

EL LOBO FINO DE GALÁPAGOS *ARCTOCEPHALUS GALAPAGOENSIS* (Pinnipedia, Otariidae)  
EN LA COSTA CONTINENTAL DE ECUADOR, PRIMEROS REGISTROS CONFIRMADOS  
MEDIANTE ANÁLISIS MORFOLÓGICOS Y GENÉTICOS

THE GALAPAGOS FUR SEAL *ARCTOCEPHALUS GALAPAGOENSIS* (Pinnipedia, Otariidae)  
ON THE CONTINENTAL COAST OF ECUADOR, FIRST RECORDS CONFIRMED  
WITH MORPHOLOGIC AND GENETIC ANALYSIS

F. Félix<sup>1</sup>, G. Lento<sup>2</sup>, J. Davis<sup>3</sup>, B. Haase<sup>1</sup> & D. Chiluzal

<sup>1</sup>Fundación Ecuatoriana para el Estudio de Mamíferos Marinos (FEMM). Casilla 09-01-11905, Guayaquil, Ecuador. <sup>2</sup>Research Associate, Ecology and Evolution Research Group, School of Biological Sciences, Auckland University. Private Bag 92019, Auckland, New Zealand. <sup>3</sup>Current address: 10030 - 100th Ave. SW, Lakewood, WA 98498, USA.

RESUMEN

Entre 1991 y 1997 fueron examinados diez lobos finos del género *Arctocephalus* que llegaron a la costa continental de Ecuador. Dos de los especímenes murieron poco después de su arribo, preservándose sus cráneos y dentadura. Los exámenes morfológicos indicaron que ambos especímenes tenían mayor semejanza con el lobo fino de Galápagos *A. galapagoensis*. Una muestra de piel de uno de ellos se estudió genéticamente (ADNmt) para determinar con exactitud la especie. El resultado mostró que, inequívocamente, el espécimen era un lobo fino de Galápagos, confirmando los resultados del estudio morfológico. Esta es la primera vez que se documenta la presencia de ejemplares de esta especie en la costa continental de Ecuador y también fuera del archipiélago. Como los especímenes se hallaron en cinco años diferentes, se propone que la presencia del lobo fino de Galápagos en la costa continental de Sudamérica es un evento influenciado por una combinación de factores tales como cambios ambientales, migración de sus presas y, tal vez, comportamiento "viajero", que se incrementan durante los periodos El Niño.

*Palabras clave:* Lobo fino de Galápagos, *Arctocephalus galapagoensis*, ADNmt, Ecuador.

ABSTRACT

Between 1991 and 1997 ten fur seals of the genus *Arctocephalus* found on the mainland coast of Ecuador were examined. Two of them died and their skulls and teeth were collected. Morphological studies showed that both specimens were closer to the Galápagos fur seal *A. galapagoensis*. A skin sample from one of them was used for a mtDNA study to determine with certainty the species. The results showed that unequivocally the specimen was a Galapagos fur seal, confirming the tendency found in the morphological approach. This is the first time that the species is recorded on the continental coast of Ecuador and out the archipelago. Because the specimens were found in five different years, we propose that the presence of the Galapagos fur seal along the northwestern coast of South America is an event influenced by a combination of factors such as environment changes, prey migration and, perhaps, wandering behavior, although it increases during "El Niño" periods.

*Key Words:* Galapagos fur seal, *Arctocephalus galapagoensis*, mtDNA, Ecuador.

INTRODUCCIÓN

El lobo fino o lobo de dos pelos de Galápagos *Arctocephalus galapagoensis* es una especie endémica del archipiélago (00°40'S, 90°20'W) que habita y se reproduce en la mayoría de las islas (REPENNING *et al.*, 1971; TRILLMICH, 1984; REEVES *et al.*, 1992; JEFFERSON *et al.*, 1993). La especie está plenamente adaptada a las rigurosas condiciones climáticas de Galápagos donde encuentra suficiente alimento a lo largo de las áreas de surgencia costeras en la parte occidental de las is

las (TRILLMICH, 1984). No se tiene evidencia de que presente algún tipo de dispersión estacional o migración, por lo que sus movimientos fuera de la región son prácticamente desconocidos. Junto con el león marino de Galápagos *Zalophus californianus wolfebaeki*, una subespecie del león marino de California (REEVES *et al.*, 1992; JEFFERSON *et al.*, 1993), son las dos especies de pinnípedos otáridos residentes del archipiélago.

La parte continental más cercana a Galápagos se encuentra aproximadamente a 1.100 km hacia el este en la costa de Ecuador, pero hasta la fecha

no hay registros confirmados de la presencia de *A. galapagoensis* en ninguna parte de la costa continental de Sudamérica. Sin embargo, se sospecha que algunos ejemplares de la especie pudieron haber sido observados en ciertos lugares de la costa de Ecuador y Colombia en el pasado, pero su identidad fue asignada a otras especies de otáridos. ORTIZ (1980) documentó la presencia de un joven *Z. californianus* en Bahía de Caráquez (00°37'S, 80°26'W) en 1980 y da cuenta de varios avistamientos de lobos marinos en otras partes de Ecuador. NOWAK (1986) informó del incremento de la colonia de dicha especie en la isla de La Plata (01°16'S, 81°04'W), Ecuador, durante El Niño 1982-83 basado en evidencia anecdótica (cincuenta "perros de agua" vistos por un residente de la isla). VON PRAHL (1987) también atribuyó a El Niño 1982-83 la presencia de un pequeño grupo de cinco lobos finos en la isla Gorgona (03°N, 78°10'W), Colombia, y los identificó a la distancia como lobos finos sudamericanos (*Arctocephalus australis*). CUERVO *et al.* (1986) informaron de la presencia de otro lobo fino sudamericano cerca de Tumaco (01°50'N, 78°48'W), sur de Colombia, pero VIDAL (1990) sugirió el lobo fino de Galápagos como una identificación más probable para el espécimen. Recientemente, PALACIOS *et al.* (1997) informaron de nuevos registros de *Z. californianus* en las costas de Ecuador y Colombia, pero la mayoría de la información está basada en breves avistamientos de especímenes jóvenes.

En este artículo se presentan evidencias conclusivas basadas en el examen de diez ejemplares encontrados en la costa ecuatoriana, hecho confirmado en un caso mediante una prueba genética de ADNmt, que el lobo fino de Galápagos *Arctocephalus galapagoensis* suele hallarse en la costa continental de Ecuador.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Durante el período 1991-1997, la presencia de lobos marinos en las playas ecuatorianas fue comunicada a la oficina de la Fundación Ecuatoriana para el Estudio de Mamíferos Marinos (FEMM) en Guayaquil, Ecuador. En diez de estos casos los animales fueron fotografiados y examinados externamente. Los especímenes fueron identificados como lobos finos del género *Arctocephalus* basados en la presencia de abundante pelo secundario y al hecho de que los dedos de las patas traseras eran aproximadamente igual en longitud y forma (REPENNING *et al.*, 1971; JEFFERSON *et al.*, 1993). Dos animales murieron poco después de su arribo (Nº 5 y 6), se colectaron sus esqueletos completos y se tomaron muestras de varios tejidos, incluyendo la piel. Los cráneos de estos dos especímenes fueron examinados y medidos para determinar a qué especie de lobo fino pertenecían. Para esto, se hicieron comparaciones entre las dos especies más probables, *A. galapagoensis* y *A. australis*, aplicando los

criterios usados por REPENNING *et al.* (1971) para diferenciar ambas especies.

Una muestra de piel fue tomada del individuo Nº 5 para un examen de genética molecular, utilizando el ADN mitocondrial (ADNmt) para una identificación definitiva de la especie. El ADN de las células de la piel se lo extrajo utilizando un protocolo estándar (SAMBROOK *et al.*, 1989). Se aislaron cinco genes mitocondriales o fragmentos del gen (citocromo b, t-Prolina ARN, 12S y 16S ARNr, y la región de control) y se los amplificó usando la reacción en cadena de la polimerasa (PCR). Los "primers" de amplificación para estos genes son de LENTO *et al.* (1994, 1995 y 1998) y las condiciones para la reacción de PCR fueron como las descritas en LENTO *et al.* (1995, 1998). El ADN amplificado fue purificado en microcolumnas de Sephacryl S-400 HR, cuantificado contra un estándar de masa molecular conocida y secuenciado en el secuenciador automático ABI 373A. Las secuencias de ADNmt de cada fragmento o gen fueron comparadas con una base de datos colectada de 225 individuos que representan todos los pinnípedos existentes. Un subgrupo de esta base de datos que incluye múltiples representantes (n=3) de 13 de las 14 especies de otáridos (lobos finos y leones marinos) y 2 subespecies (LENTO, datos no publicados) fue usado para la identificación de la especie. Las secuencias de ADNmt del individuo Nº 5 fueron alineadas y refinadas manualmente usando los programas MacClade (MADDISON & MADDISON, 1992) y GCG DNA (Wisconsin Package Versión 8.1, Genetics Computer Group (GCG), Maddison, WI) como se lo describe en LENTO *et al.* (1995). Las diferencias en los pares de secuencias, expresadas en porcentajes, fueron promediadas para cada especie de otárido. Luego, cada uno de los cinco subgrupos de la base de datos fueron usados para inferir un árbol filogenético óptimo usando el método de la máxima parsimonia implementado en el programa PAUP v3.1.1 (SWOFFORD 1993) y el método "neighbor-joining" (Saitov y Nei, 1987) implementado en el programa MEGA (KUMAR *et al.*, 1993). Una medida de la confianza en cada árbol topológico fue obtenida del análisis de "bootstrap" (FELSENSTEIN, 1985) usando 1.000 réplicas para cada grupo de datos.

## RESULTADOS

Todos los animales examinados eran jóvenes o subadultos y parecieron subalimentados a su arribo (Fig. 1). Fueron capturados por pobladores locales para ser mantenidos en cautiverio como mascotas, pero como la mayoría de ellos rehusaron alimentarse, fueron liberados a los pocos días por sus captores. Sólo un espécimen (Nº 9) se acostumbró a ser alimentado y permaneció cautivo más tiempo que los demás. Detalles de cada caso e información sobre la longitud total y el sexo de los especímenes se muestran en la Tabla 1.



Figura 1. Uno de los especímenes encontrado descansando en la playa de Mar Bravo, Salinas (B. Haase).

Los registros dan cuenta de la presencia de lobos finos en la costa de Ecuador casi cada año entre 1991 y 1997. El mayor número de casos para un solo año ocurrió en 1997 (n=5). Ese año los especímenes aparecieron desde abril, poco después que se comenzaron a detectar anomalías positivas en la temperatura superficial del mar que daban inicio al evento ENSO (véase Fig. 2). En la mayoría de los años considerados "normales" se registró sólo un espécimen o ninguno y en 1993 se registraron 2 en el mismo mes con pocos días de diferencia. Durante el moderado evento ENSO de 1992 no se halló ningún espécimen. Tampoco se han registrado más casos hasta el momento de escribir este informe. (Diciembre 1999).

#### Examen de los cráneos

La Tabla 2 muestra la comparación de las mediciones que se hicieron en los cráneos y la dentición de los especímenes Nos 5 y 6, con aquellas previamente publicadas para los lobos finos sudameri

cano y de Galápagos. Como se puede ver, en las tres primeras características las mediciones de los dos especímenes coinciden o son más parecidas a las de *A. galapagoensis*. La característica 4 es un poco subjetiva y no se tienen medidas precisas para su comparación, aunque en el examen físico se observa el paladar ancho en ambos especímenes. En cuanto a las características de la dentición, vemos una pequeña diferencia en el espécimen N° 5, que presenta cúspides accesorias anteriores en algunos postcaninos mientras que el espécimen N° 6 no los presenta. De acuerdo con REPENNING *et al.* (1971), el lobo fino sudamericano tiene cúspides accesorias anteriores y posteriores pronunciadas, pero uno de cada ocho lobos finos de Galápagos también desarrolla pequeñas cúspides accesorias anteriores.

#### Examen de genética molecular

La Tabla 3 muestra la diferencia porcentual promedio entre los segmentos mitocondriales del ejemplar N° 5 y las otras especies de otáridos. En términos de diferencia genética, el ADNmt del espécimen N° 5 es más parecido con *A. galapagoensis*, esto es, tiene el menor porcentaje de diferencia de secuencias para cada gen o fragmento de gen examinado. La Tabla 4 muestra el índice de confianza (%) del "bootstrap" usando los métodos filogenéticos de análisis máxima parsimonia y "neighbor joining". Para cada gen, el ADNmt del espécimen N° 5 se acomodó más cerca, en un árbol filogenético, con *A. galapagoensis*.

## DISCUSIÓN

Nuestros hallazgos confirman que lobos finos de Galápagos son capaces de viajar mucho más allá de los límites del archipiélago y de llegar a la costa

TABLA 1

Lobos finos hallados en la costa continental ecuatoriana entre 1991 y 1997.

N°	Fecha	Sitio	Posición	Longitud (cm)	Sexo	Comentarios
1	Ago.-27-91	Punta de Piedra	02°26'S, 79°51'W	118	F	Cautivo 4 días, anorético*, liberado
2	Nov.-06-93	Chanduy	02°23'S, 80°40'W	>100	F?	Varios días cautivo
3	Nov.-13-93	Tugadujaja	02°26'S, 80°37'W	±120	M?	Varios días cautivo y trasladado a Salinas
4	Dic.-20-94	Mar Bravo	02°14'S, 80°56'W	115	--	Visto vivo en la playa
5	May.-28-95	Salango	01°35'S, 80°52'W	107	F	Cautivo 4 días, anorético*, muerto, Esqueleto, piel y tejidos colectados
6	Abr.-27-97	San Clemente	00°46'S, 80°31'W	117	F	Cautivo 11 días, alimentado 2 días con tubo pero murió. Esqueleto y piel colectados
7	May.-22-97	Playas	02°37'S, 80°24'W		F?	Varios días cautivo
8	Jun.-12-97	Pedernales	00°04'N, 80°03'W	85-90	M	Cautivo 3 días, anorético*, liberado
9	Jul.-03-97	Manglaralto	01°51'S, 80°45'W	± 110	F	Más de 2 meses mantenido en un tanque
10	Ago.-24-97	San Pedro	01°57'S, 80°44'W	> 120	M	Cautivo 7 días, anorético, liberado

Posiblemente una consecuencia del cautiverio o debido a un proceso infeccioso desconocido

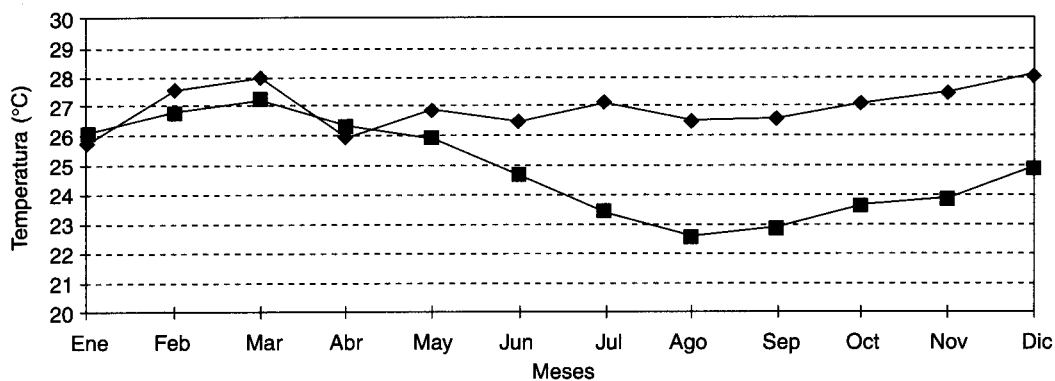


Figura 2. Valores mensuales de temperatura superficial del mar en 1997 (rombos) y del promedio histórico (cuadros) frente a Ecuador. Información proporcionada por el Instituto Oceanográfico de la Armada de Ecuador (INOCAR), tomada en la estación oceanográfica La Libertad ubicada 10 millas náuticas costa afuera (2°06'S, 81°03'W).

TABLA 2

Principales diferencias entre el lobo fino sudamericano *Arctocephalus australis* y el lobo fino de Galápagos *A. galapagoensis* de acuerdo con REPENNING *et al.* (1971) y valores obtenidos de los dos especímenes hallados en la costa continental ecuatoriana (N<sup>os</sup> 5 y 6).

Característica	<i>A. australis</i>	<i>A. galapagoensis</i>	Especímen 5	Especímen 6
1 Longitud condilobasal	< 255 mm	< 210 mm	187 mm	188.2 mm
2 Longitud del rostro	Largo (> 58 mm)	corto (< 50 mm)	42.7 mm	44.9 mm
3 Longitud nasal	Largo (avg. 38 mm)	corto (< 29 mm)	22.9 mm	28.4 mm
4 Amplitud del paladar	Moderadamente ancho	Ancho puntiagudos ancho (19.6mm)		ancho (19.9mm)
		sin cúspides		
5 Dientes postcaninos prominentes	Variable, con cúspides		Puntiagudos con algunas cúspides anteriores	puntiagudos sin cúspides
6 Diastema entre Pc5 y Pc6 sup.	Débil o ausente	presente	presente	presente

TABLA 3

Análisis de la diferencia de las secuencias de cada gen o fragmento del espécimen N° 5 con otras especies de otáridos (lobos finos y leones marinos), expresadas como porcentajes

Nombre común b	Nombre científico	Citocromo	Región de Control	t-Prolina ARN	12S rARN	16S rARN
Lobo fino de Galápagos	<i>Arctocephalus galapagoensis</i>	0.70	1.03	0.00	0.26	0.00
Lobo fino Sudamericano	<i>Arctocephalus australis</i>	1.84	8.58	2.74	0.52	1.46
Lobo fino Nueva Zelanda	<i>Arctocephalus forsteri</i>	3.06	10.19	2.74	1.16	1.31
León marino de California	<i>Zalophus californianus</i>	4.81	13.72	5.48	2.05	2.85
Lobo fino Subantártico	<i>Arctocephalus tropicalis</i>	5.32	13.05	4.11	1.54	2.07
Lobo de Juan Fernández	<i>Arctocephalus philippū</i>	5.33	14.57	4.11	1.54	1.11
Lobo fino Antártico	<i>Arctocephalus gazella</i>	5.58	13.67	4.11	1.54	2.04
León marino de Hooker	<i>Phocarctos hookeri</i>	5.58	12.68	2.74	2.32	2.24
León marino de Steller	<i>Eumetopias jubatus</i>	6.11	16.67	5.71	1.80	2.24
León marino Sudamericano	<i>Otaria flavescens</i>	6.38	15.69	5.48	2.05	2.07
Lobo fino del Cabo	<i>A. pusillus pusillus</i>	6.38	14.89	4.11	1.55	2.30
Lobo fino Australiano	<i>A. pusillus doriferus</i>	6.65	14.12	4.11	1.29	1.88
León marino de Galápagos	<i>Z californianus wollebaeki</i>	6.95	15.01	5.48	2.57	3.48
León marino Australiano	<i>Neophoca cinerea</i>	7.44	16.96	4.11	1.54	1.69
Lobo fino del Norte	<i>Callorhinus ursinus</i>	13.03	15.64	4.11	3.10	3.90

TABLA 4  
Porcentaje de confianza del "bootstrap" en la identificación filogenética de la especie.

Gene comparado secuencia	Longitud de la	"bootstrap" (%)	
		Parsimonia	"Neighbor-joining"
Citocromo b	380 bp	93	94
Región de control	183 bp	88	99
t-Prolina ARN	66 bp	69	100
12S rARN	397 bp	76	100
16S rARN	552 bp	89	100

continental de Sudamérica. La prueba genética hecha del ADN mitocondrial del espécimen N° 5 es inequívoca. Sin embargo, con la información obtenida no es posible decir con seguridad que todos los diez ejemplares registrados provienen de Galápagos, pero las condiciones similares de su arribo sugieren que posiblemente también se trató de animales de la misma especie.

Usualmente, las mediciones craneanas son suficientes para efectuar la determinación de especie dentro del género *Arctocephalus* (REPENNING et al., 1971). Pero en el caso de los especímenes N° 5 y 6, pese a que las mediciones estaban dentro del rango de *A. galapagoensis*, no resultaban definitivas porque éstos no alcanzaban aún su plena madurez física. La presencia de animales inmaduros dificulta su correcta identificación y es probablemente la principal causa por la cual la especie pudo haber sido confundida en el pasado con el lobo fino sudamericano o con el león marino de Galápagos. Las características dentales parecen ser el mejor indicador de la especie cuando se trata de animales más jóvenes, como en estos casos.

La juventud de los animales encontrados en la costa ecuatoriana sugiere también que la inexperiencia, y tal vez la falta de una necesidad inmediata de reproducirse, pudieron ser los motivos por los cuales se alejaron tanto de sus colonias en Galápagos al punto de no poder regresar. El cambio en la distribución de sus presas favoritas, tales como calamares (*Onychoteuthis banksi*) y peces pelágicos pequeños como anchovetas (*Engraulis* sp) y macarela (*Scombersp*) (TRILLMICH, 1984), ocasionados por cambios en las condiciones oceanográficas, podría llevar a los lobos finos de Galápagos hasta la costa ecuatoriana siguiendo la contracorriente ecuatorial sur. Condiciones oceanográficas extremas, como aquellas presentes durante eventos ENSO y que causan gran impacto en el ecosistema marino (e.g. BARBER & CHAVEZ, 1983), harían mucho más crítica la falta de alimento y por ende la necesidad de viajar más lejos para conseguirlo. TRILLMICH & LIMBERGER (1985) señalan que El Niño 1982-83 causó efectos desastrosos en las poblaciones de lobos finos y de leones marinos de Galápagos, con mortalidades casi del 100% en las clases más jóvenes y machos territoriales. Simi-

lares tasas de mortalidad fueron encontradas durante El Niño 1997: 90% de los nacidos en ese año y 67% en los machos dominantes (ECCD/PNG, 1999). Esto explicaría por qué en los dos años posteriores al Niño 1997 no se han registrado aún especímenes en la costa ecuatoriana, esperándose que en los próximos años, una vez que los nacidos a partir de 1998 crezcan y sean destetados, nuevamente comiencen a aparecer.

Los informes existentes de pinnípedos otáridos en la costa noroccidental de Sudamérica en su mayoría fueron también documentados durante eventos ENSO; algunos de ellos atribuidos a animales provenientes de Galápagos (NOWAK, 1986; VIDAL 1990; PALACIOS et al., 1997) y otros de la costa norte de Perú (CUERVO, 1986; VON PRAHL 1987; FÉLIX et al., 1994). En todos estos casos, los factores que motivaron la migración de los animales hasta las costas ecuatorianas y colombianas probablemente son los mismos.

La presencia del lobo fino sudamericano *A. australis* en las costas de Colombia, tal como fue informado por VON PRAHL (1987) y CUERVO (1986), no debe ser descartada. Las colonias reproductivas más al norte de esta especie se encuentran en la parte central de la costa peruana (12°S) (MAJLUF & TRILLMICH, 1981; TOVAR & FUENTES, 1984) casi a la misma distancia de la costa ecuatoriana a las que se encuentran las del lobo fino de Galápagos. Esto implicaría la posibilidad de que haya una sobreposición en los rangos de distribución de ambas especies, al menos durante eventos ENSO, y de que aún exista cierto intercambio genético entre ellas. Sin embargo, parece poco probable que una especie de agua más fría como el lobo fino sudamericano se dirija hacia el norte durante un evento ENSO, en lugar de ir hacia el sur y mantenerse dentro de la corriente fría de Humboldt. TORRES (1985) reportó movimientos de lobos finos sudamericanos en ese sentido, desde Perú hacia el norte de Chile, durante El Niño 1982/83.

Ya que los especímenes fueron encontrados en cinco diferentes años desde 1991, y que el individuo identificado por su ADN fue registrado en 1995, proponemos que la presencia del lobo fino de Galápagos en la costa continental de Ecuador no

es exclusivamente causada por cambios mayores de las condiciones ambientales como ocurren durante un evento ENSO. Su presencia en las costas sudamericanas parece más bien influenciada por una combinación de factores tales como cambios ambientales estacionales, migración de sus presas y tal vez comportamiento viajero, que se incrementan durante los periodos de El Niño.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Windsor Aguirre, Paola Amador, Juan José Alava, Raúl Carvajal y Alfredo Harmsen por su colaboración durante el trabajo de campo. Al personal del Centro Nacional de Acuicultura e Investigaciones Marinas de la Escuela Politécnica del Litoral (CENAIM), quien cuidó al espécimen de Salango, al Departamento de Ecología Marina de la Universidad de Guayaquil por facilitar su laboratorio y al Instituto Oceanográfico de la Armada del Ecuador (INOCAR) por la información proporcionada sobre la temperatura del mar. Alana Phillips y un revisor anónimo contribuyeron con valiosos comentarios para mejorar este artículo.

#### LITERATURA CITADA

- BARBER FIT & FP CHAVEZ 1983. Biological consequences of El Niño. **Science** 22: 1203-1210.
- CUERVO A, HERNÁNDEZ J & A CADENA. 1986. Lista actualizada de los mamíferos de Colombia: anotaciones sobre su distribución. **Caldasia** 15 (71-75): 471-501.
- ESTACIÓN CIENTÍFICA CHARLES DARWIN/PARQUE NACIONAL GALÁPAGOS. 1999. **La Carta**, Segundo Trimestre de 1999, N° 45, p. 4.
- FÉLIX F, HAASE B, SAMANIEGO J & J OECHSLE 1994. New evidence of the presence of the South American sea lion *Otaria flavescens* (Carnivora, Pinnipedia) in Ecuadorian waters. **Estudios Oceanológicos** 13: 85-88.
- FELSENSTEIN J 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. **Evolution** 39: 783-791.
- JEFFERSON TA, LEATHERWOOD S & MA WEBBER 1993. Marine mammals of the world. FAO species identification guide. Rome, FAO. 320 pp.
- KUMAR S, TAMURA K & M NEI 1993. MEGA: Molecular evolutionary genetic analyses, Version 1.01. The Pennsylvania State University, University Park, PA 16802.
- LENTO GM, MATTLIN RH, CHAMBERS GK & CS BAKER 1994. Geographic distribution of mitochondrial cytochrome b DNA haplotypes in New Zealand fur seals (*Arctocephalus forsten*). **Canadian Journal of Zoology** 72: 293-299.
- LENTO GM, HICKSON RE, CHAMBERS GK & D PENNY 1995. Use of spectral analysis to test hypotheses on the origin of pinnipeds. **Molecular Biology and Evolution** 12: 28-52.
- LENTO GM, HADDON M, CHAMBERS GK & CS BAKER 1998. Genetic variation, population structure and species identity of Southern Hemisphere fur seals, *Arctocephalus* spp. **Journal of Heredity**, 88: 202-208.
- MADDISON WP & DR MADDISON 1992. MacClade: Analysis of phylogeny and character evolution, Version 3. Sinauer Assoc., Sunderland, MA.
- MAJLUF P. & F TRILLMICH 1981. Distribution and abundance of sea lions (*Otaria byronia*) and fur seals (*Arctocephalus australis*) in Peru. **Zeitschrift für Säugetierkunde** 46: 384-393.
- NOWAK B 1986. Isla de la Plata and the Galapagos. **Noticias de Galápagos** N° 48, p. 17.
- ORTIZ F 1980. Un registro de mamífero nuevo para el Ecuador continental. **Public. Museo Ecuat. de CC.N N. 2(2)**: 51-56.
- PALACIOS DM, FÉLIX F, FLÓREZ L, CAPELLA JJ, CHILUIZA D & B HAASE. 1997. Sightings of Galapagos sea lion (*Zalophus californianus wolfebaeki*) on the coasts of Colombia and Ecuador. **Mammalia**, 61(1):114-116.
- REEVES RR, STEWART BS & S LEATHERWOOD 1992. The Sierra Club Handbook of Seals and Sirenians. Sierra Club Books. San Francisco, CA.
- REPENNING CA, PETERSON RS & CL HUBBS. 1971. Contributions to the systematics of the southern fur seals, with particular reference to the Juan Fernández and Guadalupe species. **Antarctic Research Series** 18: 1-34.
- SAITON N & M NEI 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. **Molecular Biology and Evolution** 4: 406-425.
- SAMBROOK J, FRITSCH EF & T MANIATIS 1989. Molecular Cloning: a laboratory manual. Second Edition. Cold Spring Harbor Laboratory Press. Cold Spring Harbor, NY.
- SWOFFORD DL 1993. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Version 3.1.1, Illinois Natural History Surv. Champaign, IL.
- TORRES D 1985. Presencia del lobo fino sudamericano (*Arctocephalus australis*) en el norte de Chile, como consecuencia de El Niño 1982-1983. **Investigación Pesquera** 32: 225-233.
- TOVAR H & H FUENTES 1984. Magnitud poblacional de lobos marinos en el litoral peruano en marzo de 1984. Informe IMARPE 88. 32 pp.
- TRILLMICH F 1984. Natural history of the Galapagos fur seal (*Arctocephalus galapagoensis*, Heller). Pages 215-223. En R. Perry (Ed.). Key Environments-Galapagos. Pergamon Press, Oxford. U.K.
- TRILLMICH F & D LIMBERGER 1985. Drastic effects of El Niño on Galapagos pinnipeds. **Oecologia** 67: 19-22.
- VIDAL O 1990. Lista de los mamíferos acuáticos de Colombia. Informe del Museo del Mar (Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, Colombia) 37: 1-18.
- VON PRAHL H 1987. Penetración de elementos faunísticos de la provincia peruano-chilena al Pacífico colombiano durante el Fenómeno del Niño 1982-1983. **CPPS, Boletín ERFEN**, 20: 9-11.