



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA  
BIOLOGÍA MARINA

RELACIONES TRÓFICAS ENTRE DEPREDADORES Y PRESAS QUE  
PARTICIPAN EN ASOCIACIONES DE ALIMENTACIÓN EN EL GOLFO DE  
CALIFORNIA, MÉXICO

TESIS  
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
MAESTRA EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

PRESENTA:  
VICTORIA OLIVIA GARCÍA RUIZ VELASCO

TUTOR PRINCIPAL  
JUAN PABLO GALLO REYNOSO  
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA  
MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR  
XAVIER CHIAPPA CARRARA  
FELIPE GALVÁN MAGAÑA  
FERNANDO ELORRIAGA VERPLANCKEN  
ARTURO FABIÁN EDUARDO MUHLIA MELO  
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA  
ASESORA EXTERNA  
ROCÍO ILIANA RUIZ-COOLEY  
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

MÉXICO, D. F. FEBRERO 2015



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**

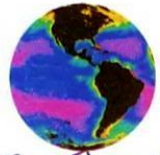


**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



*Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología*

Universidad Nacional Autónoma de México



**RELACIONES TRÓFICAS ENTRE DEPRADADORES Y PRESAS QUE  
PARTICIPAN EN ASOCIACIONES DE ALIMENTACIÓN EN EL  
GOLFO DE CALIFORNIA, MÉXICO**

**T E S I S**

que para obtener el grado académico de

**Maestra en Ciencias**

(Biología Marina)

p r e s e n t a

**VICTORIA OLIVIA GARCÍA RUIZ VELASCO**

**Director de Tesis: DR. JUAN PABLO GALLO REYNOSO**

**Comité Tutorial:**

**DR. XAVIER CHIAPPA CARRARA**

**DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA**

**DR. FERNANDO ELORRIAGA VERPLANCKEN**

**DR. ARTURO FABIÁN EDUARDO MUHLIA MELO**

**Asesora externa: DRA. ROCÍO ILIANA RUIZ-COOLEY**

**México, D. F., febrero 2015**

## **AGRADECIMIENTOS**

*Mi Padre y Madre*

*Familia Guzmán*

*Isai David Barba Acuña*

*Brian Popp*

## RESUMEN

El estudio de las interacciones entre los organismos conjuntando diferentes enfoques puede revelar lo que sucede en fenómenos como las asociaciones de alimentación donde la estrategia depredatoria grupal del delfín común de rostro largo, *Delphinus capensis*, sobre los peces de cardumen atrae a otras especies de depredadores para aprovechar el mismo recurso. Si todos se están alimentando en esos eventos, como resultado se espera que exista un efecto trófico entre ellos, dicho efecto considerado en cuanto al cambio en el flujo de materia y energía entre los individuos.

La materia de todos los seres vivos está compuesta de carbono y nitrógeno, y desde que estos elementos tienen diferentes isótopos (N= 15 y 14; C= 13 y 12) que son estables en el tiempo, se puede utilizar la proporción entre el isótopo pesado con el ligero de cada elemento para rastrear el flujo de la materia en las redes tróficas y llegar a interpretaciones sobre las interacciones entre los componentes de la comunidad. En este estudio se analizaron los valores de isótopos estables de C y N obtenidos de registros bibliográficos y en campo de los depredadores y presas participantes en las asociaciones de alimentación del Golfo de California, así como de otros componentes de la cadena trófica hasta la materia orgánica particulada.

Análisis de varianza aplicados a cada elemento indicaron que entre el grupo de depredadores los valores isotópicos son diferentes, pruebas pareadas con el método GT2 de Hochberg revelaron que los valores isotópicos de las ballenas (*Balaenoptera physalus* y *B. edeni*) son similares y por otro lado, los de las aves (Suliformes, pelícano), lobo marino (*Z. californianus*) y peces grandes tienden a tener similitudes. Los valores para *D. capensis* se obtuvieron de dos estudios diferentes, de los que se analizaron diferentes tejidos, diente y piel, y a pesar de que se estandarizaron los valores de hueso a los de piel, en los análisis matemáticos se consideraron como grupos separados; ninguno de ellos mostró una tendencia de similitud a los otros grupos de depredadores. En la dispersión cartesiana de los valores de los depredadores se pudo observar dos agrupaciones, una con las ballenas en los valores bajos y otra con los demás depredadores con valores altos, los delfines se posicionaron entre estos dos grupos.

Se calcularon parámetros que miden a la comunidad de depredadores con base en distancias euclidianas, se aplicaron al grupo total y en diferentes escenarios excluyendo algunas especies. Lo más notorio fue sin las ballenas, con la disminución a casi la mitad del área que engloba al grupo. Se representó en una escala longitudinal la distancia de cada depredador al centroide, el cual está definido como el promedio de todos los depredadores. Se observó que el centroide está definido principalmente por las aves y que en la parte más distante están las ballenas, cada grupo de *D. capensis* se posicionó a cada lado de la media de la distancia de todos los depredadores al centroide.

Se calcularon los niveles tróficos de los depredadores utilizando como base los valores de la sardina monterrey (*Sardinops sagax*), la escala va de 2.6 para *B. physalus*, hasta 4.2 para *Z. californianus*. Sin embargo los valores isotópicos de otro pez de cardumen, *Opisthonema libertate*,

confirman que existen procesos biogeoquímicos diferentes en la escala espacial que abarca el hábitat de estos depredadores, lo suficiente como para requerir el uso de diferentes presas como base para el cálculo de niveles tróficos.

Se concluyó que no existe un efecto trófico entre los depredadores debido a su participación en las asociaciones, aunque sí se observaron dos grupos con similitudes entre sí, que concuerda con sus historias de vida y la amplitud de sus hábitats alimenticios, con lo que se sugiere describir a la red de interacciones como dos compartimentos, el de las ballenas de hábitat preferentemente oceánico y el de los costero-insulares que incluye a los otros depredadores. Los delfines al mantener una posición central en todos los análisis y al ser los promotores de las asociaciones de alimentación se proponen como una especie conectora entre compartimentos de la red trófica marina.

## ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	7
HIPÓTESIS	12
OBJETIVOS	12
METODOLOGÍA	13
Área de estudio: Golfo de California	13
Trabajo de campo	14
Especies participantes en las asociaciones de alimentación y sus valores isotópicos de C y N	14
Procesamiento de muestras en laboratorio	15
Estadística descriptiva	17
Descripción del grupo de depredadores	17
Nivel trófico	19
Medidas sobre la estructura trófica de la comunidad	19
RESULTADOS	22
Salidas de campo	22
Composición de especies en las asociaciones de alimentación	22
Obtención de muestras para su valoración isotópica	25
Procesamiento de muestras en laboratorio	25
Base de datos total	26
Descripción de los valores isotópicos de la comunidad de estudio	28
Descripción del grupo de depredadores	29
Niveles tróficos de la comunidad	34
Presas	34
Depredadores	34
Parámetros de la amplitud trófica de la comunidad de depredadores	35
Diferenciación por taxón	36
Posiciones extremas	37
Amplitud trófica sin el género Balaenoptera	38
El caso de los delfines	39
La agrupación a través de las temporadas	40
DISCUSIÓN	41
Parámetros de la comunidad	41
Efecto de las asociaciones de alimentación	43
Subgrupos costero y oceánico	43
El delfín común de rostro largo, <i>Delphinus capensis</i> , como especie conectora entre subgrupos	46
$\delta^{15}\text{N}_{\text{base}}$ por subgrupo para los niveles tróficos	47
Implicaciones evolutivas	48

Sesgos	49
CONCLUSIONES	51
REFERENCIAS	53
ANEXOS	
1.- Formato para la toma de datos oceanográficos y de la asociación de alimentación	63
2.- Formato para recopilar información sobre las especies participantes	64
3.- Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de algunos depredadores y presas del Golfo de California	65
4.- Comparación de valores isotópicos entre diferentes tejidos de mamíferos marinos reportados en literatura	67
5.- Pruebas de diferencia de medias sobre la base de datos preliminar	68
6.- Pruebas de diferencia de medias entre dos especies de peces de cardumen	69
7.- Distancias euclidianas entre las especies del grupo de depredadores	70
8.- Representación del <i>convex hull</i> que engloba el área del espacio isotópico de la comunidad de depredadores según distintos escenarios	71
9.- Escala de la distancia euclidiana de cada depredador al centroide en diferentes escenarios	72
FIGURAS	
1.- El área de estudio se ubica en la zona central del Golfo de California representada con un rectángulo	22
2.- Mapa de la zona de monitoreo para el avistamiento de asociaciones de alimentación	23
3.- Representación del espacio isotópico del grupo de especies que participan en las asociaciones de alimentación	29
4.- Representación espacial de la relación de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los depredadores	30
5.- Diagrama del cálculo de ANOVA para $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ y rechazo de $H_0$	30
6.- Representación del <i>convex hull</i> que engloba a todos los depredadores de las asociaciones de alimentación en el Golfo de California	36
7.- Escala de la distancia euclidiana de los depredadores al centroide del grupo	37
8.- Dispersión del grupo de los depredadores excluyendo a las ballenas	38
9.- Distancia euclidiana de cada especie con respecto al centroide para el grupo sin ballenas	39
TABLAS	
1.- Registro de especies observadas en las asociaciones de alimentación en el presente estudio	23
2.- Especies participantes en las asociaciones de alimentación reportadas por Gallo-Reynoso (1991)	24
3.- Compendio del tipo y cantidad de muestras obtenidas y seleccionadas para obtener sus valores isotópicos	26
4.- Grupo de especies para el estudio de la comunidad de las asociaciones de alimentación y el promedio de sus valores isotópicos reportados	26
5.- Descripción de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de la cadena alimenticia	28



6.- Contraste de pares de medias de $\delta^{13}\text{C}$ de los depredadores por medio del método GT2 de Hochberg	32
7.- Contraste de pares de medias de $\delta^{15}\text{N}$ de los depredadores por medio del método GT2 de Hochberg	33
8.- Nivel trófico de las presas consideradas en el presente estudio	34
9.- Nivel trófico del grupo de depredadores de las asociaciones de alimentación en el Golfo de California calculado a partir de $\delta^{15}\text{N}$	34
10.- Diferentes escenarios de los parámetros de la amplitud trófica de la comunidad	35
11.- Valores de $\delta^{13}\text{C}$ en piel y hueso para diferentes mamíferos marinos y la diferencia entre sus valores	67
12.- Valores de $\delta^{15}\text{N}$ en piel y diente de <i>Globicephala melas</i> por Abend y Smith (1995)	67
13.- Matriz de comparaciones de valores de $\delta^{15}\text{N}$ de fitoplancton en cuatro zonas del Golfo de California	68
14.- Parámetros calculados a partir de las distancias euclidianas entre la comunidad	70



## INTRODUCCIÓN

Una de las formas para tratar de entender las relaciones entre los organismos es mediante estudios tróficos, estos estudios básicamente se enfocan en el flujo de materia y energía, y pueden ser representados cualitativamente (Gallo-Reynoso, 1991; Dambacher *et al.*, 2010), cuantitativamente (Polis y Hurd, 1996) o de manera conjunta (Diamond, 1978; Stapp *et al.*, 1999; Yen *et al.*, 2004; Austin *et al.*, 2006; Sigler *et al.*, 2012), pero siempre representan las interacciones entre los elementos de la unidad de estudio. Representan sí son interacciones directas o indirectas y con un efecto positivo o negativo. Al final se busca realizar interpretaciones sobre los mecanismos que llevan a los organismos a desarrollar diferentes estrategias de adaptación, con las cuales se genera la variedad de formas de vida existentes en cuanto a su estructura y funcionalidad, como son la riqueza de especies y su participación en los procesos ecológicos.

Estos estudios se vuelven complejos debido a la dificultad para definir los factores que caracterizan a la unidad de estudio. Por ejemplo la escala espacial y temporal, la resolución en cuanto a la riqueza de especies, su abundancia y el tipo de interacciones entre ellas. Comúnmente se utiliza como base una región geográfica que define a un ecosistema (Polis y Hurd, 1996; Stapp *et al.*, 1999; Yen *et al.*, 2004; Ballance *et al.*, 2006; Dambacher *et al.*, 2010; Carstensen *et al.*, 2012; Sigler *et al.*, 2012) y a partir de ahí se selecciona a las especies de estudio de una manera arbitraria, lo que da como resultado representaciones de redes con un cúmulo de especies ligadas diferencialmente dependiendo del tipo de análisis utilizado (Paine, 1980). Además, estas son interpretaciones parciales acerca de lo que sucede ya que los resultados dependen de la escala. Éste criterio puede ignorar algunos fenómenos que se llevan a cabo entre los organismos y no es posible percibirlos a menos que se cambie la perspectiva.

Otra propuesta, es definir a la unidad de estudio enfocándose en las interacciones de interés y entonces comenzar por registrar a las especies de las que se tiene evidencia de que están interactuando para que, a partir de ahí, se definan los otros factores de estudio. Ésta perspectiva puede utilizarse para fenómenos observables como las asociaciones de alimentación. En éstos eventos diferentes especies de depredadores se alimentan simultáneamente de una presa en común, por lapsos de tiempo delimitados por la disponibilidad del alimento y la capacidad depredatoria de las especies participantes.

Éste modo de alimentación hace ver que a lo largo del tiempo existen cambios en la estructura de la comunidad (Paine, 1980; Pimm y Lawton, 1980) y que durante esos eventos las especies participantes interactúan de una forma más estrecha que los distingue de los demás integrantes de la red trófica total. Este tipo de subconjuntos dentro de las redes se consideran como “compartimentos”, definidos como el conjunto de especies en las cuales sus interacciones son más fuertes entre sí que con el resto de las especies de toda la red (Pimm, 1979; Pimm y Lawton, 1980; Guimerà y Amaral, 2005; Begon *et al.*, 2006; Rezende *et al.*, 2009; Tylianakis *et al.*, 2009).

En el ecosistema marino se observan algunos casos representativos de asociaciones de alimentación cuando diferentes especies de depredadores se alimentan de peces de cardumen (Gallo-Reynoso, 1991; Das *et al.*, 2000; Scott *et al.*, 2012). Estos tipos de peces tienen varias características que los hacen la presa común en éstos eventos.

Primero, la formación del cardumen es un medio de protección, se basa en que mientras más grande sea el grupo cada individuo tiene menor probabilidad de ser devorado. Para cumplir con éste requerimiento las poblaciones presentan una reproducción de tipo “r”, o sea rápida y numerosa que requiere de un aporte elevado de nutrientes (Begon *et al.*, 2006). Ésta demanda de nutrientes hace que los peces de cardumen se concentren en las zonas de alta producción primaria en el mar, como son las zonas de surgencias. En éstas zonas ocurren procesos oceanográficos y climáticos que llevan los nutrientes acumulados en el fondo marino hacia la zona fótica donde es posible la fotosíntesis. Por lo tanto, para estudiar aspectos biológicos como las asociaciones de alimentación se sugiere trabajar a una escala espacial que represente el efecto de los factores oceanográficos sobre los organismos (Ballance *et al.*, 2006). Al respecto, ya existen registros que relacionan la distribución de aves y cetáceos a zonas con éstas características (Springer *et al.*, 1999; Yen *et al.*, 2004; Ribic *et al.*, 2008; Méndez-Fernández *et al.*, 2012).

Otra característica de los peces de cardumen es su respuesta ante la amenaza de un depredador. Como resultado el grupo de peces se sincroniza para nadar de una forma polarizada, de ésta manera confunden y esquivan al depredador (Norris y Schilt, 1988). Bajo la “carrera armamentista”, que plantea el desarrollo continuo de estrategias para contrarrestar la defensa de las presas por el depredador y protegerse de la depredación por las presas (Alcock, 2009), algunos depredadores como los delfines desarrollaron una estrategia para alimentarse de peces de cardumen. La estrategia depredatoria depende de la cooperación entre los delfines, los cuales se coordinan para acorralar al cardumen en todas sus dimensiones utilizando como límite la

superficie del agua. Como consecuencia los peces caen en el fenómeno del “grupo egoísta” en que cada individuo trata de refugiarse en los otros nadando hacia el centro, de lo que resulta un grupo compacto donde los individuos del exterior son vulnerables a ser depredados (Alcock, 2009). En éste tipo de eventos se observa que también acuden otras especies de depredadores, que sí no participan directamente en el acorralamiento de los peces, si se alimentan de ellos.

Bajo un panorama general, Dill *et al.* (2003) mencionan que este tipo de comportamientos en que una especie de depredador regula de manera indirecta el comportamiento de otros depredadores, da como resultado interacciones positivas entre especies competidoras. Sin embargo se requieren estudios más específicos para conocer el efecto trófico real que se da entre todas las especies participantes de las asociaciones de alimentación.

Inicialmente se propone delimitar al grupo de depredadores como una sola entidad o compartimento, a partir del cual se pueden analizar sus propiedades estructurales y funcionales con base en los datos que se recaban en campo y en la bibliografía existente. Entonces el grupo consistirá en las especies que interactúan en las asociaciones de alimentación, o sea, los depredadores y las presas *in situ*, independientemente de si cada especie cuenta con otros depredadores o presas fuera del evento.

En el Golfo de California y la costa occidental de Baja California, Gallo-Reynoso (1991) describió las especies que participan en asociaciones de alimentación promovidas por el delfín común de rostro largo, *Delphinus capensis*. Los peces de cardumen observados en éstos eventos incluye especies como la sardina monterrey, *Sardinops sagax*, la sardina crinuda, *Opisthonema* spp., la sardina japonesa, *Etrumeus sardina*, y la anchoveta del Pacífico, *Cetengraulis mysticetus*. Los otros depredadores observados pertenecen a diferentes grupos taxonómicos, por ejemplo, peces picudos y tiburones, aves como el bobo café, *Sula leucogaster*, el bobo de patas azules, *Sula nebouxii*, el pelicano café, *Pelecanus occidentalis*, el cormorán de Brandt, *Phalacrocorax penicillatus* y el falaropo, *Phalaropus lobatus*. También se encontraron mamíferos como el lobo marino de California, *Zalophus californianus* y la ballena de aleta, *Balaenoptera physalus*. Este autor describió las interacciones y posiciones tróficas de los participantes utilizando observaciones en campo y análisis de contenidos estomacales. Sin embargo, estas metodologías presentan restricciones ya que las observaciones están en función del esfuerzo de muestreo y los contenidos estomacales reflejan únicamente la última dieta de los individuos examinados. Debido a esto

tienen un alcance limitado para describir la totalidad de la dieta de las especies y por lo tanto sus interacciones.

Existen otras maneras de investigar las relaciones de alimentación, como por ejemplo estudios sobre la eficiencia depredatoria, mediciones de la biomasa, estimación de las tasas metabólicas, la asimilación alimenticia, y los costos y beneficios, aunque éstas, son mediciones cuantitativas que para ser certeras requieren de una metodología rigurosa en términos de su medición o estimación, la cual es limitada cuando se trabaja con sistemas naturales marinos. También, tiene la limitante de que a una escala posible de medición los eventos son estocásticos, determinados por factores climatológicos y oceanográficos a los que responden las especies participantes, que además, tienen un amplio rango de movimiento y su monitoreo es muy costoso.

Una alternativa para estudiar las propiedades ecológicas estructurales y funcionales de un grupo de especies con interacciones tróficas entre sí, es obteniendo las medidas de la amplitud de la comunidad basadas en el análisis de los isótopos estables de carbono y nitrógeno (Layman *et al.*, 2007). En dichos análisis se plantea que los valores isotópicos de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) y nitrógeno ( $\delta^{15}\text{N}$ ) de un organismo están dados principalmente por los valores isotópicos de su alimento (DeNiro y Epstein, 1978, 1980) y la variedad de hábitats donde se obtuvo (France, 1995; Polis y Hurd, 1996; Stapp *et al.*, 1999; Chen *et al.*, 2006; Ruiz-Cooley y Gerrodette, 2012). Su análisis cuantifica la relación entre el isótopo pesado con el ligero, y sus interpretaciones tienen que ver con el elemento en cuestión.

La relación  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  en un sistema trófico varía principalmente por el tipo de metabolismo utilizado en la producción primaria. En las plantas que utilizan únicamente el ciclo de Calvin o C3, la fijación del  $\text{CO}_2$  es realizada por la enzima rubisco (carboxilasa-oxigenasa de la ribulosa 1, 5-bifosfato) la cual discrimina el  $^{13}\text{C}$  produciendo un fraccionamiento de hasta 29 partes por mil. De acuerdo a la variación en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  en la difusión de  $\text{CO}_2$  y la actividad de la rubisco, los valores reportados para plantas C3 están alrededor de -27‰ (Marshall *et al.*, 2007). En las plantas que utilizan la ruta C4 la fijación inicial de  $\text{CO}_2$  la realiza la enzima PEPcase (carboxilasa del fosfoenolpiruvico) con un fraccionamiento de -6‰ que tiende a enriquecer los productos de la fotosíntesis, sin embargo la carboxilación final es realizada por la rubisco con la selección preferencial de  $^{12}\text{CO}_2$  mientras que ocurre una fuga de  $^{13}\text{CO}_2$ , lo que empobrece el  $\delta^{13}\text{C}$  de los productos finales. Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  en esta ruta varían alrededor de -14‰ (Marshall *et al.*,

2007). En los sistemas marinos, el carbono fijado por los fotosintetizadores es por medio del metabolismo C3 (Newton, 2010).

Por otro lado, también hay que considerar la fuente de carbono de los productores primarios, ya que determina las concentraciones iniciales en que se van a fijar los isótopos estables en los productos de la fotosíntesis. Las plantas marinas utilizan principalmente carbono inorgánico disuelto (CID) en forma de CO<sub>2</sub>, en contraste con las plantas terrestres que utilizan CO<sub>2</sub> atmosférico, ambos con proporciones de <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C diferentes (Newton, 2010). Es por esto que a pesar de tener el mismo tipo de metabolismo, existe una variación significativa en la relación <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C entre dichos sistemas. El rango de δ<sup>13</sup>C para sistemas marinos va de -30‰ a -18‰, estando los valores más ligeros asociados a mayores latitudes (Rau *et al.*, 1982). Otra fuente de variación a una escala menor es la diferencia entre fitoplancton-bentos, siendo las plantas bentónicas más enriquecidas que el fitoplancton (France, 1995). También la distancia a la costa va a marcar una diferencia, donde los sistemas más cercanos al aporte terrígeno de materia orgánica tendrán valores de δ<sup>13</sup>C más altos (Usui *et al.*, 2006; Ruiz-Cooley y Gerrodette, 2012).

El nitrógeno es el elemento principal para el estudio de las relaciones tróficas, ya que la proporción <sup>15</sup>N/<sup>14</sup>N en los tejidos de un organismo refleja una acumulación considerable a partir de los valores presentes en las presas consumidas. Por lo tanto, calculando una tasa de enriquecimiento en <sup>15</sup>N se puede determinar la posición trófica de los organismos. En los grupos de los consumidores se han medido enriquecimientos de 2.5 a 5‰ de un nivel trófico al siguiente superior (Bearhop *et al.*, 2004).

Los valores de <sup>15</sup>N/<sup>14</sup>N en la producción primaria pueden estar determinados por dos procesos, por la fijación del N inorgánico (N<sub>2</sub>) o por la asimilación de los productos de la nitrificación llevada a cabo por microorganismos, los cuales realizan una discriminación de los isótopos, dando como resultado un fraccionamiento en sus proporciones (Montoya, 2007). Por lo tanto dependiendo del proceso dominante en un área y temporada se observa una diferencia zonificada en los valores de δ<sup>15</sup>N (Voss *et al.*, 2001; Usui *et al.*, 2006; Ruiz-Cooley y Gerrodette, 2012; Wang *et al.*, 2013).

A partir de las señales isotópicas que se observan en las especies dentro de las asociaciones de alimentación, es posible calcular ciertas medidas que se pueden extrapolar a descripciones estructurales de la comunidad. Por ejemplo, en una gráfica de dispersión δ<sup>13</sup>C - δ<sup>15</sup>N se puede delinear el área total ocupada por todo el grupo (aproximación *convex hull*), la cual está influida

por la posición de cada una de las especies en la gráfica, el grado de compactación del grupo y los valores extremos (Layman *et al.*, 2007). Las descripciones que se pueden deducir a partir de estos resultados incluyen la sobreposición de nichos, redundancia trófica de especies en la comunidad, la dispersión de preferencias alimenticias, el rango de diferentes hábitats utilizados y la posición trófica por mencionar algunas (Ramsay y Hobson, 1991; Hobson y Welch, 1992; Post, 2002; Hobson *et al.*, 2002; Bearhop *et al.*, 2004; Layman *et al.*, 2007; Newsome *et al.*, 2012).

Sin embargo, los análisis con isótopos estables tiene varios factores a tomar en cuenta al momento de realizar las interpretaciones, tal vez uno de los que más compete al estudio sobre las asociaciones de alimentación sobre peces de cardumen, es que la dieta total de cada depredador está compuesta por una variedad de presas diferentes. Como consecuencia los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en sus tejidos estarán dados por la amplitud de esa dieta y no solo por los peces de cardumen que son consumidos en el evento. De lo que se deduce que mientras más se alimenten de las asociaciones de alimentación, existe mayor oportunidad de que incorporen la misma señal isotópica de la presa que están consumiendo en común. Para indagar acerca de éstas deducciones realizadas con análisis de isótopos estables se necesita complementar los resultados con los conocimientos sobre la historia de vida de cada especie de depredador (Post, 2002; Layman *et al.*, 2007; Layman y Post; 2008).



## ANTECEDENTES

Las observaciones en campo son el principal medio para obtener evidencias de la alimentación de los organismos, registrar los eventos, las especies que participan en un lugar y las temporadas, sin embargo hay un sesgo debido al esfuerzo de muestreo y existe la limitante de la oportunidad del avistamiento y de la accesibilidad a los sitios de alimentación. Otro modo directo para conocer la alimentación de los depredadores es la descripción de los contenidos estomacales, la cual es útil para describir lo que se ha consumido pero puede dar una generalización falsa o incompleta sobre su dieta, ya que plasma únicamente el último episodio de alimentación del individuo bajo análisis, además se subestima el número de presas de fácil digestión, en contraste con las presas de tejidos más resistentes (Michener y Kaufman, 2007).

Las mediciones tróficas con isótopos estables de carbono y nitrógeno se basan en medir las variaciones de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en los tejidos de los organismos. Los análisis pueden realizarse de manera cualitativa bajo una representación gráfica de los valores de los organismos, y de manera cuantitativa con análisis numéricos que aportan información sobre la posición trófica, el aporte relativo de las presas, cambios de nicho y aspectos métricos de la estructura trófica de una comunidad (Layman *et al.*, 2007). La ventaja que aporta este método, es que proporciona información de todo el conjunto de presas consumidas y asimiladas durante diferentes periodos de tiempo dependiendo del tejido analizado y su tasa de recambio (DeNiro y Epstein, 1978, 1981; Das *et al.* 2000; Bearhop *et al.*, 2004). Esta técnica no se restringe al estudio de ciertos grupos taxonómicos con morfologías similares (Layman *et al.*, 2007), y por lo tanto se pueden determinar las relaciones tróficas entre una variedad de organismos por sus presas consumidas, y los ambientes donde las obtuvieron (France, 1995; Bearhop *et al.*, 2004; Logan y Lutcavage, 2012; Jones *et al.*, 2014).

Los estudios de relaciones tróficas utilizando isótopos estables son de diversas escalas, algunos estudian la amplitud de la dieta intraespecífica, algunos se enfocan en varias especies de un taxón, otros van más allá estudiando las comunidad trófica entre diferentes grupos taxonómicos que habitan una zona geográfica, desde un hábitat o un conjunto de hábitats continuos o incluso separados. Se han realizado también sobre asociaciones de alimentación.

En el Golfo de California se tienen varios ejemplos que utilizan como eje de estudio a la población de una especie que habita zonas en particular. En el Alto Golfo se propuso la amplitud trófica de la

vaquita marina, *Phocoena sinus*. Con los valores isotópicos de la dentina se determinó su nivel trófico posicionándola por encima de una especie hermana, *Phocoena phocoena* (del Pacífico Noreste), y junto con los otros mamíferos marinos, en el nivel de los carnívoros (Rodríguez *et al.* 2009).

Las poblaciones del lobo marino de California, *Z. californianus*, también han sido estudiadas a lo largo de todo el golfo, encontrando que su alimentación está determinada por las presas presentes al rededor de cada lobera (Porrás-Peters *et al.*, 2008).

Otro estudio describió el espectro trófico de las diferentes clases de edad y género del delfín común de rostro largo, *D. capensis* del golfo. A partir de sus valores de  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{34}\text{S}$  se observó que las crías presentan el mayor nivel trófico debido a la lactancia (catabolismo tisular de madres para producir leche), pero conforme crecen y se alimentan por sí mismos, cambian su alimentación por presas de niveles tróficos inferiores cercanas a la costa. Al volverse adultos, se alimentan de niveles tróficos superiores e incluso de presas de hábitats oceánicos (Niño-Torres *et al.*, 2006).

Un ejemplo de estudio sobre un grupo taxonómico es el de cinco especies de tiburones del Mar de Irlanda, éstos mostraron un amplio rango en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ , el cual fue atribuido a que las especies tienen diferentes nichos de alimentación (Domi *et al.*, 2005). Los rangos de  $\delta^{15}\text{N}$  fueron similares a los obtenidos por Das *et al.* (2003) para los delfines *Stenella coeruleoalba* y *Lagenorhynchus albirostris* en la misma región, por lo que ésta comparación los coloca en un nivel trófico superior. Dentro de sus resultados, encontraron que tres especies, *Galeus melastomus*, *Mustelus asterias* y *Scyliorhinus canicula* se encuentran relacionadas por sus valores de isótopos estables, ya que los tres se alimentan de invertebrados. Una cuarta especie de tiburón, *Galeorhinus galeus*, se colocó en un nivel trófico superior a las otras debido a su alimentación principalmente piscívora. Por último, *Squalus acanthias* tuvo niveles de  $\delta^{15}\text{N}$  que no coincidían con los resultados de otro estudio realizado con contenidos estomacales por Ellis *et al.* (1996 en Domi *et al.*, 2005) para la misma especie en el Mar de Irlanda. Los autores atribuyeron esto a que en el Mar Céltico éste tiburón se alimenta de peces con bajos niveles de  $\delta^{15}\text{N}$  que son abundantes en esa región pero no así en el Mar de Irlanda. También se menciona el efecto que puede tener la migración en los valores bajos de  $\delta^{15}\text{N}$ , que en conjunto con el lento crecimiento de los elasmobranquios, se puede estar reflejando la dieta de otro sitio, durante otra temporada.

Sobre comunidades enteras se tienen los trabajos de Hobson y Welch (1992) y Hobson *et al.* (2002) en donde se estableció la posición trófica para dos comunidades del Ártico, desde la materia orgánica particulada hasta los grandes mamíferos marinos, utilizaron análisis de isótopos estables de nitrógeno y carbono y contenidos estomacales. Se observó que el oso polar (*Ursus maritimus*), que se alimenta únicamente de focas anilladas (*Phoca hispida*), tuvo un valor medio de  $\delta^{15}\text{N}$  de 21.1‰. Después del oso polar se tuvo a las focas, aves, ballenas y peces, e invertebrados como anfípodos y filtradores con valores medios de  $\delta^{15}\text{N}$  entre 17.5‰ y 12.5‰. Se enfatizó que el bacalao ártico (*Boreogadus saida*) es una presa común para los depredadores analizados, pero que los invertebrados de niveles tróficos inferiores también son importantes en la transferencia de energía a los niveles tróficos más altos.

En un estudio sobre asociaciones de alimentación utilizando análisis de isótopos estables se determinó el tipo de relación entre el atún, *Thunnus alalunga*, el delfín listado, *Stenella coeruleoalba* y el delfín común, *Delphinus delphis* del Noreste del Atlántico. Sus valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en el hígado reflejaron que regularmente cada depredador se alimenta de presas diferentes aunque se les vea en asociaciones. Resaltan que en los análisis de músculo, el atún tuvo niveles de  $\delta^{15}\text{N}$  mayores que los delfines, los cuales, usualmente tienen los niveles tróficos superiores; por otro lado, presentó valores de  $\delta^{13}\text{C}$  menores que los delfines, indicando que dentro de un mayor lapso de tiempo su alimentación es distinta (Das *et al.*, 2000).

En cuanto a las asociaciones de alimentación existe un estudio en el Golfo de California y la costa occidental de la Península de Baja California que registra a las especies participantes (Gallo-Reynoso, 1991). A pesar de que éste estudio todavía no integra el análisis de isótopos estables, existen registros independientes sobre los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  para algunas de las especies observadas. El componente principal que inicia la asociación es el delfín común de rostro largo, con valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de -14.7 a -9.6‰ y de  $\delta^{15}\text{N}$  de 13.5 a 21.2‰. Debido a la formación de grupos de edades para alimentarse, ésta especie ocupa niveles tróficos desde 3.1 a 4.6 (Niño-Torres *et al.*, 2006). En estas asociaciones se involucra el lobo marino de California, el cual se integra sólo cuando el cardumen ya ha sido acorralado por los delfines; con valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de alrededor de -15.9‰ y de  $\delta^{15}\text{N}$  de 21.8‰ y un nivel trófico de 4.1 (Aurioles-Gamboa *et al.*, 2009). Entre las principales especies de aves que acuden al evento para alimentarse se encuentran los bobos de patas azules, los bobos cafés, los pelicanos cafés, el cormorán de Brandt y el cormorán orejudo (*P. auritus*), los cuales son considerados por Gallo-Reynoso (1991) en una posición trófica justo por

debajo de los delfines y los lobos marinos. En otros estudios de isótopos estables, donde se analizan otras comunidades, se posiciona a las aves en niveles tróficos por debajo o junto a los mamíferos marinos (de 3.2 a 4.1) (Hobson y Welch, 1992; Hobson *et al.*, 2002). La posición trófica de los peces grandes está por debajo de las aves (Gallo-Reynoso, 1991), ubicándose en el nivel trófico de 2.5 a 3.8 (Hobson y Welch, 1992; Hobson *et al.*, 2002). Otras especies participantes son la ballena de aleta (Gallo-Reynoso, 1991) con un nivel trófico de 3.2 (Niño-Torres *et al.*, 2006) y la ballena sardinera o rorcual tropical *Balaenoptera edeni* (Gallo-Reynoso, com. pers.). Entre las presas se mencionan a la sardina monterrey *S. sagax* y la sardina japonesa *E. teres* (Gallo-Reynoso, 1991), con valores medios de  $\delta^{13}\text{C}$  de -18.5‰ y -17.9‰ respectivamente (Gendron *et al.*, 2001).

Como se puede notar, los análisis de isótopos estables proporcionan información sobre la dieta de los organismos, la fuente de materia y energía de su red trófica y sus respectivas posiciones tróficas. Integrar este tipo de datos en un estudio sobre los depredadores de una asociación de alimentación podría elucidar la proporción con que éstos se alimentan del cardumen y la importancia que tiene en toda su dieta. Sin embargo, los estudios sobre las relaciones tróficas utilizando isótopos estables van más allá de solo describir la posición de los organismos. Layman *et al.* (2007) proponen la aplicación de medidas comúnmente usadas en ecomorfología, pero esta vez utilizando las señales isotópicas de los consumidores de una red trófica estuarina de las Bahamas. Ellos obtienen el rango en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y de  $\delta^{15}\text{N}$ , el área total, la distancia media al centroide, la distancia media al vecino más cercano y la desviación estándar de la distancia media del vecino más cercano. Ejemplifican como los valores extremos de la esponja hígado de pollo (*Chondrilla nucula*) contribuyen con una mayor diversidad a la red trófica y su pérdida ocasionaría el retiro de un filtrador especializado; del mismo modo su presencia se ve reflejada en los valores del rango de  $\delta^{15}\text{N}$  y el área total. Por otro lado, muestran como dos especies con valores similares equivalen a una “redundancia” ecológica, y que con la pérdida de una de ellas no se afectan los valores de los rangos de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ , ni el área total; y pese a que no afecta la diversidad trófica como un todo, la pérdida de la redundancia disminuye el valor de la distancia media al vecino más cercano. Finalmente se enfatiza en la importancia de considerar la historia de vida de los organismos que componen el estudio.

Ante la utilidad que demuestra el uso de los isótopos estables de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  y su aplicación en diversos análisis estadísticos fundamentados en las teorías sobre redes tróficas, se espera que sirvan para dar explicaciones sobre lo que pasa en las asociaciones de alimentación promovidas

por el comportamiento depredatorio grupal del delfín común de rostro largo. Ya que para estudiar las redes tróficas, es importante primero definir su estructura en términos de las relaciones o interacciones que se llevan a cabo por sus componentes (Dambacher *et al.*, 2010).

## **HIPÓTESIS**

- Las señales isotópicas de carbono y nitrógeno entre los depredadores que componen una asociación de alimentación serán similares debido a que existe un efecto trófico recíproco en la actividad alimenticia de los mismos.

## **OBJETIVOS**

### **General**

- Describir la trama trófica de los depredadores de las asociaciones de alimentación en el Golfo de California, con base en sus valores isotópicos de N y C.

### **Particulares**

- Recopilar de registros en campo y estudios existentes a las especies de depredadores y presas que participan en las asociaciones de alimentación.
- Analizar los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de las especies que participan en las asociaciones de alimentación para determinar sus posiciones tróficas e interacciones.

## **METODOLOGÍA**

### **Área de estudio: Golfo de California**

Se localiza entre el Noroeste continental de México y la Península de Baja California. La región costera del Este se conforma por los estados de Sonora, Sinaloa, Nayarit y parte de Jalisco; su lado Oeste está delimitado por los estados de Baja California y Baja California Sur. El extremo Norte se caracteriza por la formación del Delta del Río Colorado, y el extremo Sur por la boca que conecta al golfo con el Océano Pacífico. Su forma es alargada con orientación Norte-Sur cuya longitud es de 1,130 km y con un ancho que va de los 80 a 209 km (Lluch-Cota *et al.*, 2007). La zona marina presenta zonas con una profundidad que va desde los 200 m en el Alto Golfo, y se va incrementando hacia el Sur alcanzando los 3,000 m (Lluch-Cota *et al.*, 2007).

El golfo cuenta con un complejo insular de alrededor de 900 islas e islotes (CONANP, 2013), el fondo marino está formado por fallas tectónicas, cuencas, depresiones, bancos, elevaciones, escarpes, patrones de sedimentación (Nava-Sánchez *et al.*, 2001; Aragón-Arreola *et al.*, 2005; Lluch-Cota *et al.*, 2007) y cordilleras volcánicas (Fabriol *et al.*, 1999) que aportan complejidad al fondo marino.

El clima dentro del golfo tiene la influencia de los vientos estacionales. Marinone *et al.* (2004) argumentaron que debido a que la Península de Baja California y la región continental de México canalizan los vientos a lo largo del Golfo, se produce un régimen de vientos muy particular, en invierno los vientos son del Noroeste y en verano del Sureste. Este efecto de los vientos influye en la ubicación y temporalidad de las surgencias, ocurriendo a lo largo del continente en invierno y primavera, de lado de la península en verano y en la región de las Grandes Islas las surgencias ocurren todo el año.

El área en que se realizaron las observaciones para registrar avistamientos de asociaciones de alimentación se encuentra situada en la parte media del Golfo de California entre el área del cinturón insular o de las Grandes Islas en donde se encuentra la Isla San Esteban y el área de la Reserva de la Biosfera Isla San Pedro Mártir (Diario Oficial, 2002), hasta las aguas aledañas a la Isla San Pedro Nolasco. Se seleccionó de esa manera ya que se considera que las regiones insulares están asociadas a procesos físicos, químicos y biológicos que favorecen la ocurrencia de estos eventos, como la heterogeneidad en el relieve del fondo marino, corrientes superficiales,

surgencias, áreas para el desove y resguardo de alevines, y para el alojamiento de otras especies de presas y depredadores.

### **Trabajo de campo**

Se realizaron salidas en diversos tipos de embarcación para la búsqueda de eventos de alimentación a diversas horas del día, estadios mensuales y temporadas del año. Se realizaron trece salidas a bordo del yate Más Bravo, 7 salidas en panga y una en el velero Loomings, los recorridos se realizaron a una velocidad de 7 a 8 nudos. Al observar los eventos de asociaciones de alimentación la embarcación se dirigió al sitio para realizar la identificación de las especies presentes y la toma de datos oceanográficos, como son los factores físicos, químicos y batimétricos (Anexo 1 y 2).

El registro de la fecha y hora del día pueden ser factores importantes por que aportan información sobre la actividad de las especies y sus preferencias para alimentarse a cierta hora del día, lo que pudiera tener relación con alguna otra variable, como la actividad de las presas debido a factores ambientales (Ballance *et al.*, 2006), como lo es la incidencia de luz y la ascensión y descenso de la zona fótica y su fauna asociada en la columna de agua. El momento del mes podría tener alguna influencia debido al estado en el ciclo lunar, ya que se ha visto que la fuerza de marea junto con la fricción en el fondo, genera giros verticales y horizontales que provocan la mezcla del agua con su consecuente efecto biológico, como el aporte de nutrientes en las surgencias (Mateos *et al.*, 2006; Salas-de-León *et al.*, 2011). Esto también tiene influencia en la variabilidad de la zona fótica, ya que con luna llena alcanza mayor profundidad y con luna nueva se encuentra más somera, lo que influye en la alimentación de los depredadores.

### **Especies participantes en las asociaciones de alimentación y sus valores isotópicos de C y N**

Se realizó un listado de todas las especies de depredadores y presas participantes en las asociaciones de alimentación en el Golfo de California. El listado incluye registros bibliográficos y las observaciones de campo realizadas en éste estudio. Después se procedió a recopilar sus valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  reportados en la bibliografía, considerando la localidad y temporada de recolección de las muestras utilizadas, así como el tejido analizado para obtener el valor isotópico de los organismos. También se colectaron muestras para completar el listado de valores isotópicos, para lobo marino de California se proporcionaron vibrisas de crías por parte de un proyecto de investigación para su monitoreo (SGPA/DGVS/05196, 2013). Así mismo, se buscó



colectar plumas de aves durante las observaciones. Para los peces pelágicos mayores se tiraron líneas de pesca con caña y piola, y para obtener muestras de peces de cardumen se contó con el apoyo de un personal de observación a bordo de barcos sardineros de la región del centro del Golfo de California. Las muestras de los peces se mantuvieron en refrigeración o congelación durante el transporte hasta ser llevadas al congelador de CIAD Guaymas, Sonora, donde permanecieron hasta su procesamiento.

#### *Procesamiento de muestras en laboratorio*

Un factor importante a considerar es la selección del tipo de tejido que se utiliza para los estudios tróficos con los isótopos estables, ya que el tejido refleja los valores isotópicos de la alimentación en el tiempo en que dicho tejido fue sintetizado, y cada tejido tiene una tasa diferente de recambio. Esto indica que los tejidos blandos que son regenerados en periodos de días o semanas, reflejaran la dieta reciente del individuo, y por otro lado, los tejidos duros son inertes y pueden aportar información de hasta varios años atrás (Newton, 2010).

En este estudio se usaron diferentes tipos de tejido dependiendo de la especie muestreada, procurando escoger los tejidos inertes (hueso, pelo, plumas o con una tasa de recambio larga), ya que la naturaleza de las especies participantes indica que no se alimentan únicamente de las asociaciones y entonces, utilizar los valores de un tejido duro, tiene mayor probabilidad de reflejar su participación en estos eventos al abarcar la alimentación del individuo en un periodo de tiempo más largo. Al contrario, los tejidos blandos estarían reflejando la alimentación de días-semanas en que tal vez, el individuo no participó en dichos eventos.

De las muestras obtenidas se seleccionaron las necesarias por especie para el análisis de valores isotópicos. Las muestras se transportaron al Laboratorio de Química del CICIMAR La Paz, B. C. S. para su tratamiento como se describe a continuación.

*Músculo.*- cada pieza de músculo de pescado se procesó de la siguiente manera:

- i. A partir de la muestra congelada se diseccionó aproximadamente un cubo de  $0.5 \text{ cm}^3$ , se colocó en una caja de Petri previamente etiquetada y se destazo con un bisturí.
- ii. La muestra se metió a una estufa a  $55 \text{ }^\circ\text{C}$  por 72 horas.
- iii. Con ayuda de un bisturí se retiraron las hojuelas secas de músculo y se guardaron dentro de un vial con tapa hasta el siguiente paso.

- iv. Las hojuelas se maceraron con un mortero hasta obtener un polvo fino y homogéneo.
- v. En la balanza analítica se pesó de 0.8 – 1.2 mg de polvo y se colocó en cápsulas de estaño de 3 x 5 mm.

En el procesamiento del músculo no se extrajeron lípidos debido a que se considera que los consumidores digieren y asimilan las partes lipídicas de su alimento, pasan a formar parte de sus tejidos y por lo tanto, de sus valores isotópicos. Contrario al método convencional en el que se extraen lípidos con el argumento de que tienen una mayor proporción de  $^{12}\text{C}$  en comparación con los otros componentes del tejido (DeNiro y Epstein, 1979).

*Vibrisas.*- cada vibrisa de cría de *Z. californianus* se procesó de la siguiente manera:

- i. Se coloca la pieza en un vial con cloroformo:metanol en partes iguales durante 5 horas.
- ii. Se seca y se corta la sección más reciente de crecimiento lo suficiente para pesar 0.8 – 1.2 mg.
- iii. La parte seccionada se empaqueta en cápsulas de estaño de 3 x 5 mm.

*Pluma.*- La pluma colectada se preparó de la siguiente manera:

- i. Se coloca la pieza en un vial con cloroformo:metanol en partes iguales durante 5 horas.
- ii. Se seca y se corta la base del cálamo lo suficiente para pesar 0.8 – 1.2 mg.
- iii. La parte seccionada se empaqueta en cápsulas de estaño de 3 x 5 mm.

Todas las cápsulas con las muestras se almacenaron en charolas de PCR para ser enviadas al Laboratorio de Isótopos Estables de la Universidad de California en Santa Cruz, E.U.A. y ser procesadas en el espectrómetro de masas y obtener los valores de  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ .

Posterior a la obtención de los valores de  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  de los tejidos de los organismos, se requiere estandarizarlos con un nivel de referencia para realizar las comparaciones relativas entre ellos, en este caso se usó el valor estándar del *Vienna Pee Dee Belemnite* (V-PDB) cuyo valor original se basa en el esqueleto carbonatado de un cefalópodo del Cretácico (Newton, 2010). Los valores de  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  se estandarizaron con los valores del nitrógeno atmosférico o AIR (Atmospheric Isotope Reservoir) para así poder compararlos (Newton, 2010).

Los valores de la relación del isótopo pesado con el ligero ( $R = ^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ó  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) de los organismos y el estándar se expresa con el símbolo delta ( $\delta$ ) y se obtiene con la fórmula:

$$1) \delta = \left( \left( \frac{R_{muestra}}{R_{estandar}} \right) - 1 \right) * 1000$$

para expresar mejor los valores, las unidades resultantes se encuentran en partes por mil (‰) (Dawson y Brooks, 2001).

Además, para el caso de los valores obtenidos de las vibrisas de cría de *Z. californianus* se realizó una corrección de menos 2.1‰ en  $\delta^{15}\text{N}$  para contrarrestar el alto contenido de  $^{15}\text{N}$  de la leche materna (Porrás-Peters *et al.*, 2008).

### **Estadística descriptiva**

Se realizó la descripción estadística de la base de datos total que integra la MOP, fitoplancton, presas de cardumen y a los depredadores. El rango de valores de los parámetros medidos ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) a lo largo de toda la red bajo estudio permite establecer el rango de fraccionamiento que se da desde la producción primaria hasta los depredadores tope, y algunos aspectos geográficos y biológicos, como la variedad de hábitats utilizados por los depredadores y la variedad en la dieta de todos en conjunto. También se calculó los valores mínimos y máximos que caracterizan los valores del evento en el Golfo de California, y la media y mediana para dar un panorama general. Se realizó una gráfica de dispersión con los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  en el eje X y  $\delta^{15}\text{N}$  en el eje Y para ver la dispersión de los valores de las especies en el espacio isotópico.

### **Descripción del grupo de depredadores**

Se utilizó al grupo de los depredadores como un solo compartimento de estudio ya que representan a un grupo de especies que mediante los eventos de alimentación se observan interactuando más estrechamente que con otras especies de depredadores o presas de la comunidad. Se graficaron las especies con sus valores isotópicos medios en un diagrama de puntos donde se puede observar con más detalle la posición de un depredador con respecto a otro.

Para ver si existen diferencias significativas entre el grupo de depredadores se calculó un análisis de varianza (ANOVA) para un diseño completamente aleatorizado y de una vía (Daniel, 1979) para cada elemento ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ). Se enunció la hipótesis nula,  $H_0$ , de que la media ( $X_j$ ) de todas las poblaciones son iguales, y la hipótesis alterna,  $H_A$ , de que al menos un par de poblaciones tienen media significativamente diferente, con un nivel de significancia de 5% ( $F= 0.05$ ). El ANOVA

requiere que se obtenga la razón de varianzas (R.V.) entre el cuadrado medio entre grupos ( $CM_{entre}$ ) y el cuadrado medio dentro de los grupos ( $CM_{dentro}$ ) como sigue:

$$2) CM_{entre} = \frac{\sum^k \frac{T_{.j}^2}{n_j} - T^2 \cdot \frac{1}{N}}{k-1}$$

$$3) CM_{dentro} = \frac{\sum^k \sum^{n_j} (X_{ij} - \bar{X}_{.j})^2}{\sum^k (n_j - 1)}$$

donde  $i$ = cada valor de un grupo,  $j$ = cada grupo,  $n$ = número de valores por cada grupo,  $k$ = número de grupos,  $N$ = número de valores por todos los grupos,  $T_{.j}$  es la suma de los valores de la especie  $j$  y  $T_{..}$  es la suma de los valores de la totalidad de las especies.

$$4) \text{ Entonces } R.V. = \frac{CM_{entre}}{CM_{dentro}}$$

Posteriormente se obtiene el valor de  $F$  en Tablas con un nivel de significancia del 5% y con los grados de libertad ( $g. l.$ ) del  $CM_{entre}$  y el  $CM_{dentro}$ :

$$5) g.l. = \frac{k-1}{\sum^k (n_j - 1)}$$

Si la razón de varianzas (R. V.) obtenida del cálculo excede la  $F$  de Tablas entonces se rechaza  $H_0$ .

Para detectar si existen diferencias significativas entre pares de especies se realizó una prueba de comparaciones múltiples con el método GT2 de Hochberg (1974) (Sokal y Rohlf, 1981). Éste método se basa en  $m_{\alpha[k^*, v]}$ , que es el valor crítico de la distribución del Módulo Máximo Estudentizado (SMM por sus siglas en inglés) con parámetros  $k^* = k(k-1)/2$  y  $v$ = grados de libertad. Para su cálculo según Sokal y Rohlf (1981) se realiza una matriz, en que las especies se ordenan en las columnas y filas de menor a mayor según el valor de sus medias del parámetro en cuestión ( $\delta^{13}C$  o  $\delta^{15}N$ ). Para cada par de especies se calcula la diferencia mínima significativa (MSD por sus siglas en inglés):

$$6) MSD_{ij} = m_{\alpha[k^*, v]} \sqrt{S_{X_i}^2 + S_{X_j}^2}$$

en que la segunda parte de la ecuación es el error estándar calculado:

$$7) S_{X_i}^2 = \frac{CM_{dentro}}{n_i}$$

Y se multiplica por el valor de la primera parte de la ecuación obtenido de las Tablas para el SMM. El resultado se coloca arriba de la diagonal de la matriz. Debajo de la diagonal se coloca el valor absoluto de la diferencia entre las medias. Los pares de especies son significativamente diferentes si el valor debajo de la diagonal es mayor o igual que el valor arriba de la diagonal:

$$|X_j - X_i| \geq MSD_{ij}^*$$

*existen diferencias significativas.*

Éste método prueba la significancia del rango de las medias y es conveniente cuando los grupos que se quieren comparar tienen una  $n$  muy diferente (Sokal y Rohlf, 1981) como lo es en éste estudio. Se aplicó para cada elemento.

### **Nivel trófico**

Utilizando la fórmula propuesta por Post (2002) se determinó el nivel trófico (NT) por medio de los valores isotópicos de nitrógeno de las especies:

$$8) NT = \lambda + (\delta^{15}N_{depredador} - \delta^{15}N_{base})/\Delta_n$$

donde  $\lambda$  es la posición trófica del organismo utilizado para el valor de  $\delta^{15}N_{base}$ , el cual es un organismo de la misma cadena trófica pero con un NT inferior al depredador;  $\delta^{15}N_{depredador}$  es el valor del depredador que se quiere estimar y  $\Delta_n$  es el factor de enriquecimiento de un NT a otro.

Primero se calculó el NT de las presas (zooplankton y peces de cardumen) utilizando como  $\delta^{15}N_{base}$  el promedio de los valores de fitoplancton (11.7‰) con un NT de 1. Para calcular el NT de los depredadores se seleccionó a *S. sagax* como  $\delta^{15}N_{base}$  con un valor de 13.3‰ y un NT de 2. El valor de  $\Delta_n$  utilizado fue de 3.4, que es el promedio del enriquecimiento entre el alimento y consumidor estudiados por DeNiro y Epstein (1981).

### **Medidas sobre la estructura trófica de la comunidad**

Para calcular las medidas estructurales basadas en las señales isotópicas primero se tuvo que definir la unidad trófica que conformaría la comunidad de estudio. Como el objetivo son asociaciones de especies que se alimentan de un recurso en común como es un cardumen, la

unidad se formó por las especies de depredadores que se reportan en dichas asociaciones. También se realizó el cálculo de los parámetros bajo distintos escenarios en que se excluyen miembros de la comunidad de depredadores bajo estudio. Estos se seleccionaron según la influencia que tienen en la comunidad, por ejemplo las especies con valores extremos o como el delfín común de rostro largo que promueve las asociaciones.

Se utilizaron los valores medios por especie para obtener las siguientes medidas según Layman *et al.* (2007):

- a) Rango de  $\delta^{15}\text{N}$  (RN): es la distancia entre el valor mínimo y máximo de  $\delta^{15}\text{N}$ . Representa la estructura vertical de la red trófica.
- b) Rango de  $\delta^{13}\text{C}$  (RC): es la distancia entre el valor mínimo y máximo de  $\delta^{13}\text{C}$ . Representa la variedad de hábitats utilizados en la base de la red trófica.
- c) Área total (AT): es el área que ocupan todos los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en la representación gráfica. Es un indicador de la extensión total de la diversidad trófica. Para este punto se siguieron los pasos descritos por Newsome *et al.* (2012). Primero, en el diagrama de puntos de dispersión de los depredadores, se seleccionó arbitrariamente un punto extremo, en este caso el inferior izquierdo. Se trazó una línea a otro punto de manera tal, que todos los demás puntos quedaran a un solo lado de dicha línea. Así se prosiguió hasta completar un polígono (*convex hull*) que englobó a todos los puntos. Para calcular el área, se debe dividir al polígono en triángulos, obtener el área de cada triángulo y sumarlos. Para esto se aplicó la fórmula para el *Convex Hull Area*:

$$9) \text{CHA} = \frac{1}{2} \sum |v_i * v_{i+1}|$$

donde  $v$  corresponde a cada vector  $i$ , que es un lado de cada triángulo, y su multiplicación debe estar dada por el producto cruz.

- d) Distancia media al centroide (DC): el centroide es un punto de dispersión en el espacio isotópico cuyas coordenadas  $X$ ,  $Y$  son el promedio de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de los depredadores. Para el cálculo de éste parámetro primero se obtiene la distancia Euclidiana de cada depredador al centroide y después se promedian esas distancias. Para el cálculo de la distancia Euclidiana entre dos puntos se utilizó la fórmula:

$$10) \text{dE} = \sqrt{(X_2 - X_1)^2 + (Y_2 - Y_1)^2}.$$

Esta es una medida del grado promedio de la diversidad trófica en la unidad de estudio, también es una función del grado de espaciamiento de las especies.

- e) Media de la distancia al vecino más cercano (VMC): es la media de las distancias Euclidianas de cada especie a su vecino más cercano en la gráfica de dispersión de valores isotópicos. Es una medida de la compactación del grupo de especies y da una idea de la redundancia trófica o de la diversidad de nichos.
- f) Desviación estándar de la distancia al vecino más cercano (DEVMC): es una medida de la homogeneidad en la compactación de especies. Los valores bajos indican una distribución más uniforme de los nichos.

## RESULTADOS

### Salidas de campo

A lo largo del año 2013 se realizaron 21 salidas en la zona central del Golfo de California (Figura 1) para la observación de asociaciones de alimentación completando un total de 128 horas.

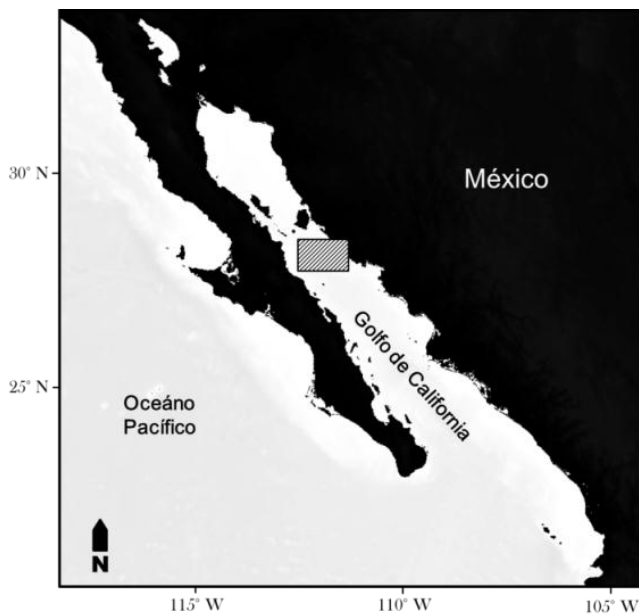


Figura 1. El área de estudio se ubica en la zona central del Golfo de California representada con un rectángulo.

En este tiempo se observaron ocho grupos de delfín común de rostro largo, *D. capensis*, de los cuales cuatro se encontraban en actividad de alimentación y en los que se observó otras especies que se alimentan de peces de cardumen (Figura 2).

### Composición de especies en las asociaciones de alimentación

La base de datos que compila a las especies que participan en las asociaciones de alimentación en la parte central del Golfo de California se formó tanto con las especies observadas (Tabla 1) como con las especies reportadas por Gallo-Reynoso (1991) (Tabla 2).

Se procedió a compilar los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  existentes en la bibliografía para especies de depredadores y presas del Golfo de California (Anexo 3), a partir de esa recopilación, se extrajeron las especies registradas en las asociaciones de alimentación. Cuando se encontraron diferentes registros para una misma especie se promediaron para trabajar los análisis estadísticos.



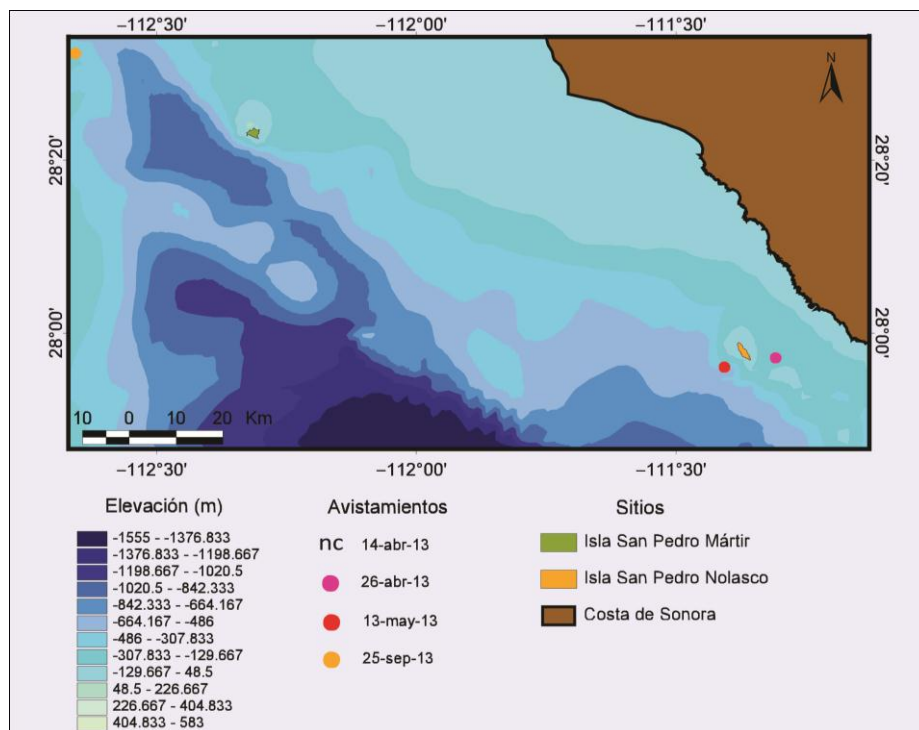


Figura 2. Mapa de la zona de monitoreo para el avistamiento de asociaciones de alimentación. Se muestra con puntos los eventos avistados. nc= el 14 de abril no se cuenta con coordenadas por lo que no aparece en el mapa.

Tabla 1. Registro de especies observadas en las asociaciones de alimentación en el presente estudio.

<b>Fecha</b>	<b>Lugar</b>	<b>Especies</b>
14 abril 2013	Guaymas	<i>Delphinus capensis</i> <i>Balaenoptera edeni</i> <i>Sula leucogaster</i> <i>Pelecanus occidentalis</i>
26 abril 2013	Isla San Pedro Nolasco	<i>D. capensis</i> <i>Z. californianus</i> <i>S. leucogaster</i> <i>P. occidentalis</i> <i>Larus occidentalis</i> <i>Oceanodroma microsoma</i>
13 mayo 2013	Isla San Pedro Nolasco	<i>D. capensis</i> <i>B. edeni</i> <i>S. leucogaster</i> <i>S. neboxii</i> <i>Sardinops sagax</i>
25 septiembre 2013	Isla San Esteban	<i>D. capensis</i>

Tabla 2. Especies participantes en las asociaciones de alimentación reportadas por Gallo-Reynoso (1991). \*Gallo-Reynoso, registro no publicado.

<b>Especies</b>	
<i>Delphinus capensis</i>	<i>Sterna elegans</i>
<i>Balaenoptera physalus</i>	<i>Larus hermannii</i>
<i>Zalophus californianus</i>	<i>Larus livens</i>
<i>Sula leucogaster</i>	<i>Larus californianus</i>
<i>Sula nebouxii</i>	<i>Euthynnus lineatus</i>
<i>Pelecanus occidentalis</i>	<i>Caranx caballus</i>
<i>Phalacrocorax penicillatus</i>	Tiburones
<i>Phalacrocorax auritus</i>	<i>Sardinops sagax caerulea</i>
<i>Phalaropus lobatus</i>	<i>Ophistonema</i> spp.
<i>Oceanodroma melania</i>	<i>Etrumeus teres</i>
<i>Stercorarius parasiticus</i>	<i>Cetengraulis mysticetus</i>
<i>Stercorarius pomarinus</i>	<i>Scomber japonicus</i>
<i>Sterna maxima</i>	<i>Merluccius productus</i>
	<i>Coryphaena hippurus</i> *

Sin embargo las fuentes de datos para *D. capensis* fueron de dos estudios realizados bajo diferentes condiciones que tienen como consecuencia una variabilidad ajena a la variabilidad esperada por las diferencias en la alimentación de los individuos. Estos factores de variación son la diferencia de tejidos, localidad y temporada. El estudio de Niño-Torres *et al.* (2006) contiene muestras de diente completo de 39 individuos varados a lo largo del Centro y Norte del golfo durante un periodo de 1981 a 1995, a este conjunto de datos se les nombró *D. capensis 1*; los datos de Díaz-Gamboa (2009) incluye muestras de piel de 35 individuos de Bahía de La Paz y 4 del Centro del golfo colectadas en 2005, a los cuales se nombró *D. capensis 2*. Es por esto que no se promediaron pero se realizaron algunas correcciones para hacerlos comparables en éste estudio, dicha corrección se enfocó a la diferencia por el tipo de tejido. En los dientes y hueso existe un enriquecimiento de  $^{13}\text{C}$  de alrededor de 2‰ en comparación a los otros tejidos (Tabla 11, Anexo 4), por lo tanto se procedió a realizar ésta corrección en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de *D. capensis 1*. Consecuentemente se corrigió su valor de  $\delta^{15}\text{N}$ , pero debido a que el  $\delta^{15}\text{N}$  tiene un rango de variación mayor entre especies, que la variación entre individuos de la misma especie (DeNiro y Epstein, 1981), se prefirió utilizar los valores reportados en un solo estudio que analizó piel y diente de los mismos individuos de calderón común *Globicephala melas* (Abend y Smith, 1995). Entonces, la corrección realizada para los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de *D. capensis 1* fue de 0.9‰ (Tabla 12, Anexo 4).

Se utilizaron valores de los eufaúsidos *Nematocelis difficilis* (Gendron *et al.* 2001) y *Nyctiphanes simplex* (Jaume-Schinkel 2004). También se incluyeron los valores de fitoplancton reportados por Díaz-Gamboa (2009) para cuatro zonas del Golfo de California. Se les realizó un ANOVA de una vía y prueba pareada de Tukey-Kramer para ver cómo se relacionan las zonas por sus valores de isótopos estables. Los resultados indicaron que la zona de la Boca del Golfo de California es diferente a las otras debido a sus valores de  $\delta^{15}\text{N}$ , mientras que las zonas Norte, Centro y Sur del golfo son similares (Tabla 13, Anexo 5) por lo que se decidió excluir los valores de la Boca para el estudio.

La base de datos de señales isotópicas se completó con mediciones de materia orgánica particulada (MOP) realizadas por B. Popp de la Universidad de Hawaii en 2005. Para el presente estudio se trabajó con el promedio de dos zonas, la parte Norte y la parte Central del golfo.

#### **Obtención de muestras para su valoración isotópica**

Las muestras de peces de cardumen proporcionadas por el observador abordo de barcos sardineros corresponden a cuatro viajes de pesca, de las cuales se obtuvieron sardina crinuda *Opisthonema libertate* y anchoveta norteña *Engraulis mordax*; durante la pesca de ésta última en Canal Salsipuedes se observó a 100 metros a un grupo de *D. capensis* alimentándose en asociación con gaviotas (*L. livens* y *L. hermannii*). Las muestras de peces pelágicos mayores obtenidas constaron de 15 individuos de dorado *Coryphaena hippurus* y un individuo de sierra del Pacífico *Scomberomorus sierra*. Para el lobo marino de California se obtuvieron 27 vibrisas de crías en dos islas de la parte central del golfo. También se colectó una pluma caudal de *S. neboxii* durante las observaciones en la parte central del golfo (Tabla 3).

#### **Procesamiento de muestras en laboratorio**

Del conjunto de muestra recolectada se seleccionó lo necesario para el análisis isotópico. En cuanto a los peces de cardumen *E. mordax* y *O. libertate* se escogieron 8 de cada localidad sumando un total de 16 individuos por especie. En el caso de los peces pelágicos mayores se consideraron un máximo de 5 individuos para su estudio, por lo tanto fueron cinco para *C. hippurus* y el único obtenido de *S. sierra*; el tejido de los peces analizado fue el músculo. En cuanto a la pluma de *S. neboxii* y las vibrisas se utilizó la parte más reciente de crecimiento de todas las muestras obtenidas (Tabla 3).

Tabla 3. Compendio del tipo y cantidad de muestras obtenidas y seleccionadas para obtener sus valores isotópicos.

<i>Tipo</i>	<i>Cantidad colectada</i>	<i>Localidad</i>	<i>Fecha</i>	<i>Analizadas para <math>\delta^{13}C</math> y <math>\delta^{15}N</math></i>
<i>E. mordax</i>	5 kilos	Canal Salsipuedes	11 jun 2013	8 individuos
<i>E. mordax</i>	5 kilos	---	13 jun 2013	8 individuos
<i>O. libertate</i>	7 kilos	Tastiota	7 ago 2013	8 individuos
<i>O. libertate</i>	7 kilos	El Cochorit	-- ago 2013	8 individuos
<i>C. hippurus</i>	15 individuos	Centro del Golfo de California	17 al 29 sep 2013	5 individuos
<i>S. sierra</i>	1 individuo	Centro del Golfo de California	17 sep 2013	1 individuo
<i>S. neboxii</i>	1 pluma	Centro del Golfo de California	--sep 2013	1 pluma
<i>Z. californianus</i>	10 vibrisas	Isla San Pedro Mártir	-- jul 2013	10 vibrisas
<i>Z. californianus</i>	4 vibrisas	Isla San Pedro Mártir	--sep 2013	4 vibrisas
<i>Z. californianus</i>	3 vibrisas	Isla San Pedro Nolasco	--sep 2013	3 vibrisas

### Base de datos total

La base de datos final global incluyó 39 registros, de los cuales 5 son mamíferos marinos, 15 son aves y 5 peces considerados depredadores; 7 registros de peces considerados como presa, 2 de zooplancton, 3 valores de fitoplancton y dos de materia orgánica particulada (MOP) de diferentes zonas (Tabla 4). No existen valores isotópicos registrados para todas las especies, ni todas forman parte de las muestras analizadas en el presente estudio, por lo que se tuvieron que excluir para los análisis estadísticos sobre las relaciones isotópicas de la comunidad.

Tabla 4. Grupo de especies para el estudio de la comunidad de las asociaciones de alimentación y el promedio de sus valores isotópicos reportados. Las celdas vacías indican que no se cuenta con el valor. Para más detalles consultar el Anexo 3.

<i>Especie</i>	$\delta^{13}C\%$	$\pm DE$	$\delta^{15}N\%$	$\pm DE$	<i>Autor</i>
<i>Delphinus capensis1</i>	-14.4	1.4	16.2	2.5	Niño-Torres <i>et al.</i> , 2006
<i>Delphinus capensis2</i>	-16.4	0.6	18.4	0.4	Díaz-Gamboa, 2009
<i>Balaenoptera physalus</i>	-16.9	0.6	15.3	0.7	Jaume-Schinkel, 2004
<i>Balaenoptera edeni</i>	-18.1	1.5	15.8	0.6	Gendron <i>et al.</i> , 2001
<i>Zalophus californianus</i>	-13.4	0.3	20.8	0.7	Este estudio; Auriolles-Gamboa <i>et al.</i> , 2013

<i>Sula leucogaster</i>	-15.5	1.2	18.7	0.9	Weimerskirch <i>et al.</i> , 2009
<i>Sula neboxii</i>	-15.3	1.7	19.5	1.1	Este estudio; Weimerskirch <i>et al.</i> , 2009
<i>Pelecanus occidentalis</i>	-14.3	nr	18.6	nr	Aurioles-Gamboa <i>et al.</i> , 2013
<i>Phalacrocorax penicillatus</i>	-13.3	nr	18.7	nr	Aurioles-Gamboa <i>et al.</i> , 2013
<i>Phalacrocorax auritus</i>					Gallo-Reynoso, 1991
<i>Phalaropus lobatus</i>					
<i>Puffinus opisthomelas</i>					
<i>Larus livens</i>	-13.8	nr	20.6	nr	Aurioles-Gamboa <i>et al.</i> , 2013
<i>Larus hermannii</i>					
<i>Larus californianus</i>					
<i>Sterna maxima</i>					
<i>Sterna elegans</i>					
<i>Oceanodroma melania</i>					
<i>Stercorarius parasiticus</i>					
<i>Stercorarius pomarinus</i>					
<i>Euthynnus lineatus</i>					
<i>Caranx caballus</i>					
<i>Scomberomorus sierra</i>	-16.0	nr	19.7	nr	Este estudio
<i>Coryphaena hippurus</i>	-16.4	0.2	18.8	0.62	Este estudio
Tiburones					
<i>Opisthonema libertate</i>	-16.3	1.0	17.3	0.3	Este estudio
<i>Sardinops sagax</i>	-18.5	0.7	13.3	0.6	Gendron <i>et al.</i> , 2001
<i>Etrumeus teres</i>	-17.9	na	13.9	na	Gendron <i>et al.</i> , 2001
<i>Engraulis mordax</i>	-17.4	0.3	15.3	0.5	Este estudio
<i>Cetengraulis mysticetus</i>					
<i>Scomber japonicus</i>					
<i>Merluccius productus</i>					
<i>Nematocelis difficilis</i>	-19.5	0.3	11		Gendron <i>et al.</i> , 2001
<i>Nyctiphanes simplex</i>	-17.7	0.1	12.6		Jaume-Schinkel, 2004
Fitoplancton Norte	-22.4	0.3	12.8	0.3	Díaz-Gamboa, 2009
Fitoplancton Centro	-20.7	1.5	10.6	2.8	Díaz-Gamboa, 2009
Fitoplancton Sur	-21.2	1	11.7	1.2	Díaz-Gamboa, 2009
MOP Norte	-19.9	0.7	12.5	1.5	Brian Popp, 2005 (pers.)
MOP Centro	-21.9	0.9	10.9	2.6	Brian Popp, 2005 (pers.)

## Descripción de los valores isotópicos de la comunidad de estudio

La cadena alimenticia que se utilizó para realizar los análisis isotópicos (Tabla 5) se compone de 23 elementos o nodos, incluyendo a los dos grupos de *D. capensis* separados por la diferencia de sus valores.

Tabla 5. Descripción de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de la cadena alimenticia.

<b>Parámetro</b>	<b><math>\delta^{13}\text{C}\text{‰}</math></b>	<b><math>\delta^{15}\text{N}\text{‰}</math></b>
Mínimo	-22.4	10.6
Máximo	-13.3	20.8
Promedio ( $\pm$ DE)	-17.3 $\pm$ 2.8	15.8 $\pm$ 3.4
Mediana	-16.9	15.8
Rango	9.1	10.2
N	23	23

El valor más alto para  $\delta^{13}\text{C}$  fue para el cormorán *P. penicillatus* con -13.3‰ de un individuo colectado en Isla San Esteban (Aurioles-Gamboa *et al.*, 2013) y el valor más bajo fue del fitoplancton del Norte con -22.4‰. El rango de este elemento para toda la red bajo estudio fue de 9.1‰.

En cuanto al  $\delta^{15}\text{N}$ , el valor más enriquecido fue para *Z. californianus* con 20.8‰ y el menor fue para el fitoplancton del Centro con 10.6‰. El rango fue de 10.2‰ y el promedio de los valores de todos los elementos en esta cadena alimenticia fue de 15.8 ( $\pm$  3.4)‰.

En la Figura 3 se puede observar la posición que toma cada especie en un plano bidimensional. En el eje X se posicionan por su valor de  $\delta^{13}\text{C}$  el cual da una referencia de la variedad de hábitats de donde proviene la fuente de carbono de su alimentación. En el eje Y se ordenan de acuerdo a su posición trófica calculada a través de  $\delta^{15}\text{N}$ . En el espacio de los valores más bajos de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  se encuentra la MOP y el fitoplancton para diferentes zonas, así como el zooplancton con valores de  $\delta^{13}\text{C}$  ligeramente más altos. Después sigue la mayoría de los peces de cardumen, excepto *O. libertate*, la cual se aleja del otro pez de cardumen más cercano (*E. mordax*) por 1.1‰ en  $\delta^{13}\text{C}$  y 2‰ en  $\delta^{15}\text{N}$ , y se posiciona en la parte media entre todos los depredadores.

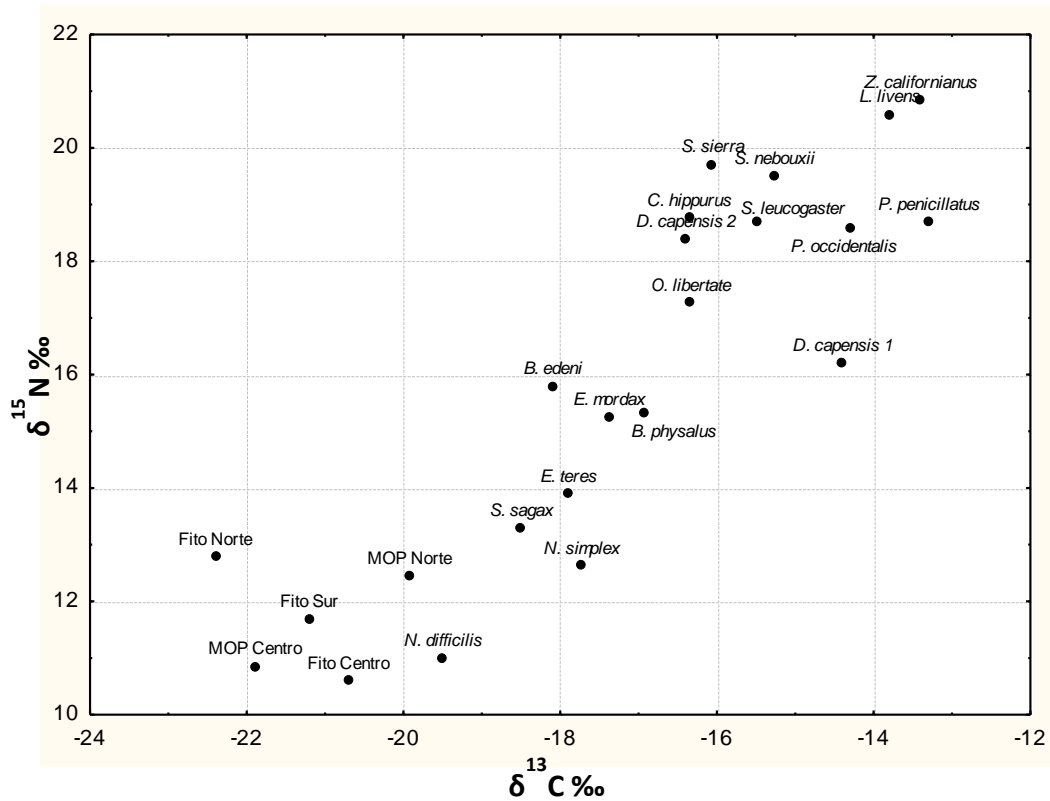


Figura 3. Representación del grupo de especies que participan en las asociaciones de alimentación. *D. capensis* 1: Niño-Torres *et al.* (2006); *D. capensis* 2: promedio de otros autores; MOP: materia orgánica particulada.

### Descripción del grupo de depredadores

El compartimento de especies que comprende a los depredadores de las asociaciones de alimentación se muestra en la Figura 4. En ésta se puede observar la posición de cada especie en el espacio isotópico de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ .

Los ANOVA para ambos elementos rechazaron la hipótesis nula de que la media de los depredadores son iguales, por lo tanto se optó por la hipótesis alterna (Figura 5).

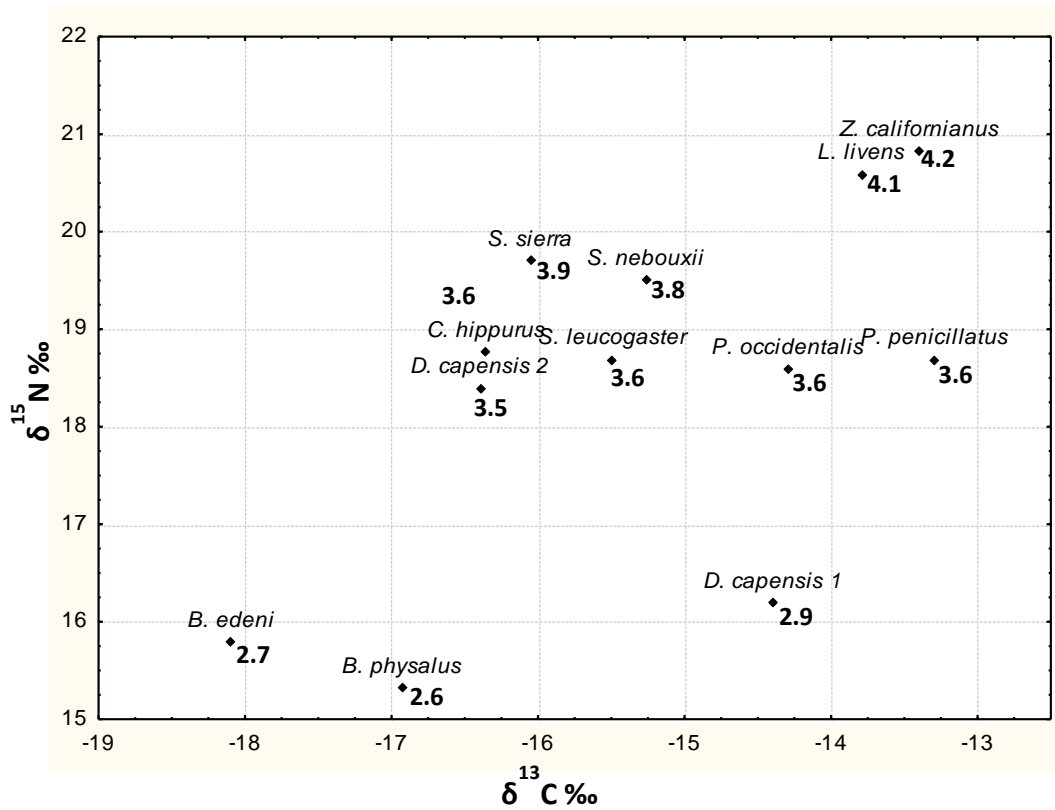


Figura 4. Representación espacial de la relación de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de los depredadores. El número asociado indica su nivel trófico calculado por  $\delta^{15}\text{N}$ .

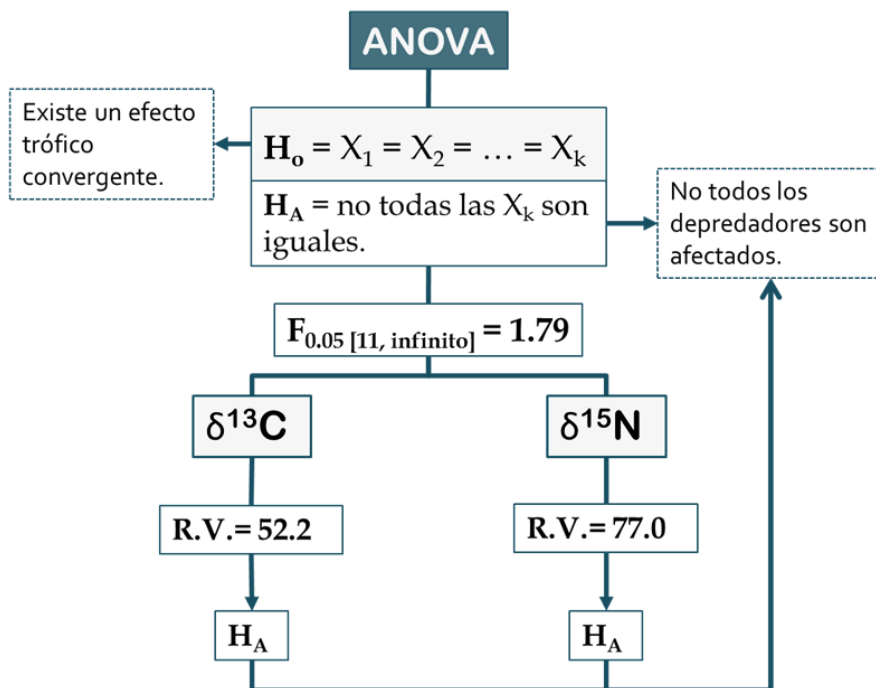


Figura 5. Diagrama del cálculo de ANOVA para  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  y rechazo de  $H_0$ .



En la prueba de comparaciones múltiples por el método GT2 de Hochberg se pudo comprobar los pares de especies que presentaron diferencias significativas por el valor de sus medias tanto de  $\delta^{13}\text{C}$  como de  $\delta^{15}\text{N}$ . El valor crítico del Módulo Máximo Estudentizado  $m_{\alpha[k^*,v]}$ , se obtuvo con un error de 0.05, con grados de libertad  $k^*= 66$  y  $v=$  el valor calculado para infinito:  $m_{0.05[66^*,\infty]}= 3.361$ . Los resultados para  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  se plasmaron en sus respectivas matrices (Tabla 6 y 7). Cabe hacer notar que en las tablas las especies están ordenadas de menor a mayor según el valor de su media, y para ambos elementos,  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ , las ballenas se acomodaron primero, seguidas por los delfines en el caso del nitrógeno y de los peces en el caso del carbono. Después, se colocaron las aves y el lobo marino de California. Ante éste arreglo y las diferencias reveladas por las comparaciones de GT2 se puede observar que la tendencia general es que existe una diferencia significativa entre las ballenas y algunas especies de afinidades oceánicas con las aves de afinidades más costeras y el lobo marino de California.

En la tabla de comparaciones múltiples para  $\delta^{13}\text{C}$  (Tabla 6) se puede observar que los pares de especies con diferencias significativas están representados principalmente por las ballenas y *D. capensis 2* con diferencias con las dos aves del género *Sula*, con *L. livens*, *Z. californianus* y *D. capensis*. El cormorán *P. penicillatus* presenta diferencias únicamente con las dos ballenas. *Coryphaena hippurus*, *S. leucogaster* y *S. nebouxii* presentaron diferencias significativas con *Z. californianus* y *D. capensis 1*. Por otro lado el pelícano *P. occidentalis* y el pez sierra del Pacífico *S. sierra* no presentaron diferencias significativas con ningún miembro de la comunidad de depredadores.

En las comparaciones múltiples para el  $\delta^{15}\text{N}$  (Tabla 7), *B. physalus* y *D. capensis 1* tuvieron diferencias significativas con *D. capensis 2*, *S. leucogaster*, *C. hippurus*, *S. nebouxii*, *L. livens* y *Z. californianus*. Éste último además tuvo diferencias significativas con *B. edeni*, *D. capensis 2*, *S. leucogaster*, *S. nebouxii* y *C. hippurus*. *Balaenoptera edeni* también presentó diferencias significativas con *S. leucogaster*, *S. nebouxii* y *L. livens*; y *D. capensis 2* con *S. nebouxii*. En éste caso las aves *P. occidentalis* y *P. penicillatus* no presentaron diferencias significativas con ningún otro depredador.

Tabla 6. Contraste de pares de medias de  $\delta^{13}\text{C}$  de los depredadores por medio del método GT2 de Hochberg (Sokal y Rohlf, 1981). Celdas sombreadas indican los pares con una diferencia significativa (las especies están ordenadas de menor a mayor de acuerdo al valor de sus medias).

<i>Especie</i>	<i>B. edeni</i>	<i>B. physalus</i>	<i>D. capensis 2</i>	<i>C. hippurus</i>	<i>S. sierra</i>	<i>S. leucogaster</i>	<i>S. neboxii</i>	<i>P. occidentalis</i>	<i>L. livens</i>	<i>Z. californianus</i>	<i>P. penicillatus</i>	<i>D. capensis 1</i>
<i>B. edeni</i>	-	2.313	2.298	2.652	3.882	2.326	2.304	3.882	3.170	2.263	3.882	2.303
<i>B. physalus</i>	1.165	-	0.763	1.528	3.220	0.843	0.782	3.220	2.313	0.649	3.220	0.777
<i>D. capensis 2</i>	1.700	0.535	-	1.506	3.210	0.803	0.738	3.210	2.298	0.595	3.210	0.733
<i>C. hippurus</i>	1.74	0.575	0.0400	-	3.472	1.548	1.515	3.472	2.652	1.451	3.472	1.513
<i>S. sierra</i>	2.04	0.875	0.3400	0.3	-	3.230	3.215	4.483	3.882	3.185	4.483	3.213
<i>S. leucogaster</i>	2.60	1.435	0.9000	0.86	0.56	-	0.821	3.230	2.326	0.695	3.230	0.816
<i>S. neboxii</i>	2.83	1.665	1.1300	1.09	0.79	0.23	-	3.215	2.304	0.619	3.215	0.752
<i>P. occidentalis</i>	3.8	2.635	2.1000	2.06	1.76	1.2	0.97	-	3.882	3.185	4.483	3.213
<i>L. livens</i>	4.3	3.135	2.6000	2.56	2.26	1.7	1.47	0.5	-	2.263	3.882	2.303
<i>Z. californianus</i>	4.7	3.535	3.0000	2.96	2.66	2.1	1.87	0.9	0.4	-	3.185	0.613
<i>P. penicillatus</i>	4.8	3.635	3.1000	3.06	2.76	2.2	1.97	1	0.5	0.100	-	3.213
<i>D. capensis 1</i>	3.7	2.535	2.0000	1.96	1.66	1.1	0.87	-0.1	-0.6	-1.000	-1.1	-

Tabla 7. Contraste de pares de medias de  $\delta^{15}\text{N}$  de los depredadores por medio del método GT2 de Hochberg (Sokal y Rohlf, 1981). Celdas sombreadas indican los pares con una diferencia significativa (las especies están ordenadas de menor a mayor de acuerdo al valor de sus medias).

<i>Especie</i>	<i>B. physalus</i>	<i>B. edeni</i>	<i>D. capensis 1</i>	<i>D. capensis 2</i>	<i>P. occidentalis</i>	<i>S. leucogaster</i>	<i>P. penicillatus</i>	<i>C. hippurus</i>	<i>S. neboxii</i>	<i>S. sierra</i>	<i>L. livens</i>	<i>Z. californianus</i>
<i>B. physalus</i>	-	2.791	0.937	0.920	3.887	1.017	3.887	1.844	0.944	3.887	2.791	0.783
<i>B. edeni</i>	0.47	-	2.779	2.774	4.685	2.807	4.685	3.201	2.781	4.685	3.825	2.731
<i>D. capensis 1</i>	0.870	0.400	-	0.884	3.878	0.985	3.878	1.826	0.908	3.878	2.779	0.740
<i>D. capensis 2</i>	3.07	2.6	2.200	-	3.874	0.969	3.874	1.817	0.891	3.874	2.774	0.718
<i>P. occidentalis</i>	3.27	2.8	2.400	0.2	-	3.898	5.410	4.191	3.880	5.410	4.685	3.844
<i>S. leucogaster</i>	3.37	2.9	2.500	0.3	0.1	-	3.898	1.868	0.990	3.898	2.807	0.839
<i>P. penicillatus</i>	3.37	2.9	2.500	0.3	0.1	0	-	4.191	3.880	5.410	4.685	3.844
<i>C. hippurus</i>	3.44	2.97	2.570	0.37	0.17	0.07	0.07	-	1.829	4.191	3.201	1.751
<i>S. neboxii</i>	4.18	3.71	3.310	1.11	0.91	0.81	0.81	0.74	-	3.880	2.781	0.748
<i>S. sierra</i>	4.38	3.91	3.510	1.31	1.11	1.01	1.01	0.94	0.2	-	4.685	3.844
<i>L. livens</i>	5.27	4.8	4.400	2.2	2	1.9	1.9	1.83	1.09	0.890	-	2.731
<i>Z. californianus</i>	5.51	5.04	4.640	2.44	2.24	2.14	2.14	2.07	1.33	1.13	0.24	-

## Niveles tróficos de la comunidad

### Presas

Los organismos presa considerados en éste estudio son ocho y ocuparon diferentes niveles tróficos. Según los parámetros seleccionados para el cálculo, el zooplancton *N. difficilis* tuvo el NT inferior en el lugar 0.8 y la sardina crinuda, *O. libertate*, tuvo el NT superior de 2.6 (Tabla 8).

Tabla 8. Nivel trófico de las presas consideradas en el presente estudio.

<b>Especie</b>	<b>Nivel trófico</b>
<i>O. libertate</i>	2.6
<i>E. mordax</i>	2.0
<i>E. teres</i>	1.6
<i>S. sagax</i>	1.5
<i>N. simplex</i>	1.3
<i>N. difficilis</i>	0.8

### Depredadores

Para unificar el cálculo de los niveles tróficos de los depredadores se seleccionó a la sardina monterrey *S. sagax* como presa de referencia por ser un pez de cardumen representativo del Golfo de California, por formar parte de la dieta de todos los depredadores, aunque en diferente magnitud, y por ser una de las principales presas en las asociaciones de alimentación. Los resultados se muestran en un orden jerárquico en la Tabla 9 y se ilustran en la Figura 4. Los depredadores con el menor NT fueron las ballenas, en orden ascendente siguen los dos grupos de *D. capensis*, después se posicionan las aves y los peces grandes y finalmente con el mayor NT está el lobo marino de California.

Tabla 9. Nivel trófico del grupo de depredadores de las asociaciones de alimentación en el Golfo de California calculado a partir de  $\delta^{15}\text{N}$ .

<b>Especie</b>	<b>NT</b>
<i>Zalophus californianus</i>	4.2
<i>Larus livens</i>	4.1
<i>Scomberomorus sierra</i>	3.9
<i>Sula nebouxii</i>	3.8
<i>Coryphaena hippurus</i>	3.6
<i>Sula leucogaster</i>	3.6
<i>Phalacrocorax penicillatus</i>	3.6
<i>Pelecanus occidentalis</i>	3.6
<i>Delphinus capensis 2</i>	3.5

<i>Delphinus capensis 1</i>	2.9
<i>Balaenoptera edeni</i>	2.7
<i>Balaenoptera physalus</i>	2.6

### Parámetros de la amplitud trófica de la comunidad de depredadores

Después de definir a las especies de depredadores, se promediaron sus valores tanto de  $\delta^{13}\text{C}$  como de  $\delta^{15}\text{N}$  para obtener las coordenadas del centroide de la comunidad ( $\delta^{13}\text{C} = -15.3$ ,  $\delta^{15}\text{N} = 18.4$ ) (Figura 6) junto con la distribución de todos los depredadores del grupo. Se procedió al cálculo de los parámetros tróficos (Tabla 10) (Anexo 7).

Tabla 10. Diferentes escenarios de los parámetros de la amplitud trófica de la comunidad.

<b>Parámetro</b>	<b>A</b>	<b>B</b>	<b>C</b>	<b>D</b>	<b>E</b>
Grupo	Toda la comunidad de depredadores	Sin ballenas	Sin <i>D. capensis 1</i>	Sin <i>D. capensis 2</i>	Excluyendo a <i>B. edeni</i>
Rango de $\delta^{13}\text{C}$	4.8	3.1	4.8	4.8	3.6
Rango de $\delta^{15}\text{N}$	5.5	4.6	5.5	5.5	5.5
Área Total (Convex Hull)	14.8	8.6	12.15	14.84	12.32
Distancia media ( $\pm$ DE) al centroide	1.97 $\pm$ 1.12	1.53 $\pm$ 0.73	1.87 $\pm$ 1.25	2.04 $\pm$ 1.14	1.76 $\pm$ 1.01
Media de la distancia al vecino más cercano	0.96	0.80	0.82	1.02	1.06
Desviación de la distancia al vecino más cercano	0.54	0.44	0.30	0.53	0.77
Número de especies	12	10	11	11	11

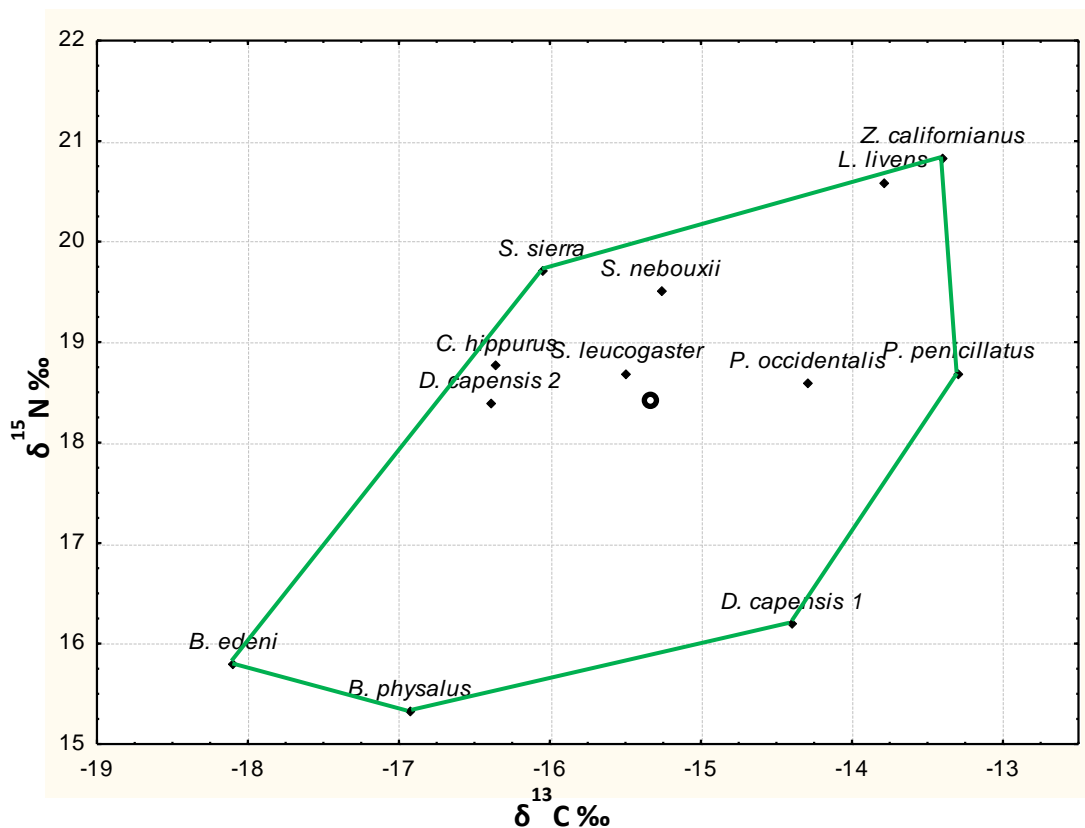


Figura 6. Representación del *convex hull* que engloba a todos los depredadores de las asociaciones de alimentación en el Golfo de California. Se marca con un círculo el centroide, que es el promedio de los valores de toda la comunidad de depredadores.

#### *Diferenciación por taxón*

En la Figura 7 se esquematiza la distancia euclidiana que tienen las especies con respecto al centroide. Se puede observar que la especie más cercana al centroide es *S. leucogaster* y después sigue un grupo de especies constituido por *P. occidentalis*, *S. neboxii*, *C. hippurus* y *D. capensis 2*. Estas cinco especies determinan en gran medida el valor del centroide, el cual es influido por los valores extremos de  $\delta^{15}\text{N}$ , como las ballenas con los valores más bajos y el lobo marino de California con el valor más alto.

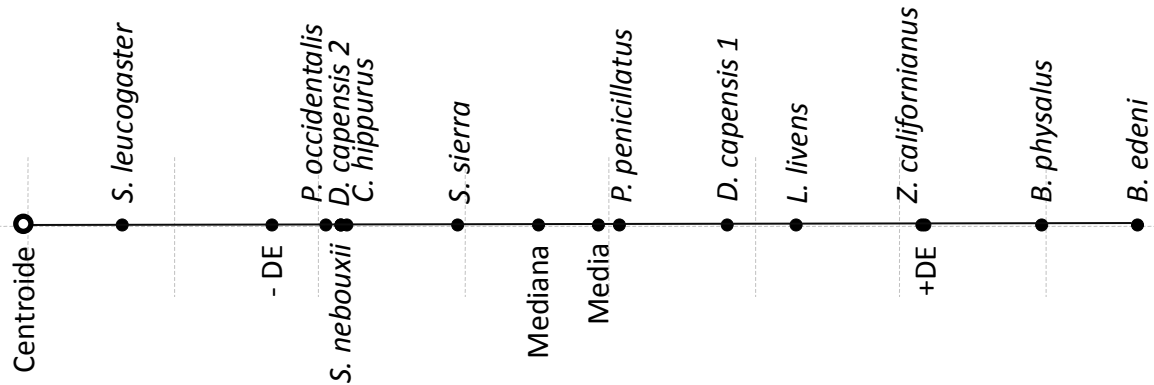


Figura 7. Escala de la distancia euclidiana de los depredadores al centroide del grupo.

Esta relación marca la misma tendencia observada con la prueba de GT2 con respecto a que las aves Suliformes y el pelícano café tienden a valores similares o cercanos entre sí y por otro lado se encuentran las ballenas. En el caso de los delfines, cada grupo se colocó a cada lado de la media, *D. capensis 2* con las aves y peces, y *D. capensis 1* con los depredadores más lejanos al centroide.

#### Posiciones extremas

Las ballenas del género *Balaenoptera* presentaron valores extremos en comparación a toda la comunidad de depredadores, con valores de  $\delta^{13}\text{C}$  orientados al uso de hábitats oceánicos. Esto por consiguiente aporta a todo el agrupamiento una mayor diversidad de hábitats. Cabe contrastar que con el método GT2 para identificar diferencias entre las poblaciones, las ballenas presentan diferencias significativas con la mayoría de los demás depredadores. Entre ellas, sus valores no mostraron diferencias significativas (Tabla 6 y 7). Las ballenas hacen que el rango de  $\delta^{15}\text{N}$  del grupo se incremente en 0.9‰ en comparación a un escenario donde no estuvieran presentes (Tabla 10-B). Su alimentación las coloca en la parte más baja de la escala trófica del grupo (*B. physalus*: 2.6, *B. edeni*: 2.7, Figura 4). Sin embargo, estas actúan como un tope en la transferencia de la materia y energía, ya que no son sujetos a la depredación por los demás miembros del grupo de depredadores. Y una vez más, la prueba de diferencia de medias indicó una diferencia significativa con casi todos los demás depredadores (Tabla 6 y 7).

Por estas razones se decidió calcular los mismos parámetros pero excluyendo a las ballenas para ver cómo se comportan los datos.

### Amplitud trófica sin el género *Balaenoptera*

Se observa una disminución de valores en todos los parámetros de la amplitud trófica de la comunidad (Tabla 10-B). Principalmente, el área ocupada por el *convex hull* disminuyó casi la mitad (Figura 8), con esto, la diversidad trófica de las asociaciones de alimentación disminuye.

Otro efecto se puede ver en la disminución de la distancia media al centroide, de  $1.97 (\pm 1.12)$  a  $1.53 (\pm 0.73)$  lo que sugeriría una mayor compactación, sin embargo la distancia media al vecino más cercano y su desviación estándar se mantuvieron, por lo que no cambia la estructura y posicionamiento de los depredadores restantes, pero sin embargo, las interacciones del grupo como tal, se vuelven tróficamente más aisladas.

Las posiciones más extremas están dadas sobre el rango de  $\delta^{15}\text{N}$ . Con el valor más enriquecido en *Z. californianus* y en el otro extremo se coloca *D. capensis 1* con el valor más bajo. En éste grupo, ambos grupos de *D. capensis* se posicionan en los niveles tróficos más bajos por sus valores de  $\delta^{15}\text{N}$ .

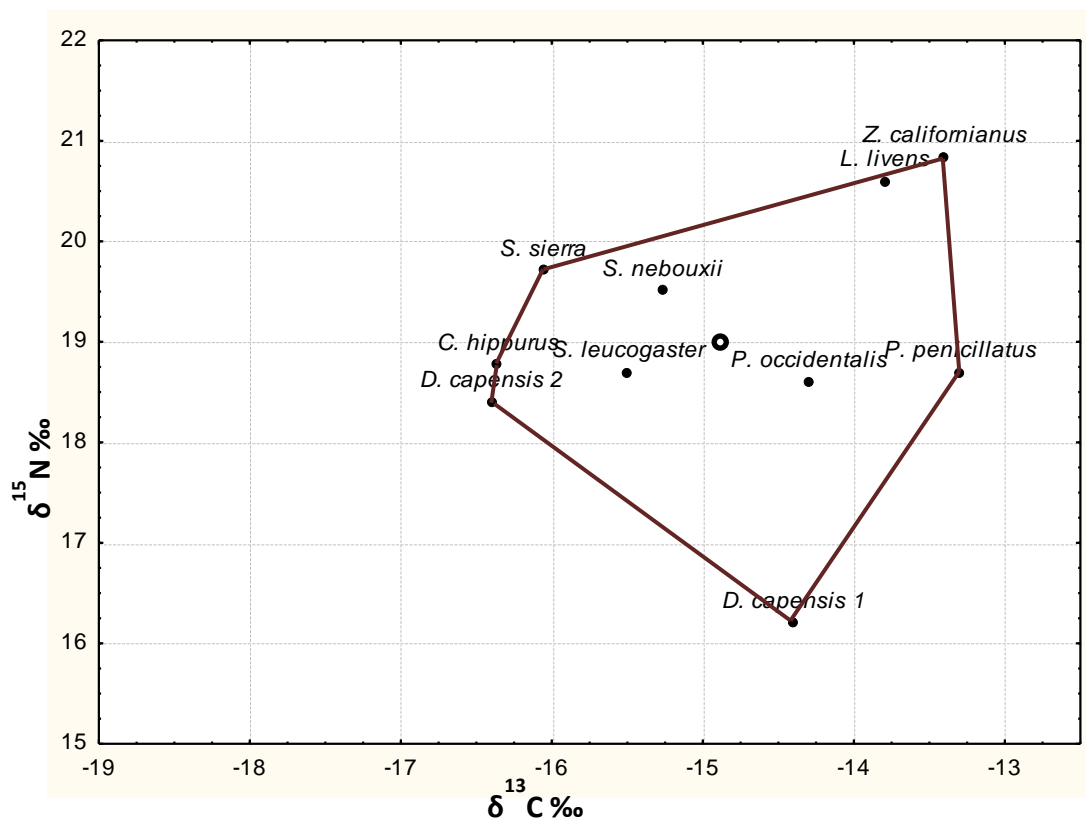


Figura 8. Dispersión del grupo de los depredadores excluyendo a las ballenas. El polígono representa el *convex hull* de esta comunidad. El círculo representa al centroide.



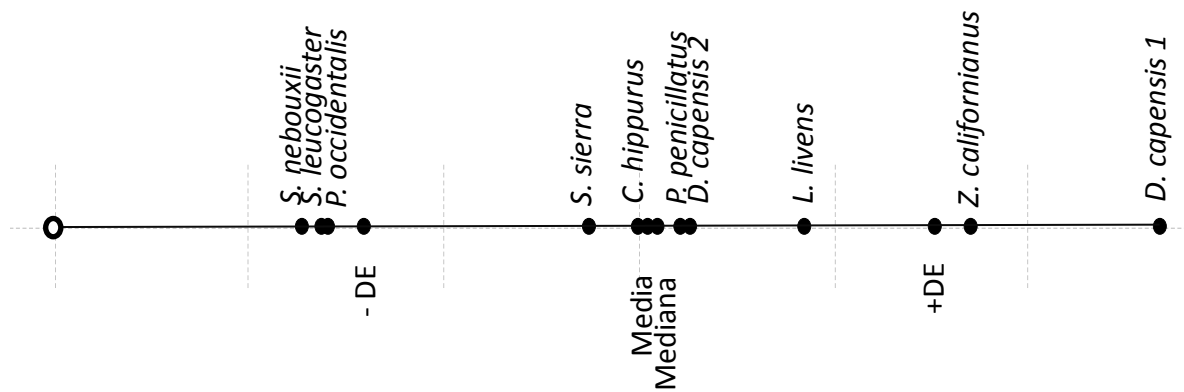


Figura 9. Distancia euclidiana de cada especie con respecto al centroide para el grupo sin ballenas (arriba las especies y abajo los descriptores estadísticos).

Las distancias euclidianas al centroide calculadas para éste grupo tuvieron una re estructuración en el ordenamiento de las especies, los Suliformes y el pelícano café siguen siendo los más cercanos al centroide, los peces grandes y *D. capensis 2* se colocaron cercanos a la media, y *Z. californianus* y *D. capensis 1* son los más distantes al centroide (Figura 9).

#### *El caso de los delfines*

Considerando la distancia euclidiana de los depredadores al centroide (Figura 7) se puede observar que cada grupo de delfín se colocó a cada lado de la media. Esto se debe tal vez a que sus valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  son estadísticamente diferentes (Tabla 6 y 7). Se observa un contraste en la escala de la Figura 7, debido a que el centroide está en gran medida definido por los Suliformes y el pelícano café, que son de hábitos semi acuáticos y están ligados a tierra y *D. capensis 2* se colocó dentro de éste grupo de aves.

En cuanto a los valores de  $\delta^{15}\text{N}$ , ambos grupos de *Delphinus* también presentaron diferencias significativas que se reflejan en sus posiciones tróficas, 2.9 para *D. capensis 1* y 3.5 para *D. capensis 2*.

Cabe remarcar que los datos de todo el grupo están compilados a una escala que abarca la totalidad del Golfo de California. Esto quiere decir que las asociaciones de alimentación se pueden llevar a cabo por cualquiera de las dos poblaciones de delfines, *D. capensis 1* o *D. capensis 2*. Por consiguiente, se realizó un análisis excluyendo a *D. capensis 1*, el grupo con valores enriquecidos en  $\delta^{13}\text{C}$ , que compone a uno de los vértices del *convex hull* esperando que cambien los parámetros que miden la amplitud trófica de la comunidad (Tabla 10-C, Anexos 8 y 9).

Todos los parámetros sobre la amplitud de la comunidad disminuyeron ligeramente, el más notable fue el área total, la cual disminuyó en 2.7 unidades, lo que era de esperarse al quitar uno de los vértices del *convex hull*.

También se calcularon los parámetros excluyendo al grupo de *D. capensis* 2, el cual al encontrarse dentro del *convex hull* no forma parte de algún vértice, tampoco es un valor extremo de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  por lo que no tuvo un efecto en los resultados (Tabla 10-D, Anexo 8 y 9).

#### *La agrupación a través de las temporadas*

Otro escenario se basa en las preferencias de distribución debido a la biología de las ballenas. En este caso se eliminó del análisis a *B. edeni* (Tabla 10-E, Anexos 8 y 9) por varias razones, es uno de los vértices del *convex hull*, es el depredador con la mayor distancia euclidiana al centroide (3.83), y, apoyado con la prueba de igualdad de medias por GT2, es una de las especies que tiene más disimilitudes con el resto de la comunidad. Por esto, el rango de  $\delta^{13}\text{C}$ , el área total y la distancia media al centroide disminuyeron, pero por otro lado se tuvieron los resultados más altos en la distancia media al vecino más cercano y su desviación estándar.

## DISCUSIÓN

Una de las principales novedades en el presente estudio es la perspectiva que se utilizó para estudiar relaciones entre organismos. Durante el desarrollo de toda la investigación el enfoque estuvo en torno a las asociaciones de alimentación, un evento observable en el cual se hacen evidentes las interacciones entre los organismos involucrados. Los resultados rechazaron la hipótesis planteada, que esperaba un efecto recíproco entre los participantes de las asociaciones de alimentación, pero por otro lado se derivó una serie de supuestos de diversa índole que, sin embargo, están ligados.

En éste caso, la similitud en los valores isotópicos y las distancias euclidianas de las especies se consideró como una medida de la fuerza de sus interacciones alimenticias, con la cual se observó la tendencia a separar al grupo de depredadores en dos compartimentos. Se observó la misma tendencia en los peces de cardumen, ya que unas especies se posicionaron como alimento de un compartimento y *O. libertate* dentro del espacio isotópico alimenticio de los depredadores del otro compartimento. Esto además, es una evidencia de las diferencias que existen en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en la base de la cadena trófica de cada compartimento, lo que a su vez es un reflejo de las diferencias en los procesos biogeoquímicos de los ambientes donde los organismos hacen sus hábitats alimenticios. Esto hace ver la necesidad de escoger adecuadamente a la presa que se utiliza como referencia para calcular los niveles tróficos de una comunidad, sobre todo, si está dividida en compartimentos.

La posición de *D. capensis* en el espacio isotópico estuvo entre los dos compartimentos descritos anteriormente, de lo que se deduce que comparte presas que corresponden a cada compartimento. Se resalta su desempeño acarreado a los peces de cardumen, evento del que se alimentan depredadores de los otros dos compartimentos, por lo que se propone que actúa como conducto que conecta al gremio de los depredadores.

### Parámetros de la comunidad

Se calcularon los parámetros sobre la comunidad de depredadores bajo distintos escenarios. La variación más relevante fue al excluir a las ballenas, especies con valores más extremos, lo que resultó en una disminución a la mitad del área de la comunidad, por lo tanto disminuyó la diversidad trófica y la diversidad de interacciones. Entre ellas no se observó una diferencia significativa entre sus valores isotópicos, lo que concuerda con los registros alimenticios por

observaciones en campo sobre una alimentación para ambas basada principalmente en pelágicos menores, como peces y crustáceos (Gendron *et al.*, 1993; Gendron *et al.*, 2001). La separación en su posición en el espacio isotópico puede deberse a dos factores, según Tershy (1992) *B. edeni* tiene una alimentación más cercana a la costa que *B. physalus*, con lo cual se espera que se alimente de peces de cardumen que se alimentaron recientemente de materia orgánica de origen terrígeno con valores isotópicos de  $^{13}\text{C}$  elevados, los cuales son característicos en estos ambientes. Otro factor de variación se debe al hecho de que la diversidad de la dieta de los individuos de una población influye en la amplitud de sus valores isotópicos (Bearhop *et al.*, 2004); tal es la diferencia con *B. physalus* que comprende una dieta más diversa que *B. edeni*. *Balaenoptera physalus* tiene una dieta más generalista e incluye una mayor proporción de plancton en su dieta (Aguilar, 2002) por lo que sus valores de  $^{15}\text{N}$  se ven reducidos frente a los de *B. edeni* cuya alimentación se basa en peces (Tershy, 1992; Kato, 2002). Se puede resumir sin embargo, que la actividad alimenticia entre estas dos especies si tiene un efecto trófico entre ellas pero no con los demás miembros del grupo.

En específico para *B. edeni*, es una especie cuya distribución a lo largo del Golfo de California no muestra un patrón claro. Tershy *et al.* (1990) la relaciona en la parte Norte con las temperaturas más cálidas, sin embargo también se propone que sigue a *S. sagax* en su flujo por las aguas frías y que existe una relación entre el incremento de sus avistamientos en la parte Sur del golfo con la temporada de “La Niña”, cuando la sardina se desplaza hasta esas zonas (Salvadeo *et al.*, 2011). No obstante, *B. edeni* tiene preferencias por aguas menos frías que *B. physalus* y sus avistamientos son menos frecuentes. La ausencia de éste depredador se ve reflejada en el rango de  $\delta^{13}\text{C}$ , lo que indica una disminución de depredadores procedentes de diferentes hábitats. Por otro lado su presencia aporta diversidad en la riqueza de especies y se espera que su participación en las asociaciones esté relacionada al rango y temporalidad de sus movimientos, aunque sin llegar a tener un efecto trófico con los otros depredadores, excepto con *B. physalus* por lo mencionado anteriormente.

Los escenarios que plantean la ausencia de *D. capensis* se basan principalmente en que las asociaciones de alimentación de este tipo no serían posibles sin su comportamiento depredatorio. En las distancias euclidianas de cada depredador al centroide, *Delphinus capensis 1* se colocó dentro del rango que debería indicar una población de hábitos alimenticios más costeros debido sus valores enriquecidos en  $\delta^{13}\text{C}$  (Auriolos-Gamboa *et al.* 2013; Jones *et al.*, 2014); por el otro lado

*D. capensis* 2 tiende a la zona oceánica, con valores de  $\delta^{13}\text{C}$  estadísticamente similares con las ballenas, las cuales se sabe que tienen una alimentación oceánica. De lo que se deduce que dependiendo de la zona donde se lleven a cabo los eventos será el tipo de depredadores que asistirán a alimentarse. Y por el otro lado, bajo escenarios sin alguna de las poblaciones de delfines, no existirán asociaciones de alimentación y disminuirán los parámetros sobre la estructura de la comunidad. Existiría un aislamiento de interacciones tróficas mayor entre los compartimentos.

### **Efecto de las asociaciones de alimentación**

Incluir análisis de isótopos estables en el estudio de las asociaciones de alimentación aportó información que estaba fuera del alcance de las descripciones hechas con anterioridad (por Gallo-Reynoso, 1991). Primero, se puede utilizar como referencia a las ballenas cuya alimentación se basa en pelágicos menores y sus valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  corresponden con esas presas. Segundo, los valores isotópicos de los demás depredadores determinaron que son estadísticamente diferentes a las ballenas, por lo que su alimentación debe contener presas con valores diferentes a los pelágicos menores y por lo tanto, sus dietas totales no dependen de lo que llegan a consumir en las asociaciones de alimentación. Y tercero, *D. capensis* tiene una dieta variada, compuesta por otras especies como los peces linterna (Myctophidae), calamares de talla pequeña, macarelas y otros que son capturados en la columna de agua, para lo que cuenta con diferentes estrategias de depredación, e ste hecho junto con sus valores isotópicos con respecto a las ballenas sugiere que no hay una interferencia alimenticia. Por lo tanto, se rechaza la hipótesis de un efecto entre los depredadores por su interacción en las asociaciones de alimentación.

### **Subgrupos costero y oceánico**

La teoría plantea que una red trófica se puede dividir en compartimentos de especies dentro de los cuales sus interacciones son más frecuentes entre sí que con especies de diferentes compartimentos (Pimm, 1979; Pimm y Lawton, 1980; Begon *et al.*, 2006). Como éste es un estudio sobre un evento donde diversos depredadores se alimentan simultáneamente de los peces de cardumen, se seleccionaron únicamente las especies que se observaron en las asociaciones de alimentación. Sus interacciones se midieron por medio de las similitudes en sus valores isotópicos, sin embargo, los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en los tejidos reflejan el umbral completo de las presas asimiladas de cada depredador y no únicamente su alimentación basada en peces de cardumen.

Este umbral es variable incluso a nivel intra específico, ya que varía por clases de edad y sexo, en una escala espacial y temporal. Entonces cabe considerar que el conjunto de estos factores determina los valores promedio de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de las poblaciones de cada depredador y la posición que ocupan en la cadena trófica.

Como resultado el grupo de especies seleccionado para su estudio mostró una tendencia a separarse en dos subgrupos o compartimentos. La característica más notoria al definir compartimentos es la diferencia de los hábitats en que se distribuyen (Begon *et al.*, 2006; Rezende *et al.*, 2009; Tylanakis *et al.*, 2009) aunque el hábitat como tal no es el que determina la compartimentalización de las especies, ya que existen otros mecanismos en la historia evolutiva de cada organismo (Pimm y Lawton, 1980). En éste caso coincidió con los rangos comúnmente aceptados de  $\delta^{13}\text{C}$  para definir fronteras en el ámbito marino. Un compartimento se ubica dentro de los valores bajos que usualmente corresponden a organismos de alimentación oceánica lejana a la costa; y el otro compartimento se encuentra en los valores más altos típicos de una alimentación cercana a la costa o bentónica.

Cabe considerar que se ha demostrado que los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  en los tejidos de los organismos pueden ser indicadores del hábitat ya que los procesos biogeoquímicos locales determinan las señales isotópicas de un lugar y por lo tanto de los organismos que ahí se alimentan (Ruiz-Cooley y Gerrodette, 2012; Jones *et al.*, 2014). Incluso se sugiere que el  $\delta^{15}\text{N}$  es un indicador de hábitat más específico que el  $\delta^{13}\text{C}$ , ya que el fraccionamiento de  $\delta^{15}\text{N}$  desde la base de la cadena trófica hasta los diferentes niveles tróficos (2.5-5‰) aporta una variabilidad más significativa que el  $\delta^{13}\text{C}$  (1‰) (Jones *et al.*, 2014). Por lo tanto, la posición de cada subgrupo en el espacio isotópico del  $\delta^{13}\text{C}$  podría determinar el rango de  $\delta^{15}\text{N}$  que caracteriza a los organismos de cada uno de los hábitats.

Los niveles enriquecidos de  $\delta^{15}\text{N}$  del subgrupo de los costeros pueden estar dados por nutrientes de origen terrígeno que aportan una alta proporción del isótopo pesado a la plataforma y el talud continental, aunado al efecto que tiene la mezcla continua de las aguas poco profundas cercanas a la costa, provocando la recirculación de la MOP con altos valores de isótopos pesados. Por lo tanto, conforme se incrementa la distancia a la costa se observa un gradiente de mayor a menor en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  (Usui *et al.*, 2006; Ruiz-Cooley y Gerrodette, 2012; Jones *et al.*, 2014). Dentro de estas zonas es el hábitat de alimentación de los depredadores del subgrupo de los costeros que tienen valores relativamente altos de  $\delta^{15}\text{N}$  con un rango de 18.8 a 20.8‰.

El rango de  $\delta^{15}\text{N}$  del subgrupo de los oceánicos corresponde a valores bajos que por lo general provienen de la captación de  $\text{N}_2$  en la interfase atmósfera-océano por los organismos fijadores como las cianobacterias. La línea de consumidores en éste sistema comienza con el zooplancton y peces pelágicos menores, los cuales son la dieta principal de los depredadores de éste grupo, con un rango de valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de 15.3 a 15.8‰.

Otra fuente de nutrientes común en el Golfo de California son los sedimentos del fondo marino y la MOP suspendida en las aguas intermedias (en la termoclina o en la zona de mínimo oxígeno). Éstos provienen de residuos orgánicos que han tenido un proceso degradativo preferente por el isotopo ligero, lo que aumenta los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de la MOP restante (Voss *et al.*, 2001). Entonces, estos nutrientes quedan disponibles para la producción primaria planctónica gracias a las surgencias generadas por el efecto de factores ambientales y oceanográficos sobre un fondo heterogéneo, formado por cuencas, canales, montañas submarinas, islas y costas (Mateos *et al.*, 2006). Dentro de esta variedad de ambientes mencionados se encuentran aquellos propicios como hábitat de alimentación para los depredadores de cualquiera de los dos subgrupos.

Además, el subgrupo con afinidades costeras integra especies que por su naturaleza están ligadas a zonas terrestre-marinas como son las islas del golfo, necesarias para su resguardo, reposo, reproducción, crianza y anidación según sea el caso. Incluso integra a peces pelágicos (dorado y sierra) ya que se encuentran dentro del espacio isotópico de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de éste grupo y no mostraron diferencias significativas con el pelicano café y los Suliformes. En el otro subgrupo, se encuentran las ballenas, organismos con un rango de distribución más amplio, que no están ligadas a un centro de alimentación, a una escala geográfica tan específica y se mueven a lugares con una alta densidad de alimento (Sigler *et al.*, 2012). Con anterioridad Diamond (1978) había propuesto una distinción “oceánico” y “costero” enfocado en las aves marinas. Las separó por sus preferencias alimenticias, estrategias de alimentación, habilidades de traslado y competencia, lo cual repercutía en los característicos tamaños poblacionales de cada grupo.

Rezende *et al.* (2009) realizaron un estudio sobre compartimentos en una red trófica del Caribe, donde definieron compartimentos enfocados en la historia de vida de los peces, dadas sus relaciones filogenéticas, tamaño corporal y preferencia en el tamaño de las presas. Estos puntos coinciden, aunque no sistemáticamente, en algunas características de los subgrupos participantes en las asociaciones de alimentación de nuestra zona de estudio. El subgrupo de los oceánicos hasta el momento integra solo a dos especies del mismo género, el de las *Balaenoptera*, ambas de

tamaño corporal contrastantemente mayor a los demás depredadores, con una alimentación a lo largo de sus vidas que está basada especialmente en presas de tamaño pequeño.

En cambio el otro grupo es muy diverso en varios factores. Integra varios taxa con diferentes especies. La Clase de las aves tiene cinco especies, los peces del Orden Perciformes dos especies y un mamífero carnívoro del Suborden Pinnipedia. La alimentación de los integrantes de este subgrupo es variada, aún a nivel intra específico, en tipos de presas, lugares y temporadas.

### **El delfín común de rostro largo, *Delphinus capensis*, como especie conectora entre subgrupos**

De acuerdo a la teoría de compartimentos en las redes tróficas, los grupos son unidos por especies conectoras. Éstas especies conectoras se mueven de un hábitat a otro interactuando con los integrantes de cada compartimento o subgrupo (Guimerà y Amaral, 2005; Begon *et al.*, 2006; Olesen *et al.*, 2007; Tylianakis *et al.*, 2009). Éste patrón fue observado para el delfín común de rostro largo en los análisis de isótopos estables, ya que en el espacio isotópico de la comunidad de depredadores los delfines se ubicaron en medio de los dos subgrupos definidos. El análisis de GT2 para ver diferencias pareadas no reflejó un patrón claro; pero en las medidas de la distancia euclidiana de cada depredador al centroide, *D. capensis 2* se colocó entre la media al centroide junto con las aves Suliformes, el pelícano café y los peces grandes, mientras que *D. capensis 1* se colocó entre el centroide y los depredadores más lejanos como las ballenas y el lobo marino de California. Estas observaciones otorgan a los delfines una posición de centralidad entre los depredadores de cada subgrupo.

Se calcularon los parámetros sobre la amplitud de la comunidad excluyendo a uno u otro grupo de delfines para buscar cambios relevantes en su estructura. Lo más contrastante fue que al excluir al grupo de delfines con señales isotópicas con tendencia costera (*D. capensis 1*) disminuyó el área ocupada por el grupo de depredadores. También, el cormorán *P. penicillatus* se alejó del centroide (Anexo 8) lo que sugiere que bajo éste escenario es menos probable que el cormorán acuda a las asociaciones de alimentación. Esto concuerda con los hábitos de *P. penicillatus* que indican que la mitad de su dieta conforma presas solitarias asociadas al fondo, por lo que debe optar por una estrategia de depredación solitaria y principalmente sobre sustratos rocosos y planos que se dan a lo largo de costas e islas de preferencia cercanos a la colonia (Ainley *et al.*, 1981). La otra mitad de su dieta incluye presas de poblaciones agrupadas (Ainley *et al.*, 1981), lo que coincide con su alimentación grupal la mitad del tiempo, ya sea con conoespecíficos o con aves de otras especies



(Hebshi, 1998), pero siempre favorecidos por la actividad predatoria de cooperación grupal de depredadores, como delfines, atunes (Ashmole y Ashmole, 1967 en Ballance *et al.*, 1997; Norris y Schilt 1988; Gallo-Reynoso, 1991) y ballenas (Ballance *et al.*, 1997). De lo que se deduce que, sí existen aves que prefieren moverse en sólo uno de los hábitats, entonces ahí es más probable que se asocien a los eventos de alimentación. Esto no limita la fusión de los grupos de delfines de cada sistema, ya que *D. capensis* presenta una dinámica poblacional de fisión fusión en que de ser necesario los clanes se unen en cooperación grupal para acorrallar grandes bancos de peces (Gallo-Reynoso, no publicado).

### $\delta^{15}\text{N}_{\text{base}}$ por subgrupo para los niveles tróficos

El presente estudio utilizó únicamente el valor de  $\delta^{15}\text{N}$  de *S. sagax* como presa base por ser abundante y representativa del Golfo de California, sin embargo pudo no ser la adecuada debido a la naturaleza de las especies que conformaron cada subgrupo de depredadores.

Las presas básicas de cada subgrupo provienen de hábitats con una fuente de nutrientes con valores de  $\delta^{15}\text{N}$  diferentes, lo cual se sabe que esas diferencias se extrapolan a lo largo de toda la red de consumidores (Ruiz-Cooley y Gerrodette, 2012). Entonces, si sus dietas son esencialmente diferentes, el organismo base con que se calculan sus niveles tróficos debería ser correspondiente al subgrupo en cuestión. O bien, conocer las diferencias entre los nutrientes base para realizar una corrección adecuada. Por ejemplo, la dieta de las *Balaenoptera* integra una significativa proporción de peces de cardumen, por lo que al menos la selección de *S. sagax* como su organismo base para el cálculo de NT es adecuada.

Al respecto hay un hecho contrastante, a pesar de que la sardina crinuda, *O. libertate*, es también un pez de cardumen, sus valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  ( $-16.3 \pm 1\%$  y  $17.3 \pm 0.3\%$  respectivamente) quedaron muy por encima de los rangos del subgrupo de los depredadores oceánicos ( $\delta^{13}\text{C}$ :  $-18.1$  a  $-16.9\%$  y  $\delta^{15}\text{N}$ :  $15.3$  a  $15.8\%$ .) y es improbable que la sardina crinuda se esté alimentando de ballenas. Sin embargo se posicionó por debajo del rango de  $\delta^{15}\text{N}$  de los costeros y los delfines ( $16.2$  a  $20.8\%$ ), y dentro del rango de  $\delta^{13}\text{C}$  de éstos ( $-16.4$  a  $-13.3\%$ ). Reafirmando el efecto que el hábitat tiene en los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de los organismos. Lo relevante es que éstas diferencias con los otros peces de cardumen sugiere una repartición de recursos, la cual podría ser temporal, como lo registran las abundancias intercaladas anualmente con *S. sagax* en el Golfo de California (Martínez-Zavala *et al.*, 2010), expresando las diferencias de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  por los cambios

biogeoquímicos intra anuales dentro del golfo. Sin embargo, tanto las muestras de *O. libertate* y *E. mordax* se obtuvieron en verano del mismo año y los resultados de un análisis de varianza confirmaron las diferencias (Anexo 6), como lo es evidente por sus posiciones en el espacio isotópico (Figura 3). Ya existe una recopilación de los consumidores que se alimentan de *O. libertate*, entre ellos se menciona a *S. leucogaster*, *S. neboxii*, *P. occidentalis*, y entre los peces se menciona que *C. hippurus* se alimenta de *Ophistonema* spp. (Del-Monte-Luna, 2008), miembros del subgrupo de los costeros.

El estudio de Sydeman *et al.* (1997) es otro ejemplo donde se observan las diferencias isotópicas relativas entre presas y los depredadores planctónicos y piscívoros. De manera similar, el lobo marino del norte *Eumetopias jubatus* se posicionó en el nivel trófico superior. También, tanto los dos lobos marinos, *E. jubatus* y *Z. californianus*, como el cormorán *P. penicillatus* en cada estudio presentaron los valores más altos de  $\delta^{13}\text{C}$ . Las similitudes entre estos dos tipos de depredadores, lobo marino-cormorán, refleja las estrategias de depredación preferidas: la depredación solitaria (o entre pocos individuos) de presas solitarias (Hebshi, 1998). Lo que contrasta con la alimentación grupal de los depredadores oceánicos dirigida a presas gregarias como el zooplancton y los peces de cardumen, para las cuales se vuelve un requisito la cooperación para ser exitosos.

Finalmente, existen otras diferencias intrínsecas a cada subgrupo que aumenta la complejidad del cálculo de niveles tróficos de toda la comunidad. El subgrupo oceánico, compuesto por ballenas, integra una menor variedad de niveles tróficos en su dieta, por lo tanto de hábitats, siendo además un escalón tope en la transferencia de la energía y materia en su sistema; en comparación, el subgrupo de los costeros comprende a depredadores con una dieta más diversa en taxa, niveles tróficos y hábitats, lo que aporta valores más enriquecidos y variables de  $\delta^{15}\text{N}$  (Bearhop *et al.*, 2004).

### **Implicaciones evolutivas**

Bajo la revisión de algunos conceptos planteados por Alcock (2009) se llegó a las siguientes deducciones:

Los análisis realizados en este estudio rechazaron la hipótesis planteada. Más allá de basarse únicamente en la optimización de las calorías netas obtenidas, se demuestra que existen otros factores bajo los cuales los organismos toman decisiones sobre su comportamiento alimenticio en las asociaciones de alimentación. Prueba de ello es que no se observó la dependencia de ningún

depredador a estos eventos, demostrado por la diferencia en los valores isotópicos tan variables dentro de toda la comunidad, lo que indica que deben estar equipados con una variedad de fenotipos de comportamiento alimenticio para actuar bajo diferentes situaciones en espacio y tiempo, o dicho de otro modo, diferentes hábitats y temporadas bajo las cuales sus estrategias alimenticias les confieren adaptabilidad.

Más aún, si en el repertorio de comportamientos de un depredador se encuentra la participación en las asociaciones de alimentación, cualquiera que sea el papel desempeñado, entonces se esperaría que en cierta medida ha conferido adecuación o éxito reproductivo a los individuos de la población con ese fenotipo y permitido que esos genes persistan, aunque desconociendo su magnitud y tendencia selectiva, sobre todo para *D. capensis* que es el principal actor que promueve las asociaciones bajo un costo energético, aunque se sugiere que también puede obtener beneficios por la participación de las aves, las cuales ayudan a romper la sincronización natatoria del cardumen (Norris y Schilt, 1988).

### **Sesgos**

En el presente estudio algunas veces no fue posible identificar a nivel específico a algunos organismos de las asociaciones de alimentación, como tiburones, otros peces grandes y de cardumen. Además de los registros de Gallo-Reynoso (1991), se logró identificar a otras dos especies de aves, *Larus occidentalis* y *Oceanodroma microsoma*, y a la ballena sardinera *B. edeni*. Sin embargo como los análisis se basaron en isótopos estables, se utilizaron a aquellas especies con las que se contó con sus valores, a pesar de la diferencia en el número de muestra entre las especies. Un escenario más útil estaría proporcionado por una muestra correspondiente a la biología de cada especie en la zona, que además proporcionen datos de variabilidad para modelarlos estadísticamente con sus correspondientes factores de error. También aportarían mucha información los muestreos planeados en una temporalidad intra o interanual tomando en cuenta el efecto de los factores climáticos y espaciales sobre los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ .

Un ejemplo contrastante son los datos de *D. capensis* que provienen de dos estudios llevados a cabo bajo diferentes factores que influyen en los valores isotópicos, como la zona de estudio, temporalidad y tipo de tejido. Específicamente, los datos de *D. capensis* 2 (Díaz-Gamboa, 2009) incluyen 39 muestras de piel tomadas de enero a junio de 2005, esto representa la alimentación de los individuos durante la síntesis de ese tejido, que podría ser de alrededor de 73 días (Hicks et

*al.*, 1985). Además 35 de los individuos fueron de la Bahía de La Paz, B. C. S. que se encuentra en la parte Sur del golfo, donde los valores base de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  muestran  $\sim 2\text{‰}$  menos que la parte Central y Norte del golfo (ver MOP y Fitoplancton). Además, el autor no menciona la edad ni sexo de los individuos de los cuales se obtuvo la muestra de piel, pero se asume que deberían ser adultos de sexo indeterminado. Por otro lado, el año de colecta se consideró como un año “Niña” en que corrientes de agua fría del Norte del golfo alcanzaron regiones hasta el Sur, seguidas por los peces de cardumen como *S. sagax* (Salvadeo *et al.*, 2011) con valores de  $\delta^{13}\text{C}$  que se espera que estén empobrecidos en comparación a otro tipo de presas del delfín común de rostro largo (mictófidus), de lo que se intuye que pudieron tener mayor probabilidad de incorporar más sardina en sus dietas.

Por otro lado, *D. capensis 1* (Niño-Torres *et al.*, 2006) fue una muestra de dientes de 36 individuos. Se conoce que los valores de isótopos estables entre diferentes tejidos de un organismo pueden variar significativamente (DeNiro y Epstein, 1978; DeNiro y Epstein, 1981; Dalerum y Angerbjorn, 2005), y las muestras de piel y diente no son la excepción. Además, para el procesamiento de las muestras se utilizó un procedimiento que homogeneizó las diferentes capas de crecimiento de cada diente, por lo que el análisis integraba la dieta a lo largo de toda la vida de los individuos y todas las regiones en las que se alimentó. La colecta de los dientes se realizó en un espectro de tiempo desde 1984 hasta 1995. Se realizó una comparación entre los valores promedio de los adultos contra los de subadulto/juvenil/cría y se observó una diferencia de 1.5‰. Otra diferencia es que las colectas se realizaron en las regiones del Centro y Norte del golfo, contrastando los valores más enriquecidos en dos adultos varados en el Golfo de Santa Clara del Alto Golfo. Esta zona con profundidades menores a los 200 metros tiene una fuerte influencia de marea y vientos que provocan la continua mezcla de aguas y su consecuente recirculación de nutrientes bajo el proceso de degradación que tiende a acumular los isótopos pesados. Finalmente, se debe considerar la influencia de la vertiente del Río Colorado junto con el sistema del delta, el cual se esperaría que fuera otro factor de aporte de señales isotópicas enriquecidas (Usui *et al.*, 2006).

Por consiguiente, se optó por mantener a las dos fuentes de datos de *D. capensis* en grupos separados. El análisis de varianza confirmó las diferencias significativas en  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  entre los dos grupos, pero aun así la posición de ambos tuvo la misma tendencia con respecto a toda la comunidad de depredadores de la asociación.

## CONCLUSIONES

El estudio ecológico presenta todavía limitantes. Es por eso que la conjunción de diversos métodos, desde los tradicionales, como los tecnificados, ayudaron a llegar a los supuestos que arrojó éste estudio.

No se observaron evidencias de un efecto trófico recíproco enfocado a las asociaciones. El principal rasgo que resaltó de la comunidad de las asociaciones de alimentación es la unión de dos subgrupos o compartimentos de depredadores de naturaleza distinta, una unión que es promovida por el comportamiento depredatorio de cooperación grupal del delfín común de rostro largo, por lo que se propone a esta especie como una especie conectora entre los compartimentos costero y oceánico.

Los efectos observados entre algunos depredadores están mediados por otros mecanismos que pudieran ser la similitud del nicho alimenticio dentro de cada subgrupo, sin afectarse entre subgrupos.

La relación que se ha planteado entre los diferentes rangos de  $\delta^{15}\text{N}$  al sistema biogeoquímico de cada hábitat es una manera de caracterizar a grupos de organismos que obtienen sus presas en ese hábitat, o cuyas presas se alimentan ahí. Por lo tanto, la forma en que se calculan los niveles tróficos con  $\delta^{15}\text{N}$  con relación a una presa estándar, debe ser reconsiderado según los valores basales que corresponden a cada grupo. Además debe incluir factores de variación intrínsecos a la biología de los grupos planteados.

Si se siguiera con el esquema tradicional sobre la determinación del nivel trófico a partir de  $\delta^{15}\text{N}$  y bajo la hipótesis planteada, surgen algunos puntos a tomar en cuenta: cómo se espera que dos organismos ecológicamente similares (depredadores) pero con un nivel trófico tan distante entre sí (de 2.6 a 4.2) tengan un efecto trófico entre sí. Y cómo se explica el hecho de que la sardina crinuda, *O. libertate*, tiene señales isotópicas de C y N tan lejanas a los otros peces de cardumen, y su posición en el espacio isotópico se asemeja a la de un depredador o tal vez un carroñero.

Finalmente, los eventos se siguen llevando a cabo, lo que sugiere que si no fuera una estrategia costeaible dejaría de ser utilizada como resultado de la presión selectiva. Por lo tanto, los depredadores están adaptados con comportamientos adecuados para alimentarse en las asociaciones de alimentación.



## REFERENCIAS

- Abend, A. G., y Smith, T. D. 1995. Differences in ratios of stable isotopes of nitrogen in long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) in the western and eastern North Atlantic. *ICES J. mar. Sci.*, 52, 837-841.
- Ainley, D. G., Anderson, D. W., y Kelly, P. R. 1981. Feeding ecology of marine cormorants in Southwestern North America. *The Condor*, 83 (2), 120-131.
- Aguilar, A. 2002. Fin Whale, *Balaenoptera physalus*. Perrin, W. F., Würsig, B., y Thewissen, J. G. M. (eds.). *Encyclopedia of Marine Mammals*. Academic Press, 435-438.
- Alcock, J. 2009. *Animal behavior: an evolutionary approach*. 9<sup>th</sup> edition. Sinauer.
- Aragón-Arreola, M., Morandi, M., Martín-Barajas, A., Delgado-Argote, L., y González-Fernández, A. 2005. Structure of the rift basins in the central Gulf of California: Kinematic implications for oblique rifting. *Tectonophysics*, 409, 19-38.
- Aurioles-Gamboa, D., Newsome, S. D., Salazar-Pico, S., y Koch, P. L. 2009. Stable isotope differences between sea lions (*Zalophus*) from the Gulf of California and Galápagos Islands. *Journal of Mammalogy*, 90 (6), 1410-1420.
- Aurioles-Gamboa, D., Rodríguez-Pérez, M. Y., Sánchez-Velasco, L., y Lavín, M. F. 2013. Habitat, trophic level, and residence of marine mammals in the Gulf of California assessed by stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 488, 275-290.
- Austin, D., Bowen, W. D., McMillan, J. I., e Iverson, S. J. 2006. Linking movement, diving, and habitat to foraging success in a large marine predator. *Ecology*, 87 (12), 3095-3108.
- Ballance, L. T., Pitman, R. L., y Fiedler, P. C. 2006. Oceanographic influences on seabird and cetaceans of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69, 360-390.
- Ballance, L. T., Pitman, R. L., y Reilly, S. B. 1997. Seabird community structure along a productivity gradient: Importance of competition and energetic constraint. *Ecology*, 78 (5), 1502-1518.
- Bearhop, S., Adams, C. E., Waldrons, S., Fuller, R. A., y Macleod, H. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*, 73, 1007-1012.

Begon, M., Townsend, C. R. y Harper, J. L. 2006. Ecology: from individuals to ecosystems. 4<sup>th</sup> edition. Blackwell Publishing.

Carstensen, D. W., Dalsgaard, B., Svenning, J. C, Carsten, R., Fjeldså, Sutherland, W. J., y Olesen, J. M. 2012. Biogeographical modules and island roles: a comparison of Wallacea and the West Indies. *Journal of Biogeography*, 39, 739-749. L04609.

Chen, M., Guo, L., Ma, Q., Qiu, Y., Zhang, R., Lv, E., y Huang, Y. 2006. Zonal patterns of  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  and  $^{210}\text{Po}$  in the tropical and subtropical North Pacific. *Geophysical Research Letters*, 33,

CONANP. 2013. Área de Protección de flora y fauna Islas del Golfo de California. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. [islasgc.conanp.gob.mx](http://islasgc.conanp.gob.mx)

Dalerum, F., y Angerbjorn, A. 2005. Resolving temporal variation in vertebrate diets using naturally occurring stable isotopes. *Oecologia*, 144, 647-658.

Dambacher, J. M., Young, J. W., Olson, R. J., Allain, V., Galván-Magaña, F., Lansdell, M. J., Bocanegra-Castillo, N., Alatorre-Ramírez, V., Cooper, S. P., y Duffy, L. M. 2010. Analyzing pelagic food webs leading to top predators in the Pacific Ocean: a graph-theoretic approach. *Progress in Oceanography*, 86, 152-165.

Daniel, W. W. 1979. Bioestadística: base para el análisis de las ciencias de la salud. Limusa.

Das, K., Lepoint, G., Loizeau, V., Debacker, V., Dauby, P., y Bouquegneau. 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 (2), 102-109.

Das, K., Beans, C., Holsbeek, L., Berrow, S. D., Rogan, E., y Bouquegneau, J. M. 2003. Marine mammals from northeast Atlantic: evaluation of their trophic status by  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  and influence on their trace metal concentrations. *Marine Environmental Research*, 56, 349-365.

Dawson, T. E., y Brooks, P. D. 2001. Fundamentals of stable isotope chemistry and measurement. En: Unkovich, M., Pate, J., McNeill, A., y Gibbs, D. J. (eds.). *Stable isotope techniques in the study of biological processes and functioning of ecosystems*. Kluwer Academic Publishers, 1-17.



Del-Monte-Luna, P. 2008. La pesquería de pelágicos menores en el Golfo de California: Efectos a nivel ecosistema y en especies no-objetivo. Informe técnico para la Cámara Nacional de la Industria Pesquera, Delegación Sonora, 25 págs.

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

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

Diamond, A. W. 1978. Feeding strategies and population size in tropical seabirds. *The American Naturalist*, 112 (983), 215-223.

Diario Oficial. 2002. Decreto por el que se declara área natural protegida con la categoría de reserva de la biosfera, la región denominada Isla San Pedro Mártir, ubicada en el Golfo de California, frente a las costas del Municipio de Hermosillo, Estado de Sonora, con una superficie total de 30,165-23-76.165 hectáreas. *Diario Oficial de la Federación*, jueves 13 de junio de 2002, Primera Sección, 6-14.

Díaz-Gamboa, R. E. 2009. Relaciones tróficas de los cetáceos teutófagos con el calamar gigante *Dosidicus gigas* en el Golfo de California. Tesis de Doctorado en Ciencias Marinas, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, la Paz, B.C.S. México.

Dill, L. M., Heithaus, M. R. y Walters, C. J. 2003. Behaviorally mediated indirect interactions in marine communities and their conservation implications. *Ecology*, 84 (5), 1151-1157.

Domi, N., Bouquegneau, J. M., y Das, K. 2005. Feeding ecology of five comercial shark species of the Celtic Sea through stable isotope and trace metal analysis. *Marine Environmental Research*, 60, 551-569.

Fabriol, H., Delgado-Argote, L. A., Dañobeitia, J. J., Córdoba, D., González, A., García-Abdeslem, J., Bartolomé, R., Martín-Atienza, B., y Frias-Camacho, V. 1999. Backscattering and geophysical features of volcanic ridges offshore Santa Rosalia, Baja California Sur, Gulf of California, Mexico. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 93, 75-92.

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

Gallo-Reynoso, J. P. 1991. Group behavior of common dolphins (*Delphinus delphis*) during prey capture. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica*, 62 (2), 253-262.

Gendron, D., Aguiñiga, S., y Carriquiry, J. D. 2001.  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  in skin biopsy samples: a note of their applicability for examining the relative trophic level in three rorqual species. *Journal of Cetacean Research and Management*, 3, 41-44.

Gendron, D. 1993. Índice de avistamiento y distribución del género *Balaenoptera* en el Golfo de California, México, durante febrero, marzo y abril 1988. *Revista de Investigación Científica*, 1, 21-30.

Guimerà, R., y Amaral, L. A. N. 2005. Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature*, 433, 895-900.

Hebshi, A. 1998. Foraging site preferences of Brandt's Cormorants off the Santa Cruz, California, Coast. *Colonial Waterbirds*, 21 (2), 245-250.

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

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

Hobson, K. A., Fisk, A., Karnovsky, N., Holst, M., Gagnon, J. M., y Fortier, M. 2002. A stable isotope ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) model for the North Water food web: implications for evaluating trophodynamics and the flow of energy and contaminants. *Deep-Sea Research II*, 49, 5131-5150.

Jaume-Schinkel, M. S. 2004. Hábitos alimentarios del rorcual común *Balaenoptera physalus* en el Golfo de California mediante el uso de isótopos estables de nitrógeno y carbono. Tesis de Maestría en Ciencias, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, la Paz, B.C.S. México.

Jones, N. M., Hoover, B. A., Heppell, S. A., y Kuletz, K. J. 2014. A cross-shelf gradient in  $\delta^{15}\text{N}$  stable isotope values of krill and pollock indicates seabirds foraging patterns in the Bearing Sea. *Deep-Sea Research II*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2014.04.008>

Kato, H. 2002. Bryde's Whales, *Balaenoptera edeni* and *B. brydei*. Perrin, W. F., Würsig, B., y Thewissen, J. G. M. (eds.). Encyclopedia of Marine Mammals. Academic Press, 171-176.

Layman, C. A., Arrington, D. A., Montaña, C. G., y Post, D. M. 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? Ecology, 88 (1), 42-48.

Layman, C. A., y Post, D. M. 2008. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? Reply. Ecology, 89 (8), 2358-2359.

Lluch-Cota, S. E., Aragón-Noriega, E. A., Arreguín-Sánchez, F., Aurióles-Gamboa, D., Bautista-Romero, J. J., Brusca, R. C., Cervantes-Duarte, R., Cortés-Altamirano, R., Del-Monte-Luna, P., Esquivel-Herrera, A., Fernández, G., Hendrickx, M. E., Hernández-Vázquez, S., Herrera-Cervantes, H., Kahru, M., Lavín, M., Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, D. B., López-Martínez, J., Marinone, S. G., Nevárez-Martínez, M. O., Ortega-García, S., Palacios-Castro, E., Parés-Sierra, A., Ponce-Díaz, G., Ramírez-Rodríguez, M., Salinas-Zavala, C. A., Schwartzlose, R. A., y Sierra-Beltrán, A. P. 2007. The Gulf of California: Review of ecosystems status and sustainability challenges. Progress in Oceanography, 73, 1-26.

Logan, J. M., y Lutcavage, M. E. 2012. Assessment of trophic dynamics of cephalopods and large pelagic fishes in the central North Atlantic Ocean using stable isotope analysis. Deep-Sea Research II. En prensa.

Marinone, S. G., Parés-Sierra, A., Castro, R., y Mascarenhas, A. 2004. Correction to "Temporal and Spatial variation of the surface winds in the Gulf of California". Geophysical Research Letters, 31, L10305, DOI:10.1029/2004GL020064

Marshall, J. D., Brooks, J. R., y Lajtha, K. 2007. En: Michener, R., y Lajtha, K. (eds.). Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science. 2<sup>nd</sup> edition. Blackwell Publishing.

Martínez-Zavala, M. A., Nevárez-Martínez, M. O., Anguiano-Carrasco, J. P., y Godínez-Cota, A. R. 2010. Captura de peces pelágicos menores en el golfo de California, temporada de pesca 2007-2008. Ciencia Pesquera, 18 (2), 5-18.

Mateos, E., Marinone, S. G., y Lavín, M. F. 2006. Role of tides and mixing in the formation of an anticyclonic gyre in San Pedro Mártir Basin, Gulf of California. Deep-Sea Research II, 53, 60-76.

Méndez-Fernández, P., Bustamante, P., Bode, A., Chouvelon, T., Ferreira, M., López, A., Pierce, G. J., Begoña Santos, M., Spitz, J., Vingada, J. V., y Caurant, F. 2012. Foraging ecology of five toothed whale species in the Northwest Iberian Peninsula, inferred using carbon and nitrogen isotope ratios. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 413, 150-158.

Michener, R. H., y Kaufman, L. 2007. Stable isotope ratios as tracers in marine food webs: an update. En: Michener, R., y Lajtha, K. (eds.). *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. 2<sup>nd</sup> edition. Blackwell Publishing, 238-282.

Montoya, J. P. 2007. Stable isotope ratios as tracers in marine food webs: an update. En: Michener, R., y Lajtha, K. (eds.). *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. 2<sup>nd</sup> edition. Blackwell Publishing, 176-194.

Nava-Sánchez, E. H., Gorsline, D. S., y Molina-Cruz, A. 2001. The Baja California peninsula borderland: structural and sedimentological characteristics. *Sedimentary Geology* 144, 63-82.

Newsome, S. D., Yeakel, J. D., Wheatley, P. V., y Tinker, M. T. 2012. Tools for quantifying isotopic niche space and dietary variation at the individual and population level. *Journal of Mammalogy*, 93 (2), 329-341.

Newton, J. 2010. Stable isotope ecology. En: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester. DOI: 10.1002/9780470015902.a0021231

Niño-Torres, C. A., Gallo-Reynoso, J. P., Galván-Magaña, F., Escobar-Briones, E., y Macko, S. A. 2006. Isotopic analysis of  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ , and  $\delta^{34}\text{S}$  "a feeding tale" in teeth of the longbeaked common dolphin, *Delphinus capensis*. *Marine Mammal Science*, 22 (4), 831-846.

Norris, K. S., y Schilt, C. R. 1988. Cooperative societies in three-dimensional space: On the origins of aggregations, flocks, and schools, with special reference to dolphins and fish. *Ethology and Sociobiology*, 9, 149-179.

Ochoa-Díaz, M. R. 2009. Espectro trófico del tiburón martillo *Sphyrna zygaena* (Linnaeus, 1758) en Baja California Sur: aplicación de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ . Tesis de Maestría en Ciencias, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, la Paz, B.C.S. México.

Paine, R. T. 1980. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. The Third Tansley Lecture. *Journal of Animal Ecology*, 49, 667-685.

Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., y Jordano, P. 2007. The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104 (50), 19891-19896.

Pimm, S. L. 1979. The structure of food webs. *Theoretical Population Biology*, 16, 144-158.

Pimm, S. L., y Lawton, J. H. 1980. Are food webs divided into compartments? *Journal of Animal Ecology*, 49 (3), 879-898.

Polis, G. A., y Hurd, S. D. 1996. Linking marine and terrestrial food webs: Allochthonous input from the ocean supports high secondary productivity on small islands and coastal land communities. *The American Naturalist*, 147 (3), 396-423.

Porrás-Peters, H., Aurióles-Gamboa, D., Cruz-Escalona, V. H., y Koch, P. L. 2008. Trophic level and overlap of sea lions (*Zalophus californianus*) in the Gulf of California, México. *Marine Mammal Science*, 24 (3), 554-576.

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

Ramsay, M. A., y Hobson, K. A. 1991. Polar bears make little use of terrestrial food webs: evidence from stable-carbon isotope analysis. *Oecologia*, 86, 598-600.

Rau, G. H., Sweeney, R. E., y Kaplan, I. R. 1982. Plankton  $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$  ratio changes with latitude: differences between northern and southern oceans. *Deep-Sea Research*, 29, 1035-1039.

Rezende, E. L., Albert, E. M., Fortuna, M. A., y Bascompte, J. 2009. Compartments in a marine food web associated with phylogeny, body mass, and habitat structure. *Ecology Letters*, 12, 779-788.

Ribic, C. A., Chapman, E., Fraser, W. R., Lawson, G. L., y Wiebe, P. H. 2008. Top predators in relation to bathymetry, ice and krill during austral winter in Marguerite Bay, Antarctica. *Deep-Sea Research II*, 55, 485-499.

Rodríguez, P. M. Y., Escobar-Briones, E., Gallo-Reynoso, J. P., Morales, P. P., y Cienfuegos, A. E. 2009. Composición elemental e isotópica estable de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en *Phocoena sinus*. 60 Años de la Colección Nacional de Mamíferos Marinos del Instituto de Biología, UNAM, Aportaciones al Conocimiento y Conservación de los Mamíferos Mexicanos.

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

Ruiz-Cooley, R. I., y Gerrodette, T. 2012. Tracking large-scale latitudinal patterns of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  along the E Pacific using epi-mesopelagic squid as indicators. *Ecosphere*, 3 (7): 63.

Salas-de-León, D. A., Carbajal, N., Monreal-Gómez, M. A., y Gil-Zurita, A. 2011. Vorticity and mixing induced by the barotropic  $M_2$  tidal current and zooplankton biomass distribution in the Gulf of California. *Journal of Sea Research*, 66, 143-153.

Salvadeo, C. J., Flores-Ramirez, A., Gómez-Gallardo, A., MacLeod, C., Lluch Belda, D., Jaume-Schinkel, S., y Urban, R. J. 2011. Bryde's whale (*Balaenoptera edeni*) in the southwestern Gulf of California: relationship with ENSO variability and prey availability. *Ciencias Marinas*, 37 (2), 215-225.

Scott, M. D., Chivers, S. J., Olson, R. J., Fiedler, P. C., y Holland, K. 2012. Pelagic predator associations: tuna and dolphins in the eastern tropical Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 458, 283-302.

SGPA/DGVVS/05196, 2013. Licencia de colecta científica para el proyecto de investigación "Monitoreo de la población del lobo marino de California (*Zalophus californianus californianus*) en colonias reproductivas del Golfo de California y estudio de la interacción con las pesquerías artesanales; tres casos de estudio". Archivo General (09/LW-1897/06/13).

Sigler, M. F., Kuletz, K. J., Ressler, P. H., Friday, N. A., Wilson, C. D., y Zerbini, A. N. 2012. Marine predators and persistent prey in the southeast Bering Sea. *Deep-Sea Research II*, 65-70, 292-303.

Sokal, R. R., y Rohlf, F. J. 1981. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 2<sup>nd</sup> edition. W. H. Freeman and Company, New York, 208-262.

Springer, A.M., Piatt, J. F., Shuntov, V. P., Van Vliet, G. B., Vladimirov, V. L., Kuzin, A. E., y Perlov, A. S. 1999. Marine birds and mammals of the Pacific Subarctic Gyres. *Progress in Oceanography*, 43, 443-487.

Stapp, P., Polis, G. A., y Sánchez, P. F. 1999. Stable isotopes reveal strong marine and El Niño effects on island food webs. *Nature*, 401, 467-469.

Sydeman, W. J., Hobson, K. A., Pyle, P., y McLaren, E. B. 1997. Trophic relationships among seabirds in central California: combined stable isotope and conventional dietary approach. *The Condor*, 99, 327-336.

Tershy, B. R., Breese, D., y Strong, C. S. 1990. Abundance, seasonal distribution and population composition of balaenopterid whales in the Canal de Ballenas, Gulf of California, Mexico. *Reports of the International Whaling Commission, Special Issue 12*, 369-375.

Tershy, B. R. 1992. Body size, diet, habitat use, and social behavior of *Balaenoptera* whales in the Gulf of California. *Journal of Mammalogy*, 73 (3), 477-486.

Tylianakis, J. M., Laliberté, E., Nielsen, A., y Bascompte, J. 2010. Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation*, 143, 2270-2279.

Usui, T., Nagao, S., Yamamoto, M., Suzuki, K., Kudo, I., Montani, S., Noda, A., y Minagawa, M. 2006. Distribution and sources of organic matter in surficial sediments on the shelf and slope off Tokachi, western North Pacific, inferred from C and N stable isotopes and C/N ratios. *Marine Chemistry*, 98, 241-259.

Voss, M., Dippner, J. W., y Montoya, J. P. 2001. Nitrogen isotope patterns in the oxygen-deficient waters of the Eastern Tropical North Pacific Ocean. *Deep-Sea Research I*, 48, 1905-1921.

Wang, L., Okin, G. S., D'Odorico, P., Caylor, K. K., y Macko, S. A. 2013. Ecosystem-scale spatial heterogeneity of stable isotopes of soil nitrogen in African savannas. *Landscape Ecology*, 28, 685-698.

Weimerskirch, H., Shaffer, S. A., Tremblay, Y., Costa, D. P., Gadenne, H., Kato, A., Ropert-Coudert, Y., Sato, K., y Aurioules, D. 2009. Species- and sex-specific differences in foraging behaviour and foraging zones in blue-footed and brown boobies in the Gulf of California. *Marine Ecology Progress Series*, 391, 267-278.

Yen, P. P. W., Sydeman, W. J., y Hyrenbach, K. D. 2004. Marine bird and cetacean associations with bathymetric habitats and shallow-water topographies: implications for trophic transfer and conservation. *Journal of Marine Systems*, 50, 79-99.





Anexo 1. Formato para la toma de datos oceanográficos y descripción de la asociación de alimentación (= bochinche).

		<i>Formato para Datos Oceanográficos y Bochinches</i> CIAD, Guaymas – PCMyL, UNAM	
Listo:	<input type="checkbox"/>	Número de hoja	Bochinche
		Fecha (dd/mm/aa) / /	Forma
		Hora :	Área superficial (m <sup>2</sup> )
		Latitud	Profundidad (m)
		Longitud	Duración (min)
		Datum	Secuencia sp/min:
		Observador	
		Fotos número:	
	<input type="checkbox"/>	Beaufort	
		Nubosidad (%)	
		Viento (dirección-km/h)	
		Altura Oleaje (m)	
		Corriente Superficial (dirección)	
		Marea	
	<input type="checkbox"/>	Color del Mar (Forel-Ule)	
		Transparencia (m)	
		Profundidad (m)	
		Temperatura Superficial (°C)	
		Temperatura Profunda (°C)	
		Temperatura Ambiente (°C)	
		Salinidad (‰)	
		Oxígeno (mg/L)	
		pH	



Anexo 3. Valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de algunos depredadores y presas del Golfo de California. Los campos vacíos es por la falta de alguna información que no ésta reportada y/o valores de especies que se está en espera de obtener. DE: desviación estándar; n: tamaño de muestra; LM: longitud de manto.

Especie	$\delta^{13}\text{C}\text{‰}$ ( $\pm\text{DE}$ )	$\delta^{15}\text{N}\text{‰}$ ( $\pm\text{DE}$ )	Tejido (n)	Año colecta	Reportó
Mamíferos					
<i>Orcinus orca</i>	-13 $\pm$ 0.2	23.2 $\pm$ 4.7	Cráneo Diente (16)	2005-2010	Aurioles-Gamboa <i>et al.</i> , 2013
<i>Orcinus orca</i>	-15 $\pm$ 0.4	20.1 $\pm$ 0.3	Piel (7)	2005?	Díaz-Gamboa, 2009
<i>Physeter macrocephalus</i>	-18	14.6	Cráneo Diente (1)	2001	Aurioles-Gamboa <i>et al.</i> , 2013
<i>Physeter macrocephalus</i>	-15.3 $\pm$ 0.4	20.4 $\pm$ 0.9	Piel (29)	2005	Díaz-Gamboa, 2009
<i>Physeter macrocephalus</i>	-13.8 $\pm$ 0.4	19.6 $\pm$ 0.5	Piel (35)	1997-1999	Ruiz-Cooley <i>et al.</i> , 2004
<i>Delphinus capensis</i>	-12.4 $\pm$ 1.4	17.1 $\pm$ 2.5	Diente (36)	1984-1995	Niño-Torres <i>et al.</i> , 2006
<i>Delphinus capensis</i>	-16.6	14.9	Cráneo Diente (2)	1996-2005	Aurioles-Gamboa <i>et al.</i> , 2013a*
<i>Delphinus capensis</i>	-16.4 $\pm$ 0.9	17.6 $\pm$ 0.7	Cráneo Diente (9)	1996-2005	Aurioles-Gamboa <i>et al.</i> , 2013b
<i>Delphinus capensis</i>	-16.4 $\pm$ 0.6	18.4 $\pm$ 0.4	Piel (39)	2005	Díaz-Gamboa, 2009
<i>Delphinus delphis</i>	-15.3 $\pm$ 1.2	18.1 $\pm$ 0.6	Cráneo Diente (12)	1988-1998	Aurioles-Gamboa <i>et al.</i> , 2013
<i>Delphinus delphis</i>	-16.7 $\pm$ 0.5	18.1 $\pm$ 0.5	Piel (5)	2005	Díaz-Gamboa, 2009
<i>Balaenoptera physalus</i>	-16 $\pm$ 0.6	15.4 $\pm$ 1.1	Piel (2)		Gendron <i>et al.</i> , 2001
<i>Balaenoptera physalus</i>	-17.4 $\pm$ 0.8	14.6 $\pm$ 0.9	Piel (16)	2001-2002	Jaume-Schinkel, 2004
<i>Balaenoptera physalus</i>	-16.7 $\pm$ 0.5	15.2 $\pm$ 0.5	Piel (10)	2001-2002	Jaume-Schinkel, 2005
<i>Balaenoptera physalus</i>	-17.7 $\pm$ 0.5	16.1	Piel (3)	2001-2002	Jaume-Schinkel, 2006
<i>Balaenoptera edeni</i>	-18.1 $\pm$ 1.5	15.8 $\pm$ 0.6	Piel (2)		Gendron <i>et al.</i> , 2001
<i>Zalophus californianus</i>	-12.5 $\pm$ 0.4	21 $\pm$ 0.9	(87)	1975-2006	Aurioles-Gamboa <i>et al.</i> , 2013
<i>Zalophus californianus</i>	-14.3 $\pm$ 0.3	20.7 $\pm$ 0.5	Vibrisas (17)	2013	Éste estudio
Aves					
<i>Sula leucogaster</i>	-15.5 $\pm$ 1.2	18.7 $\pm$ 0.9	(26)	2006	Weimerskirch <i>et al.</i> , 2009
<i>Sula neboxii</i>	-15.5 $\pm$ 1.7	19.1 $\pm$ 1.1	(34)	2006	Weimerskirch <i>et al.</i> , 2009
<i>Sula neboxii</i>	-15.0	19.9	Pluma (1)	2013	Éste estudio
<i>Pelecanus occidentalis</i>	-14.3	18.6	(1)	2011	Aurioles-Gamboa <i>et al.</i> , 2013
<i>Phalacrocorax penicillatus</i>	-13.3	18.7	(1)	2011	Aurioles-Gamboa <i>et al.</i> , 2013
<i>Larus occidentalis</i>					
<i>Larus livens</i>	-13.8	20.6	(2)	2011	Aurioles-Gamboa <i>et al.</i> , 2013
<i>Charadrius alexandrinus</i>					
<i>Oceanodroma microsoma</i>					

Peces					
<i>Coryphaena hippurus</i>	-16.4 ±0.2	18.8 ±0.6	Músculo (5)	2013	Éste estudio
<i>Scomberomorus sierra</i>	-16.1	19.7			
<i>Sardinops sagax</i>	-18.5 ±0.7	13.3 ±0.6	Juveniles (4)		Gendron <i>et al.</i> , 2001
<i>Ophistonema libertate</i>	-16.3 ±1.0	17.3 ±0.3	Músculo (16)	2013	Éste estudio
<i>Etrumeus teres</i>	-17.9	13.9	(1)		Gendron <i>et al.</i> , 2001
<i>Engraulis mordax</i>	-17.3 ±0.3	15.3 ±0.5	Músculo (16)	2013	Éste estudio
Tiburones					
<i>Sphyrna sygaena</i> (Macho)	-15.3 ±0.3	19.4 ±0.6	Músculo (9)	2007	Ochoa-Díaz, 2009
<i>Sphyrna sygaena</i> (Hembra)	-14.9 ±0.3	19.5 ±0.8	Músculo (7)	2007	Ochoa-Díaz, 2009
Calamares					
<i>Dosidicus gigas</i> 0-30 cmLM	-16.4 ±0.5	16.7 ±0.4	Músculo (9)	2005	Díaz-Gamboa, 2009
<i>Dosidicus gigas</i> 24.5 cmLM	-16.1 ±0.3	14.8 ±0.4	Músculo (8)	1999	Ruiz-Cooley <i>et al.</i> , 2004
<i>Dosidicus gigas</i> 61.3 cmLM	-14.9 ±0.3	17.0 ±0.4	Músculo (10)	1996-1997	Ruiz-Cooley <i>et al.</i> , 2004
<i>Dosidicus gigas</i> 31-60 cmLM	-16.6 ±0.3	17.6 ±0.6	Músculo (21)	2005	Díaz-Gamboa, 2009
<i>Dosidicus gigas</i> 61-90 cmLM	-16.1 ±0.4	18.9 ±0.6	Músculo (9)	2005	Díaz-Gamboa, 2009
Plancton					
Fitoplancton Norte	-22.4 ±0.3	12.8 ±0.3	(2)	2005	Díaz-Gamboa, 2009
Fitoplancton Central	-20.7 ±1.5	10.6 ±2.8	(14)	2005	Díaz-Gamboa, 2009
Fitoplancton Sur	-21.2 ±1.0	11.7 ±1.2	(20)	2005	Díaz-Gamboa, 2009
Fitoplancton Boca	-22.0 ±2.3	8.1 ±2.5	(8)	2005	Díaz-Gamboa, 2009
<i>Nematocelis difficilis</i>	-19.5 ±0.3	11 ±1.2	Totalidad (3)		Gendron <i>et al.</i> , 2001
<i>Nyctiphanes simplex</i>	-17.7 ±0.1	12.6 ±0.14	Totalidad (5)	2001-2002	Jaume-Schinkel, 2006
MOP Norte	-19.9 ±0.7	12.5 ±1.45	(C: 46; N: 48)	2005	Popp, sin publicar
MOP Centro	-21.9 ±0.9	10.9 ±2.6	(66)	2005	Popp, sin publicar

\*Se excluyó por que el autor menciona que sospecha que pueden ser individuos provenientes de afuera del Golfo de California.

Anexo 4. Comparación de valores isotópicos entre diferentes tejidos de mamíferos marinos reportados en la literatura.

Tabla 11. Valores de  $\delta^{13}\text{C}$  en piel y hueso para diferentes mamíferos marinos y la diferencia entre sus valores.

<i>Especie</i>	<i>Tejido</i>	$\delta^{13}\text{C}\text{‰}$	<i>Autor</i>
<i>O. orca</i>	Dentina	-13 ±0.2	Aurioles-Gamboa <i>et al.</i> 2013
	Piel	-15 ±0.4	Díaz-Gamboa, 2009
	<b>Diferencia</b>	<b>2</b>	
<i>P. macrocephalus</i>	Piel	-13.8 ±0.4	Ruiz-Cooley <i>et al.</i> 2004
	Piel	-15.3 ±0.5	Díaz-Gamboa, 2003
	Piel	-15.3 ±0.4	Díaz-Gamboa, 2009
	<b>Promedio piel</b>	<b>14.8</b>	
	Hueso	-18.0	Aurioles-Gamboa <i>et al.</i> 2013
	<b>Diferencia</b>	<b>3.2</b>	
<i>G. macrorhynchus</i>	Hueso	-19.5	Aurioles-Gamboa <i>et al.</i> 2013
	Piel	-15.6 ±0.5	Díaz-Gamboa, 2009
	<b>Diferencia</b>	<b>3.9</b>	
<i>Phoca hispida</i>	Colágeno de hueso	-16.2 ±0.3	Ramsay y Hobson, 1991
	Músculo	-18.1 ±0.2	
	<b>Diferencia</b>	<b>1.9</b>	
<i>Ursus maritimus</i>	Colágeno de hueso	-15.7 ±0.1	Ramsay y Hobson, 1991
	Músculo	-17.7 ±0.2	
	<b>Diferencia</b>	<b>2</b>	

Tabla 12. Valores de  $\delta^{15}\text{N}$  para piel y diente de *Globicephala melas* reportados por Abend y Smith (1995).

<i>Lugar</i>	<i>Piel</i>	<i>Diente</i>
Cape Cod	13.9	13.7
	13.5	13.2
	14.2	14.8
Mid-Atlantic Bight	14.0	14.7
	13.5	14.5
	14.2	15.1
Faroe Islands	12.2	12.8
	11.3	13.9
	11.8	13.6
<b>Promedio ±DE</b>	<b>13.2 ±1.1</b>	<b>14.0 ±0.8</b>
<b>Diferencia</b>	<b>-0.9</b>	

**Anexo 5. Pruebas de diferencia de medias sobre la base de datos preliminar.**

**ANOVA de una vía de los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  del fitoplancton entre las zonas Norte, Centro, Sur y Boca del Golfo de California (Díaz-Gamboa, 2009):**

$H_0$ : Norte = Centro = Sur = Boca,  $H_A$ : al menos una de las medias es diferente.

R. V. = 6.39.

$F_{[0.05, 3-40]} = 2.84$ . Por lo tanto  $H_0$  se rechaza y se opta por  $H_A$  de que la media de al menos una zona es diferente.

Se procede a realizar una prueba pareada por el método de Tukey-Kramer (Sokal y Rohlf, 1981):

$Q_{0.05 [k=4, v=40]} = 3.791$ .

Se puede observar en la Tabla 13 que la zona de la Boca del GC tiene diferencias con el resto de las zonas. Por otro lado, los valores de las zonas Norte, Centro y Sur no mostraron diferencias entre sí.

**Tabla 13. Matriz de comparaciones de valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de fitoplancton en cuatro zonas del Golfo de California.**

<b>Zona</b>	<b>Norte</b>	<b>Central</b>	<b>Sur</b>	<b>Boca</b>
Norte	-	4.216	4.136	4.409
Centro	2.2	-	1.943	2.472
Sur	1.1	1.1	-	2.333
Boca	4.7*	2.5*	3.600*	-

**Anexo 6. Pruebas de diferencia de medias entre las dos especies de peces de cardumen colectadas para éste estudio.**

**ANOVA de una vía de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  entre las muestras de la sardina crinuda *Ophistonema libertate* y la anchoveta *Engraulis mordax*:**

$H_0$ : *O. libertate* = *E. mordax*,  $H_A$ : son diferentes.

R. V. para  $\delta^{13}\text{C}$  = 16.56.

$F_{[0.05, 1-30]} = 4.17$ . Por lo tanto  $H_0$  se rechaza y se opta por  $H_A$  de que las medias de los grupos pertenecen a diferentes fuentes de  $\delta^{13}\text{C}$ .

**ANOVA de una vía de los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  entre las muestras de la sardina crinuda *Ophistonema libertate* y la anchoveta *Engraulis mordax*:**

$H_0$ : *O. libertate* = *E. mordax*,  $H_A$ : son diferentes.

R. V. para  $\delta^{15}\text{N}$  = 198.29

$F_{[0.05, 1-30]} = 4.17$ . Por lo tanto  $H_0$  se rechaza y se opta por  $H_A$  de que las medias de los grupos pertenecen a diferentes fuentes de  $\delta^{13}\text{C}$ .

Anexo 7. Distancias euclidianas ( $dE = \sqrt{(X_2 - X_1)^2 + (Y_2 - Y_1)^2}$ ) entre las especies del grupo de depredadores, dadas por sus valores de  $\delta^{13}\text{C}$  (X) y  $\delta^{15}\text{N}$  (Y), y distancia de cada especie al centroide. Las celdas con sombra clara indican al vecino más cercano, las celdas con sombra oscura indican al vecino más lejano.

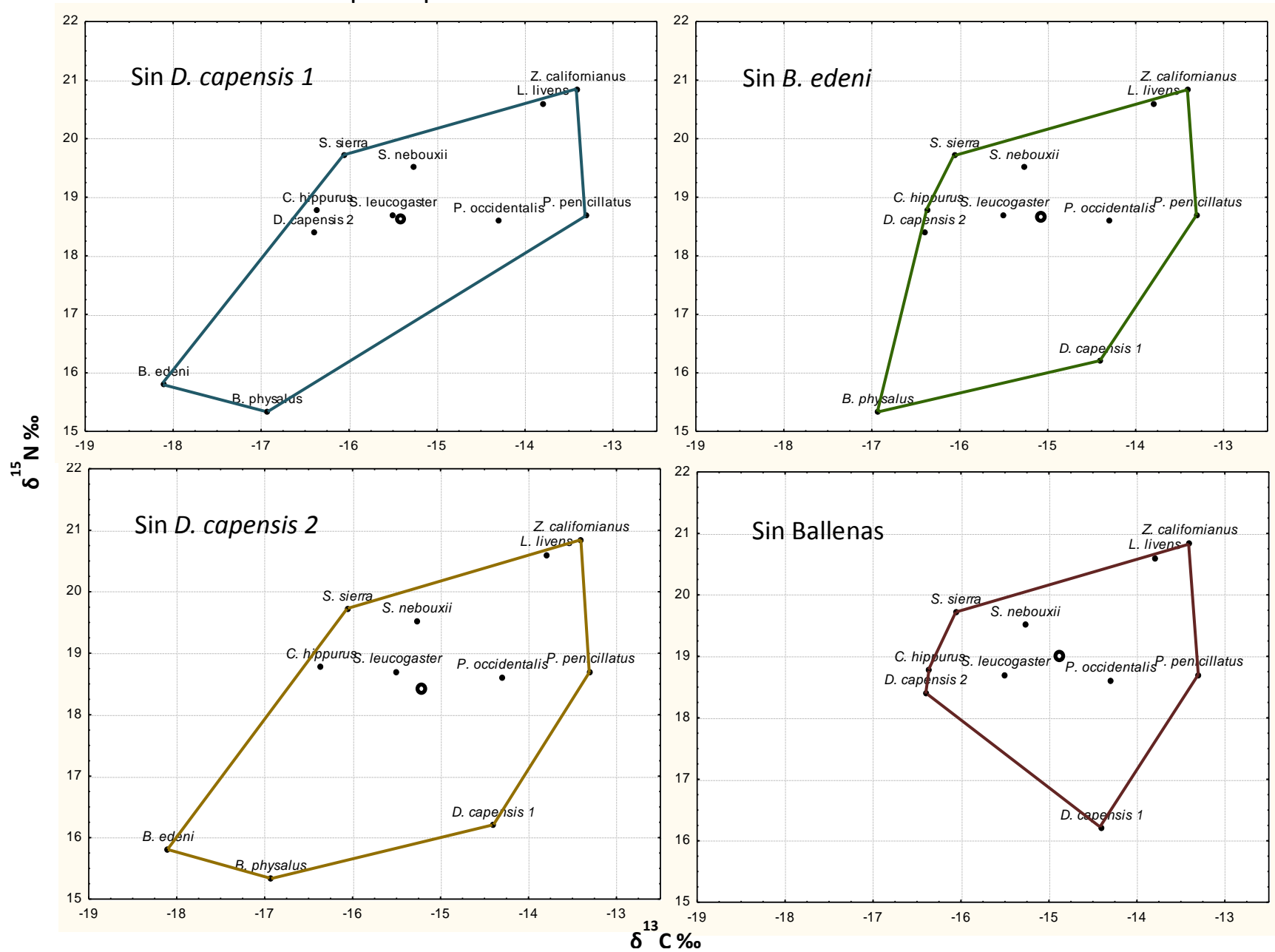
Especie	<i>D. capensis</i> 1	<i>D. capensis</i> 2	<i>B.</i> <i>physalus</i>	<i>B. edeni</i>	<i>Z. californianus</i>	<i>S.</i> <i>leucogaster</i>	<i>S. neboxii</i>	<i>P.</i> <i>occidentalis</i>	<i>P.</i> <i>penicillatus</i>	<i>L.</i> <i>livens</i>	<i>S.</i> <i>sierra</i>	<i>C. hippurus</i>
<i>Delphinus capensis 1</i>	x	4.10	4.87	5.85	3.87	3.49	3.75	2.42	1.84	3.77	4.50	4.30
<i>Delphinus capensis 2</i>	2.97	x	2.72	2.78	4.13	1.14	1.89	2.18	3.18	3.68	1.74	0.77
<i>Balaenoptera physalus</i>	2.68	3.12	x	1.26	6.55	3.66	4.50	4.20	4.96	6.13	4.47	3.49
<i>Balaenoptera edeni</i>	3.72	3.11	1.26	x	6.89	3.89	4.67	4.72	5.61	6.44	4.41	3.44
<i>Zalophus californianus</i>	4.75	3.87	6.55	6.89	x	3.00	2.29	2.41	2.14	0.47	2.89	3.61
<i>Sula leucogaster</i>	2.73	0.95	3.66	3.89	3.00	x	0.84	1.20	2.20	2.55	1.15	0.86
<i>Sula neboxii</i>	3.42	1.58	4.50	4.67	2.29	0.84	x	1.33	2.13	1.83	0.81	1.32
<i>Pelecanus occidentalis</i>	2.40	2.11	4.20	4.72	2.41	1.20	1.33	x	1.00	2.06	2.08	2.07
<i>Phalacrocorax penicillatus</i>	2.73	3.11	4.96	5.61	2.14	2.20	2.13	1.00	x	1.96	2.94	3.06
<i>Larus livens</i>	4.44	3.41	6.13	6.44	0.47	2.55	1.83	2.06	1.96	x	2.43	3.15
<i>Scomberomorus sierra</i>	3.88	1.35	4.47	4.41	2.89	1.15	0.81	2.08	2.94	2.43	x	0.99
<i>Coryphaena hippurus</i>	3.23	0.37	3.49	3.44	3.61	0.86	1.32	2.07	3.06	3.15	0.99	x
<b>Mínimo / columna</b>	2.40	0.37	1.26	1.26	0.47	0.84	0.81	1.00	1.00	0.47	0.81	0.77
<b>Máximo / columna</b>	4.75	4.10	6.55	6.89	6.89	3.89	4.67	4.72	5.61	6.44	4.50	4.30
<b>Centroide</b>	2.41	1.08	3.50	3.83	3.08	0.33	1.08	1.03	2.04	2.65	1.48	1.10

Tabla 14. Parámetros calculados a partir de las distancias euclidianas entre la comunidad.

Parámetro	Especies	
Media al vecino más cercano	0.96	
DE de la distancia media al vecino más cercano	0.54	
Mínima distancia	0.37	<i>D. capensis 2</i> – <i>C. hippurus</i>
Máxima distancia	6.89	<i>B. edeni</i> - <i>Z. californianus</i>
Rango entre la distancia mín. y máx.	6.52	



Anexo 8. Representación del *convex hull* que engloba el área del espacio isotópico de la comunidad de depredadores según distintos escenarios indicados en la parte superior izquierda de cada recuadro. El círculo blanco indica el centroide.



Anexo 9. Escala de la distancia euclidiana de cada depredador al centroide según diferentes escenarios. El círculo blanco representa al centroide. De lado derecho las especies y de lado izquierdo los descriptores estadísticos.

