano Pacífico oriental (Fitch y Brownell 1968; Alverson, 1963; Perrín *et al.*, 1973; Bernard y Horn, 1989; Ortega-García *et al.* 1992; Robertson y Chivers, 1997; Galván-Magaña, 1999; Archer y Robertson, 2004), y la mayor parte de lo que se conoce acerca de los hábitos alimenticios de estas especies está basado en las presas encontradas en los análisis de los contenidos estomacales. Sin embargo, se ha documentado que los análisis de los contenidos estomacales pueden revelar muy poco acerca de la verdadera naturaleza de los hábitos alimenticios y la dinámica de las interacciones (Deb, 1997).

Lo anterior es especialmente cierto en los estudios de las relaciones tróficas del atún aleta amarilla y los delfines manchados y tornillos, debido a que los contenidos estomacales están influenciados por varios factores. Por ejemplo, se ha documentado que las especies tienen ritmos de alimentación diferente, por lo que es difícil llegar a una conclusión correcta sobre la sobreposición del nicho trófico entre ellas. Adicionalmente, sólo se tiene acceso a los estómagos de organismos capturados durante el día, y es muy frecuente encontrar sólo restos de presas muy digeridas y una gran cantidad de partes duras acumuladas en los estómagos; particularmente en los delfines, que generalmente tienen una conducta de alimentación nocturna. En este mismo sentido, las tasas de digestión rápidas de los delfines no permiten conocer que comen y cuanto se ingiere durante la noche debido a que los restos de esas presas no aparecen en los contenidos estomacales en el día. Esto representa un sesgo importante en los contenidos estomacales de los delfines, aunque el efecto es menos

importante en los atunes debido a que presentan una conducta de alimentación preferentemente diurna.

Recientemente se ha sugerido que la composición de los isótopos estables de carbono y nitrógeno en los tejidos de los animales refleja la composición isotópica de su dieta. En consecuencia, los estudios isotópicos han revelado nuevos resultados con respecto a la ecología trófica de organismos marinos, tales como la posición trófica, dependencia de recursos alimenticios costeros u oceánicos, diferencias en la profundidad de alimentación en algunos mamíferos marinos, la importancia relativa de diferentes especies presa y la repartición intra e interespecífica de los recursos (Rau *et al.* 1983, Dunton *et al.* 1989; Sholto-Douglas *et al.* 1991; Hobson y Welch 1992; Hobson 1993; Ostrom *et al.* 1993; Thomas y Cahoon 1993; Hobson *et al.* 1997; Clementz y Koch, 2001). Estos hechos resultaron muy atractivos para explorar diferentes aspectos de la ecología trófica de atunes y delfines utilizando el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno. Especialmente, si estos contribuyen de manera muy importante en el sentido de llegar a una conclusión de la sobreposición del nicho trófico entre atunes y delfines.

Por otra parte, el empleo de técnicas de análisis multifactorial no paramétrica, apropiada a los datos del contenido estomacal permitió probar la significancia de las diferencias en la similitud de presas dentro y entre depredadores.

4.1.- Comparaciones intraespecíficas (contenido estomacal e isótopos estables)

En este estudio, el análisis del contenido estomacal del atún aleta amarilla confirmó el patrón de alimentación reportado en los trabajos previos (Alverson, 1963; Perrín *et al.*, 1973; Galván-Magaña, 1999) en los que se indica que la especie consume un amplio

espectro trófico de presas, muchas de ellas asociadas a hábitats pelágicos específicos; sin embargo, presentan una dieta basada principalmente en las presas epipelágicas *Auxis* spp., *Dosidicus gigas* y *Argonauta* spp., constituyéndose las dos primeras presas como las más importantes a través del espacio geográfico de su distribución en el OPOT.

La similitud con los estudios previos del contenido estomacal de la especie no es sorprendente, debido a que la dieta del atún aleta amarilla ya ha sido bien caracterizada en el OPOT, considerando que la especie es el objetivo de una pesquería bien desarrollada y tecnificada, la cual está sujeta a procesos permanentes de investigación y de evaluación pesquera. Adicionalmente, es notable en los análisis que la dieta no ha cambiado mucho con los años. Sin embargo, debido a los problemas inherentes de los estudios del contenido estomacal, la amplitud del nicho trófico, la consistencia de la dieta (el grado en que un individuo consume equitativamente los mismos tipos de presas repetidamente) (Vander Zanden *et al.*, 2000) y su estatus trófico, no han sido determinados con certidumbre en el OPOT (pero ver el trabajo de Watters *et al.*, 2003).

El análisis del contenido estomacal señaló que muchas presas fueron consumidas y algunas presas fueron específicas en algunas áreas. La presencia importante de *Auxis* spp. y *Dosidicus gigas* en los estómagos, parece indicar cierta selección; sin embargo, presentaron una amplia variación en la proporción consumida a través del espacio geográfico, debido probablemente a las diferencias geográficas en la disponibilidad de las diferentes especies presas. Lo anterior respalda la hipótesis de que el atún aleta amarilla es un depredador oportunista en sus estrategias de alimentación, reflejando las tendencias en la disponibilidad de las presas, más bien que una especial preferencia por algún tipo de presa particular. El atún aleta amarilla, como

todos los atunes, tienen demandas de energía metabólica altas (Brill, 1987), la cual es proporcionada por un consumo de alimento alto y una conducta de alimentación muy activa. La estrategia de alimentación oportunista les permite explotar continuamente un conjunto de presas disponibles.

Para determinar con mayor certidumbre las estrategias de alimentación de un depredador, es necesario que haya información disponible sobre la abundancia de las presas para evaluar si las presas están siendo consumidas preferencialmente o si tipos particulares de presas están siendo consumidas de manera densodependiente; lo cual, en la mayoría de los estudios de las poblaciones naturales es casi imposible. Sin embargo, aunque la uniformidad con que el depredador selecciona algunos tipos particulares de presas (amplitud de la dieta) puede ser estimada a partir de los índices de diversidad trófica (Levins, 1968), la tendencia de los individuos para mostrar selección equitativa de los mismos tipos de presas a través del tiempo (consistencia de la dieta) sólo pueden ser evaluadas con mayor certidumbre si se sigue al mismo individuo a través del tiempo o por medio del análisis de los isótopos estables (Bolnick *et al.*, 2003).

Gu *et al.* (1997) y Bearhop *et al.* (2004) señalan que una vez que se hayan identificado las fuentes de variación más significativas independientes de la dieta, la varianza del $\delta^{15}\text{N}$ puede ser un buen indicador de la amplitud del nicho y el estatus trófico de los depredadores, debido a que integran la información de las presas asimiladas sobre el tiempo. Utilizando los datos isotópicos, la dieta parece ser muy consistente y menos variable a través del tiempo y el espacio cuando es evaluada mediante los valores del $\delta^{15}\text{N}$, lo cual sugiere que la especie ocupa un nicho trófico más

reducido y especializado (comparado por ejemplo, con la alimentación del delfín manchado), asimilando consistentemente presas con posiciones tróficas semejantes.

La observación de una amplitud menor en el patrón de alimentación de los depredadores utilizando isótopos estables, no indica necesariamente que los individuos de la población se especializan en uno o pocos tipos de presas; también puede indicar que los individuos de la población están consumiendo y asimilando proporciones similares de un amplio rango de presas, en donde las señales isotópicas son promediadas en el tejido del depredador (Vander Zanden *et al.*, 2000). El análisis del contenido estomacal parece confirmar este patrón de alimentación y aunque no se pudo evaluar la contribución isotópica de las presas principales en la alimentación porque no se efectuó el análisis isotópico de las presas, también sugiere una variación en la composición específica de las presas, reflejando la abundancia de varias presas importantes en la dieta.

Los resultados de los análisis del $\delta^{15}\text{N}$ y del contenido estomacal indicaron que los individuos que componen la población del atún aleta amarilla del Océano Pacífico oriental ocupan un nicho alimentario estrecho en términos de la posición trófica de las presas consumidas; pero también es probable que la interpretación de esos resultados esté influenciada por múltiples fuentes de variabilidad y puede probablemente ser aún más reducida. Sin embargo, a pesar de que las muestras fueron colectadas en diferentes fechas y diferentes regiones a lo largo de dos años de muestreo, los datos no parecen mostrar efectos espaciales significativos, lo cual confirma su patrón de alimentación consistente sobre presas con posiciones tróficas similares.

El contenido de lípidos en los tejidos no tuvo un efecto significativo sobre los valores del $\delta^{13}\text{C}$; incluso los valores de la razón C/N fueron muy parecidos a los valores de las proteínas puras (2.9) (McConnaughey y McRoy, 1979); Sin embargo, el efecto espacial sobre la señal del $\delta^{13}\text{C}$ en regiones específicas si parecen confundir la señal isotópica en el músculo dorsal del atún aleta amarilla. El caso más extremo fue la señal isotópica del $\delta^{13}\text{C}$ en el sitio 5. Los ejemplares capturados en ésta región presentaron valores del $\delta^{13}\text{C}$ relativamente elevados (menos negativos) que el resto de los individuos. Adicionalmente, algunos individuos capturados en los sitios 1 y 7 fueron muy variables y también mostraron este enriquecimiento. La señal específica del atún aleta amarilla asociada a los sitios 1, 5 y 7 puede ser un indicador de que la red de alimentos de la región frente a las costas mexicanas tiene una señal isotópica diferente a la región oceánica. Por otro lado, la mayor variabilidad de los sitios 1 y 7 y la presencia de animales que tienen una señal isotópica similar a la de los animales de regiones oceánicas, puede ser evidencia de que existe una migración e intercambio activo entre regiones costeras y oceánicas; mientras que algunos individuos de la población residen el tiempo suficiente en una región para adquirir la composición isotópica específica.

Un caso específico que muestra un patrón que contradice al anterior, lo constituyen los atunes aleta amarilla capturados en el sitio 4 (frente a las costas de Costa Rica). Los análisis isotópicos realizados sobre el delfín manchado, barriletes y dorados proporcionaron evidencia de que en esa región los depredadores registraron una señal isotópica del $\delta^{13}\text{C}$ menor a la de los depredadores en el resto de las regiones muestreadas; sin embargo, la señal isotópica de los atunes aleta amarilla capturados en esa región, no fueron consistentes con este patrón, ya que la señal isotópica fue similar

a la de los depredadores de regiones oceánicas. Esto confirma la distinción transitoria del atún aleta amarilla ya que no permanecen el tiempo suficiente en el área como para reflejar la señal isotópica de ese hábitat.

Para reflejar un nuevo hábitat, la composición isotópica de un depredador puede cambiar debido a dos procesos: el crecimiento de tejido nuevo y la tasa de renovación del tejido existente. La detección isotópica de ambos procesos depende de una dieta isotópicamente distinta en el nuevo hábitat, de tal manera que el tejido sintetizado en el nuevo hábitat refleja la composición isotópica de ese hábitat; de esta manera, un individuo que duplique su peso después de entrar a un nuevo hábitat tendrá una composición isotópica que es determinada en un 50% por el nuevo hábitat, debido sólo al crecimiento individual (Wainright *et al.*, 1996). En consecuencia, los procesos de crecimiento y tasa de recambio operan simultáneamente, de tal forma que los peces son marcados naturalmente con una marca química que refleja la región de crecimiento somático más reciente (Wainright *et al.*, 1996). En caso del atún aleta amarilla, es probable que algunos individuos permanezcan un tiempo prolongado frente a las costas mexicanas y reflejen ese crecimiento somático y la correspondiente señal isotópica de la región. Sólo ha sido estudiada la tasa de recambio del $\delta^{15}\text{N}$ en el músculo dorsal de atunes aleta amarilla juveniles (<30 cm de longitud furcal) con una estimación de una vida media de 39.6 días (Valérie Allain, Trophic structure and tuna movement in the equatorial Pacific pelagic ecosystem project. Secretariat of the Pacific Community, Noumea Cedex, New Caledonia, comunicación personal). Si se asume que la tasa de recambio del $\delta^{13}\text{C}$ opera de la misma manera que el $\delta^{15}\text{N}$, y considerando que la mayoría de los individuos analizados en este estudio tuvieron una talla mayor a los 60

cm de longitud furcal, es probable que presenten una tasa de recambio más lenta (Hesslein, *et al.*, 1993); por consiguiente, si la región frente a México tiene una señal isotópica del $\delta^{13}\text{C}$ que se transmite a través de la red de alimentos, es posible estimar que algunos individuos permanecen en el área por un tiempo que excede los 40 días.

Por otra parte, Las diferencias costeras y oceánicas probablemente no reflejan diferencias en la longitud de la red de alimentos. Esto es evidenciado por la falta de diferencias intraespecíficas en la señal isotópica del $\delta^{15}\text{N}$, lo cual indica que no hay consumo de presas con posiciones tróficas muy diferentes y por lo tanto no explica el amplio intervalo de variación de los valores del $\delta^{13}\text{C}$; por lo tanto es probable que la variación en los valores del $\delta^{13}\text{C}$ reflejan las fuentes de carbono orgánico en la base de la red de alimentos. En varios estudios se ha sugerido que la variación en la composición isotópica del carbono entre los organismos puede ser explicada, en parte, por las diferencias en la composición isotópica de los productores primarios marinos que constituyen las fuentes principales de nutrición en la base de la red de alimentos (Thomas y Cahoon 1993; Michener y Schell 1994; Hobson *et al.* 1997). Por ejemplo, la existencia de un gradiente costero-oceánico en la composición isotópica del carbono orgánico en la base de la red de alimentos marina, incrementándose desde el ecosistema oceánico al costero, se debe a factores tales como las diferencias en productividad, la concentración de CO_2 disuelto, la utilización de bicarbonatos (Fry y Wainright, 1991; Rau *et al.* 1992; Goericke y Fry 1994; Hinga *et al.* 1994; Hemminga y Mateo, 1996; Tortell y Morel, 2002), la composición de las especies y la tasa de crecimiento del fitoplanctón (Fry y Wainright 1991; Pancost *et al.* 1997), el aporte terrígeno desde los continentes (Darnaude *et al.*, 2004) y al aporte de carbono por las

macrofitas bentónicas en las regiones costeras, las cuales están enriquecidas significativamente en ^{13}C en relación al fitopláncton (Michener y Schell 1994; France 1995).

En regiones oceánicas, donde los nutrientes son más limitados, las tasas de crecimiento del fitoplancton son bajas, y las macrofitas están ausentes, el carbono orgánico en la base de la red de alimentos está más enriquecido en ^{12}C . Si el gradiente costero-oceánico es generado principalmente por el efecto de la tasa diferencial en el crecimiento del fitoplancton, las diferencias esperadas estarían en el intervalo de $2\pm 3\%$; mientras que el gradiente sería mayor ($5\pm 6\%$) debido a la producción costera de macrofitas (France, 1995). Por consiguiente, en el presente estudio, es probable que la causa de la variación en los valores del $\delta^{13}\text{C}$ sea a tasa diferencial en el crecimiento del fitoplancton que se desarrollan en esos dos ecosistemas (Guo *et al.*, 2003).

El delfín manchado también mostró el mismo patrón de variación que el atún aleta amarilla, reflejando el gradiente costero-oceánico; sin embargo, la variación de los valores del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ fue mayor que los registrados en el atún aleta amarilla. Los datos del contenido estomacal indicaron que el delfín manchado se alimentó de un amplio espectro de presas y en proporciones muy variables. Los cefalópodos fueron las presas de mayor importancia representados por varias especies, pero también los peces mictófidios fueron importantes en la dieta, como ya ha sido demostrado por Perrín *et al.*, (1973) y Robertson y Chivers (1997). Sin embargo, la interpretación de la dieta estuvo muy influenciada por el alto grado de digestión de las presas debido a que el delfín manchado tiene una estrategia de alimentación principalmente nocturna (Perrín *et al.*, 1973; Robertson y Chivers, 1997; Scott y Cattanach, 1998; Galván-Magaña, 1999)

por lo que los individuos capturados en los lances diurnos muy pocas veces tienen alimento reciente; mientras que el atún aleta amarilla se alimenta principalmente de día, por lo que es más probable encontrar estómagos con alimento poco digerido. Adicionalmente, la retención de picos de calamares y otolitos de peces fue otro factor de variación de los datos de la dieta.

La varianza de los valores del $\delta^{15}\text{N}$ y los datos del contenido estomacal parecen señalar que la dieta del delfín manchado fue muy amplia y consistentemente alta (incluso en individuos capturados en el mismo lance) en relación al atún aleta amarilla, lo cual podría indicar que la especie tiene un espectro trófico más amplio. Esta mayor variación fue debido a que la población consumió proporciones importantes de cefalópodos y peces mictófidios como fuentes principales de nutrición. La importancia mayor o menor de estos grupos tróficos en la dieta del delfín manchado puede ser el resultado de la selección diferencial de presas debido a que los individuos tienen diferentes requerimientos nutricionales o están restringidos en sus desplazamientos verticales en la columna de agua. Por ejemplo, Archer y Robertson (2004) mostraron que los delfines manchados requieren de mucho tiempo para ser nutricionalmente independientes y continúan amamantándose hasta cerca de los 160 cm de longitud. También indicaron que los calamares de mayor tamaño tienden a aparecer más frecuentemente en los estómagos del delfín manchado de grandes longitudes (este cambio se presenta cuando el delfín manchado alcanza los 156 cm de longitud), lo cual le es atribuido a su habilidad para bucear a mayor profundidad, debido a que las presas adultas son encontradas a mayor profundidad en la columna de agua que las presas juveniles (Clarke y Lu, 1974). Por otra parte Robertson y Chivers (1997) mostraron que

los delfines manchados consumen presas más grandes conforme incrementan su tamaño. Estos factores, adicionales a la variación geográfica pudieron haber incrementado la varianza y la interpretación de los datos isotópicos.

El factor de variación más importante sobre los valores del $\delta^{13}\text{C}$ fue el sitio 4, ubicado frente a la costa occidental de Costa Rica. Es probable que la causa de los valores más negativos del $\delta^{13}\text{C}$ en esa área, sea la tasa diferencial en el crecimiento del fitoplancton que se desarrollan en ese ecosistema (France, 1995; Guo *et al.*, 2003). No se excluye sin embargo, la posibilidad de que exista una mezcla importante de material terrígeno y oceánico que sostienen la nutrición autotrófica en esa área, la cual esta transfiriendo valores más negativos en la señal del $\delta^{13}\text{C}$ (Darnaude *et al.*, 2004) desde el componente autotrófico en la base de la red de alimento hasta los depredadores tope que habitan la región frente a la costa del Pacífico de Costa Rica.

Respecto al delfín tornillo, sólo se obtuvieron muestras para isótopos estables de la región oceánica y la señal isotópica parece ser consiente con el tipo de presas consumidas. La especie probablemente asimila peces mictófidios en mayor cantidad y se refleja en una posición trófica menor. Los mictófidios están considerados como un vínculo intermedio entre el meso-macrozooplanctón y el nectón, con una alimentación basada en copépodos, eufáusidos y pterópodos principalmente, los cuales le confieren el nivel terciario del sistema trófico pelágico y son identificados como consumidores de segundo orden (Parkhomov *et al.*, 1996).

Una probable causa de variación mayor en la razón isotópica en los tejidos del delfín tornillo, sea un individuo capturado en el sitio 9 (ver figura 3) identificado como perteneciente al stock del delfín tornillo panza blanca, considerado como un híbrido

entre el tornillo hawaiano (*Stenella longirostris longirostris*) y el oriental (*Stenella longirostris orientalis*) (Perrin *et al.*, 1991). Existe traslapamiento geográfico entre el delfín tornillo panza blanca y el delfín tornillo oriental en una área amplia del Pacífico oriental; sin embargo, los delfines panza blanca se distribuyen mayormente al oeste de los 130° W y tienen mayor afinidad con una termoclina y capa de mezcla más profunda y habitan aguas subtropicales. Las diferencias en el tipo de hábitat parece contribuir en la variación en los valores del $\delta^{13}\text{C}$, debido probablemente al gradiente en los valores del $\delta^{13}\text{C}$ con la profundidad (valores menores en el fondo que en la superficie) (Benner *et al.*, 1997); y probablemente también en los valores del $\delta^{15}\text{N}$, debido a que se ha detectado valores mayores del $\delta^{15}\text{N}$ en los organismos que habitan áreas con características similares (Allain, 2004).

4.2.- Comparaciones interespecíficas (isótopos estables y similitud trófica)

Una vez que fueron identificados los factores de variación más significativos, independientes de la dieta, los datos de los isótopos estables fueron usados para indicar las diferencias tróficas entre las especies, mientras que fueron comparados con los resultados del contenido estomacal. Los valores del $\delta^{15}\text{N}$ separaron estadísticamente a los tres depredadores y mostraron un incremento en la posición trófica desde el delfín tornillo, el delfín manchado, hasta el atún aleta amarilla. Indicando que las tres especies basaron su nutrición sobre presas diferentes. Sin embargo el modelo combinado de Gu *et al.*, (1996) señaló un valor de sobreposición mayor en los valores del $\delta^{15}\text{N}$ entre el delfín manchado y el atún aleta amarilla (78.8%) y entre el delfín manchado y el delfín tornillo (73.3%), lo cual sugiere que las presas que consume

el delfín manchado tienen posiciones tróficas similares a las que consume el delfín tornillo y el atún aleta amarilla.

Los datos del contenido estomacal confirmaron los resultados obtenidos en los análisis de los valores del $\delta^{15}\text{N}$, es decir, que la dieta de las tres especies fueron diferentes y caracterizadas por el consumo de tipos particulares de presas; sin embargo, los cefalópodos (calamares) fueron presas importantes en la dieta del atún aleta amarilla y en el delfín manchado, lo cual ha sido registrado en estudios previos de alimentación efectuados sobre una especie en particular (Fitch y Brownell 1968; Bernard y Horn, 1989; Ortega-García *et al.* 1992; Robertson y Chivers, 1997), y agregadas (Perrín *et al.*, 1973; Galván-Magaña, 1999). Este consumo de calamares, aunque diferente en composición específica, puede estar contribuyendo de manera significativa en la sobreposición isotópica y consecuentemente en la sobreposición trófica de ambos depredadores. Sin embargo, Perrín *et al.* (1973) señalaron que esas presas no son ingeridas al mismo tiempo ni en los mismos lances y Norris *et al.* (1994) indicaron que las relaciones entre atunes y delfines o entre especies de delfines no es simétrica y siguen diferentes estrategias. Adicionalmente, los estudios de rastreo simultáneo de atunes y delfines sugieren que la asociación no es continua y se rompe al anochecer, debido a que las especies tienen conductas de migración vertical opuestas (Scott *et al.*, 1995). Galván-Magaña (1999) utilizando la repleción estomacal y el estado de digestión de las presas durante diferentes intervalos de tiempo durante el día, también encontró conductas de alimentación diferentes entre el atún aleta amarilla y los delfines manchados y tornillo. Mencionó que aunque el delfín manchado se alimentó ocasionalmente durante el día de presas similares a las que consume el atún

aleta amarilla, en general, la dieta de ambas especies fue diferente y sugirió una conducta de alimentación diurna para el atún aleta amarilla y nocturna para los delfines.

Los datos del contenido estomacal de este trabajo señalaron que la composición taxonómica de las presas del grupo de los cefalópodos fueron diferentes entre el atún aleta amarilla y el delfín manchado (excepto la presencia de *D. gigas* en los estómagos de ambas especies); sin embargo, aunque con una composición específica diferente, este grupo de presas probablemente tienen una posición trófica similar en la red de alimentos y contribuyen significativamente en la sobreposición isotópica del $\delta^{15}\text{N}$ entre ambas especies.

Los datos del contenido estomacal también señalaron que los peces mictófidios fueron un grupo de importancia secundaria en la dieta del delfín manchado; mientras que los cefalópodos no fueron presas dominantes en el contenido estomacal del delfín tornillo, pero la sobreposición isotópica entre ambas especies fue alta, por lo que se presume que debido a que el delfín tornillo tuvo una dieta basada en peces mictófidios, la sobreposición trófica estimada sugiere que el delfín manchado también depende intensamente de esas presas, lo cual explica la mayor variación en los valores del $\delta^{15}\text{N}$ en sus tejidos e indica que la especie ocupa un nicho trófico más amplio que se traslapa isotópicamente con el atún aleta amarilla y el delfín tornillo.

Es probable que el nivel trófico de cefalópodos sea mayor que el nivel trófico de los mictófidios debido a que éstos forman parte importante de la dieta de los cefalópodos, especialmente en los adultos (Rodhouse y Nigmatullin, 1996; Markaida y Sosa-Nishizaki, 2003); sin embargo, también es posible que los calamares juveniles tengan una posición trófica similar a la de los peces mictófidios, puesto que se ha

reportado que se alimentan de zooplancton (copépodos, anfípodos, pterópodos y quetognatos principalmente) (Nesis, 1965; Kristensen, 1983). Además, los calamares adultos presentan canibalismo (Kristensen, 1983) lo cual puede incrementar el nivel trófico de los individuos (Hobson y Welch, 1995). Los valores del $\delta^{15}\text{N}$ reportados para algunas especies de calamares juveniles del Pacífico varían entre 9.6‰ y 11.7‰ (Gould *et al.* 1997; Hobson *et al.* 1997); mientras que Robertson y Chivers (1997) reportaron que la longitud promedio del manto de las especies de calamares ingeridas por el delfín manchado del Pacífico oriental fue de 78.8 mm (mínimo 2.4 mm, máximo 321 mm) las cuales corresponden en su mayoría a calamares juveniles, pero el consumo de calamares con longitudes mayores también se incrementa con longitud de los delfines. En consecuencia, si hay restricciones en la profundidad de buceo de algunos individuos del delfín manchado (los adultos bucean a mayor profundidad que los juveniles) tal como lo señalan Archer y Robertson (2004) y esto genera el acceso diferencial a calamares en diferentes estadios (calamares adultos a mayor profundidad que los juveniles) (Clarke y Lu, 1974); entonces, esto puede explicar la varianza mayor en los valores del $\delta^{15}\text{N}$ encontrados en el delfín manchado y la consecuente sobreposición isotópica (o sobreposición trófica) con el atún aleta amarilla y el delfín tornillo.

Con base en los contenidos estomacales, la dieta del delfín tornillo descrita en este estudio estuvo basada de peces mictófidios principalmente y también fueron descritas en los estudios de Fitch y Brownell (1968), Perrín *et al.* (1973) y Galván-Magaña (1999). La dieta de esta especie de delfín, aunque diversa en composición específica de las presas y la presencia de calamares y otros peces mesopelágicos,

parece ser muy especializada en el consumo de peces mesopelágicos (mictófidios principalmente), lo cual probablemente contribuye en la identificación de una variación isotópica menor, un nicho trófico menos amplio y parece explicar la posición trófica menor estimada en el delfín tornillo.

La estimación de la posición trófica de los organismos constituye una aplicación cuantitativa de los isótopos estables. La posición trófica es definida como un valor no entero que representa el número de energía ponderada que es transferida tróficamente a un consumidor (Vander Zanden y Rasmussen, 1999). La posición trófica de un depredador, determinado a partir de los valores del $\delta^{15}\text{N}$, es la diferencia entre el $\delta^{15}\text{N}$ del depredador y el $\delta^{15}\text{N}$ de la base de la red de alimentos (productores primarios), dividido por el factor de enriquecimiento en cada nivel trófico (Post, 2002). Sin embargo, se considera que los valores isotópicos del nitrógeno no representan por si solos la posición trófica de los organismos porque los valores del $\delta^{15}\text{N}$ en los productores primarios (organismos que convierten el nitrógeno inorgánico a nitrógeno orgánico) son altamente variables entre sistemas y dentro de los sistemas a través del tiempo (Cabana y Rasmussen, 1996). No se determinaron las razones isotópicas de las presas ni de los organismos en la base de la red de alimentos, ni tampoco se conoce un factor de fraccionación entre las presas y los depredadores estudiados, por lo que no se pudo estimar la posición trófica de los depredadores utilizando isótopos estables; no obstante, basados en la caracterización de la dieta y de los isótopos estables de nitrógeno de los depredadores estudiados, se presume que el delfín tornillo ocupa la posición trófica inferior, la posición trófica superior la ocupa el atún aleta amarilla; mientras que la posición trófica intermedia la ocupa el delfín manchado. El amplio rango

de variación en los valores del $\delta^{15}\text{N}$ en los tejidos del delfín manchado indica que tiene una sobreposición importante en la dieta con el delfín tornillo y el atún aleta amarilla, debido probablemente a que asimilan peces mictófidos y cefalópodos.

No se excluye que la interpretación de los datos isotópicos del nitrógeno en el músculo de las especies estudiadas haya sido afectada por la variabilidad geográfica, debido a que hay un fraccionamiento isotópico diferencial del fitoplancton cuando utiliza distintas fuentes de nitrógeno para la fotosíntesis. En consecuencia, los resultados del presente trabajo deben ser tomados con precaución. Olson *et al.* (2004) encontraron que los valores del $\delta^{15}\text{N}$ en el músculo de tres especies de atunes demostraron una fuerte relación con la latitud (entre 8° S hasta 24° N), con un intervalo de variación de 6‰. Es decir, hay una variación equivalente a casi dos niveles tróficos si se ignoran las diferencias isotópicas geográficas en la base de la red de alimentos en el área de estudio.

La variación vertical de los valores del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en la columna de agua de los océanos ha sido documentada en varios estudios (Wada *et al.* 1987; Altabet and Francois 2001, Sutra *et al.*, 2004). Por lo tanto, la profundidad de alimentación de los depredadores también pudo haber tenido un efecto importante en la interpretación de los resultados. Típicamente, los tejidos de la fauna mesopelágica tienen valores del $\delta^{15}\text{N}$ más elevados comparado a los de la fauna epipelágica (Olson *et al.* 2004) debido a que se registran cambios en el $\delta^{15}\text{N}$ de la materia orgánica particulada de mayores profundidades. Estos cambios a valores altos del $\delta^{15}\text{N}$ en las regiones mesopelágicas del Océano Pacífico oriental están asociados con el déficit de nitratos, la presencia de condiciones anóxicas y tasas de desnitrificación altas (Sutra *et al.*, 2004).

Los peces mictófidios son organismos mesopelágicos que forman la dieta principal del delfín tornillo; mientras que el delfín manchado consume una combinación de presas mesopelágicas y epipelágicas y el atún aleta amarilla se alimenta de presas epipelágicas exclusivamente. Sin embargo, los valores del $\delta^{15}\text{N}$ en el músculo del delfín tornillo no reflejaron los valores más altos que se esperarían en depredadores alimentándose de presas mesopelágicas; más bien, fueron significativamente menores a los valores del $\delta^{15}\text{N}$ de los depredadores con hábitos tróficos principalmente epipelágicos. Adicionalmente, los valores del $\delta^{13}\text{C}$ en el músculo de las especies estudiadas no fueron estadísticamente diferentes. Esto indicaría que aunque las presas del atún aleta amarilla y los delfines son diferentes, su fuente de nutrición en la base de la red de alimentos del Océano Pacífico oriental es muy similar. La mayoría de las presas mesopelágicas encontradas en los estómagos del delfín tornillo y el delfín manchado, son especies que presentan migraciones verticales y algunas alcanzan la superficie durante la noche (Robison y Craddock, 1983; Galván-Magaña, 1999), presumiblemente para alimentarse. Esto contribuye a que los valores del $\delta^{15}\text{N}$ en el delfín tornillo no sigan el patrón esperado, dado que las presas en que basan su alimentación (peces mictófidios principalmente) probablemente se nutren de la base de la red de alimentos epipelágica.

Se presentó un efecto significativo de la longitud de las hembras del atún aleta amarilla sobre los valores del $\delta^{15}\text{N}$, con el consecuente incremento en la dispersión de los valores del $\delta^{15}\text{N}$. Generalmente los cambios de los valores del $\delta^{15}\text{N}$ con la edad, a menudo son atribuidos a cambios ontogenéticos en la dieta o a la fraccionación metabólica diferencial del nitrógeno con la edad (Beaudoin *et al.* 1999; Overman and

Parrish, 2001). Sin embargo, los datos de la dieta no reflejaron estos cambios y tampoco se observó relación entre la longitud y los valores del $\delta^{13}\text{C}$. Además, no se observó el efecto de la longitud de los machos sobre los valores del $\delta^{15}\text{N}$. Las demandas de energía durante la reproducción de las hembras adultas son altas y generalmente están expuestas a un estrés nutricional intenso; como resultado, es probable que las hembras adultas se ajustan a las demandas energéticas metabolizando sus propias proteínas (Castellini y Rea, 1992), lo cual genera un enriquecimiento de ^{15}N en los tejidos como resultado de la reutilización de las proteínas (Hobson y Clark, 1992; Hobson *et al.*, 1993). En los delfines no se detectó un efecto significativo de la longitud sobre los valores isotópicos, probablemente debido a que se tiene una amplitud de tallas muy pequeña; sin embargo, los requerimientos de alimento diario para un delfín individual son de 5 a 10 veces más alto que aquellos estimados para un atún individual (Edwards, 1992); en consecuencia, tal como sucede en las hembras del atún aleta amarilla, lo mismo puede estar sucediendo en delfines hembras.

Aunque algunos factores intraespecíficos pudieron haber contribuido parcialmente en la variabilidad de los valores del $\delta^{13}\text{C}$, pero los cambios de hábitat o las localidades de alimentación fueron el factor principal en la variación de los isótopos de carbono entre las especies objetivo de este estudio. Por ejemplo, en el atún aleta amarilla, la mayor variabilidad en los valores del $\delta^{13}\text{C}$, en contraste con la menor variación en los valores del $\delta^{15}\text{N}$, sugiere que el atún aleta amarilla se alimentó equitativamente de los mismos tipos de presas, pero en diferentes localidades geográficas que incluyen regiones costeras y oceánicas.

La variación geográfica global del $\delta^{13}\text{C}$ también fue documentadas en calamares (Takai *et al.* 2000). En consecuencia, la amplia variación en los valores isotópicos del carbono, puede ser explicada por el cambio isotópico en un gradiente costero-oceánico que se deriva a partir de los productores primarios. Los delfines manchados del sitio 4 mostraron valores del $\delta^{13}\text{C}$ menores, indicando cambios de alimentación debido a que diferentes ecosistemas poseen distintas fuentes de nutrientes en la base de la red de alimentos. Debido a estos hechos, los datos de isótopos estables han sido útiles para revelar la localidad de alimentación o la profundidad de buceo de los organismos (Burns *et al.*, 1998). También se sabe que los valores del $\delta^{13}\text{C}$ están más enriquecidos en las algas bentónicas que en las pelágicas (Fry y Sherr 1984; Peterson *et al.* 1985) por lo cual esta señal se transfiere a través de la red de alimentos hasta los depredadores tope.

Los valores bajos del $\delta^{13}\text{C}$ encontrados en los delfines manchados en el sitio 4, comparados con los de la región oceánica y la región frente a la costa occidental de México, probablemente reflejan diferencias en los procesos biogeoquímicos que afectan a los productores primarios en ambas regiones. Se ha observado que las diferencias geográficas en la composición isotópica del carbono pueden ser originadas debido a que los productores primarios reaccionan a diferentes factores oceanográficos tales como la concentración de CO_2 , intensidad de la luz, temperatura del agua, disponibilidad de nutrientes, tasa de crecimiento del fitoplancton y su geometría celular (Rau *et al.* 1989; Laws *et al.* 1995; Popp *et al.* 1998, 1999).

El sitio 4, ubicado frente a la costa occidental de Costa Rica es una región muy productiva influenciada por surgencias costeras y el Domo de Costa Rica (Fiedler,

2002a); mientras que la región frente a la costa occidental de México es considerada como la piscina cálida poco productiva (Fiedler, 2002b; Devol y Hartnett, 2001). La composición isotópica del carbono disuelto en aguas marinas generalmente esta influenciadas por la actividad biológica y responde a esas condiciones de productividad (Kroopnick, 1974).

Los organismos autotróficos utilizan preferencialmente el ^{12}C , de tal manera que el carbono disuelto en el agua marina queda enriquecido en ^{13}C ; como consecuencia, el carbono disuelto en la superficie oceánica de aguas altamente productivas muestran valores del $\delta^{13}\text{C}$ generalmente más altos que el carbono disuelto de aguas poco productivas. Sin embargo, este patrón no fue el observado en las señales isotópicas del carbono registradas en los depredadores, por lo que los valores bajos del $\delta^{13}\text{C}$ en los delfines manchados capturados frente a las costa de Costa Rica probablemente sea el resultado de la dominancia de materia orgánica de origen terrestre (Darnaude et al., 2004) y cuyos valores isotópicos de carbono son muy negativos (-27‰) (Peters et al., 1978) comparados con los valores de los isótopos de carbono en la materia orgánica con influencia mayormente marina (-22‰) (Masiello y Druffel, 1991).

También, en el área de estudio, Tortell y Morell (2002) han sugerido que las cianobacterias que dominan en algunas regiones poco productivas utilizan carbonatos como fuente directa de carbono para la fotosíntesis, lo cual provoca un mayor enriquecimiento de ^{13}C en esos organismos (valores del $\delta^{13}\text{C}$ mayores) (Popp et al., 1998); mientras que las diatomeas que crecen en áreas productivas utilizan principalmente CO_2 o una combinación de ambos (CO_2 y HCO_3^-) como fuente de carbono y presentan un mayor enriquecimiento de ^{12}C (Valores del $\delta^{13}\text{C}$ menores). Esto

también pudo afectar la tasa de crecimiento del fitoplancton que se desarrollan en esos dos ecosistemas (Guo *et al.*, 2003) con consecuentes tasas de fraccionación diferencial. Algunos de estos procesos biológicos pudieron estar actuando en la base de la red de alimentos y se transfirieron a través de la red de alimentos de esas regiones. Estos procesos constituyen causas de variación importante de las razones isotópicas. Si no se consideran tienen un importante efecto en la interpretación de los datos isotópicos cuando se usan en los estudios de la dieta de los organismos.

La variabilidad espacial encontrada en este trabajo tiene importantes implicaciones para los estudios de movimientos y residencias de los organismos en el largo plazo, entre y dentro de áreas específicas. Unos de los temas críticos en la ecología de los animales son las escalas de mediciones de los movimientos, a causa de la complejidad que plantea el manejo de stocks altamente migratorios y a las limitaciones de los programas de marcado y rastreo. El problema común en todos los experimentos de marcado y rastreo de los individuos es que son muy costosos y el tamaño de muestra es generalmente muy pequeño debido a que pocos individuos pueden ser marcados y rastreados a la vez. Adicionalmente, la interpretación de la magnitud de los desplazamientos se subestima debido a que están restringidos al tiempo en que los organismos permanecen en libertad.

Los isótopos estables podrían ayudar a demostrar como el hábitat contribuye a la estructura y dinámica de las comunidades de depredadores epipelágicos del Pacífico oriental y deberían ser utilizados en los diseños de las investigaciones futuras como una herramienta complementaria a los métodos tradicionales para tratar de dilucidar aspectos importantes de la ecología y dinámica de las poblaciones que habitan el Pacífico oriental tropical. También, un estudio analizando múltiples tejidos, que reflejen

tasas de recambio desde días hasta años, revelaría información importante sobre las estrategias de alimentación y los movimientos de las poblaciones sobre diferentes escalas de tiempo.

Finalmente, los resultados del presente trabajo indicaron que la asociación entre las especies estudiadas no se basa en la alimentación, o al menos no totalmente, tal como se ha sugerido en otros estudios de alimentación y estudios independientes de la dieta. Las hipótesis para tratar de explicar porque el atún aleta amarilla se asocia con los delfines manchados y tornillos son: la asociación es una extensión de la asociación de atunes pequeños con objetos flotantes y posteriormente con delfines cuando alcanzan la edad adulta (Hunter y Mitchell, 1967); Se asocian para alimentarse juntos (Perrin, 1968; Stuntz, 1981); se asocian para protegerse de los depredadores (Stuntz, 1981); se asocian para encontrar alimento (Stuntz, 1981); se asocian para incrementar la eficiencia de alimentación (Stuntz, 1981) o por razones energéticas (Edwards, 1992).

Es probable que ninguna de estas hipótesis se excluya como causas probables de la asociación y puede que actúen de manera conjunta. En relación con lo anterior, Freón y Dagorn (2000) integran las hipótesis propuestas anteriormente en una sola que denominaron “moving meeting point”, es decir búsqueda de puntos de reunión en movimiento, y explican que el atún aleta amarilla busca agruparse en cardúmenes de gran tamaño con individuos de su misma especie; sin embargo la probabilidad de encuentro es mayor con las manadas de delfines debido a que forman grandes grupos, son individuos de mayor tamaño, son mas ruidosos por sus saltos fuera del agua y porque emiten sonidos en la banda auditiva. Si es así, es probable que los resultados obtenidos en este y otros estudios de alimentación sean el resultado y no la causa de la asociación.

5.- CONCLUSIONES

1) Se detectaron varias fuentes potenciales de variación que pudieron haber afectado la interpretación de la importancia de las presas y de las señales isotópicas; en consecuencia, los resultados y las conclusiones deben ser tomados con precaución.

2) Los datos del contenido estomacal permitieron identificar a las especies presas específicas que tuvieron mayor contribución en la dieta en cada depredador y que fueron responsables de las diferencias entre depredadores; mientras que los isótopos estables de nitrógeno permitieron confirmar las diferencias tróficas interespecíficas.

3) Las presas que más contribuyeron en la similitud total de la dieta del atún aleta amarilla fueron *Auxis* spp, *Dosidicus gigas* y *Argonauta* spp.. Aunque en proporciones muy variables, estuvieron presentes a través del área de estudio, demostrando que son muy abundantes en el OPOT. Sin embargo, el atún aleta amarilla tuvo un amplio espectro de especies presas de origen epipelágico, las cuales fueron consumidas con una estrategia de alimentación oportunista; en consecuencia, la varianza menor y la falta de diferencias entre los sitios en los valores del $\delta^{15}\text{N}$ indican que la población del atún aleta amarilla del Océano Pacífico oriental asimila o integra isotópicamente un espectro amplio de presas en sus tejidos, las cuales tienen una posición trófica similar en la red de alimentos del Océano Pacífico oriental y le transfieren la posición trófica más alta al atún aleta amarilla, relativo a los delfines manchados y tornillos.

4) La dieta del delfín manchado tuvo un espectro de especies presas amplio, cuya composición específica fue de origen epipelágico y mesopelágico. La interpretación de la dieta fue muy confusa debido a que el alimento por lo general se encontró muy digerido. Aunque con proporciones muy variables, muchas presas fueron importantes en la dieta, lo cual confirma su carácter oportunista. *D. gigas*, *S. oualaniensis*, *A. falco* y *Mastigoteuthis* spp., fueron presas frecuentes a través del espacio geográfico de su distribución en el OPOT; sin embargo, la mayor representatividad de los cefalópodos pudo haber sido más por la retención de los aparatos mandibulares en los estómagos que por su real contribución en la dieta y pudieron confundir la interpretación de las estrategias de alimentación. Sin embargo, los valores del $\delta^{15}\text{N}$ mostraron una varianza mayor, lo cual podría indicar que la población tiene un espectro trófico más amplio compuesto de presas con posición trófica diferente y también parecen confirmar una dieta compuesta de cefalópodos y peces mictófidios, tal como fue identificado en los análisis del contenido estomacal. Aunque no se excluye que el efecto geográfico impuesto por procesos biogeoquímicos que afectan a la base de la red de alimentos pudieron haber influenciado la varianza mayor en las razones isotópicas del nitrógeno.

5) El delfín tornillo presentó una dieta basada de peces mictófidios principalmente. Estas presas son consideradas como consumidores secundarios y le confiere la posición trófica más inferior al delfín tornillo con valores menores del $\delta^{15}\text{N}$, relativo al atún aleta amarilla y al delfín manchado. La menor varianza de los valores del $\delta^{15}\text{N}$ parece indicar que las presas del delfín tornillo tienen posición trófica similar en la red de alimentos.

6) Los análisis del contenido estomacal y de los isótopos estables proporcionaron información similar con respecto a la significancia de las diferencias en la dieta entre los tres depredadores. Los datos del $\delta^{15}\text{N}$ fueron diferentes entre las tres especies, lo cual indica que estuvieron asimilando presas diferentes; mientras que los valores del $\delta^{13}\text{C}$ indicaron que los depredadores tuvieron una fuente común de nutrición en la base de la red de alimentos.

7) Las diferencias detectadas entre el delfín tornillo y el atún aleta amarilla, se deben más a que asimilan presas de niveles tróficos distintos, que a las diferencias debidas a distintas fuentes de nutrición primaria.

8) Los valores del $\delta^{15}\text{N}$ mostraron que las tres especies presentan posición trófica decreciente: atún aleta amarilla > delfín manchado > delfín tornillo; sin embargo, los análisis de sobreposición en los valores del $\delta^{15}\text{N}$ señalaron que el delfín manchado presentó valores de sobreposición importantes con el atún aleta amarilla y el delfín tornillo, probablemente debido a que el delfín manchado ingirió proporciones importantes de cefalópodos y peces mictófidios.

9) Los datos de la dieta del presente estudio y las conductas de alimentación (nocturna para el delfín tornillo, nocturna y ocasionalmente diurna para el delfín machado y diurna para el atún aleta amarilla) determinadas en otros estudios de alimentación y de comportamiento de buceo, confirman que la asociación no se basa en la dieta. La naturaleza de la asociación es probable que sea el resultado de múltiples factores que

operan simultáneamente y que son difíciles de observar con los métodos de estudio tradicionales. Sin embargo, la tendencia a formar grandes grupos puede ser ventajosa para la supervivencia del atún aleta amarilla y esta puede ser la principal causa que estimula la asociación.

10) La variabilidad espacial del $\delta^{13}\text{C}$ encontrada en este trabajo tiene importantes implicaciones para los estudios de movimientos y residencias de los organismos en el largo plazo, entre y dentro de áreas diferenciadas isotópicamente. Los isótopos estables podrían ayudar a demostrar como el hábitat contribuye a la estructura y dinámica de las comunidades de depredadores epipelágicos del Pacífico oriental y deberían ser utilizados en los diseños de las investigaciones futuras como una herramienta complementaria a los métodos tradicionales para tratar de dilucidar aspectos importantes de la ecología y dinámica de las poblaciones que habitan el Pacífico oriental tropical. También, un estudio analizando los valores isotópicos de múltiples tejidos que reflejen tasas de recambio desde días hasta años, revelaría información importante sobre las estrategias de alimentación y los movimientos de las poblaciones sobre diferentes escalas de tiempo.

6.- LITERATURA CITADA

Abend, A. y T. Smith. 1995. Differences in ratios of stable isotopes of nitrogen in long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) in the western and eastern North Atlantic. ICES Journal of Marine Science. 52:837-841.

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

Allain, V. 2004. Ecopath model of the pelagic ecosystem of the WCPO and related projects. SCTB 17 Working Paper. INFO-ECO-1 Oceanic Fisheries Programme. 17th meeting of the standing committee on tuna and billfish. Majuro, Marshall Islands. 9-18 august 2004.

Allen, R. L. 1985. Dolphins and the purse seine fishery for yellowfin tuna. Pp. 236-252. *En: Marine Mammals and Fisheries*. Beddington, J. R.; R. J. H. Beverton y D. M. Lavigne, (Eds.). George Allen and Unwin, London (UK).

Altabet, M. A. y R. Francois. 2001. Nitrogen isotope biogeochemistry of the Antarctic Polar frontal zone at 170°W. Deep-Sea Research. 48: 4247-4273.

Alverson, F. G. 1963. The food of yellowfin and skipjack tunas in the Eastern Tropical Pacific Ocean. Bulletin of the Inter-American Tropical Tuna Commission. 7: 295–396

Angerbjoorn, A., P. Hersteinsson, K. Liden y E. Nelson. 1994. Dietary variation in Arctic foxes (*Alopex lagopus*): an analysis of stable carbon isotopes. Oecologia. 99: 226-232.

Archer, F. I. y K. M. Robertson 2004. Age and length at weaning and development of diet of pantropical spotted dolphins, *Stenella attenuata*, from the eastern tropical Pacific. Marine Mammal Science. 20:232–245

Atkins, P. W. y J. A. Beran. 1990. General Chemistry. 2nd edn. Scientific American Books. New York.

Au, D. W. K. y W. L. Perryman. 1985. Dolphins habitats in the eastern tropical Pacific. Fishery Bulletin. 83: 623-643

Au, D. W. K. y R. L. Pitman. 1986. Seabird interactions with dolphins and tuna in the eastern tropical Pacific. Condor. 88: 304-317

Au, D. W. K. y R. L. Pitman. 1988. Seabird relationships with tropical tunas and dolphins. Pp. 174-212. *En*: Seabirds and other marine vertebrates: Competition, predation, and other interactions. Burger (ed.). Columbia University Press, New York, NY.

Bayliff, W. H. 1995. Annual Report of the Inter-American Tropical Tuna Commission, 1994. Inter-American Tropical Tuna Commission. 296 p.

Beaudoin, C. P., W. M. Tonn, E. E. Prepas y L. I. Wassenaar. 1999. Individual specialization and trophic adaptability of northern pike (*Esox lucius*): an isotope and dietary analysis. Oecologia. 120: 386–396.

Bearhop, S., M. A. Teece, S. Waldron y R. W. Furness. 2000. Influence of lipid and uric acid on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of avian blood: Implications for trophic studies. The Auk. 117:504–507

Bearhop, S., C. E. Adams, S. Waldron, R. A. Fuller y H. Macleod. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. Journal of Animal Ecology. 73: 1007-1012

Benner, R. B., B. Biddanda, B. Black y M. McCarthy. 1997. Abundance, size distribution, and stable carbon and nitrogen isotopic composition of marine organic matter isolated by tangential-flow ultrafiltration. Marine Chemistry. 57: 243-263

Berg, J., 1979. Discussion of methods of investigating the food of fishes, with reference to a preliminary study of the prey of *Bobiusculus flavescens* (Gobiidae). *Marine Biology* 50: 263-273.

Bernard, H. J. y A. A. Hohn 1989. Differences in feeding habits between pregnant and lactating spotted dolphins (*Stenella attenuata*). *Journal of Mammology*. 70: 211-215

Bigg, M. A. y I. Fawcett. 1985. Two biases in diet determination of northern fur seals (*Cullorhinus ursinus*). pp. 285-291. *En: Marine mammals and fisheries*. J. R. Beddington, R. J. H. Beverton, and D. M. Lavigne (Eds.). George Allen and Unwin Publishing, London.

Bolnick, D. I., R. Svanback, J. A. Fordyce, L. H. Yang, J. M. Davis, C. D. Husley y M. L. Forister. 2003. The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist*. 161: 1–28

Bosley, K. L. y S. C. Wainright. 1999. Effects of preservatives and acidification on the stable isotope ratios ($^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$, $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$) of two species of marine animals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 56: 2181–2185.

Bowen, S. H. 1996. Quantitative description of the diet. Pp. 513–532 *En: Fisheries techniques*. B. R. Murphy and D. W. Willis (Eds.). Second edition. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, USA.

Bray, J. R. y J. T. Curtis. 1957. An ordination of upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*. 27: 325- 349.

Brill, R. W. 1987. On the standard metabolic rate of tropical tunas, including the effect of body size and acute temperature change. *Fishery Bulletin*. 85: 25-35.

Brill, R. W. 1996. Selective advantages conferred by the high performance physiology of tunas, billfishes, and dolphin fish. *Journal of Comparative Biochemistry and Physiology*. 113 A: 3–15.

Bunn, S. E., N. R. Loneragan y M. A. Kempster. 1995. Effects of acid washing on stable isotope ratios of C and N in penaeid shrimp and seagrass: implications for food-web studies using multiple stable isotopes. *Limnology and Oceanography*. 40: 622–625.

Burns, J. M., S. J. Trumble, M. A. Castellini y J. W. Testa. 1998. The diet of Weddell seals in McMurdo Sound, Antarctica, as determined from scat collections and stable isotope analysis. *Polar Biology*. 19:272–282

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

Cabana, G., y J. B. Rasmussen. 1994. Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Nature*. 372: 255–257.

Cabral, H. N. y A. G. Murta. 2002. The diet of blue whiting, hake, horse mackerel off Portugal. *Journal of Applied Ichthyology*. 18: 14-23

Carey, F. G. y J. M. Teal. 1966. Heat conservation in tuna fish muscle. *Proceeding National Academic Science*. 56: 1464–1469.

Cascorbi, A., 2003. Tunas: Yellowfin tuna (*Thunnus albacares*). *Seafood Watch. Seafood Report: tunas*. Vol. VII. 22 p.

Castellini, M. A. y L. D. Rea. 1992. The biochemistry of natural fasting at its limits. *Experimentia*. 48: 575-582.

Checkley, D. M., Jr. y L. C. Entzeroth. 1985. Elemental and isotopic fractionation of carbon and nitrogen by marine, planktonic copepods and implications to the marine nitrogen cycle. *Journal of Plankton Research*. 7: 553–568.

Checkley, D. M. Jr. y C. A. Miller. 1989. Nitrogen isotope fractionation by oceanic zooplankton. *Deep-Sea Research*. 36: 1449–1456.

Cherel, Y., K. A. Hobson y H. Weimerskirch. 2000. Using stable-isotope analysis of feathers to distinguish moulting and breeding origins of seabirds. *Oecologia*. 122: 155-162

Chivers, S. J. y M. D. Scott. 2002. Tagging and tracking of *Stenella* spp. During the 2001 chase encirclement stress studies cruise. Administrative Report LJ-02-33. Inter-American Tropical Tuna Commission. 15p.

Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*. 18: 117-143.

Clarke, K. R. y R. M. Warwick 1994. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. UK: Natural Environment Research Council. 144 p.

Clarke, K. R. y R. N. Gorley. 2001. Primer v5: user manual/tutorial. Primer-E Ltd. Plymouth Marine Laboratory. 91 p.

Clarke, M. R. y C. C. Lu. 1974. Vertical distribution of cephalopods at 30°N 23°W in the North Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 54: 969-984

Clementz, M. T. y P. L. Koch. 2001. Differentiating aquatic mammals habitat and foraging ecology with stable isotopes in tooth enamel. *Oecology*. 129: 461-472.

Coplen, T. B., C. Kendall y J. Hopple. 1983. Comparison of stable isotope reference samples: *Nature*. 302: 236-238.

Cortés, E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 54: 726–738.

Daan, N. 1987. Multispecies versus single-species assessment of North Sea fish stocks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 44(Suppl. 2): 360–370.

Darnaude, A. M., Ch. Salen-Picard, N. V. C. Polunin y M. L. Harmelin-Vivien. 2004. Trophodynamic linkage between river runoff and coastal fishery yield elucidated by stable isotope data in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Oecologia*. 138: 325-332

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

Das, K., C. Beans, L. Holsbeek, G. Mauger, S. D. Berrow, E. Rogan y J. M. Bouqueneau. 2003. 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

Deb, D. 1997. Trophic uncertainty vs parsimony in food web research. *Oikos*. 78: 191–194.

DeNiro, M. J. y S. Epstein, 1977. Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science*. 197: 261–263.

DeNiro, M. y S. Epstein. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 42: 495–506.

DeNiro, M. y S. Epstein. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 45: 341–351.

Devol, A. H. y H. E. Hartnett. 2001. Role of the oxygen-deficient zone in transfer of organic carbon to the deep ocean. *Limnology and Oceanography*. 46: 1684-1690.

Dickson, M. L. 1986. A comparative study of the pelagic food webs in two Newfoundland fjords using stable carbon and nitrogen isotope tracers. Masters thesis, Memorial University of Newfoundland, St. John's, Newfoundland, 159 p.

Dittel, A. I., C. E. Epifanio, S. M. Schwalm, M. S. Fantle y M. L. Fogel. 2000. Carbon and nitrogen sources for juvenile blue crabs *Callinectes sapidus* in coastal wetlands. *Marine Ecology Progress Series*. 194: 103–112.

Dizon, A. E. y R. W. Brill. 1979. Thermoregulation in yellowfin tuna *Thunnus albacares*. *Physiological Zoology*. 52: 581–593.

Dunton, K. H., S. M. Saupe, A. N. Golikov, D. M. Schell y S. V. Schonberg. 1989. Trophic relationships and isotopic gradients among arctic and subarctic marine fauna. *Marine Ecology Progress Series*. 56: 89-97.

Edwards, E. F. 1992. Energetics of associated tunas and dolphins in the eastern tropical Pacific Ocean: a basis for the bond. *Fishery Bulletin*. 90: 678-690.

Edwards, E. F. 1996. Tuna/Dolphin Separation/Attraction Workshop: Report and Recommendations. Southwest Fisheries Administrative Report LJ-96-17. Southwest Fisheries Science Center, La Jolla, CA 92038. 25p.

Fantle, M. S., A. I. Dittel, S. M. Schwalm, C. E. Epifanio y M. I. Fogel. 1999. A food web analysis of the juvenile blue crab *Callinectes sapidus*, using stable isotopes in whole animals and individual amino acids. *Oecologia*. 120: 416–426.

Fiedler, P. C. 2002a. The annual cycle and biological effects of the Costa Rica Dome. *Deep-Sea Research* 49: 321-338.

Fiedler, P. C. 2002b. Environmental change in the eastern tropical Pacific Ocean: review of ENSO and decadal variability. *Marine Ecology Progresss series*. 244: 265-283.

Field, A. P. 2000. *Discovering statistics using SPSS for Windows: advanced techniques for the beginner*. London: Sage publications.

Fisk, A. T., S. A. Tittlemier, J. L. Pranschke y R. J. Norstrom. 2002. Using anthropogenic contaminants and stable isotopes to assess the feeding ecology of Greenland sharks. *Ecology*. 83: 2162-2172

Fitch, J. E. y R. L. Brownell Jr. 1968. Fish otoliths in cetacean stomachs and their importance in interpreting feeding habits. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 25: 2561–2574.

Focken, U. y K. Becker. 1998. Metabolic fractionation of stable carbon isotopes: implications of different proximate compositions for studies of the aquatic food webs using $\delta^{13}\text{C}$ data. *Oecologia*. 115: 337–343.

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

France, R. L. y R. H. Peters. 1997. Ecosystem differences in the trophic enrichment of ^{13}C in aquatic food webs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 54:1255–1258.

France, R., M. Chandler y R. Peters. 1998. Mapping trophic continua of benthic foodwebs: body size- $\delta^{15}\text{N}$ relationships. *Marine Ecology Progress Series*. 174: 301-306.

Fréon, P. y L. Dagorn. 2000. Review of fish associative behaviour: toward a generalisation of the meeting point hypothesis. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 10: 183–207.

Fry, B. 1988. Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. *Limnology and Oceanography*. 33: 1182–1190.

Fry, B. 1991. Stable isotope diagrams of freshwater food webs. *Ecology*. 72: 2293-2297

Fry, B. y C. R. Arnold. 1982. Rapid $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ turnover during growth of brown shrimp. *Oecologia*. 54: 200-204.

Fry, B. y E. B. Sherr. 1984. $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contributions in Marine Science* 27: 13–47

Fry, B. y S. C. Wainright. 1991. Diatom sources of ^{13}C -rich carbon in marine food webs. *Marine Ecology Progress Series*. 76: 149–157.

Fry, B., A. Joern y P. L. Parker. 1978. $\delta^{13}\text{C}$ food web analysis of a Texas sand dune community. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 42: 1299–1302.

Fry, B., P. L. Mumford y M. B. Robblee. 1999. Stable isotope studies of pink shrimp (*Farfantepenaeus duorarum* Burkenroad) migrations on the southwestern Florida shelf. *Bulletin of Marine Science*. 65: 419–430.

Fry, B., D. M. Baltz, M. C. Benfield, J. W. Fleeger, A. Gace, H. L. Hass y Z. J. Quiñonez-Rivera. 2003. Stable isotope indicators of movement and residency for brown shrimp (*Farfantepenaeus aztecus*) in coastal Louisiana marshscapes. *Estuarios*. 26: 82-97.

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.

Galván-Magaña, F., N. Aguilar-Castro, A. Cabrera-Chávez-Costa, O. Escobar-Sánchez y N. Bocanegra-Castillo. 2004. Trophic variability in sharks off Baja California Sur, Mexico using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ stable isotopes. 4th International conference on application of stable isotope techniques to ecological studies. Wellington, New Zealand. April 19-23, 2004.

Gannes, L. Z., C. Martinez del Rio y P. Koch. 1998. Natural abundance variations in stable isotopes and their potential uses in animal physiology ecology. *Journal of Comparative Biochemistry and Physiology*. 119A: 725– 737.

Gendron, D., S. Aguiñiga y J. D. Carriquiry. 2001. $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ in skin biopsy samples: a note on their applicability for examining the relative trophic level in three rorqual species. *Journal of Cetacean Research Management* 3: 1-4

Godley, B. J., D. R. Thompson, S. Waldron y R. W. Furness. 1998. The trophic status of marine turtles as determined by stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series*. 166: 277-284

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

Gould, P., P. Ostrom y W. Walker. 1997. Trophic relationships of albatrosses associated with squid and large-mesh drift-net fisheries in the North Pacific Ocean. *Canadian Journal of Zoology*. 75: 549-562.

Gu, B., C. L. Schelske y M. V. Hoyer. 1997. Intrapopulation feeding diversity in blue tilapia: evidence from stable-isotope analyses. *Ecology*. 78:2263–2266.

Gu, B., D. M. Schell, X. Huang y F. Yie. 1996. Stable isotope evidence for dietary overlap between two planktivorous fishes in aquaculture ponds. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 53: 2814-2818

Guo, L., N. Tanaka, D. M. Schell y P. H. Santschi. 2003. Nitrogen and carbon isotopic composition of high-molecular-weight dissolved organic matter in marine environments. *Marine Ecology Progress Series*. 252: 51-60.

Hall, M. 1992. The association of tunas with floating objects and dolphins in the eastern Pacific Ocean: VII. Some hypotheses on the mechanisms governing the association of tunas with floating objects and dolphins. Background document for the International Workshop on the Ecology and Fisheries for Tunas Associated with Floating Objects, February 11–13 1992, Inter-American Tropical Tuna Commission. La Jolla, CA 92037 pp. 6.

Hall, M. A., M. García, C. Lennert-Cody, P. Arenas y F. Miller, 1999. The association of tunas with floating objects and dolphins in the eastern Pacific Ocean: a review of the current purse-seine fishery. Pp. 87-121. *En: Proceedings of the international workshop on the ecology and fisheries for tunas associated with floating objects* (comp. By M. D. Scott, W. H. Bayliff, C. E. Lennert-Cody, and K. M. Schaefer). Inter-American Tropical Tuna Commission, Special Report 11.

Hansson, S. 1998. Methods of studying fish feeding: a comment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 55:2706-2707.

Hansson, S., J. E. Hobbie, R. Elmgren, U. Larsson, B. Fry y S. Johansson. 1997. The stable nitrogen isotope ratio as a marker of food-web interactions and fish migration. *Ecology*. 78: 2249–2257.

Hassani, S., L. Antoine y V. Ridoux. 1997. Diets of albacore *Thunnus alalunga*, and dolphins *Delphinus delphis* and *Stenella coeruleoalba*, caught in the Northeast Atlantic albacore drift-net fishery: a progress report. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*. 22:119-123.

Hatase, H., N. Takai, Y. Matsuzawa, W. Sakamoto, K. Omuta, K. Goto, A. Arai y T. Fujiwara. 2002. Size-related differences in feeding habitat use of adult female loggerhead turtles *Caretta caretta* around Japan determined by stable isotope analyses and satellite telemetry. *Marine Ecology Progress Series*. 233: 273–281

Hemminga, M. A. y M. A. Mateo. 1996. Stable carbon isotopes in seagrasses: variability in ratios and use in ecological studies. *Marine Ecology Progress Series*. 140: 285-298.

Hesslein, R. H., K. A. Hallard y P. Ramlal. 1993. Replacement of sulfur, carbon and nitrogen in tissue of growing broad whitefish (*Coregonous nasus*) in response to a change in diet traced by $\delta^{34}\text{S}$, $\delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{15}\text{N}$. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 50: 2071-2076.

Hinga, K. R., M. A. Arthur, M. E. Q. Pilson y D. Whitaker. 1994. Carbon isotope fractionation by marine phytoplankton in culture: the effects of CO_2 concentration, pH, temperature, and species. *Global Biogeochem.Cycles*. 8: 91–102

Hobson, K. A. 1993. Trophic relationships among high Arctic seabirds: insights from tissue-dependent stable-isotope models. *Marine Ecology Progress Series*. 95: 7-18.

Hobson, K. A. y R. G. Clark. 1992. Assessing avian diets using stable isotopes II: Factors influencing diet-tissue fractionation. *The condor*. 94: 189-197.

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

Hobson, K. A. y H. E. Welch. 1995. Cannibalism and trophic structure in a high Arctic lake: insights from stable-isotope analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 52: 1195–1201.

Hobson, K. A. y D. M. Schell. 1998. Stable-carbon and nitrogen isotope patterns in baleen from eastern Arctic bowhead whales (*Balaena mysticetus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 55: 1-7.

Hobson K. A., R. T. Alisauskas y R. G. Clark. 1993. Stable-nitrogen isotope enrichment in avian tissue due to fasting and nutritional stress: implications for isotopic analysis of diet. *The condor*. 95: 388-394.

Hobson, K. A., J. F. Piatt y J. Pitocchelli. 1994. Using stable isotopes to determine seabird trophic relationships. *Journal of Animal Ecology*. 63: 786-798

Hobson, K. A., J. L. Sease, R. L. Merrick y J. F. Piatt. 1997. Investigating trophic relationships of pinnipeds in Alaska and Washington using stable isotope ratios of nitrogen and carbon. *Marine Mammal Science*. 13: 114–132.

Hoekstra, P. F., L. A. Dehn, J. C. George, K. R. Solomon, D. C. G. Muir y T. M. O'Hara. 2002. Trophic ecology of bowhead whales (*Balaena mysticetus*) compared with that of other Arctic marine biota as interpreted from C, N, and S isotope signatures. *Canadian Journal of Zoology*. 80: 223–231

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

Humphreys, W. F. 1979. Production and respiration in animal populations. *Journal of Animal Ecology*. 48: 427–453.

Hunter J. R. y C. T. Mitchell. 1967. Association of fishes with flotsam in the offshore waters of Central America. *Fishery Bulletin*. 66: 13–29.

Hynes, H. B. N. 1950. The food of freshwater sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*) with a review of methods used in studies of the food of fishes. *Journal of Animal Ecology*. 19: 36-58

Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis – a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*. 17: 411-429

IATTC. 2002. Scientific Report on the status of dolphin stocks in the eastern Pacific Ocean. Inter-American Tropical Tuna Comisión. La Jolla, CA. 25p.

Jardine, T. D., S. A. McGeachy, C. M. Paton, M. Savoie y R. A. Cunjak. 2003. Stable isotopes in aquatic systems: Sample preparation, analysis, and interpretation. Canadian manuscript report of Fisheries Aquatic Science. No. 2656: 39 p.

Jongman, R. H., C. J. F. ter Braak y O. F. R. van Tongeren. 1987. Data Analysis in Community and Landscape Ecology. Pudoc Wageningen Publishing, Netherlands.

Joseph, J. 2003. Managing Fishing Capacity of the World Tuna Fleet. FAO fisheries Circular No. 982. Rome. 67 p.

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.

Kiyashko, S. I., T. Narita y E. Wada. 2001. Contribution of methanotrophs to freshwater macroinvertebrates: Evidence from stable isotope ratios. *Aquatic Microbial Ecology*. 24: 203–207.

Kling, G. W., B. Fry y W. J. O'brien. 1992. Stable isotopes and planktonic trophic structure in arctic lakes. *Ecology*. 73: 561–566.

Kohler, C. C. y J. J. Ney. 1982. A comparison of methods of quantitative analysis of feeding selection in fish. *Environmental Biology of Fishes*. 7: 363-368

Kristensen, T. K. 1983. *Gonatus fabricii*. Pages 159-173 *En*: Boyle P. R. (ed.) Cephalopod life cycles. Volume 1: Species accounts. Academic Press, London

Kroopnick, P. M. 1974. The dissolved $\text{O}_2\text{-CO}_2\text{-}^{13}\text{C}$ system in the eastern equatorial Pacific. *Deep-Sea Research*. 21: 211-227

Kurle, C.M. 2002. Stable-isotope ratios of blood components from captive northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) and their diet: applications for studying the foraging ecology of wild Otariids. *Canadian Journal of Zoology*. 80: 902-909

Kurle, C. M. y G. A. J. Worthy. 2001. Stable isotope assessment of temporal and geographic differences in feeding ecology of northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) and their prey. *Oecologia*. 126: 254-265.

Lajtha, K. y J. D. Marshall, 1994. Sources of variation in the stable isotopic composition of plants. 1-21 p. *En*: Lajtha K. y R. Michener (eds.). 1994. Stable isotopes in Ecology and Environmental Science. xi-xix p.. Blackwell Scientific Publications, London.

Lajtha, K. y R. Michener. 1994. Stable isotopes in Ecology and Environmental Science. xi-xix p.. Blackwell Scientific Publications, London.

Laws, E. A., B. N. Popp, R. R. Bidigare, M. C. Kennicutt y S. A. Macko. 1995. Dependence of phytoplankton carbon isotopic composition on growth rate and $[\text{CO}_2]_{\text{aq}}$: theoretical considerations and experimental results. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 59: 1131–1138

Lehodey, P. 2001. The pelagic ecosystem of the tropical Pacific Ocean: Dynamic spatial modelling and biological consequences of ENSO. *Progress in Oceanography*. 49: 439-468.

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.

Levins, R. 1968. *Evolution in changing environments: some theoretical explorations*. Princeton University Press, Princeton, NJ. ix + 120 pp.

Mariotti, A. 1983. Atmospheric nitrogen is a reliable standard for natural ^{15}N abundance measurements: *Nature*. 303: 685-687.

Markaida, U. y O. Sosa-Nishizaki. 2003. Food and feeding habits of jumbo squid, *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 83: 1-16

Masiello, C. A. y E. R. M. Druffel. 2001. Carbon isotope geochemistry of the Santa Clara river. *Global Biogeochemistry Cycles*. 15: 407-416.

May, R. M., J. R. Beddington, C. W. Clark, S. J. Holt y R. M. Laws 1979. Management of Multispecies Fisheries. *Science*. 205: 267-77.

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.

McConnaughey, T. A., J. Burdett, J. F. Whelan y C. K. Paull. 1997. Carbon isotopes in biological carbonates: respiration and photosynthesis. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 61: 611–622.

McKinney, C. R., J. M. McCrea, S. Epstein, H. A. Allen y H. C. Urey. 1950, Improvements in mass spectrometers for the measurement of small differences in isotope abundance ratios: *Review of Scientific Instruments*. 21: 724-730.

Michener, R. H. y D. M. Schell. 1994. Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs. pp. 138–157. *En*: Lajtha, K., Michener, R.H. (Eds.), *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Minagawa, W. y E. Wada. 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 48: 1135–1140.

Minami, H. y H. Ogi. 1997. Determination of migratory dynamics of the sooty shearwater in the Pacific using stable carbon and nitrogen isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series*. 158: 249-256.

Nakamura, K., D. A. Schoeller, F. J. Winkler y H. L. Schmidt. 1982. Geographical variations in the carbon isotope content of the diet and hair of contemporary man. *Biomedical Mass Spectrometry*. 9: 390–394.

Nesis, K. N. 1965. Distribution and feeding of young squids *Gonatus fabricii* (Licht.) in the Labrador Sea and the Norwegian Sea. *Oceanology*. 5:102-108.

Norris, K. S. y T. P. Dohl. 1980. Behavior of the Hawaiian spinner dolphin, *Stenella longirostris*. Fishery Bulletin. 77: 821-849.

Norris, K. S., B. Wursig, R. S. Wells, M. Wursig, S. M. Brownlee, C. M. Johnson y J. Solow. 1994. The Hawaiian spinner dolphin. Univ. California Press. 408 pp.

Olson, R. J. y F. Galván-Magaña. 2002. Food habits and consumption rates of common dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the eastern Pacific Ocean. Fishery Bulletin. 100: 279–298.

Olson, R. J. y G. M. Watters. 2003. A model of the pelagic ecosystem in the eastern tropical Pacific Ocean. Inter-American Tropical Tuna Commission Bulletin **22**: 133-218

Olson, R. J., B. Graham, V. Allain, F. Galván-Magaña, B. Popp y B. Fry. 2004. Key pelagic prey and their tuna predators: Isotope ecology in the eastern tropical Pacific Ocean. Pelagic Fisheries Research Program (PFRP) Principal Investigators Workshop. University of Hawaii at Manoa. Honolulu. November 29- December 1, 2004.

Ortega-García, S., F. Galván-Magaña y J. Arvizu-Martínez. 1992. Activity of the Mexican purse Seine fleet and the feeding habits of yellowfin tuna. Ciencias Marinas. 18: 139-149.

Ostrom, P. H., J. Lien y S. A. 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: 858–861.

Overman, N. C. y D. L. Parrish. 2001. Stable isotope composition of walleye: ^{15}N accumulation with age and area-specific differences in $\delta^{13}\text{C}$. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 58: 1253-1260

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

Pakhomov, E. A., R. Perissinotto y C. D. McQuaid. 1996. Prey composition and daily rations of myctophid fishes in the Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series*. 134: 1-14

Pancost, R. D., K. H. Freeman, S. G. Wakeham y C. Y. Robertson. 1997. Controls on carbon isotope fractionation by diatoms in the Peru upwelling region. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 61: 4983-4991.

Paré, J. R. J., M. R. Bélanger y S. S. Stafford. 1994. Microwave-Assisted Process (MAPTM)^a: a new tool for the analytical laboratory. *Trends in analytical chemistry*. 13: 176-184.

Park, R. y S. Epstein. 1961. Metabolic fractionation of ^{13}C and ^{12}C in plants. *Plant Physiology*. 36: 133-138.

Pauly, D., V. Christensen y C. Walters. 2000. Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES Journal of Marine Science*. 57: 697–706.

Perrin, W. F. 1968. The porpoise and the tuna. *Sea Frontiers*. 14: 166-174.

Perrin, W. F. 1969. Using porpoise to catch tuna. *World Fishing*. 18: 42-45.

Perrin, W. F., P. A. Akin, J. V. Kashiwada. 1991. Geographic variation in external morphology of the spinner dolphin *Stenella longirostris* in the eastern Pacific and implications for conservation. *Fishery Bulletin*. 89: 411-428.

Perrin, W. F., R. W. Warner, C. L. Fiscus y D. B. Holts. 1973. Stomach contents of porpoise *Stenella* spp., and yellowfin tuna *Thunnus albacares*, in mixed species aggregation. Fishery Bulletin. 71: 1077-1092.

Peters, K. E., R. E. Sweeney e I. R. Kaplan. 1978. Correlation of carbon and nitrogen stable isotope ratios in sedimentary organic matter. Limnology and Oceanography. 23: 598-604.

Peterson, B. J. y B. Fry. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. Annual Review of Ecology and Systematic. 18: 293–320.

Peterson, B. J., R. W. Howarth y R. H. Garritt. 1985. Multiple stable isotopes used to trace the flow of organic matter in estuarine food webs. Science. 227: 1361–1363

Pinkas, L., M. S. Oliphant y I. L. K. Iverson. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. Fishery Bulletin. California Department of Fish Game. 152: 1–105.

Pitcher, T. J. 2000. Fisheries management that aims to rebuild resources can help resolve disputes, reinvigorate fisheries science and encourage public support. Fish and Fisheries. 1: 99-103.

Popp, B. N., E. A. Laws, R. R. Bidigare, J. E. Dore, K. L. Hanson y S. G. Wakeham. 1998. Effect of phytoplankton cell geometry on carbon isotopic fractionation. Geochim Cosmochim Acta 62:69–77

Popp, B. N., T. Trull, F. Kenig, S. G. Wakeham, T. M. Rust, B. Tilbrook, F. B. Griffiths, S. W. Wright, H. J. Marchant, R. R. Bidigare y E. A. Laws. 1999. Controls on the carbon isotope composition of Southern Ocean phytoplankton. Global Biogeochemical Cycles. 13: 827-843

Post, D. M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models methods, and assumptions. *Ecology*. 83: 703–718.

Rau, C. I. H., T. Takahashi y D. J. Des Marais. 1989. Latitudinal variations in plankton $\delta^{13}\text{C}$: Implications for CO_2 and productivity in past oceans. *Nature*. 341: 516-518.

Rau, G. H., D. G. Ainley, J. L. Bengston, J. J. Torres y T. L. Hopkins. 1992. $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ in Weddell Sea birds, seals and fish: Implications for diet and trophic structure. *Marine Ecology Progress Series*. 84: 1-8.

Rau, G. H., A. J. Mearns, D. R. Young, R. J. Olson, H. A. Schafer y I. R. Kaplan. 1983. Animal $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ correlates with trophic level in pelagic food webs. *Ecology*. 64:1314-1318.

Renoe, B. W. 1994. Microwave assisted extraction. *American Laboratory*. 8: 34-40.

Robertson, K. M. y S. J. Chivers. 1997. Prey occurrence in pantropical spotted dolphins, *Stenella attenuata*, from the eastern tropical Pacific. *Fishery Bulletin*. 95: 334–348.

Robison, H. B. y J. E. Craddock. 1983. Mesopelagic fishes eaten by Fraser's dolphin *Lagenodelphis hosei*. *Fishery Bulletin*. 81: 283-289.

Rodhouse, P.G. y Ch. M. Nigmatullin. 1996. Role as consumers. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. B351: 1003–1022.

Román-Reyes, J. C., F. Galván-Magaña y R. Olson. 2004. Stable isotope analysis of yellowfin tuna, spotted, and spinner dolphins in polyspecific aggregations in the eastern tropical Pacific Ocean. 4th International conference on application of stable isotope techniques to ecological studies. Wellington, New Zealand. April 19-23, 2004.

Santos, M. B., M. R. Clarke y G. J. Pierce. 2001. Assessing the importance of cephalopods in the diets of marine mammals and other top predators: problems and solutions. *Fisheries Research*. 52: 121-139.

Schell, D. M., S. M. Saupe y N. Haubenstock. 1989. Bowhead whale (*Balaena mysticetus*) growth and feeding as estimated by ^{13}C techniques. *Marine Biology*. 103: 433-443.

Schell, D. M., B. A. Barnett y K. A. Vinette. 1998. Carbon and nitrogen isotope ratios in zooplankton of the Bering, Chukchi and Beaufort seas. *Marine Ecology Progress Series*. 162: 11-23.

Scott, M. D. 1999. Report of the workshop on the ecology and fisheries for tunas associated with floating objects. pp. 1–19. *En*: Scott M.D., Bayliff W.H., Lennert-Cody C.E. and Schaefer K.M. (eds.), *Proceedings of the International Workshop on the Ecology and Fisheries for Tunas Associated with Floating Objects, February 11–13, 1992*. Inter-American Tropical Tuna Commission Special Report 11, La Jolla, California.

Scott, M. D. y K. Cattanach. 1998. Diel patterns in aggregations of pelagic dolphins and tunas in the eastern Pacific. *Marine Mammal Science*. 14: 401-428.

Scott, M. D., R. J. Olson, S. Chivers y K. Holland. 1995. Tracking of spotted dolphins and yellowfin tuna in the eastern tropical Pacific. 46e Tuna Conference, Lake Arrowhead (Mimeo).

Scrimgeour, C. M., S. C. Gordon, L. L. Handley y J. A. T. Woodford. 1995. Trophic levels and anomalous $\delta^{15}\text{N}$ of insects on raspberry (*Rubus idaeus* L.). *Isotopes in Environmental Health Studies*. 31: 107–115.

Sholto-Douglas, A. D., J. G. Field, A. G. James y N. J. van der Merwe. 1991. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ isotope ratios in the Southern Benguela Ecosystem: indicators of foodweb relationships in different size-class of plankton and pelagic fish; differences between fish muscle and bone collagen tissues. *Marine Ecology Progress Series*. 78:23–31

Shomura, R. S. y T.S. Hida. 1965. Stomach contents of a dolphin caught in Hawaiian waters. *Journal of Mammalogy*. 48: 500–501.

Smith, S. C. y H. Whitehead. 2000. The diet of Galapagos sperm whales *Physeter macrocephalus* as indicated by fecal sample analysis. *Marine Mammal Science*. 16: 315-325.

Smith, T. D. 1983. Changes in size of three dolphin (*Stenella* spp.) populations in the eastern tropical Pacific. *Fishery Bulletin*. 81: 1-13.

Smith, T. D., R. B. Griffin, G. T. Waring y J. G. Casey. 1996. Multispecies approaches to management of large marine predators. p. 467-490. *En*: Sherman, K.; Jaworski, N.A.; Smayda, T. (eds.). *The northeast shelf ecosystem: assessment, sustainability, and management*. Cambridge, MA: Blackwell Science.

Stuntz, W. E. 1981. The tuna-dolphin bond: a discussion of current hypotheses. Southwest Fisheries Science Center. National Marine Fisheries Service. NOAA La Jolla, CA. Administrative Rep. LJ, 81–19.

Sutra, R. L., N. E. Ostrom, P. H. Ostrom y M. S. Phanikumar. 2004. Stable nitrogen isotope dynamics of dissolved nitrate in a transect from the north Pacific subtropical gyre to the eastern tropical north Pacific. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 68: 517–527.

Tabachnick, B. G. y L. S. Fidell. 1996. *Using multivariate statistic*. Harper Collins Collage Publishers: New York.

Takai, N., S. Onaka, Y. Ikeda, A. Yatsu, H. Kidokoro y W. Sakamoto. 2000. Geographical variations in carbon and nitrogen stable isotope ratios in squid. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*. 80: 675-684

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

Tirasen, E. M. y T. Jorgensen. 1999. An evaluation of the precision of diet description. *Marine Ecology Progress Series*. 182: 243–252.

Thomas, C. J. y L. B. Cahoon. 1993. Stable isotope analyses differentiate between different trophic pathways supporting rocky-reef fishes. *Marine Ecology Progress Series*. 95: 19-24.

Tortell, P. D. y F. M. M. Morel. 2002. Sources of inorganic carbon for phytoplankton in the eastern subtropical and Ecuatorial Pacific Ocean. *Limnology and Oceanography*. 47: 1012-1022.

Vander Zanden, M. J. y J. B. Rasmussen. 1999. Primary consumer $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology*. 80: 1395-1404.

Vander Zanden, M. J., B. J. Shuter, N. P. Lester y J. B. Rasmussen. 2000. Within and among population variation in the trophic position of the aquatic top predator, lake trout. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 57: 725–731.

Wada, E, H. Mizutani y M. Minagawa. 1991. The use of stable isotopes for food web analysis. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. 30: 361–371

Wada, E., M. Terazaki, Y. Kabaya y T. Memoto. 1987. ^{15}N and ^{13}C abundances in the Antarctic Ocean with emphasis on the biogeochemical structure of the food web. Deep-Sea Research. 34: 829-841

Wade, P. R. 1993. Estimation of historical population size of the eastern spinner dolphin (*Stenella longirostris orientalis*). Fishery Bulletin. 91: 775-787.

Wade, P. R. y T. Gerrodette. 1993. Estimates of cetacean abundance and distribution in the eastern tropical Pacific. Report International Whale Commission. 43: 477-493.

Wainright, S. C., C. M. Fuller, R. H. Michener y R. A. Richards. 1996. Spatial variation of trophic position and growth rate of juvenile striped bass (*Morone saxatilis*) in the Delaware River. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 53: 685–692

Watters, G. M., R. J. Olson, R. C. Francis, P. C. Fiedler, J. J. Polovina, S. B. Reilly, K. Y. Aydin, C. H. Boggs, T. E. Essington, C. J. Walters y J. F. Kitchell. 2003. Physical forcing and the dynamics of the pelagic ecosystem in the eastern tropical Pacific: simulations with ENSO-scale and global-warming climate drives. Canadian Journal of Fisheries Aquatic Science. 60: 1161-1175

Windell, J. T. 1968. Food analysis and rate of digestion. pp. 197-203. En: Ricker, W. E. (ed.). Methods for assessment of fish production in fresh waters. Oxford: Blackwell.

Whipple, S. J., J. S. Link, L. P. Garrison y M. J. Fogarty. 2000. Models of predation and fishing mortality in aquatic ecosystems. Fish Fisheries. 1: 22-40.

Zar, J. H. 1996. Biostatistical Analysis. 3rd edn. Prentice-Hall, Princeton, New Jersey, USA. 662 p.