



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



CARACTERIZACIÓN DEL HÁBITAT DE GRANDES CETÁCEOS DEL GOLFO DE CALIFORNIA DURANTE INVIERNO

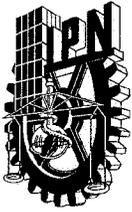
TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
EN
MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA

MARIANA CHÁVEZ ANDRADE

LA PAZ, B.C.S., NOVIEMBRE DE 2006



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL

SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 31 del mes de Octubre del 2006 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis de grado titulada:

“CARACTERIZACIÓN DEL HÁBITAT DE LOS GRANDES CETÁCEOS DEL GOLFO DE CALIFORNIA DURANTE LA TEMPORADA FRÍA DE 2005”

Presentada por el alumno:

CHÁVEZ

Apellido paterno

ANDRADE

materno

MARIANA

nombre(s)

Con registro:

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

Aspirante al grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS CON ESPECIALIDAD EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

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

LA COMISION REVISORA

Director de tesis
PRIMER VOCAL

DRA. DIANE GENDRON LANIEL

PRESIDENTE

DR. AGUSTIN HERNÁNDEZ HERRERA

SECRETARIO

DR. GERARDO ACEVES MEDINA

SEGUNDO VOCAL

DR. JAIME GÓMEZ GUTIÉRREZ
Co-Director

TERCER VOCAL

DR. JORGE DE JESÚS URBÁN RAMÍREZ

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO

DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE



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

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 31 del mes Octubre del año 2006, el (la) que suscribe MARIANA CHÁVEZ ANDRADE alumno(a) del Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS CON ESPECIALIDAD EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS con número de registro B041190 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de: DRA. DIANE GENDRON LANIEL y cede los derechos del trabajo titulado: "CARACTERIZACIÓN DEL HÁBITAT DE LOS GRANDES CETÁCEOS DEL GOLFO DE CALIFORNIA DURANTE LA TEMPORADA FRÍA DE 2005" al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: marianachaveza@hotmail.com dgendron@ipn.mx

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

MARIANA CHÁVEZ ANDRADE

nombre y firma

ÍNDICE

Contenido	Página
Glosario	I
Relación de figuras	IV
Relación de tablas	VI
Resumen	VII
Abstract	VIII
1. Introducción	1
2. Área de estudio	4
3. Antecedentes	7
Objetivo general	10
Objetivos particulares.....	10
4. Material y Métodos	
4.1. Avistamiento de grandes cetáceos	10
4.2. Variables ambientales.....	11
4.2.1. Región.....	12
4.2.2. Temperatura Superficial del Mar (TSM)	12
4.2.3. Batimetría	13
4.2.4. Coloración Superficial del Mar (CSM)	13
4.2.5. Concentración de Clorofila Superficial (CCS)	14
4.2.6. Biomasa zooplanctónica (BZ)	16
4.3. Procesamiento de datos y análisis estadístico	
4.3.1. Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS)	16
1) Análisis ENMM de alta resolución utilizando datos ambientales de imágenes satelitales.....	17
2) Análisis ENMM por segmentos utilizando datos ambientales medidos <i>in situ</i>	17
4.3.2. Bioregionalización del Golfo de California con base al Análisis Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta (MRPP) y Análisis Indicador de Especies (ISA) de la estructura de la comunidad de grandes cetáceos	20
5. Resultados	
5.1. Avistamiento de grandes cetáceos.....	22
5.2. Variables ambientales.....	23

5.2.1. Región.....	23
5.2.2. Temperatura Superficial del Mar (TSM).....	24
5.2.3. Batimetría	26
5.2.4. Coloración superficial del mar (CSM).....	26
5.2.5. Concentración de Clorofila Superficial (CCS).....	27
5.2.6. Biomasa zooplanctónica (BZ).....	29
5.2.7. Abundancia de eufáusidos (EUF).....	29
5.3. Ordenamiento de la estructura de la comunidad de grandes cetáceos en el Golfo de California durante Marzo y Abril 2005	
5.3.1. Análisis NMDS de alta resolución.....	31
5.3.2. Análisis NMDS por transectos.....	34
5.3.3. Bioregionalización del GC con base al Análisis Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta (MRPP) y Análisis Indicador de Especies (ISA) de la estructura de la comunidad de grandes cetáceos	37
6. Discusión	
6.1. Influencia de las condiciones ambientales en la distribución y selección del hábitat de grandes cetáceos durante condiciones de invierno en el Golfo de California	40
7. Conclusiones	53
8. Recomendaciones	54
9. Literatura Citada	55

GLOSARIO

Abundancia: Número de individuos por unidad de área, distancia o tiempo durante el esfuerzo de observación.

Avistamiento: Observación de un cetáceo, ya sea sólo o en grupo identificado a cualquier nivel taxonómico.

Caliptopis: Fase larval típica de los eufáusidos en el que se desarrollan ojos compuestos cubiertos por el caparazón, sus partes bucales son funcionales y mantienen su forma larval hasta el estadio siguiente en la fase furcilia. No tienen pleópodos y es la primer fase con alimentación exógena en su primero de tres estadios (C1, C2 y C3) (Brinton *et al.*, 2000).

Caracterización del hábitat: Determinación de los atributos particulares de una región de modo que claramente se distinga de las demás.

Censo: Registro del número de organismos encontrados en un área determinada.

Composición específica: Número de especies encontradas por unidad de muestreo (transecto lineal) o en el área de estudio total.

Derrotero: Es la ruta de navegación recorrida por el barco durante el periodo de estudio.

Escala Beaufort: Escala de fuerza de viento (0-12) que se asigna a través de la relación numérica basada en la observación de los efectos del viento sobre el mar, creada por Sir Francis Beaufort, criterio estándar establecido desde 1938.

Esfuerzo de observación: Condición de búsqueda de mamíferos marinos a lo largo del derrotero del barco, el cual consistió en tener tres observadores (dos con binoculares y uno sin ellos) a una velocidad de navegación aproximada de 11 nudos.

Estación oceanográfica: Sitio de muestreo definido precisamente con una latitud y longitud para la medición de más de una variable ambiental durante el derrotero.

Estenófaga: Condición que se refiere a una especie con espectro de alimentación reducido a un número pequeño de especies (depredación altamente específica), dado que se encuentra en morfología y comportamiento altamente especializada hacia el consumo de un tipo muy particular de alimento.

Estrés: Medida de partida de la monotonicidad en la relación entre la disimilitud (distancia) en el espacio original y la distancia en el espacio de ordenación, aplicado en método de ordenación NMDS (McCune *et al.*, 2002).

Eufáusidos: También llamado krill, son crustáceos pequeños con forma de camarón, con caparazón fusionado completamente al tórax (cefalotórax), ojos compuestos pedunculados. Se caracterizan por presentar branquias externas adheridas a los apéndices torácicos y dos fases larvianas únicas del grupo (caliítopis y furcilia). Las 86 especies actualmente descritas pertenecen al Orden Euphausiacea con dos familias Bentheuphausiidae (monoespecífica) y Euphausiidae. La palabra eufáusido se deriva del griego *eu* = bueno o verdadero y *phausia* = asociado a brillante o que emite luz (Brinton *et al.*, 2000).

Eurífaga: Condición de una especie que tiene un amplio espectro de alimentación (generalista, con elevada flexibilidad trófica), que le permite alimentarse de manera indistinta de un mayor número de especies.

Fidelidad: Tendencia a habitar preferentemente un sitio y donde posiblemente las especies emplean con mayor frecuencia un hábitat específico.

Furcilia: Fase larvaria de los eufáusidos con ojos compuestos móviles y con pedúnculo ocular no cubiertos por el caparazón, tienen un progresivo desarrollo de los apéndices torácicos (periópodos) y abdominales (pleópodos), así como una progresiva reducción del número de espinas en el telson, presenta un número variable de estadios según la especie (Brinton *et al.*, 2000).

Hábitat: Conjunto de recursos y condiciones ambientales definidos espacio-temporalmente que determinan la presencia, supervivencia y reproducción de una población o especie.

Ambiente: Es un conjunto de elementos físico-químicos, geológicos y biológicos interrelacionados que producen los diferentes recursos que requieren los organismos para perpetuarse a través del tiempo.

Método de ordenación: Análisis estadístico multivariado (más de tres variables ambientales) mediante el cual permite un arreglo espacial de las especies relacionando su abundancia relativa con las variables ambientales en múltiples dimensiones.

Misticeto: Cetáceo que se caracteriza por presentar placas córneas en forma de barbas o escobillas, con las cuales filtran su alimento.

Odontoceto: Cetáceo que se caracteriza por presentar dientes, generalmente capturan presas individuales como peces, cefalópodos y pequeños crustáceos, aunque algunas especies pueden consumir mamíferos marinos. Su comportamiento alimenticio es usualmente ayudado por el proceso de ecolocalización.

Postlarva: Estadio de desarrollo posterior a la larva, en eufáusidos incluye organismos juveniles y adultos.

Residente: Permanencia de una especie en un sitio en particular.

Rorcual: Misticetos que poseen pliegues gulo-ventrales, que se distienden y se contraen durante el proceso de alimentación por filtración, característica morfológica exclusiva de éste grupo de cetáceos.

Segregación: División de los recursos espacio-temporalmente por parte de dos o más especies. Usualmente implica modas o medias distintas de la distribución de frecuencias de cada especie en relación al gradiente de cada variable o recurso.

Surgencia costera: Movimiento ascendente de las aguas subsuperficiales hacia las capas superficiales como producto de un balance de masas provocado por la dirección paralela a la costa e intensidad del viento para producir un flujo superficial (arriba de la capa de Ekman) hacia fuera de la costa.

Transecto: Línea imaginaria establecida con la finalidad de obtener un rumbo de búsqueda de grandes cetáceos para cubrir las distintas regiones del área de estudio durante la realización de los censos.

Traslapamiento de hábitat: Se presenta cuando dos o más especies compiten por los mismos recursos, ya que presentan adaptaciones morfológicas y de comportamiento relativamente similares y la segregación espacio-temporal es reducida.

Variable ambiental: Descriptor físico, químico, geológico y/ó biológico que permite identificar una característica del ambiente.

RELACIÓN DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Distribución y abundancia de los grandes cetáceos observados en el Golfo de California durante la temporada fría del 2005.....	22
Figura 2. Regionalización propuesta para la temporada fría del 2005 y esfuerzo de búsqueda de grandes cetáceos. Localización de las estaciones oceanográficas donde se registraron <i>in situ</i> tres variables ambientales.....	23
Figura 3. Distribución de la temperatura superficial del mar (TSM, °C) registrada <i>in situ</i> durante la temporada fría del 2005.....	24
Figura 4. Distribución de la temperatura del mar (T°C) registrada con el CTD por niveles de profundidad: 5 m, 50 m, 100 m 200 m en la región centro y sur del Golfo de California.....	25
Figura 5. Localización de los sitios de muestreo de profundidad del fondo marino durante el crucero de Marzo-Abril del 2005.....	26
Figura 6. Distribución de los pigmentos fotosintéticos: Clorofila-a, Clorofila-b, Clorofila-c y Feopigmentos durante Marzo y Abril del 2005.....	28
Figura 7. Distribución de la biomasa zooplanctónica durante Marzo y Abril del 2005 en el Golfo de California.....	29
Figura 8. Distribución y abundancia de larvas (caliopsis y furcillas), juveniles y adultos de <i>Nyctiphanes simplex</i> durante la temporada fría del 2005.....	30
Figura 9. Distribución y abundancia de los eufáusidos encontrados durante la temporada fría del 2005.....	31
Figura 10. Espacio de ordenación de las especies durante la temporada fría del 2005 en el Golfo de California.....	34
Figura 11. Espacio de las especies por segmentos durante la temporada fría del 2005 en el Golfo de California.....	37

RELACIÓN DE TABLAS

	Página
Tabla I. Escalas de coloración superficial del mar (CSM) durante el crucero de Marzo y Abril del 2005.....	27
Tabla II. Coeficientes de Kendall (r) de la ordenación ENMM de alta resolución para la asociación entre las distancias de ordenación y las distancias originales del espacio n-dimensional para variables ambientales y especies de grandes cetáceos observados en el Golfo de California durante la temporada fría del 2005.....	33
Tabla III. Coeficientes de Kendall (r) de la ordenación ENMM por segmentos para la asociación entre las distancias de ordenación y las distancias originales del espacio n-dimensional para las variables ambientales medidas <i>in situ</i> y avistamiento de especies de grandes cetáceos en el Golfo de California durante la temporada fría del 2005.....	36
Tabla IV. Resultados del análisis de Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta (PPMR) y Análisis Indicador de Especies (AIE) para la comparación de la estructura de la comunidad de grandes cetáceos en el Golfo de California.....	39

RESÚMEN

Se realizaron dos cruceros oceanográficos durante Marzo y Abril 2005 (temporada fría) con el objetivo de caracterizar el hábitat de los grandes cetáceos en el Golfo de California (GC) estudiando la asociación entre la abundancia de las especies y algunas variables ambientales por medio del método no paramétrico Escalamiento No-Métrico Multidimensional (NMDS). Las variables ambientales medidas *in situ* fueron temperatura superficial del mar (TSM), coloración superficial del mar (CSM), concentración de clorofila superficial (CCS), biomasa zooplanctónica (BZ), abundancia relativa de eufáusidos (EUF) y profundidad. Datos de temperatura y clorofila-*a* de imágenes satelitales también fueron utilizados. Las variables ambientales y la abundancia relativa de las especies de grandes cetáceos fueron promediadas en segmentos de 40 km. Se empleó el Análisis Permutacional de Multi-Respuesta (MRPP) para determinar si existen diferencias significativas en el hábitat grandes cetáceos entre las regiones del Alto Golfo, centro y sur del GC. Las regiones que presentaron diferencias significativas fueron comparadas con el Análisis Indicador de Especies (ISA) para definir la fidelidad al hábitat de cada especie. Finalmente se realizó otro MRPP para establecer el grado de traslapamiento de hábitat entre las especies más abundantes. El análisis NMDS indicó que en invierno el GC presenta al menos tres patrones distintos de hábitats que propician la segregación espacial de tres especies de grandes cetáceos: *Physeter macrocephalus* distribuida en regiones cálidas, con altas profundidades, baja CCS, BZ y EUF, presentando fidelidad a la región centro del GC. *Balaenoptera musculus* se distribuyó en aguas cálidas y profundas, con baja CCS, elevada BZ y EUF, sin presentar fidelidad a una región en particular del GC. En contraste, *Balaenoptera physalus* habitó aguas principalmente costeras, frías y someras, con alta CCS, baja BZ y EUF con elevada fidelidad al Alto Golfo. El hábitat de *Balaenoptera edeni* y *Megaptera novaeangliae* no pudieron ser caracterizados debido su reducido número de avistamientos obtenidos. La segregación de especies en invierno parece responder en gran medida a la distribución y disponibilidad de presas preferenciales de cada especie.

ABSTRACT

Two oceanographic cruises were carried out in March and April 2005 to characterize the large cetacean habitat in the Gulf of California (GC) during winter season (cold season), establishing the association between species abundance and several environmental variables using the Non-metric Multidimensional Scaling (NMDS) technique. The environmental variables measured *in situ* were sea surface temperature (SST), sea surface coloration (SSC), sea surface chlorophyll concentration (SSCC), zooplankton biomass (ZB), relative abundance of euphausiids (EUPH) and depth. Temperature and chlorophyll satellite images were also used. Environmental variables and relative abundance of large cetaceans were averaged in 40-km length transects. Multi-Response Permutation Procedures (MRPP) was used to determine if exist significative diferences among Northern Gulf, middle and southern GC regions. The Indicator Species Analysis (ISA) was used to test hypothesis about regional differences to determine the species regional fidelity. Another MRPP was made to define the degree of habitat overlapping among the most abundant species. The NMDS analysis indicated that in winter the GC has at least three distinguishable habitats characterized enhance spatial species segregation of the three most abundant large cetaceans: *Physeter macrocephalus* distributed mainly in warm and deep waters, with low SSCC, ZB and EUPH, with regional fidelity to the middle part of the GC. *Balaenoptera musculus* was distributed in warm and deep waters, with low SSCC, high ZB and EUPH, without significant regional fidelity. *Balaenoptera physalus* distributed mainly at shallow coastal and cold waters, with high SSCC, low ZB and EUPH, with significant high fidelity to the Northern Gulf. *Balaenoptera edeni* and *Megaptera novaeangliae* had low number of sightings to make an habitat characterization. Species segregation in winter apparently response to the distribution range of each species' preys and their availability.

1. INTRODUCCIÓN

Los registros históricos de bitácoras de los primeros exploradores europeos en el Golfo de California (GC) narran una macrofauna altamente abundante y diversa en los siglos posteriores al descubrimiento de América, particularmente de elevados grupos de mamíferos marinos que a la fecha nos parecen inimaginables (Sáenz-Arroyo *et al.*, 2006). Independientemente de la dificultad de verificar la certeza de esos registros, éstos proponen una línea base sobre los efectos antropogénicos y climáticos en la biodiversidad de su macrofauna. El manejo basado en ecosistemas de reservas ecológicas, altamente popular en la actualidad, requiere censos precisos que definan los niveles de abundancia actual y de su biodiversidad, enfatizando en regiones críticas para realizar un manejo sustentable de los recursos bióticos.

Para poder entender como varía espacio-temporalmente la densidad de cetáceos es necesario conocer la variabilidad de las condiciones climáticas y oceanográficas del ambiente, permitiendo así definir las características que componen el hábitat (Etnoyer *et al.*, 2004, 2006; Ferguson, 2005), el cual se define como el conjunto de recursos y condiciones ambientales bióticas y abióticas que favorecen la presencia, supervivencia y reproducción de una población (Caughley y Gunn, 1995). En general, la distribución de las especies está regularmente asociada a la compleja oceanografía generada por variables físicas, biológicas y topográficas, así como a las interacciones biológicas, físicas y las relaciones tróficas de sus presas en cualquier nivel trófico: fitoplancton, zooplancton, micronecton y necton (Baumgartner *et al.*, 2001).

La estructura espacial y temporal de las comunidades de cetáceos está influenciada en menor o mayor medida por muchas variables cuya contribución relativa es en general difícil de estimar cuantitativamente (Jaquet, 1996). Sin embargo, la correlación de las variables ambientales con la presencia de cetáceos mediante técnicas estadísticas modernas de ordenación multidimensional permite incrementar nuestro conocimiento de su ecología e indicar cuantitativamente en términos relativos cuales variables oceanográficas influyen principalmente en la distribución de cetáceos (Smith *et al.*, 1986; Reilly, 1990; Davis *et al.*, 2002; Palacios,

2003). Las técnicas multivariadas no paramétricas han emergido como opciones de análisis matemáticos altamente robustos a patrones geográficos naturales de las especies con distribución agregada (McCune *et al.*, 2002).

En el Golfo de California habitan tres de las cuatro familias de misticetos y cinco de las diez familias de odontocetos (31 especies), representando el 37% de las 83 especies de cetáceos descritas en la actualidad (Guerrero-Ruiz, 2005; Urbán *et al.*, 2005). El GC es un lugar único por su elevada diversidad de especies. 8 de las 13 especies descritas de misticetos se encuentran en ésta región: la ballena azul (*Balaenoptera musculus*), la ballena de aleta o rorcual común (*Balaenoptera physalus*), la ballena de Bryde o rorcual tropical (*Balaenoptera edeni*), la ballena de Sei (*Balaenoptera borealis*), la ballena Minke (*Balaenoptera acutorostrata*), la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*), la ballena gris (*Eschrichtius robustus*) y la ballena franca del norte (*Eubalaena glacialis*) en peligro de extinción. Además del más grande de los odontocetos: el cachalote (*Physeter macrocephalus*) (Álvarez-Castañeda y Patton, 2000; Urbán *et al.*, 2005). De las especies antes mencionadas algunas son residentes mientras que otras llegan a ésta región temporalmente como parte de su comportamiento migratorio; sin embargo, todas ellas concurren durante la temporada de invierno (Diciembre a Mayo). Ésta elevada riqueza específica probablemente sea propiciada por cuatro características principales: 1) elevadas tasas de productividad primaria durante todo el año, la cual sustenta tramas alimenticias complejas y productivas; 2) gran diversidad de hábitats como resultado de la compleja topografía y oceanografía, lo que permite la presencia de especies tanto costeras como oceánicas; 3) características subtropicales con aguas relativamente cálidas durante invierno (comparadas con las altas latitudes), las cuales son favorables para varias especies migratorias y residentes y 4) alta variación estacional en la temperatura, productividad y circulación oceánica entre las distintas masas de agua favorecen la proliferación y residencia de especies templadas, subtropicales y tropicales.

Específicamente, la distribución de los misticetos (ballenas barbadas) en zonas de alimentación depende de la distribución espacio-temporal de sus presas que tienden a formar densas agregaciones (Acevedo-Gutiérrez *et al.*, 2002; Forcada,

2002). En el GC se han registrado 13 especies de eufáusidos (krill) de afinidad biogeográfica tropical y subtropical (Brinton *et al.*, 2000), de las cuales tres son parte fundamental en la dieta de ballenas barbadas (Gendron, 1992). Durante el invierno la especie numéricamente dominante *Nyctiphanes simplex* (Brinton y Townsend, 1980; Gendron, 1990) es la presa principal de los dos rorcuales más grandes *B. musculus* y *B. physalus* (Del-Ángel-Rodríguez, 1997). Sin embargo, se ha demostrado la alta plasticidad alimenticia de *B. physalus* mostrando un evidente cambio de dieta a organismos de mayor nivel trófico (peces pelágicos menores) durante verano y otoño (Jaume-Schinkel, 2004), los cuales son altamente abundantes en ésta área (Moser *et al.*, 1974; Hammann *et al.*, 1988). En uno de los niveles tróficos más altos se encuentra el cachalote que se alimenta principalmente del calamar gigante *Dosidicus gigas* (Ruiz-Cooley *et al.*, 2004), el cual es relativamente abundante en ésta región (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2003).

El conocimiento de la ecología de los cetáceos en el área de estudio proviene principalmente de estudios autológicos (monoespecíficos) y de zonas predominantemente costeras, por lo que a la fecha no se cuenta con una visión integral de la distribución de la comunidad de los grandes cetáceos. Existe solamente un informe técnico de National Marine Fisheries Services en donde se realizó un crucero oceanográfico para el censo de cetáceos a lo largo del golfo, sin embargo fue realizado durante la temporada de verano (Jul 28-Nov 2, 1992) (Mangels y Gerrodette, 1994). El presente estudio es el primer esfuerzo de investigación en realizar de manera integral un censo multi-específico de mamíferos marinos (incluyendo grandes cetáceos) durante la temporada fría, cubriendo la mayor parte del Golfo de California mediante transectos lineales y relacionando los patrones específicos de distribución de cetáceos con diversas variables ambientales medidas *in situ* y a través de imágenes satelitales, con el fin de discernir algunas características preferenciales de las especies de grandes cetáceos más abundantes y demostrar la segregación espacial de algunas de ellas.

2. ÁREA DE ESTUDIO

El Golfo de California es una larga cuenca de evaporación semi-cerrada subtropical localizada en el noreste de México que desemboca en el Pacífico Oriental Tropical. Está caracterizado por un complejo sistema de mesoescala de remolinos y corrientes costeras altamente variables en términos de su estacionalidad (Roden, 1964; Molina-Cruz, 1984; Badan-Dangon *et al.*, 1985). Cuenta con una extensión latitudinal aproximada de 1000 km de largo con orientación Noroeste-Sureste, cuya amplitud longitudinal varía entre 100 y 200 km de ancho.

Topográficamente está dividido en dos provincias fisiográficas y oceanográficas principales, el Alto Golfo, relativamente somero, sin accidentes topográficos sobresalientes y la región sur caracterizada por grandes profundidades y variada batimetría. Estas dos regiones están delimitadas por un grupo de islas localizadas cerca de los 29°N, de las que sobresalen por su tamaño las Islas Ángel de la Guarda y Tiburón (Álvarez-Borrego, 1983; Badan-Dangon *et al.*, 1985). El Alto Golfo tiene una dimensión aproximada de 300 km de largo y 125 km de ancho; cerca del 75% de su área presenta profundidades < 200 m. La comunicación entre el Alto Golfo y la zona sur es principalmente por el Canal de Ballenas (Badan-Dangon *et al.*, 1985), el cual está aislado de la parte central por una montaña submarina de aproximadamente 450 m de profundidad (Rusnak *et al.*, 1964). La porción sur consiste en una serie de cuencas las cuales se van haciendo progresivamente más profundas hasta los 2000 m en el centro de la cuenca de Guaymas y llegan a profundidades entre 3000 y 3500 m en la boca del golfo (Roden y Groves, 1959; Badan-Dangon *et al.*, 1985; Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991).

Los patrones de vientos en el área de estudio son extremadamente variables, siendo particularmente intensos en el Canal de Ballenas durante la mayor parte del año (Roden, 1964; Álvarez-Borrego, 1983; Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991; Santamaría-del-Ángel *et al.*, 1994). Durante los meses de Marzo a Mayo se intensifican los eventos de surgencia (Mee *et al.*, 1985). En condiciones de verano (Julio a Octubre), cuando predominan los vientos del sureste, las surgencias se presentan predominantemente en la costa occidental y el agua de la superficie del

Pacífico Oriental Tropical entra al golfo con altas temperaturas y relativamente bajas concentraciones de nutrientes (Álvarez-Borrego y Schwartzlose, 1979). Mientras que en condiciones de invierno (Diciembre a Mayo), cuando predominan los vientos del noroeste, los eventos de surgencia forzadas por vientos se presentan en la costa oriental y en el área de las Grandes Islas. De ésta manera, los meses de invierno son caracterizados por la elevada productividad primaria mientras que en verano predominan condiciones relativamente menos productivas (Santamaría-del-Ángel *et al.*, 1994). Los meses de Junio y Noviembre son usualmente considerados como periodos de transición entre ambas condiciones climáticas (Roden y Groves, 1959; Roden, 1964; Álvarez-Borrego, 1983; Molina-Cruz, 1984; Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991; Santamaría-del-Ángel *et al.*, 1994).

Mediante la distribución térmica superficial, se han observado dos características de mesoescala interesantes que propician la elevada productividad primaria: 1) la intensificación de las corrientes de marea superficiales por efecto de reducción de volumen de flujo latitudinal de la corriente a lo largo del Canal de Ballenas, y 2) los grandes centros de surgencias costeras forzadas por viento (Molina-Cruz, 1984). La productividad primaria y secundaria del GC es considerada relativamente alta a pesar de sus condiciones subtropicales, particularmente en la cuenca de Guaymas y en la región de las Grandes Islas (Brinton *et al.*, 1986; Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991; Santamaría-del-Ángel *et al.*, 1994). Gilbert y Allen (1943) propuso dividir el Golfo de California en cuatro zonas basándose en la abundancia de diatomeas. De sur a norte se encuentran: la región sur-oceánica, caracterizada por presentar las poblaciones de fitoplancton más bajas, es la porción más sureña que comunica con el Océano Pacífico y está delimitada en 25°N donde inicia la región central, ésta región, la cual se extiende hasta 27°N. En ésta zona se han encontrado poblaciones de fitoplancton más elevadas que la región anterior, pero aún son relativamente bajas comparadas con aquellas reportadas para las regiones norteñas, la región norte (27°N - 29°N) y la región interna (>29°N). En ambas zonas se presentan las abundancias de células fitoplanctónicas más elevadas de todo el golfo. La abundancia de fitoplancton tiende a incrementarse desde la boca hacia el interior del golfo con las densidades más elevadas usualmente en la cuenca de Guaymas

(Round, 1967; Álvarez-Borrego, 1983; Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991). Santamaría-del-Ángel *et al.* (1994) estimó las concentraciones de pigmentos fotosintéticos mediante imágenes de satélite y propuso 14 zonas de regionalización para el Golfo de California, sus resultados indican que en las regiones centro y sur, los valores de pigmentos fotosintéticos son generalmente más altos en la costa Este que en la costa Oeste, siendo más evidente cerca de la entrada del GC, con pronunciados procesos de mesoescala como remolinos y filamentos detectados con imágenes de clorofila (SeaWIFS), los cuales son menos notables con imágenes de temperatura superficial del mar (Pegau *et al.*, 2002).

Brinton *et al.* (1986) definieron la bioregionalización del golfo con respecto a la estructura de la comunidad del zooplancton, con énfasis en los eufáusidos. Encontraron una elevada diversidad planctónica (hasta el momento no hay registro de especies endémicas) predominantemente de afinidad oceánica. Los niveles de biomasa de eufáusidos en el área de estudio son intermedios entre las densidades promedio de zonas frías altamente productivas de la Corriente de California y las relativamente menos productivas del Pacífico Oriental Tropical. Brinton y Townsend (1980) estudiando los patrones estacionales de los eufáusidos concluyeron que el Golfo de California se divide en términos biogeográficos en dos regiones: 1) una zona al norte de las Islas Tiburón y Ángel de la Guarda que es ampliamente nerítica y con los rangos más amplios de temperatura estacional y 2) una zona sur que abarca desde la región de las Grandes Islas hasta la boca del golfo. Ésta última zona presenta la mayor diversidad específica y se considera la región más estable estacionalmente en la estructura de la comunidad, ya que comunica al océano Pacífico donde se encuentran especies de origen templado y tropical. Sin embargo, conforme se va adentrando hacia el Alto Golfo, la diversidad disminuye considerablemente. Por ejemplo, la mayor diversidad de cetáceos se encuentra en la zona sur (32 especies), en la región centro se han observado hasta 29 especies de cetáceos, en el Alto Golfo 24 y solamente 13 especies ubicadas en la Reserva de la Biosfera, que es la región más norteña y en la que habita el cetáceo más pequeño, la vaquita (*Phocoena sinus*) y es endémico del Golfo de California (Brusca *et al.*, 2005, Urbán *et al.*, 2005).

3. ANTECEDENTES

La variación espacio-temporal de la concentración de clorofila, temperatura superficial del mar, profundidad de la termoclina, productividad primaria (Fiedler, 2002; Fiedler y Philbrick, 2002), biomasa zooplanctónica, profundidad de la isoterma de los 15°C (Baumgartner *et al.*, 2001) entre otras variables, han sido utilizadas como descriptores relevantes para la identificación y caracterización del hábitat de grandes cetáceos aún cuando el fitoplancton y los cetáceos representen extremos en la trama trófica (Smith *et al.*, 1986). Numerosos estudios han coincidido en que la distribución de los cetáceos es posiblemente mejor explicada por la distribución y disponibilidad de sus presas, las cuales están más estrechamente influenciadas por las variables oceanográficas como temperatura, salinidad y niveles de pigmentos fotosintéticos (Smith *et al.*, 1986; Davis *et al.*, 1998; Baumgartner *et al.*, 2001; Murase *et al.*, 2002). Sin embargo, las condiciones oceanográficas no sólo deben contribuir a la producción secundaria de las presas de los grandes cetáceos, sino que además se requiere de factores que favorezcan la concentración del mismo (Gaskin, 1982; Sims y Quayle, 1998; Etnoyer *et al.*, 2004).

Los primeros esfuerzos para entender la relación entre la distribución de las ballenas y las variables oceanográficas se remontan desde mediados del siglo XX (Uda, 1954; citado en Gregr y Trites, 2001) quien encontró una asociación entre frentes oceánicos con la presencia de éstos organismos. Nasu (1966) (citado en Gregr y Trites, 2001) describió las condiciones oceanográficas (principalmente relacionadas con temperatura y corrientes oceánicas) en las distribuciones de la ballena azul (*Balaenoptera musculus*), ballena de aleta (*Balaenoptera physalus*), ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) y ballena de Sei (*Balaenoptera borealis*). En distintas regiones del Pacífico Noreste se han realizado diversos trabajos con la finalidad de entender la asociación de los patrones de distribución con las variables oceanográficas y/o con la distribución y abundancia de alimento (Smith *et al.*, 1986; Schoenherr, 1991; Fiedler *et al.*, 1998; Gregr y Trites, 2001; Moore *et al.*, 2002; Murase *et al.*, 2002, Croll *et al.*, 2005). Todos ellos encontrando correlaciones positivas entre la presencia de cetáceos con la abundancia de sus presas como los

eufáusidos. Baumgartner y Mate (2005) analizaron la distribución espacio-temporal de ballenas francas con respecto a un conjunto de variables ambientales para caracterizar sus sitios norteños de alimentación concluyendo que las ballenas visitaron preferentemente áreas poco profundas y con bajas temperaturas, alta salinidad y alta estratificación superficial. Sin embargo, no encontraron asociación evidente de su patrón de distribución con estructuras oceanográficas de mesoescala como frentes o regiones con altas concentraciones de clorofila. Existen otros estudios en el Golfo de México en los que analizaron más de cinco especies de odontocetos y misticetos simultáneamente intentando describir su hábitat con al menos cuatro variables fisiográficas o hidrográficas, incluyendo biomasa zooplanctónica, logrando en todos ellos diferenciar el hábitat por especie o grupos de especies (Davis *et al.*, 1998, 2002; Baumgartner *et al.*, 2001). Más recientemente, empleando métodos de ordenación no paramétricos como el Escalamiento No-Métrico Multidimensional (ENMM = NMDS en sus siglas en inglés) Palacios (2003) analizó la influencia de variables ambientales en relación a la presencia y abundancia de nueve especies de cetáceos en las Islas Galápagos, logrando diferenciar el hábitat de las especies en tres grupos en función de las condiciones oceanográficas.

En el Golfo de California los estudios de caracterización o descripción del hábitat de grandes cetáceos están enfocados a zonas geográficas en particular (Canal de Ballenas, la costa occidental del golfo, en el interior de Bahía de La Paz y zonas aledañas) y son en su mayoría principalmente autológicos (en pocos casos estudiando simultáneamente dos especies). De manera independiente, en ésta región se ha descrito la distribución de *B. musculus*, *B. physalus*, *M. novaeangliae*, *P. macrocephalus* y en menor detalle la distribución de *B. edeni*. Hasta la fecha se cuenta únicamente con un trabajo multi-específico que cubre la mayor parte del golfo (ambas costas y zona oceánica) (Mangels y Gerrodette, 1994), el cual fue realizado en verano y está enfocado a la distribución de cetáceos, sin involucrar una relación con variables ambientales. Sin embargo, no ha sido estudiada la caracterización del hábitat durante la temporada fría cuando ocurren los mayores niveles de productividad primaria y secundaria, así como la presencia de las grandes ballenas. De manera particular Tershy *et al.* (1990) y Tershy (1992) estudiaron en la región del

Canal de Ballenas la distribución, abundancia, composición y uso del hábitat de cuatro especies de ballenas barbadas en la temporada fría (Noviembre a Mayo) y cálida (Junio a Octubre), asociadas a variables ambientales de temperatura y profundidad (distancia a la costa). Zavala-Hernández (1996), en la costa oriental y occidental de la península de Baja California, demostró que *B. musculus* y *B. physalus* tienden a habitar zonas con características relativamente distintas; la ballena de aleta habitó zonas poco profundas y bajas temperaturas, mientras que la ballena azul prefirió zonas más oceánicas y con temperaturas comparativamente más elevadas. Mediante el registro de agregaciones superficiales diurnas de *N. simplex*, Gendron (1990) demostró la asociación de la distribución espacio-temporal de *B. musculus* con la abundancia de eufáusidos (*N. simplex*) en la zona suroeste del GC. Posteriormente, Del-Ángel-Rodríguez (1997) estudió la distribución espacio-temporal y de la dieta de la ballena de aleta y la ballena azul mediante la identificación de mandíbulas de eufáusidos de heces fecales recolectadas en Bahía de La Paz, concluyendo que aunque ambas especies se alimentan de *N. simplex* éstas difieren en el uso espacio-temporal de la bahía, *B. physalus* prefiriendo zonas más someras y cercanas a la costa que *B. musculus*, por lo que propuso que posiblemente exista una reducida competencia entre éstos rorcuales. Aunque la caracterización del hábitat de la ballena jorobada ha sido notablemente menos estudiada en el golfo, se ha informado que generalmente habita áreas costeras y que en el suroeste de ésta región fue inusual observarla alimentándose de eufáusidos (Gendron y Urbán, 1993). Jaquet y Gendron (2002) enfocaron su estudio en *P. macrocephalus* y su posible presa el calamar gigante (*Dosidicus gigas*), la cual es una especie comercial que habita en el GC durante todo el año (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2003). A pesar de no encontrar una asociación directa en la abundancia de éstas dos especies, sus resultados muestran que el cachalote permaneció en ésta área aún cuando decrecieron drásticamente las abundancias de calamar gigante en las zonas de pesca. Por otro lado, encontraron que la TSM y el gradiente de la topografía y/o la máxima profundidad del área no influyeron en la presencia de ésta especie, por lo que se infiere que a pequeñas escalas otros factores diferentes de la profundidad o su gradiente están influenciando la distribución del cachalote. Ésta

tesis es el primer estudio con mayor cobertura geográfica en el Golfo de California y el primero que se realiza en la temporada fría para observar la distribución y abundancia multiespecífica de grandes cetáceos en función de las variables ambientales medidas *in situ* y a partir de datos obtenidos de imágenes satelitales.

OBJETIVO GENERAL

Caracterizar el hábitat de los grandes cetáceos del Golfo de California durante la temporada fría (Marzo-Abril del 2005) estableciendo una relación entre su abundancia estimada mediante censos lineales y las variables ambientales.

OBJETIVOS PARTICULARES

- ❖ Describir la distribución y abundancia de cuatro especies de misticetos: ballena de Bryde (*Balaenoptera edeni*), ballena de aleta (*Balaenoptera physalus*), ballena azul (*Balaenoptera musculus*) y ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) y de un odontoceto, el cachalote (*Physeter macrocephalus*) en el Golfo de California durante la temporada fría del 2005.
- ❖ Describir los patrones de variación geográfica de las variables ambientales en el Golfo de California durante ésta temporada.
- ❖ Analizar y definir cuantitativamente cuales de las variables ambientales medidas ejercen una mayor influencia en la distribución de éstas especies.
- ❖ Definir y comparar el hábitat de cada especie durante la temporada fría.

4. MATERIAL Y MÉTODOS

4.1 Avistamiento de grandes cetáceos

Como parte del proyecto de investigación titulado: Abundancia, estructura poblacional y reproducción de la ballena azul en el Golfo de California (CONACyT-SEMARNAT-0628) se realizaron dos cruceros oceanográficos consecutivos a lo largo del GC durante la temporada fría. El primero se llevó a cabo a bordo del barco José Andrés del 12 al 20 de Marzo del 2005 en la parte norte (San Felipe-Santa Rosalía) y el segundo en el barco BIP-XII del 3 al 18 de Abril del mismo año en la porción centro y sur (entrada del GC-Santa Rosalía). En ambos cruceros se realizaron censos de

grandes cetáceos mediante su búsqueda directa y observación sistemática con la técnica de muestreo de distancia en segmentos lineales (Buckland *et. al.*, 1993). Éstos fueron diseñados en forma de zig-zag con la finalidad de maximizar las observaciones de cetáceos en gradientes longitudinales a lo largo del área de estudio. Combinando ambos cruceros, se realizó un esfuerzo total de observación y búsqueda visual de las diferentes especies de grandes cetáceos de 1,446 millas náuticas equivalente a aproximadamente 2,679 km (Marzo = 413 mn, Abril = 1,033 mn). En la parte más alta de cada barco (cofa) se posicionaron tres personas para la observación y censo de cetáceos, cada uno orientado en diferente ángulo de observación permaneciendo en guardia durante 40 minutos. Los observadores de ambos lados utilizaron binoculares 7×50 equipados con brújula y retícula integradas, mientras que el observador de en medio lo hizo sin ellos. La búsqueda y observación de cetáceos se realizó durante la mayor parte del día en presencia de luz (6:00 a 18:00 h, aproximadamente) a una velocidad promedio de 11 nudos ($\sim 20 \text{ km h}^{-1}$) en buenas condiciones oceanográficas y climáticas (0 a 3 en la escala Beaufort). Durante la búsqueda visual se registró el recorrido del barco a lo largo del derrotero aproximadamente entre uno y dos minutos con un sistema geoposicionador (GPS) Garmin 12XL, en el cual se almacenó la información. Al finalizar el día éstos datos fueron transferidos a una computadora portátil mediante el programa MapSource (Garmin versión 6.5). Al realizar cada avistamiento se registró la fecha, hora, coordenadas geográficas (latitud y longitud) y la distancia radial obtenida mediante la retícula y el ángulo de los binoculares, se identificó en la medida de lo posible la especie y el número de individuos. Se elaboraron mapas de distribución y abundancia relativa de cada especie con el programa Surfer versión 7.0. Los avistamientos en los cuales no fue posible identificar la especie no fueron incluidos en los análisis estadísticos de ordenación y caracterización de hábitat.

4.2 Variables ambientales

A lo largo del derrotero se establecieron estaciones oceanográficas para registrar las variables ambientales de temperatura superficial del mar (TSM), coloración superficial del mar (CSM), concentración de clorofila superficial (CCS),

biomasa zooplanctónica (BZ) y abundancia de eufáusidos (EUF). Estas estaciones se localizaron en zonas costeras de la península de Baja California, Sonora y Sinaloa, así como en regiones oceánicas en las zonas central y sur del golfo. Adicionalmente se realizaron mediciones de éstas variables ambientales cuando se observaron cetáceos alimentándose en superficie.

4.2.1 Región: Considerando la distribución espacial de los transectos, la concentración de pigmentos fotosintéticos, la posición geográfica de los avistamientos de grandes cetáceos y la batimetría registrada durante los dos cruceros oceanográficos, se definieron tres regiones en el Golfo de California: 1) La región norte (RN, 114.82° W, 30.99° N - 112.86° W, 28.51° N), que cubre desde San Felipe hasta la zona de las Grandes Islas, fue delimitada debido a que es considerada como la zona más productiva y eutrófica del Golfo de California, usualmente presenta las menores temperaturas durante todo el año y su batimetría es relativamente somera y homogénea (Álvarez-Borrego, 1983; Badan-Dangon *et al.*, 1985), 2) La región centro (RC, 112.83° W, 28.46° N - 111.59° W, 27.66° N) presentó relativamente menores concentraciones de clorofila que la región norte, su batimetría es más heterogénea, siendo más profunda hacia la región sur, las temperaturas fueron más elevadas y cálidas que la región norte (Álvarez-Borrego, 1983; Badan-Dangon *et al.*, 1985) y usualmente presenta una pronunciada actividad de mesoescala (Pegau *et al.*, 2002) y 3) La región sur (RS, 110.28° W, 24.38° N - 109.99° W, 26.29° N) presentó las menores concentraciones de clorofila registradas durante éste estudio, incluye las zonas más profundas del golfo, las temperaturas más elevadas, una estructura termohalina compleja (Roden y Groves, 1959; Badan-Dangon *et al.*, 1985; Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991) y aparentemente tiene la mayor diversidad de especies (Brusca *et al.*, 2005).

4.2.2 Temperatura Superficial del Mar (TSM): La TSM fue registrada a lo largo del derrotero aproximadamente cada 40 minutos mediante un termómetro de platino digital Fisher ($\pm 0.01^{\circ}\text{C}$). Se elaboraron mapas georeferenciados de la distribución de la temperatura a lo largo del GC utilizando el método de interpolación

Kriging del programa Surfer versión 7.0. Debido a que no fue posible medir la TSM en todos los sitios donde se observaron grandes cetáceos, se obtuvieron valores promedio semanales a partir de imágenes digitales de 4 km² de resolución del satélite Aqua-MODIS (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi/level3.pl>). Estos datos fueron extraídos mediante una rutina elaborada en el programa Matlab versión 7.0 (Cabrera-Ramos, com. pers. CICESE, modificada por Martínez-Flores, com. pers. CICIMAR-IPN) y fueron empleados exclusivamente en el análisis de alta resolución. En la parte sur y centro del GC se utilizó un CTD para medir temperatura, conductividad y presión hidrostática, enviándolo a una profundidad máxima de 500 m ó aproximadamente 10 m arriba del fondo en zonas más someras detectadas con la ecosonda del barco. Se elaboraron perfiles de la distribución vertical de la temperatura utilizando el programa Surfer versión 7.0.

4.2.3 Batimetría: La profundidad del fondo marino se obtuvo para la posición geográfica de cada avistamiento de cetáceos a partir de mapas digitales elaborados por López-Fernández (com. pers. CICIMAR-IPN) y mediante el uso del programa de sistemas de información geográfica MapInfo versión 5.5.

4.2.4 Coloración Superficial del Mar (CSM): La CSM fue determinada por los observadores de los lados (ver avistamiento de grandes cetáceos) en un ángulo de 90° cada uno y a una distancia aproximada de 10 m del barco, las observaciones se realizaron desde la cofa, en condiciones buenas según la escala de Beaufort (0 a 3) y cuando la visibilidad fuera lo suficientemente buena para poder determinar una coloración en particular, es decir, cuando el cielo no estuviera nublado o en presencia de neblina, o bien, que el sol no reflejara directamente sobre el área. Se determinó aproximadamente cada 40 minutos mediante el uso de una escala cualitativa de siete colores graduales indicadores de la transparencia-turbidez y/o productividad del sitio.

4.2.5 Concentración de Clorofila Superficial (CCS): Para estimar la CCS en cada estación oceanográfica se recolectaron muestras de agua de la superficie de mar con una cubeta. Para cada muestra se filtró un litro de agua, utilizando un equipo de filtración de campo que consiste en una bomba de filtración manual y filtros de fibra de vidrio Whatman GF/F de 0.7 μm de poro. Durante la filtración, las muestras fueron cubiertas con papel aluminio y se congelaron en un refrigerador a -4°C a bordo del barco para su posterior análisis. Las muestras fueron transportadas en un contenedor de nitrógeno líquido hasta llegar a la ciudad de La Paz, donde fueron analizadas mediante el método espectrofotométrico. Cada muestra fue descongelada al menos 2 h antes de su análisis. Cada filtro GF/F fue colocado en un tubo de ensaye agregando lentamente 5 ml de acetona para posteriormente ser macerado facilitando la ruptura de las células fitoplanctónicas y para extraer los pigmentos fotosintéticos. Éste proceso se realizó en un baño con hielo para reducir el calentamiento de la muestra por la fricción con el vidrio y se mantuvieron en refrigeración a -4°C durante aproximadamente 24 h para maximizar la extracción de los pigmentos fotosintéticos por la acetona. Posteriormente, cada muestra se centrifugó a 4000 rpm durante 20 minutos. El sobrenadante se colocó en una celdilla de 1 cm^3 para leerla en un espectrofotómetro Turner Designs 10-AU-005-CE a 630, 647, 664 y 750 nm de longitud de onda (Prado-Fiedler, 1995). Ésta última lectura fue empleada como blanco y fue utilizada para realizar una corrección a los cálculos. Posteriormente se calculó la concentración de pigmentos fotosintéticos mediante las ecuaciones tricromáticas de Jeffrey y Humphrey (1975):

$$\text{Clorofila a } (\mu\text{g ml}^{-1}) = (11.85) E_{664} - (1.54) E_{647} - (0.08) E_{630}$$

$$\text{Clorofila b } (\mu\text{g ml}^{-1}) = (21.03) E_{647} - (5.43) E_{664} - (2.66) E_{630}$$

$$\text{Clorofila c } (\mu\text{g ml}^{-1}) = (24.52) E_{630} - (7.60) E_{647} - (1.67) E_{664}$$

Donde:

630, 647 y 664 = absorbancia de la muestra su respectiva longitud de onda

E_x = corrección realizada a 750 nm para cada longitud de onda.

$$\text{Clorofila (mg m}^{-3}\text{)} = (C \times v)/(V \times L)$$

Donde:

v = Volumen de acetona (ml)

V = Volumen de la muestra filtrada (L)

L = Longitud de paso de la celda (cm)

C = Concentración de clorofila en la muestra ($\mu\text{g ml}^{-1}$)

Para calcular la concentración de feopigmentos totales (pigmentos de degradación) (mg m^{-3}) de cada muestra, se realizó una lectura a 665 nm antes y después de agregar dos gotas de ácido clorhídrico 1 N. El cálculo total de feopigmentos fue obtenido mediante la ecuación de Lorenzen (1967):

$$\text{Feopigmentos (mg m}^{-3}\text{)} = [26.7 (1.7E_{665a} - E_{665o}) \times v]/(V \times L)$$

Donde:

E_{665a} = Absorción antes de la acidificación

E_{665o} = Absorción después de la acidificación

v = Volumen de acetona (ml)

V = Volumen de la muestra filtrada (L)

L = Longitud de paso de la celda (cm)

Se elaboraron mapas de distribución de la CCS utilizando el programa Surfer versión 7.0. De manera similar que la TSM, no fue posible medir la CCS en todos los sitios donde se realizaron avistamientos de grandes cetáceos, por éste motivo se obtuvieron datos complementarios a partir de imágenes semanales (4 km^2 de resolución) del satélite Aqua-MODIS (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi/level3.pl>). Las concentraciones de clorofila-a (mg m^{-3}) fueron calculadas mediante una rutina del programa Matlab versión 7.0 generada por Martínez-Flores (com. pers. CICIMAR-IPN). De igual manera que la TSM, éstos datos fueron empleados solamente en el análisis de alta resolución.

4.2.6 Biomasa Zooplanctónica (BZ): Se realizaron 42 arrastres superficiales de zooplancton durante aproximadamente 10 minutos a una velocidad promedio de 2 nudos con una red cónica tipo CalCOFI de 60 cm de diámetro de boca y 300 μm de luz de malla. La red fue equipada con un flujómetro digital (General Oceanics) calibrado para calcular el volumen de agua filtrada por la red durante el arrastre. Cada muestra de zooplancton fue retirada del copo con ayuda de una piceta con alcohol al 96%, realizando un recambio de alcohol al llegar al laboratorio. La BZ se midió mediante el método del volumen desplazado (Beers, 1976; Smith y Richardson, 1979) y se elaboraron mapas de distribución con los valores de biomasa estandarizada a $\text{ml } 1000 \text{ m}^{-3}$. De cada muestra de zooplancton se obtuvieron alícuotas de aproximadamente 5 ml cada una mediante un fraccionador de muestras tipo Folsom. A partir de cada alícuota se separaron e identificaron los eufáusidos a nivel de especie y por estadio de desarrollo de larvas (caliopsis y furcillas) y postlarvas (juveniles y adultos) siguiendo los criterios de identificación de Brinton *et al.* (2000). Debido a la evidente dominancia numérica del eufáusido *Nyctiphanes simplex* en relación con el resto de las especies de eufáusidos, se elaboraron mapas de distribución de la abundancia de larvas y postlarvas de ésta especie separadamente y con una escala de abundancia distinta a la del resto de las especies (éstas últimas combinando todos sus estadios de desarrollo) con el programa Surfer versión 7.0.

4.3 Procesamiento de datos y análisis estadístico

4.3.1 Escalamiento No-Métrico Multidimensional (ENMM) (Nonmetric Multidimensional Scaling, NMDS en inglés)

Ésta técnica estadística multivariada fue utilizada con fines exploratorios para discernir cual de las variables ambientales registradas explicaron la mayor parte de la variabilidad en la abundancia y composición específica de los grandes cetáceos en el Golfo de California durante la temporada fría del 2005. Éste análisis fue calculado con el programa PC-ORD versión 4.25 (McCune y Mefford, 1999). Debido a que éste programa utiliza dos matrices: una de abundancia por especie y otra de variables ambientales ordenadas en secuencias idénticas, y a que los sitios de avistamiento y

de muestreo de concentración de clorofila y biomasa zooplanctónica coincidieron en pocas ocasiones, se decidió realizar dos análisis ENMM distintos:

1) Análisis ENMM de alta resolución utilizando datos ambientales de imágenes satelitales:

En la matriz de abundancia por especie se incluyeron 201 sitios de avistamientos (5 columnas × 201 renglones) pertenecientes a cinco especies de grandes cetáceos (*B. musculus*, *B. physalus*, *B. edeni*, *M. novaeangliae* y *P. macrocephalus*) (columnas). En la matriz de variables ambientales se utilizaron los valores promedio semanales de TSM y CCS (4 km² de resolución) adquiridas mediante imágenes satelitales, profundidad del sitio de avistamiento y la región latitudinal (variable categórica) para cada uno de los avistamientos realizados. Después de varias corridas de la técnica ENMM en la función autopiloto de mediana iteración en el programa PC-ORD versión 4.5 (McCune y Mefford, 1999), utilizando datos sin transformación, datos convertidos a $x(\log+1)$ y datos relativizados por columna, se decidió que no presentaron diferencias notables por lo que se decidió hacer el análisis sin realizar ninguna transformación a los datos de ambas matrices para los análisis finales. Esto pudo ser debido a que se utilizaron relativamente pocas variables ambientales de elevada resolución espacial para la asociación de avistamiento-variable ambiental. Para calcular las distancias en el espacio de ordenación se utilizó el método de Sorensen (Bray-Curtis). Las corridas se realizaron mediante 200 iteraciones con un criterio de estabilidad de 0.00126 definido por la función autopiloto de mediana iteración en el PC-ORD. Para efectos de visualización de los datos y una interpretación simplificada de la ordenación, los ejes resultantes fueron rotados y maximizados con respecto a la región latitudinal propuesta (variable categórica); de ésta forma el vector de profundidad se observa casi paralelo al eje 1.

2) Análisis ENMM por segmentos utilizando datos ambientales medidos *in situ*:

Para éste segundo análisis (considerado de menor resolución pero con un mayor número de variables ambientales registradas) se realizaron análisis exploratorios con el fin de obtener la unidad de muestreo más eficiente (longitud del

transecto) para maximizar la variabilidad de los datos. El primer criterio consistió en dividir el GC en una zona costera (< 200 m) y en una zona oceánica. Sin embargo existió un pronunciado sesgo en la cantidad de avistamientos en regiones oceánicas en la zona centro y sur debido a la relativamente estrecha plataforma continental en la mayor parte del Golfo de California. Otra alternativa exploratoria fue considerar la zona costera hasta 500 m de profundidad y una zona oceánica sin una mejora en el balance de los datos entre regiones con posible explicación biológica (hábitats). La TSM y la CCS *in situ* también fueron variables propuestas para establecer la magnitud de las unidades de muestreo, considerando el límite entre las aguas cálidas y frías de 18°C y el límite de la concentración de clorofila de 1.0 mg m⁻³ (promedio de los datos obtenidos). Sin embargo, estos criterios no pudieron ser empleados ya que las unidades de muestreo presentaron una amplia variabilidad de tal manera que los patrones de distribución de los grandes cetáceos se vieron homogenizados por establecer áreas relativamente grandes. Mediante el programa Mapsource versión 6.5 se midió la longitud de los segmentos a lo largo del derrotero, generando un total de 11 segmentos variando ampliamente en su longitud (min = 20 km, máx = 230 km). Sin embargo, éste criterio tampoco fue útil debido a que no se estaba separando la zona costera de manera consistente y no todos los transectos contaban con al menos un dato de variable ambiental medida *in situ* o con el avistamiento de más de dos especies. Además, usar unidades de muestreo de distinta longitud hace difícil la comparación interregional. Analizando distintas longitudes de segmentos de transectos homogéneos a lo largo de los dos cruceros (20, 40 y 60 km) y observando la distribución de las variables medidas *in situ* en cada uno de estos criterios se llegó a la conclusión que fraccionar del derrotero en segmentos de 40 km fue el criterio más parsimonioso para que los resultados fueran coherentes. Éste criterio de homogenización de esfuerzo de avistamiento en unidades de muestreo idénticas resultó ser eficiente para comparaciones regionales de resolución aceptable. En otras palabras, las unidades de muestreo (longitud de los segmentos) de 40 km fueron el resultado de una compensación entre el tamaño de unidades de muestreo y la información contenida en cada una de ellas. Así que éstos no fueron demasiado grandes como para que redujeran sustancialmente la

variabilidad en la estructura de la comunidad de grandes cetáceos y/o se perdiera la resolución necesaria para caracterizar su hábitat, ni eran demasiado pequeños como para obtener un gran número de segmentos con reducido número de especies avistadas ó bien, solamente una observación de variable ambiental medida, imposibilitando obtener un valor promedio. Una vez establecida la unidad de muestreo aparentemente más eficiente se procedió a realizar el análisis ENMM en el que la matriz de abundancia por especie estuvo compuesta por los avistamientos de las cinco especies de grandes cetáceos (columnas) observadas en los segmentos de 40 km de longitud. En la matriz de variables ambientales se incluyeron las siguientes variables medidas *in situ*: temperatura superficial del mar (TSM), coloración superficial del mar (CSM), concentración de clorofila superficial (CCS a, b, c) y feopigmentos, biomasa zooplanctónica (BZ), abundancia de eufáusidos (EUF), así como la profundidad del fondo marino y región geográfica latitudinal (variable categórica) promediadas en segmentos de 40 km a lo largo del derrotero. Con este criterio se obtuvo un total de 55 unidades de muestreo. Sin embargo, 19 de éstas tuvieron que ser eliminadas por no contener al menos una variable ambiental o un avistamiento de alguna de las especies antes mencionadas. Se consideraron 36 segmentos de 40 km (10 columnas × 36 renglones). En ésta matriz los sitios de avistamiento y los segmentos (renglones) fueron incluidos en el mismo orden que en la matriz de abundancia por especie. De la misma forma que el análisis ENMM de alta resolución, se realizaron diversas corridas de prueba utilizando los datos sin transformar, datos transformados mediante logaritmos $x(\log+1)$ y mediante relativización general por columnas para las dos matrices así como combinaciones entre estas transformaciones. La solución más parsimoniosa y coherente de los patrones de distribución observados durante ambos cruceros fue mediante la transformación de la matriz de especies con $x(\log+1)$ y la de variables ambientales con la relativización general por columnas, ésta última calculada por el mismo programa PC-ORD (McCune *et al.*, 2002). Para calcular las distancias en el espacio de ordenación se utilizó el método de Sorensen (Bray-Curtis). Las corridas del se realizaron mediante 200 iteraciones con un criterio de estabilidad de 0.00024 definido por la función autopiloto de mediana iteración. Con la finalidad de obtener una

visualización de los datos coherente para interpretar, los ejes de la ordenación resultante fueron rotados para maximizar las variaciones regionales latitudinales de tal forma que el vector de profundidad se observa casi paralelo al eje 1.

Los dos análisis de ordenamiento ENMM permitieron discriminar estadísticamente el grado de influencia de cada una de las variables ambientales registradas en la abundancia y estructura de la comunidad de los grandes cetáceos por región latitudinal. Éste método de ordenación no-paramétrico usualmente es robusto para ordenar los datos que tienen escalas discontinuas como especies o variables ambientales con una alta variación espacio-temporal. Una de las principales ventajas del ENMM es que se basa en el ordenamiento por rangos que tiende a tener una relación lineal entre las distancias ambientales con las biológicas, evitando considerablemente problemas estadísticos de normalidad cuando se utilizan bases de datos con alta incidencia de valores de cero. Ésta situación es un problema recurrente de las bases de datos ecológicos donde usualmente varias especies se presentan únicamente en una o relativamente en pocas unidades de muestreo (McCune *et al.*, 2002). Por lo tanto, el ENMM es un método estadístico eficiente y robusto para agrupar coherentemente el patrón de la variabilidad espacio-temporal de las abundancias individuales de las especies con distribuciones discontinuas.

4.3.2 Bioregionalización del Golfo de California con base al Análisis Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta (PPMR) y Análisis Indicador de Especies (AIE) de la estructura de la comunidad de grandes cetáceos

Con la finalidad de describir el hábitat de los grandes cetáceos en el Golfo de California durante la temporada fría de 2005 se identificaron los principales patrones de variabilidad con base a los dos primeros componentes del ENMM por segmentos de 40 km y a la bioregionalización propuesta *a priori*, la cual fue contrastada estadísticamente para establecer si existen diferencias significativas en la abundancia y estructura de la comunidad de los grandes cetáceos entre regiones usando la técnica no paramétrica de Procedimiento Permutacional de Multirespuesta (PPMR, Multi-response Permutation Procedures, MRPP en inglés) (McCune *et al.*, 2002). Se probaron diferentes hipótesis nulas (H_0) bajo los siguientes criterios: i)

regionalización de éste estudio: Región Norte (RN), Región Centro (RC), Región Sur (RS), ii) regionalización basada en la abundancia de diatomeas propuesta por Gilbert y Allen (1943) (RG&A), iii) Alto Golfo (AG), Grandes Islas (GI) y el Resto del GC referido a aquellas zonas no incluidas por cualquier otro criterio de bioregionalización (RGC). Ésta técnica es no paramétrica y por lo tanto es robusta a abundancia de especies con distribución no normal. Para estimar el nivel de significancia estadística en cada una de las comparaciones se utilizó el método de Monte Carlo (McCune y Mefford, 1999).

Finalmente, aquellas hipótesis nulas (H_0) que presentaron diferencias significativas en las comparaciones realizadas con el análisis PPMR, se sometieron a una prueba con el análisis indicador de especies (AIE, Indicador Species Análisis ISA en inglés) para identificar las especies que habitan preferentemente alguna región del GC en el periodo de estudio. El método AIE estima la fidelidad de ocurrencia de cada especie en un grupo predefinido de segmentos asociada a una hipótesis nula. Éste método estadístico genera valores porcentuales para señalar el grado de fidelidad de cada una de las especies a una región predefinida. El valor porcentual más alto estimado para cada especie es sujeto a una prueba de Monte Carlo para determinar si el porcentaje estimado por el AIE es estadísticamente significativo o es un resultado aleatorio sin aparente significado biológico (Dufrene y Legendre, 1997; McCune *et al.*, 2002). El intervalo de los valores del método AIE fluctúa entre 0% (especie no indicadora del grupo predefinido) y 100% (especie con fidelidad exclusiva al grupo predefinido). Estos análisis fueron realizados utilizando solamente la matriz de especies y de variables ambientales del análisis que se obtuvo de los segmentos de 40 km debido a que los cetáceos de dos especies distintas fueron raramente observados en el mismo sitio de avistamiento.

Adicionalmente se empleó el PPMR para intentar establecer si existe traslapamiento de hábitat entre especies con hábitos alimentarios semejantes y entre aquellas especies que presentaron un hábitat similar de acuerdo con el ENMM y los mapas de distribución. El PPMR prueba estadísticamente si existen diferencias significativas en el hábitat de dos especies en particular con base a su abundancia y frecuencia de aparición en cada segmento (no traslapamiento). Para realizar éste

análisis se generaron nuevas matrices incluyendo solamente aquellos segmentos donde las especies que son objeto de la comparación estuvieron presentes.

5. RESULTADOS

5.1 Avistamiento de grandes cetáceos

Se observó un total de 300 individuos pertenecientes a cinco especies de grandes cetáceos durante la temporada fría del 2005 (0.21 individuos mn^{-1}). La especie que presentó mayor abundancia relativa a lo largo del Golfo de California fue el cachalote (*Physeter macrocephalus*) (43.3%), seguido de la ballena azul (*Balaenoptera musculus*) (29.3%), ballena de aleta (*B. physalus*) (17%), ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) (8.3%) y la especie con menor abundancia relativa fue la ballena de Bryde (*B. edeni*) (2.3%) (Fig. 1A-E). La ballena azul fue la especie con mayor cobertura geográfica encontrada a lo largo del área de estudio.

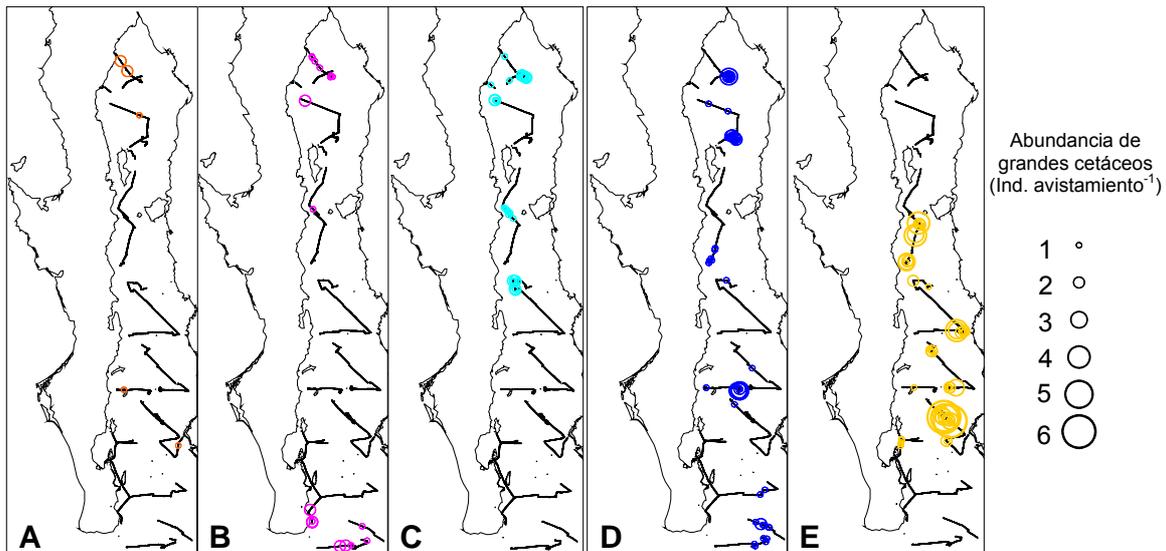


Figura 1. Distribución y abundancia (ind. avistamiento⁻¹) de (A) *Balaenoptera edeni*, (B) *Megaptera novaeangliae*, (C) *Balaenoptera physalus*, (D) *Balaenoptera musculus* y (E) *Physeter macrocephalus* durante la temporada fría del 2005.

5.2 Variables ambientales

5.2.1 Región

Considerando la distribución espacial de los transectos, la concentración de pigmentos fotosintéticos, la posición geográfica de los avistamientos de grandes cetáceos y la batimetría registrada durante éstos dos cruceros, se propone para el análisis de los datos una regionalización basada en tres áreas (Fig. 2A). Región norte (RN, 114.82°W, 30.99°N - 112.86°W, 28.51°N), región centro (RC, 112.83°W, 28.46°N - 111.59°W, 27.66°N) y región sur (RS, 110.28°W, 24.38°N - 109.99°W, 26.29°N). Los sitios de medición de las diversas variables ambientales: TSM, CCS, BZ y lances de CTD se distribuyeron a lo largo del GC a excepción de los lances de CTD, los cuales fueron realizados únicamente en la región centro y sur durante el segundo crucero oceanográfico (Fig. 2B). En éstas dos últimas regiones, en cada estación de muestreo se realizó la medición de todas las variables ambientales.

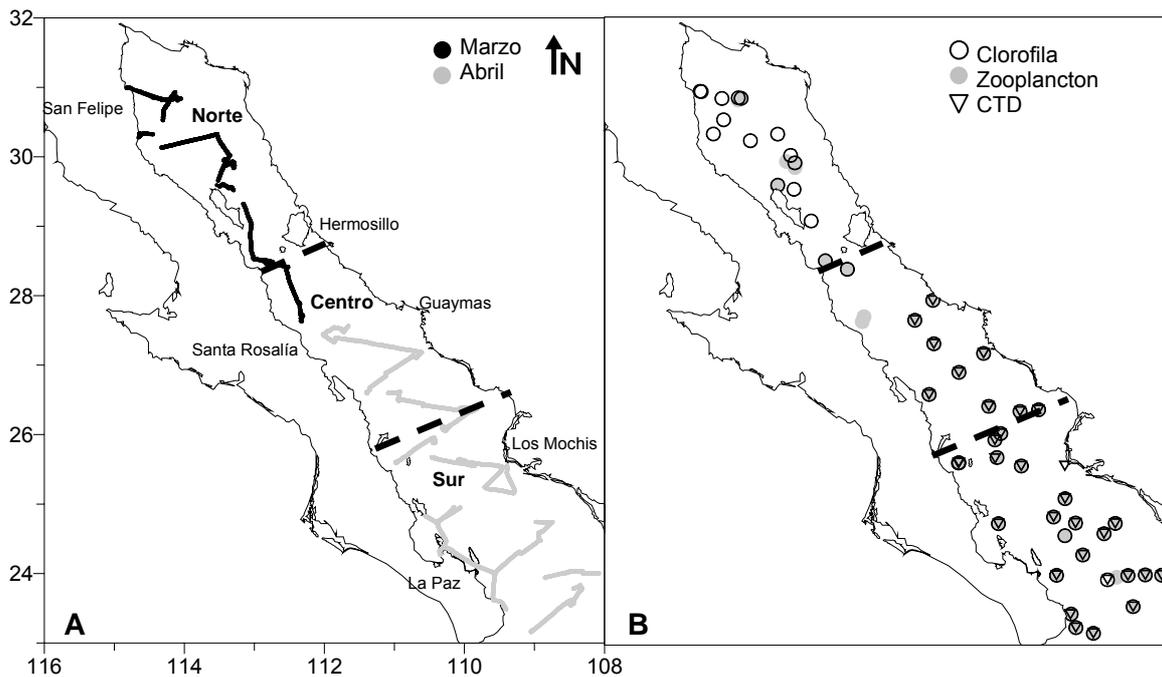


Figura 2. (A) Regionalización propuesta para la temporada fría del 2005 y esfuerzo de búsqueda de grandes cetáceos. (B) Localización de las estaciones oceanográficas donde se registraron *in situ* tres variables ambientales.

5.2.2 Temperatura Superficial del Mar (TSM)

Durante la temporada fría del 2005 se encontró un incremento latitudinal en la temperatura superficial del mar (TSM), desde la región norte hacia la región sur del golfo con un notable gradiente de temperatura al sur de las Grandes Islas (rango de TSM de 9.1°C, $n = 548$). Las TSM más frías se registraron en el Alto Golfo (15.2°C), principalmente alrededor de las Grandes Islas (Ángel de la Guarda y Tiburón). La masa de agua cálida comprendió toda la parte centro y sur del GC con máximas TSM en la boca (24.3°C) (Fig. 3). A lo largo de la costa de Sinaloa se detectó una zona con relativamente baja TSM (~17°C) posiblemente inducida por el efecto combinado del viento y el cambio abrupto en la orientación de la línea de costa en ésta área, así como por un probable efecto de las surgencias (como se confirmará más adelante, ésta capa de agua con baja TSM tiene un espesor menor a 5 m en la costa Este del golfo).

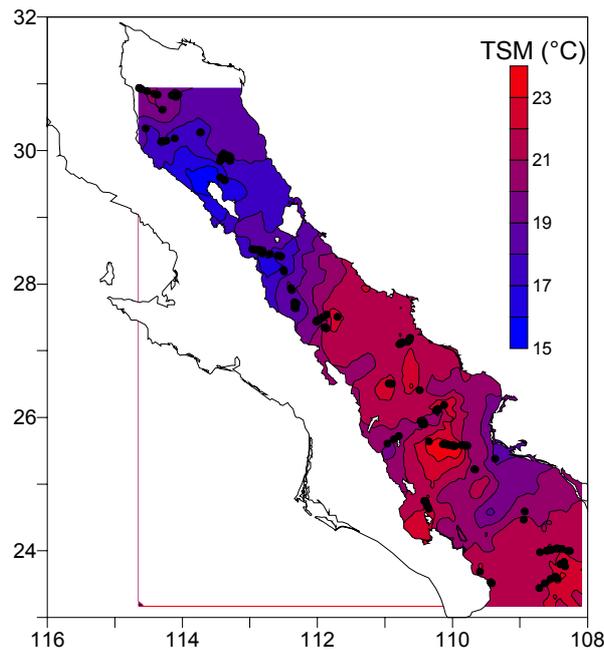


Figura 3. Distribución de la temperatura superficial del mar (TSM, °C) registrada *in situ* durante la temporada fría del 2005. Los círculos negros indican los sitios de registro de la TSM.

Los datos de temperatura obtenidos con el CTD en la parte sur del GC ($n = 32$) confirmaron la variación latitudinal observada en la TSM demostrando ésta

misma tendencia en la estructura térmica vertical (de 5 a 200 m de profundidad) (Fig. 4 A-E). La temperatura a 5 m osciló entre los 18.8 y 22.2°C, las temperaturas más bajas se registraron en la costa de Sinaloa (Fig. 4A). En la capa de 50 m, el rango de temperatura varió ampliamente entre 14.5 y 20°C, las zonas más frías se presentaron en la región costera de Sinaloa, mostrando un ambiente más heterogéneo causado posiblemente por surgencias sub-superficiales y una capa de mezcla profunda cálida localizada a lo largo de la costa oeste del golfo (Fig. 4B). En el estrato de 100 m de profundidad las temperaturas fueron más homogéneas con un rango de variabilidad de 13.4°C a 17.2°C, los valores más altos se presentaron cerca de la costa de Sinaloa (25.5°N) (Fig. 4C). La temperatura del agua fue aún menos variable a 200 m de profundidad (11.5 y 12.7°C), pero delineando las mismas regiones de baja temperatura registradas en estratos superiores (Fig. 4D).

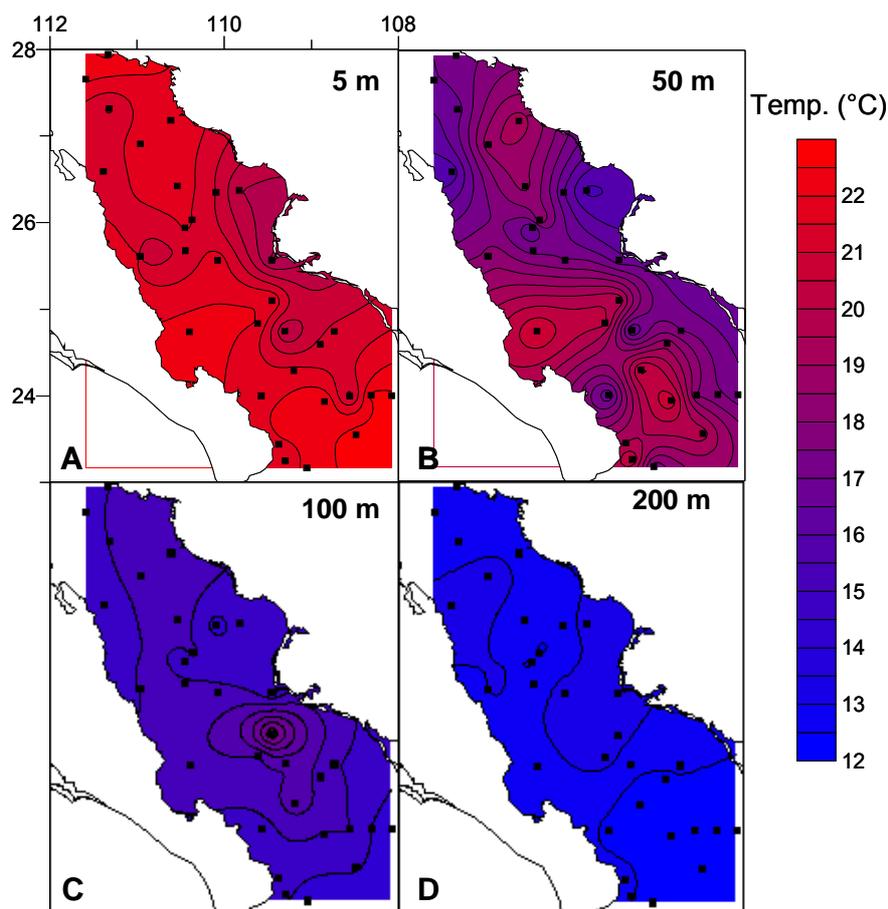


Figura 4. Distribución de la temperatura del mar (T°C) registrada con el CTD por niveles de profundidad. (A) 5 m, (B) 50 m, (C) 100 m y (D) 200 m en la región centro

y sur del Golfo de California. Los cuadrados negros representan las estaciones oceanográficas.

5.2.3 Batimetría

Al sur de las Grandes Islas, el Golfo de California se caracteriza por poseer una cuenca profunda orientada latitudinalmente con plataforma continental muy estrecha. Al norte de éstas Islas (Alto Golfo) se presenta una extensa zona nerítica con profundidades inferiores a 200 m. En general, existe un incremento en la profundidad de norte a sur en el GC; la parte central y sur presentan cuencas profundas con características oceánicas. Las profundidades registradas en los sitios de muestreo estuvieron en un rango desde 23 m en el Alto Golfo hasta 3,130 m en zonas oceánicas en el centro del GC ($n = 315$) (Fig. 5).

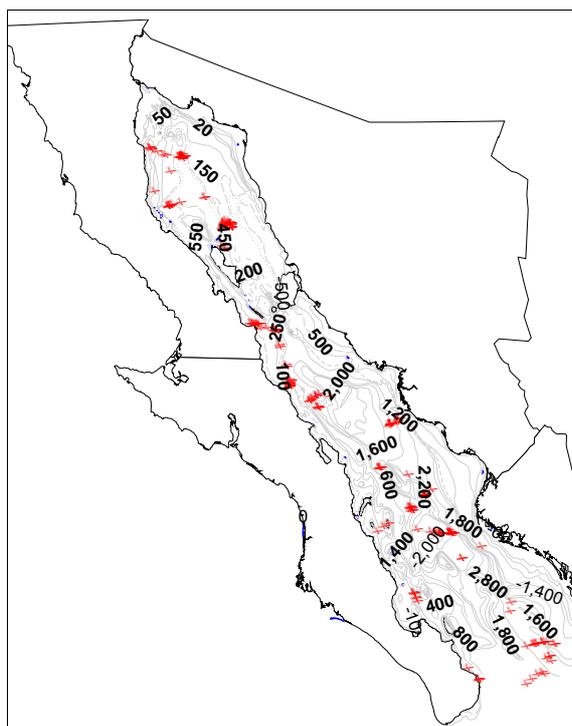


Figura 5. Localización de los sitios de muestreo de profundidad del fondo marino (círculos rojos) durante el crucero de Marzo-Abril del 2005.

5.2.4 Coloración superficial del mar

La escala resultante consistió en una serie de siete colores siendo del más

productivo el color verde oscuro (1) y el menos productivo el color azul (7) (Tabla I). Debido a que ésta escala fue demasiado detallada y relativamente difícil de diferenciar entre categorías contiguas, se decidió integrarla en una escala simplificada en tres colores para intentar obtener una mejor explicación biológica: verde (aguas eutróficas con alta concentración de clorofila), café (aguas turbias posiblemente con alta concentración de sedimentos o feopigmentos) y azul (aguas transparentes oligotróficas, característica de zonas oceánicas) (Tabla I).

Tabla I. Escalas de coloración superficial del mar (CSM) durante el crucero de Marzo y Abril del 2005.

CSM original establecida <i>in situ</i>		CSM simplificada en post-análisis	
Color	Escala	Color	Escala
Verde oscuro	1	Verde	1
Verde	2		1
Verde-verde	3		1
Verde-café	4	Café	2
Verde-amarillo	5		2
Azul-verde	6	Azul	3
Azul	7		3

5.2.5 Concentración de Clorofila Superficial (CCS)

Las mayores concentraciones de clorofila-a superficial (CCS-a) se presentaron en el Alto Golfo mostrando un decremento latitudinal de norte a sur ($n = 48$) (Fig. 6A). La CCS-a de dos sitios de muestreo localizadas en el Alto Golfo fueron inusualmente elevadas (40 y 42 mg m⁻³). Alrededor de las Grandes Islas también se presentaron relativamente altas concentraciones. En el centro y sur del área de estudio se encontraron las menores CCS-a, mostrando un patrón inverso a la distribución de la TSM. La distribución de la CCS-b fue relativamente homogénea a lo largo del derrotero (Fig. 6B), con dos sitios de altas concentraciones, ubicados en el Alto Golfo y en el centro, ambos localizados en la costa oeste del GC. Las menores concentraciones de clorofila-c se presentaron en el sur de la región muestreada (Fig. 6C), principalmente en la boca y en zonas oceánicas. Se observaron dos muestras en el Alto Golfo y dos en la región sur con altas concentraciones de éste pigmento fotosintético. En ésta última región se observó en la zona costera una estación con

elevadas concentraciones de CCS-c, y otra en la región oceánica. Los feopigmentos, considerados como pigmentos en descomposición fotosintéticamente no activos, se presentaron en mayores concentraciones que cualquier otro tipo de clorofila, con mayores concentraciones en el Alto Golfo y centro de la región estudiada (Fig. 6D). La variación en las concentraciones de estos productos de degradación pigmentaria fue más amplia a lo largo del golfo.

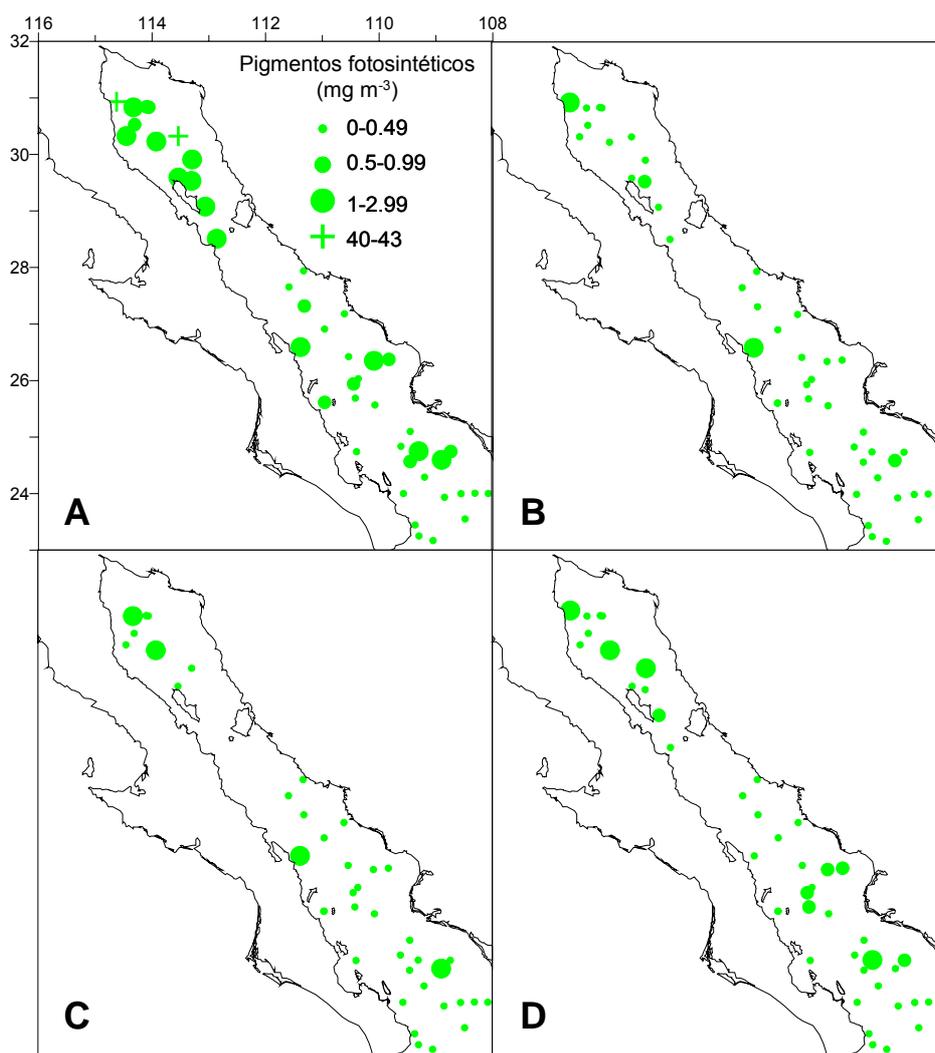


Figura 6. Distribución de los pigmentos fotosintéticos (mg m^{-3}): (A) Clorofila-a, (B) Clorofila-b, (C) Clorofila-c y (D) Feopigmentos durante Marzo y Abril del 2005.

5.2.6 Biomasa Zooplanctónica (BZ)

Contrario al patrón de distribución de la clorofila-a, la BZ fue más elevada en la porción centro y sur del Golfo de California reduciéndose gradualmente hacia el Alto Golfo, mostrando una relación directa con la TSM. Contrario a lo esperado, la zona de las Grandes Islas (Ángel de la Guarda y Tiburón) no presentó las BZ más elevadas, aún cuando ésta zona ha sido históricamente reconocida como una región altamente eutrófica (Fig. 7).

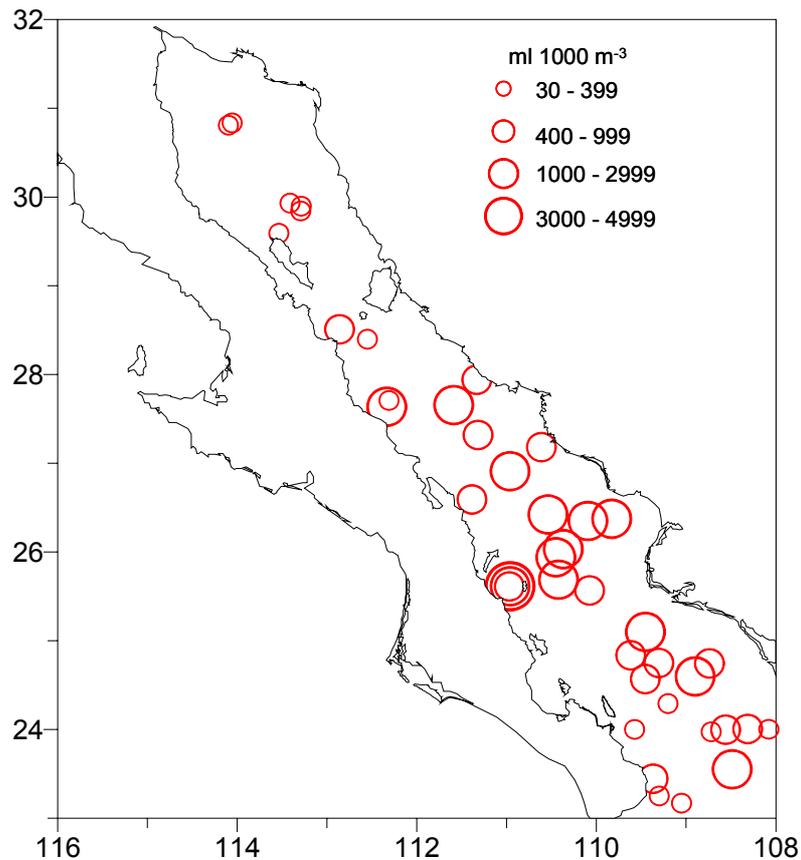


Figura 7. Distribución de la biomasa zooplanctónica (ml 1000 m⁻³) durante Marzo y Abril del 2005 en el Golfo de California.

5.2.7 Abundancia de eufáusidos (EUF)

Aunque generalmente los copépodos dominaron en términos de abundancia, biomasa y biodiversidad, dos muestras de zooplancton localizadas en el centro del golfo, presentaron eufáusidos en su totalidad. Durante el periodo de estudio se identificaron seis especies de eufáusidos. *Nyctiphanes simplex* fue la especie más

abundante (96.4%) y ampliamente distribuida a lo largo de la región. Los estadios larvarios (caliátopis y furciliás; 98.0%) de ésta especie fueron considerablemente más abundantes que las postlarvas (juveniles y adultos; 2.0%) (Fig. 8), causados posiblemente por el efecto combinado de menor capacidad de escape de las larvas, diferencias en el comportamiento de migración vertical entre estadios, la mortalidad natural y el tipo muestreo que fue sustancialmente en la superficie. Las otras cinco especies de eufáusidos conformaron aproximadamente el 3.6% de la abundancia total de eufáusidos. En orden de abundancia estas especies fueron: *Euphausia eximia* (3.07%), *Nematoscelis difficilis* (0.44%), *E. distinguenda* (0.07%), *E. tenera* (0.02%) y *N. gracilis* (0.003%), todas ellas restringidas principalmente a la porción sur del golfo (Fig. 9 A-E). *Nematoscelis gracilis* estuvo presente solamente en una estación al noroeste de Isla del Espíritu Santo (Fig. 9E).

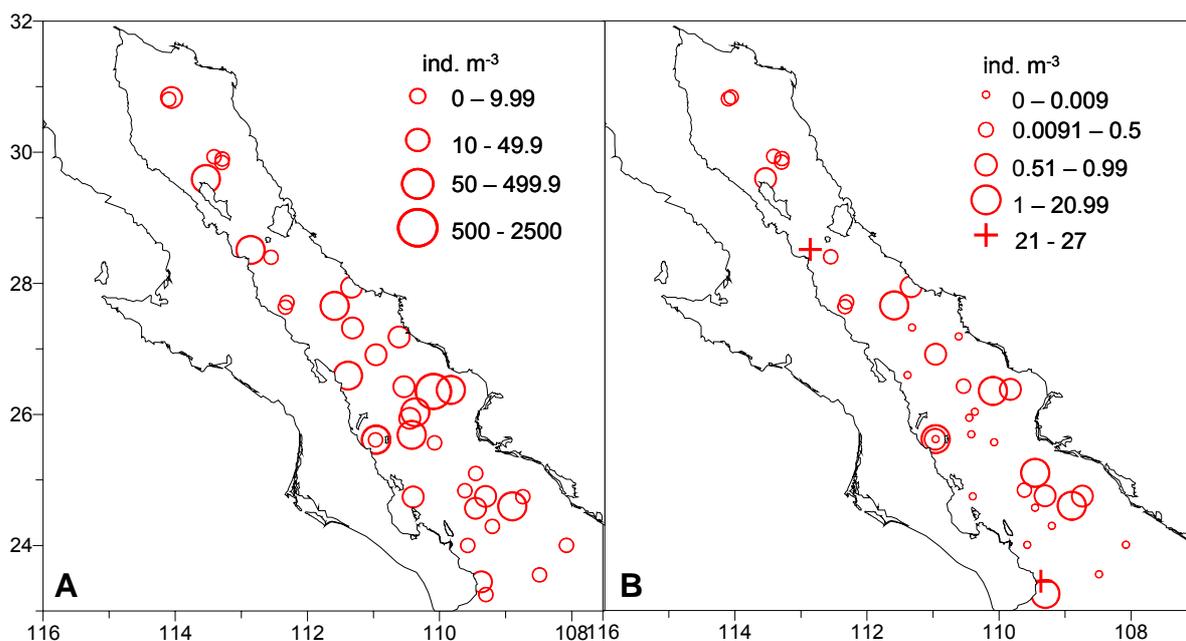


Figura 8. Distribución y abundancia de (A) larvas (caliátopis y furciliás) y (B) juveniles y adultos de *Nyctiphanes simplex* (ind. m⁻³) durante la temporada fría del 2005.

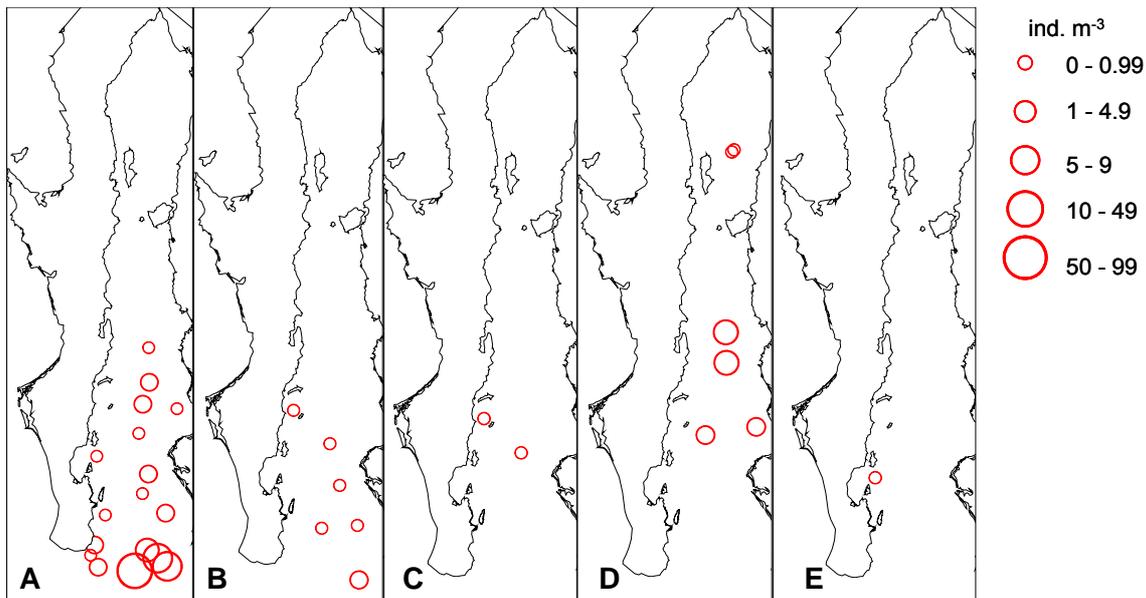


Figura 9. Distribución y abundancia (ind. m⁻³) de (A) *Euphausia eximia*, (B) *Euphausia distinguenda*, (C) *Euphausia tenera*, (D) *Nematoscelis difficilis* y (E) *Nematoscelis gracilis* durante la temporada fría del 2005.

5.3 Ordenamiento de la estructura de la comunidad de grandes cetáceos en el Golfo de California durante Marzo y Abril del 2005

5.3.1 Análisis ENMM con matriz ambiental de alta resolución (imágenes de satélite)

La solución con tres ejes presentó diferencias significativas entre los datos reales y los datos aleatorios obteniendo un estrés final de 12.13 (Monte Carlo, $p < 0.0323$). Mientras más pequeño sea el estrés final, mejor es la solución, siguiendo las reglas de Clarke (McCune *et al.*, 2002), por lo que se considera que ésta es una solución aceptable. El coeficiente de determinación resultante de medir las distancias en el espacio de ordenación y las distancias originales para los dos componentes principales fue de 0.336 y 0.240, explicando cerca del 57.6% de la variabilidad total (Tabla II). Con el objetivo de lograr una mejor visualización del espacio de ordenación de las especies, ambos componentes fueron maximizados con respecto a la región latitudinal. La ordenación indicó que el componente uno está significativamente influenciado por la profundidad del sitio de avistamiento, seguida

por los valores promedios de TSM semanal y finalmente por los valores promediados semanalmente de la CCS asociados a gradientes latitudinales con las estaciones del sur a la derecha y las del norte a la izquierda de la ordenación (Tabla II, Fig. 10). En el segundo componente, éstas variables en el mismo orden de influencia, están posiblemente asociadas a un modo de variabilidad relacionado con la productividad del ecosistema debido a que en la parte superior del eje de ordenación tienden a encontrarse sitios con baja concentración de CCS y viceversa en la porción inferior del eje. A pesar de que existieron 201 sitios de avistamiento, la gráfica de ordenación presentó únicamente 19 posiciones mostrando un elevado traslapamiento de avistamientos de cetáceos de la misma especie bajo condiciones ambientales relativamente semejantes (Fig. 10). *Balaenoptera physalus* y *P. macrocephalus* fueron las especies que presentaron la mayor correlación con respecto a la variación ambiental latitudinal (componente 1), principalmente porque la primera estuvo restringida a la parte norte y la segunda a la región centro y sur (Tabla II). *Balaenoptera musculus*, distribuida a todo lo largo del GC y *M. novaeangliae* observada en los extremos latitudinales, mostraron las menores correlaciones con las variaciones ambientales latitudinales. Las especies de cetáceos mejor correlacionadas con variaciones asociadas al componente dos fueron *B. musculus* y *P. macrocephalus*, la primera distribuida en sitios de avistamiento relativamente más eutróficos que la segunda. *Balaenoptera edeni* y *M. novaeangliae* presentaron la menor correlación con respecto a éste eje de variabilidad. El hábitat de *P. macrocephalus* estuvo determinado por zonas con grandes profundidades, altas temperaturas y bajas concentraciones de clorofila. *Balaenoptera musculus* tendió a habitar aguas profundas, cálidas y con bajas concentraciones de clorofila. *Balaenoptera physalus* presentó un hábitat distinto a *B. musculus*, habitando preferentemente aguas cálidas y profundas, con bajas concentraciones de clorofila y biomasa zooplanctónica y abundancia de eufáusidos. Para ésta temporada el hábitat de *B. edeni* y *M. novaeangliae* no pudo ser caracterizado apropiadamente, debido al reducido número de avistamientos de ambas especies ($n = 5$ y 19 , respectivamente), por lo que en el ordenamiento presentaron patrones de distribución y características del hábitat cercanas al promedio (Fig. 10).

Tabla II. Coeficientes de Kendall (r) de la ordenación ENMM de alta resolución para la asociación entre las distancias de ordenación y las distancias originales del espacio n -dimensional para variables ambientales y especies de grandes cetáceos observados en el Golfo de California durante la temporada fría del 2005.

Variables	Eje 1 ($r^2 = 0.336$)	Eje 2 ($r^2 = 0.240$)	Eje 3 ($r^2 = 0.045$)
Matriz ambiental			
TSM semanal	0.355	0.119	0.016
Profundidad	0.462	0.191	0.235
CCS semanal	-0.348	0.007	-0.072
Matriz de especies			
<i>Balaenoptera edeni</i>	-0.171	-0.077	0.205
<i>Balaenoptera musculus</i>	-0.129	-0.754	-0.323
<i>Balaenoptera physalus</i>	-0.711	0.256	-0.019
<i>Megaptera novaeangliae</i>	0.011	0.129	-0.506
<i>Physeter macrocephalus</i>	0.700	0.564	0.798

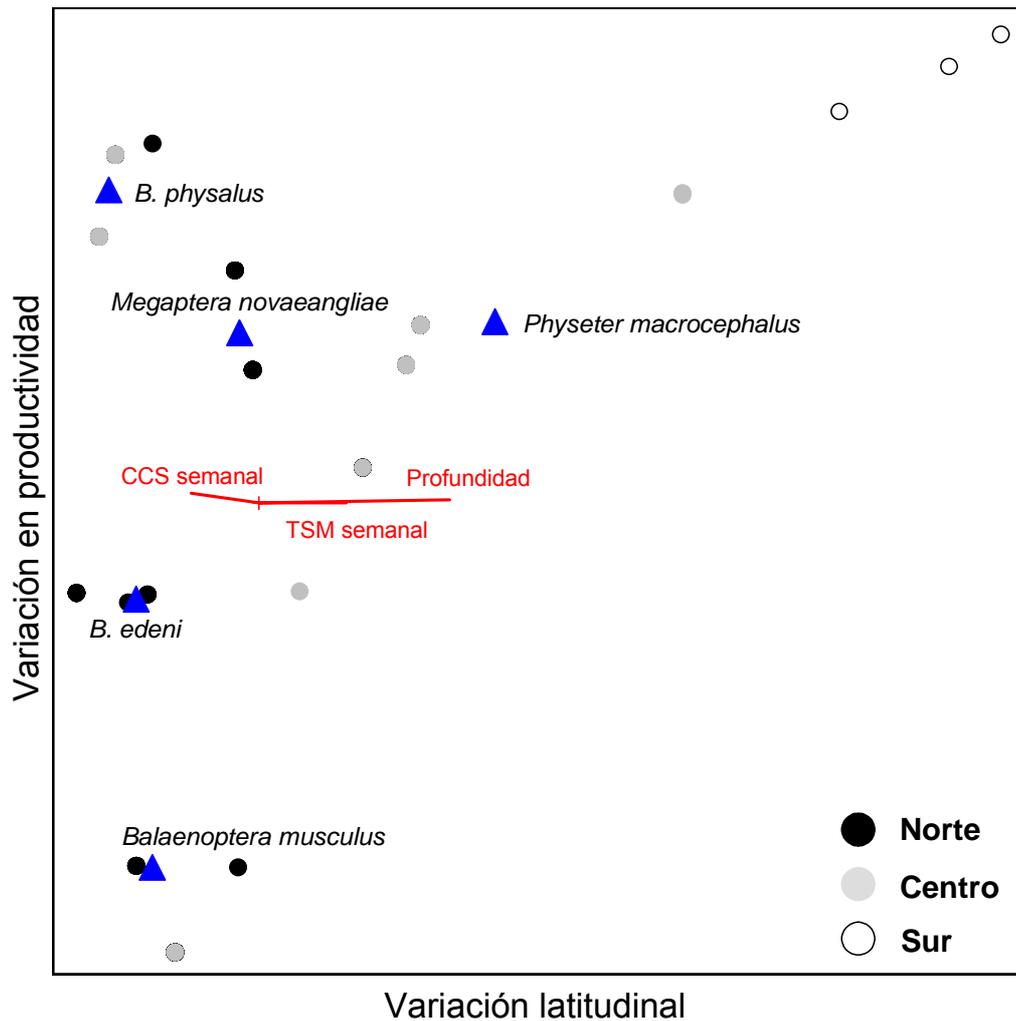


Figura 10. Espacio de ordenación de las especies durante la temporada fría del 2005 en el Golfo de California. Las especies están representadas por los triángulos azules y los sitios de avistamiento por los círculos diferenciados en color por región latitudinal.

5.3.2 Análisis ENMM con matriz ambiental de variables medidas *in situ*

La solución con tres ejes presentó diferencias significativas entre los datos reales y los datos aleatorios obteniendo un estrés final de 11.70 (Monte Carlo, $p < 0.0323$). El coeficiente de determinación resultante de medir las distancias en el espacio de ordenación y las distancias originales para los dos componentes principales fue de 0.324 y 0.391, explicando cerca del 71.5% de la variabilidad total (Tabla III). Al igual que en el análisis anterior, ambos componentes fueron

maximizados con respecto a la región latitudinal con la finalidad de lograr una mejor visualización del espacio de ordenación de las especies. La ordenación indicó que el componente uno está principalmente influenciado por gradientes latitudinales de profundidad, TSM, BZ y CCS-*b* con los segmentos más norteños ubicados a la izquierda del componente 1 del ordenamiento (Tabla III, Fig. 11). Las especies de grandes cetáceos predominantemente planctófagas (*B. musculus* y *B. physalus*) estuvieron fuertemente correlacionadas con éstas variaciones latitudinales. Las especies que dependen menos de eufáusidos como parte de su dieta en el GC (*M. novaeangliae*) o se alimentan exclusivamente de organismos nectónicos o son teutófagos (*P. macrocephalus*) presentaron menor correlación con este primer modo de variabilidad. El componente dos estuvo significativamente influenciado por CCS-*c*, CCS-*a* y feopigmentos asociados a gradientes de concentraciones de pigmentos fotosintéticos, con los segmentos de mayor concentración ubicados en la parte inferior derecha del espacio de ordenación y los menos productivos localizados en la porción inferior izquierda. *Physeter macrocephalus* y *B. musculus* fueron las especies que presentaron la mayor correlación con respecto a la variabilidad ambiental de pigmentos fotosintéticos (componente 2), debido principalmente a que el cachalote estuvo restringido a regiones con relativamente menor concentración de clorofila (parte centro y sur del GC) que *B. musculus*. Aunque las ballenas azules fueron observadas a lo largo del área de estudio, el ENMM indicó que tendieron a habitar aguas cálidas y profundas, con alta biomasa zooplanctónica y abundancia de eufáusidos, así como baja concentración de pigmentos fotosintéticos. (Tabla III, Fig. 11). *Balaenoptera physalus* distribuida exclusivamente en segmentos de la parte norte del golfo y *B. edeni* localizada en segmentos ubicados en los extremos latitudinales, mostraron las menores correlaciones con las variaciones de la concentración de clorofila. El hábitat de *B. physalus* fue completamente distinto a *B. musculus*, habitando en aguas someras, con bajas temperaturas y concentraciones de feopigmentos, relativamente poca biomasa zooplanctónica y abundancia de eufáusidos, así como altas concentraciones de clorofila. *Physeter macrocephalus* estuvo en un hábitat completamente diferente al de los misticetos ya que habitó preferentemente zonas cálidas, altamente profundas; con reducidas concentraciones

de pigmentos fotosintéticos, biomasa zooplanctónica y abundancia de eufáusidos. Al igual que en el análisis anterior, el hábitat de *M. novaeangliae* y *B. edeni* presentaron características cercanas al promedio, debido a su reducido número de avistamientos obtenidos durante el periodo de estudio. Sin embargo, ambas especies tendieron a habitar zonas relativamente similares caracterizadas por aguas someras y frías, con elevada biomasa zooplanctónica, abundancia de eufáusidos (*M. novaeangliae*) y elevadas concentraciones de feopigmentos y CCS-*a*, CCS-*b* y CCS-*c* (*B. edeni*).

Tabla III. Coeficientes de Kendall (r) de la ordenación ENMM por segmentos para la asociación entre las distancias de ordenación y las distancias originales del espacio n -dimensional para las variables ambientales medidas *in situ* y avistamiento de especies de grandes cetáceos en el Golfo de California durante la temporada fría del del 2005.

Variables	Eje 1 ($r^2 = 0.324$)	Eje 2 ($r^2 = 0.391$)	Eje 3 ($r^2 = 0.165$)
Matriz ambiental			
TSM	-0.318	0.194	-0.111
Profundidad	-0.382	0.171	-0.185
BZ	-0.312	-0.161	-0.296
Eufáusidos	-0.213	-0.183	-0.288
CCS a	0.045	-0.199	-0.032
CCS b	0.250	-0.187	0.310
CCS c	0.092	-0.207	0.031
Feopigmentos	-0.057	-0.199	-0.172
CSM	-0.168	-0.100	0.194
Matriz de especies			
<i>Balaenoptera edeni</i>	0.131	-0.138	-0.010
<i>B. musculus</i>	-0.667	-0.588	0.115
<i>B. physalus</i>	0.608	-0.045	0.451
<i>M. novaeangliae</i>	-0.001	-0.273	0.774
<i>P. macrocephalus</i>	0.023	0.860	-0.379

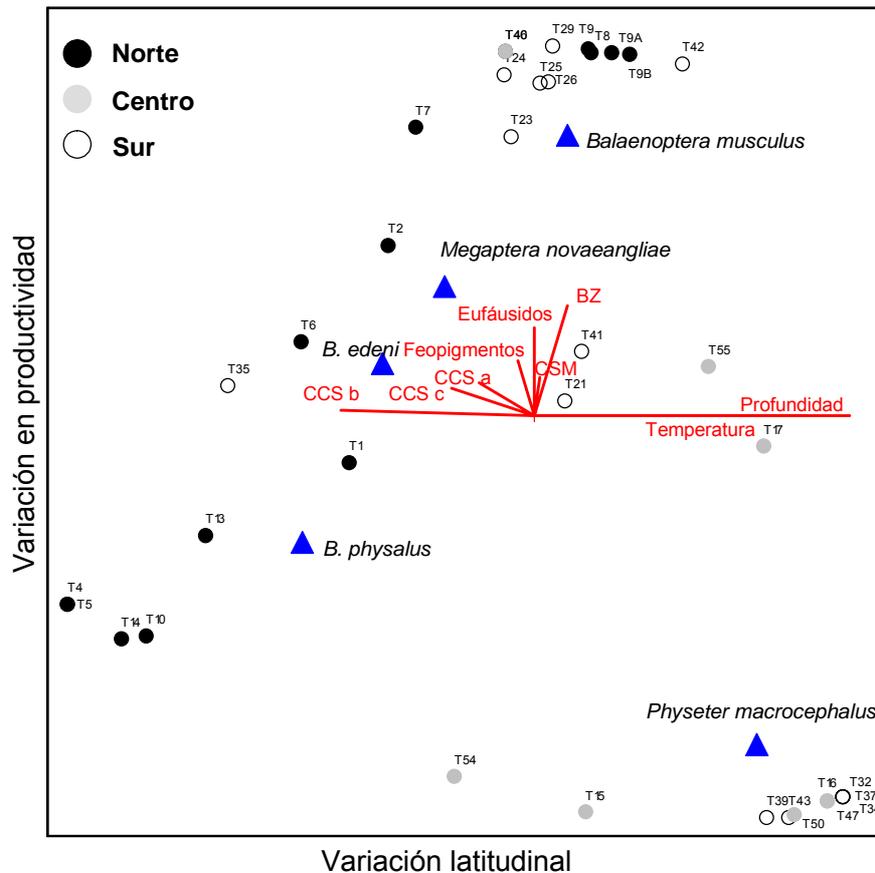


Figura 11. Espacio de ordenación de las especies por segmentos durante la temporada fría del 2005 en el Golfo de California. Las especies están representadas por los triángulos y los segmentos por los círculos diferenciados en color por región latitudinal.

5.3.3 Bioregionalización del Golfo de California con base al análisis de Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta (PPMR) y Análisis Indicador de Especies (AIE) de la estructura de la comunidad de grandes cetáceos

Como un esfuerzo por definir los hábitats preferentes de cada especie estudiada durante Marzo y Abril del 2005, se elaboraron seis hipótesis nulas a partir del primer componente del ENMM por segmentos para determinar si existieron diferencias en la estructura de la comunidad de grandes cetáceos en función de cada uno de los criterios de bioregionalización (Tabla IV). La primera hipótesis se refirió a regiones originalmente definidas en éste estudio como norte, centro y sur del GC (RN, RC, RS, respectivamente) mostrando diferencias en la estructura de la

comunidad de grandes cetáceos ($p = 0.0015$). La segunda hipótesis fue establecida con el criterio de regionalización más antiguo del que se tiene conocimiento definido por la composición específica y abundancia de diatomeas propuesto por Gilbert y Allen (1943) (RG&A) dividiendo el GC en cuatro zonas: la porción más sureña ($<25^{\circ}\text{N}$) denominada sur oceánica; la porción central, ubicada entre 25° y 27°N ; la región norteña entre 27°N y 29°N y la zona interna ($>29^{\circ}\text{N}$). Ésta bioregionalización planteó diferenciación entre sus zonas en relación a la abundancia y presencia de grandes cetáceos ($p = 0.0018$). La tercera hipótesis nula consistió en comparar la región del Alto Golfo (AG) vs. las Grandes Islas (GI) vs. el resto del GC (RGC) sugiriendo diferencias ($p = 0.0401$). En la cuarta hipótesis se analizaron las diferencias existentes entre regiones combinado las áreas de AG y GI vs. RGC proponiendo que éstas áreas presentan diferencias en la composición específica de grandes cetáceos ($p = 0.0145$). El PPMR sugirió que la zona de las GI y el RGC ($p = 0.1936$) son semejantes en la estructura de la comunidad de grandes cetáceos. Los resultados de las últimas dos hipótesis nulas indicaron que la zona de las Grandes Islas fue un hábitat similar al Alto Golfo y distinto al sur de las GI. El PPMR mostró que las GI *per se* no fue un hábitat diferente del resto del golfo durante la temporada fría del 2005 ($p = 0.1936$), que éste se extiende hasta el Alto Golfo y que no fue un sitio particularmente relevante en términos de abundancia y diversidad de los grandes cetáceos.

Debido a que se ha sugerido una posible competencia trófica (traslapamiento de hábitat trófico) entre los rorcuales *B. musculus* y *B. physalus* (Del-Ángel-Rodríguez, 1997), se probó estadísticamente una hipótesis nula de no traslapamiento de hábitat entre ambas especies. El análisis PPMR indicó que el hábitat de ambas especies fue diferente sugiriendo que no existió traslapamiento de hábitat durante la temporada fría (Tabla IV). Para definir la fidelidad de cualquiera de las especies estudiadas a alguna de las bioregiones definidas en este estudio, se utilizó el método Análisis Indicador de Especies (AIE) para aquellas hipótesis que resultaron significativamente diferentes en el análisis PPMR. Según el AIE, *P. macrocephalus* fue la especie que presentó mayor fidelidad a las regiones al sur de las GI durante la temporada fría en la mayoría de las hipótesis probadas. *B. physalus*, como era

esperado, presentó una elevada fidelidad a la zona del Alto Golfo durante el periodo de estudio (Tabla IV). Sin embargo, contrario a lo esperado *B. musculus* no presentó un patrón específico de fidelidad a ninguna región en particular, posiblemente debido a que ésta especie mostró un amplio rango de distribución durante el periodo de estudio. *Megaptera novaeangliae* fue la única especie que presentó significativa fidelidad a la región sur oceánica propuesta por Gilbert y Allen (1943) (Tabla IV).

Tabla IV. Resultados del análisis de Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta (PPMR) y Análisis Indicador de Especies (AIE) para la comparación de la estructura de la comunidad de grandes cetáceos en el Golfo de California utilizando las matrices por segmentos de 40 km. En el AIE se muestran sólo aquellas especies que presentaron fidelidad a las regiones establecidas. * = No fue posible realizar el análisis AIE debido a que las áreas propuestas en el PPMR son semejantes.

Análisis PPMR			Análisis AIE		
Ho	t-estadístico	p-valor	Especie	Sitio de Fidelidad	Monte Carlo p-valor
Hipótesis de bioregionalización del Golfo de California					
RN vs. RC vs. RS	-4.39	0.0015	<i>B. physalus</i>	Norte	0.0170
			<i>P. macrocephalus</i>	Centro	0.0030
RG&A (1943)	-3.99	0.0018	<i>M. novaeangliae</i>	Sur oceánica	0.0240
			<i>P. macrocephalus</i>	Norteña	0.0230
AG vs. GI vs. RGC	-2.04	0.0401	<i>P. macrocephalus</i>	Sur del GC	0.0490
AG y GI Vs. RGC	-3.03	0.0145	<i>P. macrocephalus</i>	Sur del GC	0.0210
AG vs. RGC	-1.68	0.0683	*	*	*
GI vs. RGC	-0.74	0.1936	*	*	*
Análisis PPMR			AIE		
Ho	t-estadístico	p-valor	Especie	Sitio de fidelidad	Monte Carlo p-valor
Hipótesis de traslapamiento de hábitat					
<i>B. musculus</i> vs. <i>B. physalus</i>	-9.18	0.0000	*	*	*
<i>B. musculus</i> vs. <i>P. macrocephalus</i>	-10.71	0.0000	*	*	*
<i>B. physalus</i> vs. <i>P. macrocephalus</i>	-6.63	0.0000	*	*	*

6. DISCUSIÓN

6.1 Influencia de las condiciones ambientales en la distribución y selección del hábitat de grandes cetáceos durante la temporada fría en el Golfo de California

En este estudio se presenta evidencia que durante la temporada fría del 2005 en el GC existió una partición del hábitat entre los grandes cetáceos. Esto sugiere que durante ésta temporada, aún especies con requerimientos ecológicos y fisiológicos relativamente semejantes sus respuestas específicas a condiciones climáticas, oceanográficas y aprovechamiento de recursos bióticos fueron lo suficientemente distintos como para mostrar una segregación espacio-temporal interespecífica. Es interesante notar que ésta partición del hábitat puede existir aún sin necesidad de que ocurra un aislamiento geográfico. En especies que comparten el mismo tipo de alimento y habitan en la misma región geográfica (traslapamiento de hábitat) con la consecuente reducción en los nichos ecológicos disponibles, la separación entre individuos es considerada como un proceso de selección natural para balancear las presiones de competencia intra e interespecífica (Merritt, 1973). A pesar de que el análisis multivariado ENMM de alta resolución únicamente incluyó tres variables ambientales derivadas de información digital (CCS satelital, TSM satelital y Profundidad), mostró que la estructura de la comunidad de grandes cetáceos estuvo ampliamente afectada por cambios en la profundidad (costa-océano) y en el ambiente térmico. Los resultados de ambos análisis (alta resolución y por segmentos) presentaron una tendencia similar para las tres especies de grandes cetáceos más abundantes. Sin embargo, considerando que el estrés final es menor en el análisis ENMM de alta resolución que en el análisis por segmentos (11.70, 12.13; respectivamente) y el porcentaje explicado por los dos primeros ejes de ordenación en el análisis ENMM por segmentos es relativamente mayor (71.5%, 57.6%; respectivamente) éste último análisis permitió describir mejor el hábitat de los grandes cetáceos. Los resultados obtenidos en éste análisis demostraron que en el golfo durante la temporada fría (Marzo-Abril) del 2005 la distribución de las especies de grandes cetáceos estuvo claramente regionalizada en respuesta a las características ambientales enfatizando patrones de segregación interespecíficos. Las características del hábitat durante la temporada fría del 2005 de los grandes

cetáceos estuvieron determinadas fundamentalmente por la variación latitudinal de la profundidad, TSM y biomasa zooplanctónica, mientras que la variación asociada a la productividad del ecosistema pelágico estimada por la concentración de pigmentos fotosintéticos tuvo una influencia cuantitativamente menor interpretada como un modo de variabilidad secundario. Los análisis no paramétricos PPMR e AIE permitieron definir las características del hábitat preferencial de cada especie (ó al menos los más frecuentes) durante ésta temporada.

Un resultado sobresaliente de éste estudio fue que los dos análisis estadísticos ENMM demostraron que en Marzo-Abril del 2005 los cachalotes (*P. macrocephalus*) habitaron regiones del golfo con características ambientales diferentes del resto de las especies. Esto muy probablemente se debe a que es el único cetáceo estudiado perteneciente al suborden Odontoceti con comportamiento de buceo, hábitos alimenticios, así como requerimientos ecológicos claramente distintos al resto de las especies, además de presentar una distribución cosmopolita (gran variedad de hábitats en los que ésta especie puede residir, 40°N a 40°S). Durante la temporada fría, *P. macrocephalus* fue la especie con mayor número de avistamientos ($n = 72$). Su tendencia gregaria para formar grupos de cientos de individuos y a que su distribución en las regiones centro y sur coincide con la zona donde los calamares gigantes, *D. gigas* (su presa principal) (Ruiz-Cooley *et al.*, 2004) usualmente presentan sus más elevadas densidades poblacionales (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2003). Las agrupaciones más grandes de cachalote se presentaron en regiones oceánicas de la parte centro y sur del golfo, coincidiendo con la tendencia de distribución previamente descrita para el verano ubicada entre los 26° y 28.5°N (Jaquet y Gendron, 2002). Éstas autoras definieron tres zonas de mayor abundancia (denominadas “súper-agregaciones” > 50 individuos): a) alrededor de San Pedro Mártir, b) en la Depresión de Guaymas y c) en la Depresión de Farallón, caracterizadas por presentar las profundidades más elevadas del golfo y las mayores abundancias de *D. gigas*. Durante Marzo-Abril del 2005 el esfuerzo de observación en la zona sur indicó que la distribución del cachalote se extendió hasta los 24°N y que su presencia en la boca del GC fue nula aún cuando es la zona de mayor profundidad. Ésta especie tendió a habitar aguas oceánicas coincidiendo con el

patrón de distribución conocido para ésta especie en otras regiones oceanográficas (Smith *et al.* 1986; Davis *et al.* 2002; Hamazaki, 2002). En un estudio previo realizado en el GC a pequeña escala (10-160 mn), Jaquet y Gendron (2002) no encontraron correlación significativa entre la presencia de cachalotes y la profundidad, por lo que se sugiere que se debe a la influencia de otros factores ambientales o bióticos más pronunciados a esa escala geográfica, como la distribución agregada de sus presas (calamares). Analizando información semejante de abundancia y frecuencia de avistamiento de cachalotes pero a mayor escala geográfica (>320 mn). Jaquet y Whitehead (1996) encontraron, a diferencia del presente estudio, una correlación positiva entre la biomasa zooplanctónica sub-superficial y la distribución de *P. macrocephalus*. Se ha propuesto la posibilidad de que los grupos de cachalotes hembras y juveniles se encuentren principalmente en aguas >1000 m de profundidad y los machos en zonas relativamente menos profundas (Whitehead *et al.*, 1992), asociados aparentemente a diferencias alimenticias como ha sido observado en la población de Sudáfrica (Best, 1999). Sin embargo, los pocos avistamientos de machos solitarios en comparación con las hembras, juveniles y crías observados durante éste estudio no permitieron distinguir una segregación por sexo.

Physeter macrocephalus tendió a habitar aguas cálidas y poco productivas posiblemente asociado al hecho de que la comunidad de fitoplancton y el cachalote representan extremos opuestos en el espectro trófico, siendo éste último un depredador tope que se alimenta de otros carnívoros marinos como el calamar gigante. Por lo tanto, es de esperar un considerable desfase temporal y posiblemente geográfico en el flujo de energía entre la producción primaria y los depredadores tope causando una reducida asociación espacio-temporal entre el periodo de máxima concentración de clorofila y máxima abundancia de cachalotes. Esto seguramente dificulta cualquier tipo de asociación de efecto-cause entre ambos componentes del ambiente pelágico (Jaquet, 1996; Jaquet *et al.*, 1996). Vinogradov (1981) demostró que el desfase trófico entre el fitoplancton y los calamares grandes es de aproximadamente 4 meses (éstos se alimentan principalmente de eufáusidos en su fase juvenil y peces mictófidios y otros calamares en fase adulta) (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2003), y así las regiones de máxima concentración de clorofila

posiblemente son distintas de las regiones de elevada abundancia de calamares y por consiguiente de los cachalotes. En el GC los cachalotes bucean en un rango de 200-500 m de profundidad durante 35 a 58 minutos tanto en el día como en la noche, mientras que *D. gigas* se encuentra durante el día aproximadamente a 300-400 m de profundidad y durante la noche tiende a migrar hacia la superficie permaneciendo entre 100 y 200 m (Davis *et al.*, sometido). Ésta migración vertical diaria está asociada con la migración de sus presas predilectas, los mictófidos mesopelágicos (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2003). Por ser organismos que se alimentan a grandes profundidades, se han obtenido relaciones indirectas entre la abundancia del cachalote y la biomasa de su presa y se ha sugerido que *P. macrocephalus* modifica su conducta en respuesta a una disminución en la abundancia del calamar gigante, como el incremento en la velocidad del nado, distancia y duración entre buceos, así como la disminución en el tiempo de permanencia en superficie (Jaquet *et al.*, 2003). Las regiones a las que *P. macrocephalus* presentó alta fidelidad de distribución (centro y sur) en la temporada fría del 2005 se caracterizaron por presentar las menores concentraciones de clorofila, las mayores biomásas zooplanctónicas y las zonas más profundas. En base a contenidos estomacales provenientes de la cuenca de Guaymas y la región de Santa Rosalía los calamares adultos se alimentan principalmente de peces mictófidos, calamares micronectónicos, langostilla y peces pelágicos menores, aunque es bastante común el comportamiento de canibalismo (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2003). Debido a su diversa dieta exclusivamente carnívora, *D. gigas* se encuentra en un nivel trófico relativamente alto (Ruiz-Cooley *et al.*, 2006). Por lo tanto, también existen múltiples niveles tróficos entre la producción primaria, secundaria y depredadores tope como los cachalotes, lo que explicaría la reducida correlación entre ambos componentes pelágicos del golfo.

El análisis ENMM, además de separar al único odontoceto de los mysticetos permitió también separar claramente dos especies de ballenas barbadas con hábitos alimenticios relativamente similares como lo son la ballena azul y la ballena de aleta que *a priori* se hubiese esperado algún traslapamiento de hábitat. *Balaenoptera musculus* fue la segunda especie con mayor número de avistamientos dentro del golfo en Marzo-Abril del 2005 ($n = 68$). Ésta es considerada como una especie

estenófaga que se alimenta exclusivamente de densas agregaciones eufáusidos (Gaskin, 1982) y presenta una de las más elevadas demandas de energía por ser el animal más grande y de mayor biovolumen conocido hasta la actualidad (Fiedler *et al.*, 1998; Acevedo-Gutiérrez, 2002; Croll *et al.*, 2005). En el área de estudio se le ha observado alimentándose de agregaciones monoespecíficas del eufáusido *N. simplex* (Gendron, 1992). Mediante análisis de heces fecales recolectadas en superficie se ha corroborado que ésta especie de eufáusido es su principal presa en la región suroeste del golfo (Del Ángel-Rodríguez, 1997; Mejía-Acosta, 2003). Éste eufáusido usualmente se distribuye verticalmente en los primeros 150 m durante el día y la noche por lo que se considera una especie migratoria de corta distancia (Brinton *et al.*, 1986). *Balaenoptera musculus* aparentemente tiene la capacidad de detectar las agregaciones de *N. simplex* en este estrato de profundidad y de alimentarse preferentemente cerca de la superficie (Croll *et al.*, 2001; Acevedo-Gutiérrez *et al.*, 2002). En el presente estudio, con base a los muestreos superficiales de zooplancton se pudo confirmar la dominancia numérica de *N. simplex* (principalmente estadios larvarios) con el 96% del total de los eufáusidos identificados como en estudios previos (Brinton y Townsend 1980, Brinton *et al.* 1986, 2000; Lavaniegos *et al.* 1989, Gendron, 1990, 1992) y una evidente correlación positiva con la presencia la ballena azul. La distribución de *B. musculus* fue relativamente oceánica excepto en el Alto Golfo donde se localizaron dos grandes agrupaciones en aguas relativamente poco profundas (<150 m) al sureste de San Felipe y al noreste de la Isla Ángel de la Guarda. Éstas regiones ya habían sido consideradas como zonas de alta densidad de ballenas azules asociadas principalmente a actividades alimenticias (Gendron, 2002). En Marzo-Abril del 2005, un área con elevado número de avistamientos de ésta especie se ubicó en la región centro y sur, cerca de Loreto y de la Isla del Carmen, dónde previamente se había registrado de forma frecuente a finales de invierno y primavera (Sears *et al.*, 1987; Leatherwood *et al.*, 1988, Gendron 1990) y en la boca del golfo (Gendron, 2002). La tendencia de *B. musculus* a habitar aguas profundas puede resultar en que las ballenas pueden estar asociadas indirectamente por los patrones de distribución al que responden sus presas (Croll *et al.*, 2005). Las aguas cálidas preferidas por *B.*

musculus en el área de estudio concuerdan con lo observado para ésta especie en la costa oriental y occidental de la península de Baja California (Zavala-Hernández, 1996). Sin embargo, en regiones reconocidas como áreas exclusivas de alimentación en el Pacífico Norte, las ballenas azules presentan amplios periodos de residencia en aguas frías asociadas a pronunciados frentes oceánicos (Etnoyer *et al.*, 2004, 2006) y zonas de surgencia altamente productivas (Reilly y Thayer, 1990; Schoenherr, 1991; Tershy, 1992; Croll *et al.*, 1998; Fiedler *et al.*, 1998; Forney y Barlow, 1998; Gendron, 2002; Moore *et al.*, 2002). Éstas son reconocidas como regiones con elevadas concentraciones de zooplancton (incluyendo eufáusidos) que satisfacen los requerimientos energéticos de *B. musculus*. Durante la temporada fría del 2005, se presentó una correlación negativa entre la abundancia de la ballena azul y los pigmentos fotosintéticos, por lo que tendió a habitar aguas no asociadas a altas concentraciones de clorofila sino a aguas con elevadas abundancias de eufáusidos como ha sido observado en otras regiones del mundo (Reilly y Thayer, 1990; Schoenherr, 1991; Fiedler *et al.*, 1998; Stafford *et al.*, 2005). Aunque *B. musculus* y *P. macrocephalus* presentan espectros de alimentación opuesto, ambas especies se distribuyeron con mayor frecuencia en la zona centro y sur del área de estudio. El análisis multifactorial claramente segregó ambas especies en hábitats distintos, asociados a diferentes condiciones ambientales de mesoescala o al comportamiento de agregación de sus respectivas presas. La distribución de *P. macrocephalus* fue amplia en la parte central y sur del golfo, mientras que *B. musculus* se distribuyó a lo largo del área estudiada sin mostrar una tendencia a agruparse en alguna región en particular.

La ballena de aleta (*Balaenoptera physalus*) es una especie que presenta una población residente y aislada dentro del GC, respecto a la población de California (Bérubé *et al.*, 1998; Bérubé *et al.*, 2002), por lo que se alimentan, reproducen y crían dentro del golfo. Durante la temporada fría ésta fue la tercer especie con mayor número de avistamientos ($n = 40$) distribuyéndose en gran parte cerca de la costa occidental del GC particularmente en la zona del Alto Golfo en aguas someras y frías. Éste patrón de distribución durante el periodo frío difiere del patrón registrado en el verano cuando aparentemente tiende a habitar aguas alejadas de la costa

(Mangels y Gerrodette, 1994). En Marzo-Abril, las bajas temperaturas registradas en el Alto Golfo, principalmente alrededor de las Grandes Islas, que son principalmente causadas por la mezcla de agua producida por corrientes de mareas y eventos de surgencias forzadas por vientos del noroeste (Álvarez-Borrego, 1983; Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991; Álvarez-Borrego, 2002), propician elevadas concentraciones de clorofila con las que *B. physalus* estuvo altamente correlacionada. La clorofila-*b* tuvo mayor correlación que la clorofila-*a*, esto puede indicar que en ésta región norteña, se encuentren abundantes poblaciones de algas verdes (Jeffrey y Vesk, 1997). Ésta especie es una de las ballenas barbadas que presenta mayor plasticidad alimenticia, siendo considerada como una especie eurífaga (Kawamura, 1980; Gambell, 1985), por su facilidad de cambio de dieta a presas alternas disponibles en el medio. La baja correlación entre la abundancia de *B. physalus* y eufáusidos en la temporada fría posiblemente indica una relación indirecta, ya que las elevadas concentraciones de fitoplancton en regiones costeras proporcionan condiciones ambientales favorables para el desarrollo de eufáusidos, específicamente de *N. simplex* considerada también como la presa principal en la dieta de la ballena de aleta en el suroeste del GC (Del Ángel-Rodríguez, 1997). Las mayores densidades poblacionales de ésta especie de eufáusido están en aguas ligeramente frías, preferentemente en zonas donde existe plataforma continental (nerítica) (Brinton y Townsend, 1980), atrayendo a *B. physalus* a regiones relativamente costeras. Se ha propuesto que a mediados de invierno la ballena de aleta se dispersa a lo largo del golfo, mostrando un patrón de movimientos entre la zona sur y norte, pero con agrupaciones temporales importantes en la región norteña (Rojas, 1984; Tershy *et al.*, 1990; Gendron, 1993; Enríquez-Paredes, 1996). Ésta fue propuesta como una región de crianza debido al elevado número de avistamientos de madres con cría (Rojas, 1984). En la década de 1950 Brinton y Townsend (1980) encontraron en la región norte las mayores abundancias de *N. simplex* durante la temporada fría, lo cual fue corroborado por Gendron (1990) con base a tres cruceros realizados durante 1984. Estas altas concentraciones registradas en Marzo-Abril del 2005 favorecen el suministro necesario para los misticetos que se alimentan principalmente de eufáusidos. Las mayores abundancias de eufáusidos y las

elevadas biomásas zooplanctónicas encontradas en superficie, fueron registradas en la parte centro y sur del golfo, distintos a los máximos de clorofila superficial registrados en el Alto Golfo. Los eufáusidos son omnívoros (no se tiene registro de ninguna especie estrictamente herbívora) y pertenecen a un nivel trófico relativamente bajo filtrando fitoplancton y acechando pequeñas especies del mesozooplancton e inclusive larvas de peces (Theilacker *et al.*, 1993), por lo tanto es de esperar que el tiempo de retraso entre los picos de abundancia de ambos componentes sea en el orden de días a pocas semanas (Gregg y Trites, 2001, Feinberg y Peterson, 2003). Se espera que en invierno y primavera cuando los eufáusidos son abundantes a lo largo del GC las especies que se alimentan de ellos tengan distribuciones igualmente amplias. En verano y otoño la abundancia de *N. simplex* disminuye considerablemente en ésta región (Brinton y Townsend, 1980; Gendron, 1990), concentrándose al noroeste de las Grandes Islas asociados a zonas de surgencia como lo observado en Noviembre del 2005 (Gómez-Gutiérrez, com. pers.). Se ha propuesto la hipótesis que *B. physalus* es relativamente menos selectiva en la temporada cálida buscando presas alternas (Gendron *et al.*, 2001). Ésta hipótesis fue evidenciada mediante la comparación estacional de señales isotópicas de C y N en piel de *B. physalus* indicando que modifica sus hábitos alimentarios estacionalmente, consumiendo presas de mayor nivel trófico durante el verano, posiblemente sardinas, mientras que el resto del año presenta una dieta principalmente de zooplancton (Jaume-Schinkel *et al.*, sometido). Del Ángel-Rodríguez (1997) propuso la posible existencia de una competencia interespecífica entre *B. physalus* y *B. musculus* debido al traslapamiento en sus hábitos alimentarios (ambas se alimentan en gran medida de juveniles y adultos de *N. simplex*) y a que han sido observadas en la misma temporada en zonas relativamente cercanas como por ejemplo en Bahía de La Paz. Así, al menos teóricamente, sería de esperar que sus requerimientos ecológicos fueran semejantes. El análisis ENMM de este estudio sugirió, que ambas especies mostraron evidencia de segregación en su hábitat al separarse significativamente en el ordenamiento multidimensional en los dos análisis realizados. Una variable importante en la segregación de éstas especies fue la abundancia de eufáusidos a pesar de que los arrastres fueron superficiales, puesto

que la especie estenófaga (*B. musculus*) presentó alta correlación con ésta variable, mientras la correlación con la especie eurífaga (*B. physalus*) fue relativamente menor. Información obtenida *in situ* acerca de la duración y profundidad de buceo para ambas especies ha demostrado que tienen estrategias ligeramente diferentes, *Balaenoptera musculus* tiende a realizar buceos de búsqueda de presas más profundos (~140 m) y de mayor duración (~7.8 min) que *B. physalus* (~97.9 m, 6.3 min) (Croll *et al.*, 2001). Esto sugiere que ambas especies se alimentan a diferentes profundidades, y posiblemente de diferentes capas de agregaciones de eufáusidos durante su migración vertical diaria con el fin de reducir la competencia interespecífica. Es probable que *B. musculus* por ser estenófaga y mostrar mayor duración y profundidad de buceo tenga mejor eficiencia en encontrar agregaciones de eufáusidos que *B. physalus*. En el Golfo de Maine se ha informado una competencia entre *B. physalus* y *M. novaeangliae* por el recurso de cardúmenes de pequeños peces (*Ammodytes* sp.) (Payne *et al.*, 1990). Sin embargo, éstas especies presentan diferentes formas de alimentación, *B. physalus* ingiere su alimento de manera horizontal, mientras que *M. novaeangliae* lo hace verticalmente, así ambas especies logran obtener su alimento reduciendo la competencia interespecífica (Payne *et al.*, 1990). Paradójicamente, Acevedo-Gutiérrez *et al.* (2002) demostraron que el gasto energético que invierte cada especie de ballena barbada en la alimentación es muy semejante a pesar de sus diferencias corporales y comportamiento de buceo. De acuerdo con Cox y Moore (1993) las especies con requerimientos alimenticios semejantes han desarrollado distintas maneras de partición del hábitat, ya sea través del uso de los mismos recursos en diferentes temporadas, o mediante la restricción espacial de las especies en posible competencia. La separación espacial registrada en la distribución durante la temporada fría por el ENMM confirmaron que ambas especies posiblemente presentan un reducido traslapamiento de hábitat. Otra posible evidencia para considerar que la competencia entre ambas especies es relativamente reducida es que *B. musculus* se distribuyó a todo lo largo del área de estudio no presentando fidelidad a una región específica, mientras que *B. physalus* presentó alta fidelidad al Alto Golfo. La existencia de una segregación espacial atenuando la competencia

directa por recursos alimentarios, podría así maximizar el éxito reproductivo al satisfacer los requerimientos para el metabolismo basal de cada individuo y especie (Barash, 1982). Tomando en cuenta las características del hábitat que requiere cada especie y coincidiendo con lo observado por Del Ángel-Rodríguez (1997), se propone que en el Golfo de California durante la temporada fría existe una segregación espacial entre *B. musculus* y *B. physalus* reduciendo posiblemente la competencia por el alimento.

Finalmente, las relaciones en la distribución, abundancia y variables ambientales de *B. edeni* y *M. novaeangliae* no pudieron ser discernidas claramente (apareciendo muy cercanas una de la otra cerca del promedio en los dos análisis ENMM) principalmente por el reducido número de avistamientos y a que ambas especies fueron observadas en ambos extremos del área estudiada (norte y sur). La distribución de *M. novaeangliae* durante Marzo-Abril del 2005 estuvo representada por relativamente pocos avistamientos ($n = 19$). Las características del hábitat que compartieron *M. novaeangliae* y *B. edeni* fueron en general muy similares, excepto que la primera especie estuvo asociada más estrechamente con una mayor abundancia superficial de eufáusidos mientras que *B. edeni* se avistó principalmente en zonas con mayor concentración de pigmentos fotosintéticos. Así, estas especies presentaron sutiles diferencias donde *M. novaeangliae* habitó preferentemente la región sur del golfo.

La identificación de las variables clave que describen la distribución de *M. novaeangliae* en sus sitios de invernación es complicada por su naturaleza migratoria y sus características sociales altamente dinámicas (Erst y Rosenbaum, 2003). Sin embargo, es actualmente aceptado que en las áreas de reproducción ésta especie generalmente habita aguas cálidas y poco profundas (Whitehead y Moore, 1982; Simmons y Marsh, 1986). En la temporada fría del 2005 la mayoría de los avistamientos de ballenas jorobadas tanto en el norte como en el sur del golfo se registraron relativamente cerca de la costa, lo cual coincide con su hábito de distribución costero reconocido a nivel mundial (Urbán y Aguayo, 1987; Leatherwood *et al.*, 1988; Gregr y Trites, 2001; Hamazaki, 2002; Erst y Rosenbaum, 2003). La presencia de ésta especie en la zona central y norte pudiera relacionarse

ocasionalmente con actividades de alimentación (Urbán y Aguayo, 1987; Gendron y Urbán, 1993). Aún cuando *M. novaeangliae* se encontró en los extremos del área estudiada, presentó una alta fidelidad a la zona denominada sur-oceánica según la regionalización establecida por Gilbert y Allen (1943), la cual incluye al sur de 25°N y está caracterizada por presentar las más bajas concentraciones de clorofila del golfo. Ésta elevada fidelidad pudiera ser debida a que la zona sur es considerada como sitio de reproducción para ésta especie (Urbán y Aguayo, 1987). La evidente correlación presentada entre éste balaenoptérico y la abundancia de eufáusidos, indicó que ésta variable biológica ejerció una mayor influencia en comparación con la concentración de pigmentos fotosintéticos. Durante la temporada fría del 2005 la ballena de Bryde fue la especie menos frecuentemente avistada ($n = 5$). Estos avistamientos fueron ubicados en aguas dentro de la plataforma continental como ha sido previamente observado en la zona de estudio (Mangels y Gerrodete, 1994) y en el Golfo de México (Davis *et al.*, 1998). La presencia de *B. edeni* en el Alto Golfo pudiera ser influenciada por las características propias de la región: aguas someras relativamente frías y que durante el periodo estudiado presentó las más elevadas concentraciones de clorofila en comparación con el resto del golfo.

En el Atlántico Sur, así como en el Pacífico Norte, se han registrado dos formas de *B. edeni*; una que se alimenta principalmente de peces y presenta una distribución predominantemente costera, mientras que la otra forma tiende a ser planctófaga (principalmente eufáusidos) y habita preferentemente en aguas oceánicas (Best, 1977; Omura, 1977). En el Alto Golfo se ha observado a *B. edeni* alimentándose de pequeños peces pelágicos (Tershy, 1992), mientras que en la parte sur se le ha observado ingiriendo de cardúmenes de sardinas mezcladas con agregaciones del eufáusido *N. simplex* (Gendron, 1993). Aunque no existe evidencia, es posible que la ballena de Bryde distribuida en el Golfo de California sea una forma costera análoga a la encontrada en el Atlántico Sur. La sardina monterrey (*Sardinops sagax*) es una especie templada que se reproduce en invierno y primavera en aguas frías de surgencia a lo largo de la costa oriental del golfo (Lluch-Belda *et al.*, 1986; Hammann *et al.*, 1988), presentando el máximo de reproducción en la región central (Hammann *et al.*, 1988). Éstas migran por la costa oriental hasta la región central del

GC (25-29°N) donde ocurre el desove de Enero a Abril en zonas de surgencia, por lo que sus poblaciones larvales son principalmente concentradas en estas áreas (Sokolov y Wong, 1972, Sokolov, 1974). En verano, cuando la temperatura del agua se incrementa, las sardinas adultas tienden a migrar hacia el norte, y los huevecillos y larvas son transportados hacia ésta misma región. Así, a finales de verano, la mayoría de las sardinas están concentradas en las aguas relativamente frías de las Grandes Islas (Lluch-Belda *et al.*, 1986; Hammann *et al.*, 1988), reconocida como zona de alimentación (Hammann *et al.*, 1988). Sin embargo, la distribución y abundancia de huevos y larvas de sardina, como indicadores de la presencia de organismos adultos (Hammann *et al.*, 1998), pueden encontrarse desde el extremo norte hasta la boca del GC (Moser *et al.*, 1974). La ballena de Bryde ha sido encontrada alimentándose en áreas de surgencia costeras (Gallardo *et al.*, 1983; Tershy, 1992), a lo largo del año Tershy *et al.* (1990) encontraron una correlación positiva entre el número de avistamientos de ésta especie y la temperatura en el Canal de Ballenas y por medio de técnicas como la foto-identificación .se han obtenido recapturas (Tershy *et al.*, 1990) y su patrón de distribución parece ser similar al patrón de la migración de las sardinas al área de las Grandes Islas, por lo que Tershy (1992) sugiere que la distribución de *B. edeni* en el GC podría estar determinada por la distribución de los cardúmenes de sardina.

La distribución de *B. edeni* y de *B. physalus* en el Alto Golfo, así como las características del hábitat que requieren pudieran ser muy similares e inclusive sugerir una posible competencia interespecífica por los recursos espaciales. Sin embargo, *B. edeni* tendió a habitar aguas ligeramente más profundas, con mayor abundancia de eufáusidos y biomasa zooplanctónica y con concentraciones de clorofila más bajas que *B. physalus*. Se han observado diferencias entre ambas especies, que pudieran ser atribuidas a la distribución y comportamiento de sus presas, *B. edeni* tiende a alimentarse principalmente al amanecer, mientras que *B. physalus* se ha observado que lo hace a lo largo de todo el día (Tershy, 1992). Mediante el uso de isótopos estables se ha corroborado que aunque ambas especies están en niveles tróficos relativamente similares (apoyado por valores similares de $\delta^{15}\text{N}$) (Gendron *et al.*, 2001), éstas especies presentan ligeras diferencias en los

valores de $\delta^{13}\text{C}$ que sugieren que ambas especies posiblemente se alimentan en sitios distintos o de diferentes fuentes de alimento de un nivel trófico similar (Jaume-Schinkel *et al.*, sometido). La hipótesis de que *B. physalus* y *B. edeni* se alimentan de organismos situados en niveles tróficos similares no concuerda con las observaciones de Tershy (1992), ya que él informa que la ballena de Bryde se alimenta principalmente de peces clupeidos mientras que la ballena de aleta lo hace básicamente de eufáusidos.

Los resultados de esta tesis representan el primer estudio integral de la estructura de la comunidad de los grandes cetáceos realizado a lo largo del Golfo de California durante la temporada fría acoplado con datos de condiciones ambientales registradas *in situ* y obtenidas mediante imágenes satelitales de alta resolución. En ésta época del año en el área de estudio concurren tres de las cuatro familias de misticetos y cinco de las diez familias de odontocetos, con excepción de aquellas que son exclusivas de las zonas polares. Todas ellas explotan recursos del GC de manera diferente ya sea con fines de reproducción y/o alimentación. La combinación de distintas técnicas estadísticas de análisis multivariado no paramétrico (ENMM) y comprobación de hipótesis (PPMR y AIE) demostraron ser una herramienta útil para la definición de hábitats preferentes de cada especie en una misma temporada logrando distinguir y definir si existió evidencia de traslapamiento geográfico interespecífico. Hasta éste momento, la tesis doctoral de Palacios (2003) es el único estudio que ha empleado ésta técnica estadística multivariada (ENMM) en cetáceos, logrando también definir características de hábitat de grupos de especies de cetáceos estudiadas en las Islas Galápagos. El análisis de las características específicas requeridas por cada especie en el GC, puede ser empleado para definir zonas de alimentación y crianza críticas para establecer regiones prioritarias para la bioconservación (ANP = Áreas Naturales Protegidas) y manejo del hábitat marino, así como de las especies mismas en actividades de ecoturismo que ha resultado ser en últimos años altamente rentables en Loreto y Bahía de La Paz.

7. CONCLUSIONES

1) Durante la temporada fría de Marzo-Abril del 2005 en el Golfo de California se observó la regionalización y segregación espacial en la distribución de los grandes cetáceos numéricamente más abundantes (*Physeter macrocephalus*, *Balaenoptera musculus* y *B. physalus*) en el Golfo de California.

2) La distribución de las grandes ballenas está principalmente determinada por la temperatura superficial del mar, profundidad y biomasa zooplanctónica, así como abundancia de eufáusidos, y secundariamente por el patrón latitudinal de la concentración de pigmentos fotosintéticos.

4) *Physeter macrocephalus* presentó un hábitat distinto al de los mysticetos, habitando preferentemente la zona centro y sur del Golfo de California, en aguas cálidas, altamente profundas y con reducidas concentraciones de pigmentos fotosintéticos, biomasa de zooplancton y abundancia de eufáusidos.

5) *Balaenoptera physalus* presentó alta fidelidad a la región del Alto Golfo habitando preferentemente zonas frías y someras, con elevada concentración de clorofila, baja biomasa zooplanctónica y baja abundancia de eufáusidos, hábitat distinto al de *B. musculus* que tendió a habitar aguas cálidas y profundas, con alta biomasa zooplanctónica y elevada abundancia de eufáusidos, y baja concentración de pigmentos fotosintéticos. *Balaenoptera musculus* se encontró a lo largo del Golfo de California por lo que no presentó un patrón de fidelidad geográfica bien definido.

6) La posible competencia interespecífica entre *B. physalus* y *B. musculus* es aparentemente reducida o no detectable ya que tienden a ocupar distintas zonas del Golfo de California en una misma temporada.

8. RECOMENDACIONES

Se recomienda hacer censos multiespecíficos a lo largo del Golfo de California durante distintas temporadas del año, combinándolos con datos ambientales medidos *in situ* en cada lugar de avistamiento corroborados con datos de imágenes de satélite, para poder describir el hábitat de los organismos que son residentes y migratorios, así como para poder observar los cambios que pudieran presentarse con respecto a ésta estacionalidad.

Durante el censo, es recomendable inmediatamente después de realizar una observación de individuos y/o agrupaciones de ballenas alimentándose, realizar muestreos superficiales de zooplancton y de clorofila durante el día y noche a diferentes profundidades (100-150 m) para observar la distribución vertical y abundancia de las presas principales, así como estimar la profundidad en la que existe mayor productividad y/o alimento para los grandes cetáceos.

Los muestreos con equipo hidroacústico pueden ayudar a definir la profundidad de la capa de dispersión producida por organismos planctónicos y nectónicos. Por lo que se recomienda realizar muestreos de zooplancton a profundidades medias (100-150 m) para poder correlacionar mejor la distribución de las ballenas barbadas con sus presas.

El análisis ENMM fue una técnica estadística efectiva para éste grupo de organismos, por lo que se recomienda emplearlo en estudios posteriores.

9. LITERATURA CITADA

- Acevedo-Gutiérrez, A., D.A. Croll & B.R. Tershy. 2002. High feeding cost limit dive time in the largest whales. *J. Exp. Biol.* 205:1747-1753.
- Álvarez-Borrego, S. 1983. Gulf of California, 427-450. En: Ketchum, B.K. (Ed.) *Ecosystems of the world 26. Estuaries and enclosed areas*. Elsevier, Amsterdam.
- Álvarez-Borrego, S. 2002. Physical oceanography, 1-25. En: Case, T., M. Cody & E. Ezcurra (Eds.) *Island Biogeography of the Gulf of California*. Oxford University Press.
- Álvarez-Borrego, S. & R.A. Schwartzlose. 1979. Masas de agua del Golfo de California. *Cienc. Mar.* 6:43-63.
- Álvarez-Borrego, S. & J.R. Lara-Lara. 1991. The physical environment and primary productivity of the Gulf of California, 555-567. En: Dauphin, J.P. & B.R.T, Simoneit (Eds.) *The gulf and peninsular province of the Californias*. Am. Ass. Petr. Geol. Memoir. 47.
- Álvarez-Castañeda, S.T. & J.L. Patton. 2000. *Mamíferos del Noroeste de México II*. CIBNOR, La Paz, B.C.S.
- Badan-Dangon, A., C.S. Koblinsky & T. Baumgartner. 1985. Spring and summer in the Gulf of California: observations and surface thermal patterns. *Acta Oceanol.* 8(1):13-22.
- Barash, D.P. 1982. *Sociobiology and behaviour*. 2nd Ed. Elsevier, 426 p.
- Baumgartner, M.F. & B.R. Mate. 2005. Summer and fall habitat of North Atlantic right whales (*Eubalaena glacialis*) inferred from satellite telemetry. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62:527-543.
- Baumgartner, M.F., K.D. Mullin, L.N. May & T.D. Leming. 2001. Cetacean habitats in the northern Gulf of Mexico. *Fish. Bull.* 99:219-239.
- Beers, J.R. 1976. Volumetric methods, 56-60. En: Steiman, H.F. (Ed.) *Zooplankton fixation and preservation*. Monographs on oceanographic methodology 4, UNESCO press, Paris.
- Bérubé, M., A. Aguilar, D. Dendanto, F. Larsen, G. Notarbartolo-Di-Sciara, R. Sears, J. Sigurjónsson, J. Urbán & J. Palsboll. 1998. Population genetic structure of

- North Atlantic, Mediterranean sea and Sea of Cortez fin whales, *Balaenoptera physalus* (Linnaeus 1758): analysis of mitochondrial and nuclear loci. *Mol. Ecol.* 7:585-599.
- Bérubé, M., J. Urbán, A. Dizon, R.L. Brownell & P.J. Palsboll. 2002. Genetic identification of small and highly isolated population of fin whales (*Balaenoptera physalus*) in the Sea of Cortez, Mexico. *Conserv. Genet.* 3:183-190.
- Best, P.B. 1977. Two allopatric forms of Bryde's whale off South Africa. *Rep. Int. Whal. Commn.* (Spec. Issue) 1:10-38.
- Best, P.B. 1999. Food and feeding of sperm whales *Physeter macrocephalus* off the west coast of South Africa. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 21:393-413.
- Brinton, E. & A.W. Townsend. 1980. Euphausiids in the Gulf of California. The 1957 Cruises. *CalCOFI Rep.* 21:211-236.
- Brinton, E., A. Fleminger & D. Siegel-Causey. 1986. The temperate and tropical planktonic biotas of the Gulf of California. *CalCOFI Rep.* 27:228-266.
- Brinton E., M.D. Ohman, A.W. Townsend, M.D. Knight & A.L. Bridgeman. 2000. *Euphausiids of the world ocean series: World biodiversity database*. CD-ROM Series Windows version 1.0 Expert Center for Taxonomic Identification, Amsterdam, the Netherlands.
- Brusca, R.C., L.T. Findley, P.A. Hastings, M.E. Hendrickx, J. Torre-Cosio & A.M. Van-Der-Heiden. 2005. Macrofaunal diversity in the Gulf of California, 179-203. En: Cartron, J.L.E., G. Ceballos & R.S. Felger. (Eds.) *Biodiversity, ecosystems and conservation in northern Mexico*. Oxford University Press
- Buckland, S.T., D.R. Anderson, K.P. Burnham & J.L. Laake. 1993. *Distance sampling: Estimating abundance of biological populations*, 104-140. Ed. Chapman y Hall.
- Caughley, G. & A. Gunn. 1995. *Conservation biology in theory and practice*. Massachusetts. Blackwell Science
- Cox, C.B. & P.D. Moore. 1993. *Biogeography: an ecological and evolutionary approach*. 5th edition. Blackwell Science, 326 p.
- Croll, D. A., B.R. Tershy, R.P. Hewitt, D. Demer, P.C. Fiedler, S.E. Smith, W. Armstrong, J.M. Popp, T. Kiekhefer, V.S.R. López, J. Urbán, J. & D. Gendron.

1998. An integrated approach to the foraging ecology of marine birds and mammals. *Deep-Sea Res.* 45:1353-1371.
- Croll, D.A., A. Acevedo-Gutiérrez, B.R. Tershy & J. Urbán-Ramírez. 2001. The diving behavior of blue and fin whales: is dive duration shorter than expected based on oxygen stores? *Comp. Biochem. Physiol. A.* 129:797-809.
- Croll, D.A., B. Marinovic, S. Benson, F.P. Chavez, N. Black, R. Ternullo & B.R. Tershy. 2005. From wind to whales: trophic links in a coastal upwelling system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 289:117-130.
- Davis, R.W., G.S. Fargion, L.N. May, T.D. Leming, M.F. Baumgartner, W.E. Evans, L.J. Hansen & K. Mullin. 1998. Physical habitat of cetaceans along the continental slope in the north-central and western Gulf of Mexico. *Mar. Mamm. Sci.* 14:490-507.
- Davis, R.W., J.G. Ortega-Ortiz, C.A. Ribic, W.E. Evans, D.C. Biggs, P.H. Ressler, R.B. Cady, R.R. Leben, K.D. Mullin & B. Würsig. 2002. Cetacean habitat in the northern oceanic Gulf of Mexico. *Deep-Sea Res. I.* 49:121-142.
- Davis, R.W., N. Jaquet, D. Gendron, U. Markaida, G. Bazzino & W. Gilly. Sometido Diving behavior of sperm whales in relation to the behavior of a major prey-species, the jumbo squid, in the Gulf of California, Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*
- Del-Ángel-Rodríguez, J.A. 1997. *Hábitos alimentarios y distribución espacio-temporal de los rorcuales común (Balaenoptera physalus) y azul (Balaenoptera musculus) en la Bahía de La Paz, B.C.S. México.* Tesis de Maestría, CICIMAR-IPN. La Paz, B.C.S. 68 p.
- Dufrene, M. & P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monograp.* 67:345-366.
- Enríquez-Paredes, L.M. 1996. *Ocurrencia, movimientos, estructura social y tamaño de las agregaciones del rorcual común Balaenoptera physalus (Linneaus, 1758) en el Golfo de California, México.* Tesis de Licenciatura, UABCS. La Paz, B.C.S. 59 p.
- Erst, P. & H.C. Rosenbaum. 2003. Habitat preference reflects social organization of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) on a wintering ground. *J. Zool. Lond.* 260:337-345.

- Etnoyer, P., D. Canny, B. Mate & L. Morgan. 2004. Persistent pelagic habitats in the Baja California to Bering Sea (B2B) Ecoregion. *Oceanography* 17(1):90-101.
- Etnoyer, P., D. Canny, B.R. Mate, L.E. Morgan, J.G. Ortega-Ortiz & W.J. Nichols. 2006. Sea-surface temperature gradients across blue whale and sea turtle foraging trajectories off the Baja California Peninsula, Mexico. *Deep-Sea Res. II*. 53: 340-358.
- Feinberg, L.R. & W.T. Peterson. 2003. Variability in duration and intensity of euphausiid spawning off central Oregon. *Progr. Oceanogr.* 57(3-4):363-379.
- Ferguson, M.C. 2005. *Cetacean population density in the Eastern Pacific Ocean: analyzing patterns with predictive spatial models*. Ph.D. Thesis. University of California, San Diego. 203 p.
- Fiedler, P.C. 2002. Environmental change in the Eastern Tropical Pacific Ocean: review of ENSO and decadal variability. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 244:265-283.
- Fiedler, P.C. & V.A. Philbrick. 2002. Environmental change in the Eastern Tropical Pacific Ocean: observations in 1986-1990 and 1998-2000. *SWF Science Center Administrative Report LJ-02-15, available from National Marine Fisheries Service, SWF Science Center, NMFS, P.O. Box 271, La Jolla, California 92038*. 18 p.
- Fiedler P.C., S.B. Reilly, R.P. Hewitt, D. Demer, V.A. Philbrick, S. Smith, W. Armstrong, D.A. Croll, B.R. Tershy & B.R. Mate. 1998. Blue whale habitat and prey in the California Channel Islands. *Deep-Sea Res.* 45:781-1801.
- Forcada, J. 2002. Distribution, 327-333. En: Perrin, W.F., B. Würsig & J.G.M. Thewissen (Eds.) *Encyclopedia of Marine Mammals*, Academic Press.
- Forney, K. & J. Barlow. 1998. Seasonal patterns in the abundance and distribution of California cetaceans, 1991-1992. *Mar. Mamm. Sci.* 14(3):460-489.
- Gallardo, V.A., D. Arcos, M. Salamanca & L. Pastene. 1983. On the occurrence of Bryde's whales (*Balaenoptera edeni* Anderson, 1878) in an upwelling area off central Chile. *Rep. Int. Whal. Commn.* 33:481-488.
- Gambell, R. 1985. Fin whale, *Balaenoptera physalus* (Linnaeus, 1758), 171-192 En: Ridgway, S.H. & R. Harrison (Eds.) *Handbook of marine mammals. Vol. 3 The sirenians and baleen whales*. Academic Press Inc.
- Gaskin, D.E. 1982. *The ecology of whales and dolphins*. Heinemann, London. 459 p.

- Gendron, D. 1990. *Relación entre la abundancia de eufáusidos y de ballenas azules (Balaenoptera musculus) en el Golfo de California*. Tesis de Maestría, CICIMAR-IPN. La Paz, B.C.S. 64 p.
- Gendron, D. 1992. Population structure of daytime surface swarms of *Nyctiphanes simplex* (Crustacea:Euphausiacea) in the Gulf of California, Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 87:1-6.
- Gendron, D. 1993. Índice de avistamientos y distribución del género *Balaenoptera* en el Golfo de California, México, durante Febrero, Marzo y Abril 1988. *Rev. Inv. Cient.* UABCS (Núm. Esp. SOMEMMA 1) 21-30.
- Gendron, D. 2002. *Ecología poblacional de la ballena azul, Balaenoptera musculus, de la península de Baja California*. Tesis de Doctorado, CICESE. Ensenada, B.C. 112 p.
- Gendron, D. & J. Urbán. 1993. Evidence of feeding behavior by humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the Baja California breeding ground, Mexico. *Mar. Mamm. Sci.* 9(1):76-81.
- Gendron, D., S. Aguñiga & J.D. Carriquiry. 2001. $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ in skin biopsy samples: a note on their applicability for examining the relative trophic level in three rorqual species. *J. Cetacean. Res. Manage.* 3(1):41-44.
- Guerrero-Ruiz, M.A. 2005. *Estado actual de las grandes ballenas en el Golfo de California*. Tesis de maestría, UABCS, La Paz. 321 p
- Gilbert, J. Y. & W.E. Allen. 1943. The phytoplankton of the Gulf of California obtained by the "E.W. Scripps" in 1939 and 1940. *J. Mar. Res.* 5:89-110.
- Gregg, E. & A. Trites. 2001. Predictions of critical habitat for five whale species in the waters of coastal British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58:1265-1285.
- Hamazaki, T. 2002. Spatiotemporal prediction models of cetacean habitats in the mid-western North Atlantic Ocean (From Cape Hatteras, North Carolina, U.S.A. to Nova Scotia, Canada). *Mar. Mamm. Sci.* 18(4):920-939.
- Hammann, M.G., T.R. Baumgartner & A. Badán-Dangon. 1988. Coupling of the pacific sardine (*Sardinops sagax caeruleus*) life cycle with the Gulf of California pelagic environment. *CalCOFI Rep.* 29:102-109.
- Jaquet, N. 1996. How spatial and temporal scales influence understanding of sperm

- whale distribution: a review. *Mammal Rev.* 26(1):51-65.
- Jaquet, N. & H. Whitehead. 1996. Scale-dependent correlation of sperm whale distribution with environmental features and productivity in the South Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 135:1-9.
- Jaquet, N. & D. Gendron. 2002. Distribution and relative abundance of sperm whales in relation to key environmental features, squid landings and the distribution of other cetacean species in the Gulf of California, Mexico. *Mar. Biol.* 141:591-601.
- Jaquet, N., H. Whitehead & M. Lewis. 1996. Coherence between 19th century sperm whale distributions and satellite-derived pigments in the Tropical Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 145:1-10.
- Jaquet, N., D. Gendron & A. Coakes. 2003. Sperm whales in the Gulf of California: residency, movements, behavior and the possible influence of variation in food supply. *Mar. Mamm. Sci.* 19:545-562.
- 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, CICIMAR-IPN. La Paz, B.C.S. 64 p.
- Jaume-Schinkel, S., J. Urbán-Ramírez, S. Aguíñiga-García & D. Gendron. Sometido. Seasonal shift in diet of the Gulf of California fin and Bryde's whales confirmed by stable nitrogen isotope. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*
- Jeffrey, S.W. & G.F. Humphrey. 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c* and *c2* in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem. Phiosol. Pflanz.* 167:191-194.
- Jeffrey, S.W. & M. Vesk. 1997. Introduction to marine phytoplankton and their pigment signatures, 37-84. En: Jeffrey, S.W., R.F.C. Mantoura & S.W. Wright (eds.). *Phytoplankton pigments in oceanography: guidelines to modern methods*. UNESCO.
- Kawamura, A. 1980. A review of food balaenopterid whales. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.* 32:155-197.
- Lavaniegos, B.E., R. Lara-Lara & E. Brinton. 1989. Effects of the 1982-83 El Niño event on the euphausiid populations of the Gulf of California. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.* 30:73-87.

- Leatherwood, S., R.R. Reeves, W.F. Perrin & W.E. Evans. 1988. *Whales, dolphins and porpoises of the Eastern North Pacific and adjacent Arctic waters: a guide to their identification*. Dover Publications, Inc., New York. 245 p.
- Lluch-Belda, D., F.J. Magallon & R.A. Schwartzlose. 1986. Large fluctuations in the sardine fishery in the Gulf of California: possible causes. *CalCOFI Rep.* 27:136-140.
- Lorenzen, C.J. 1967. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.* 12:343-346.
- Mangels, K.F. & Gerrodette, T. 1994. Report on cetacean sightings during a marine mammal survey in the Eastern Tropical Pacific ocean aboard the NOAA ships McArthur and David Starr Jordan. July 28-November 2, 1992. *U.S. Department of Commerce, National Oceanic, National Marine Fisheries Service, Southwest Fisheries Science Center. NOAA-TM-NMFS-SWFSC-200*, 74 p.
- Markaida, U. & O. Sosa-Nishizaki. 2003. Food and feeding habits of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda:Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico. *J. Mar. Biol. Ass. UK*, 83:507-522.
- McCune, B. & M. Mefford. 1999. *Multivariate analysis of ecological data*. PC-CORD CD version 4.26 bet. MjM software. Glanden beach, Oregon, USA. www page, <http://www.pcord.com>.
- McCune, B., J. Grace. & D. Urban. 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM software desings. Gleneden Beach Oregon, USA 300 p.
- Mee, L.D., A. Ramírez-Flores, F. Flores-Verdugo & F. González-Farías. 1985. Coastal upwelling and fertility of the southern Gulf of California: impact of the 1982-83 ENSO event. *Trop. Ocean Atm. News Letter* 31:9-10.
- Mejía-Acosta, S.J. 2003. *Dieta de la ballena azul Balaenoptera musculus (Cetacea: Balaenopteridae) en aguas adyacentes a la península de Baja California, con base en el análisis del contenido fecal*. Tesis de licenciatura, UABCS. La Paz, B.C.S. 57 p.
- Merritt, J.M. 1973. *Ecology: an evolutionary approach*. Addison-Wesley Publishing Company. 493 p.
- Molina-Cruz, A. 1984. Evolución oceanográfica de la boca del Golfo de California. *An.*

Inst. Cienc. Mar. Limnol.

- Moore, S.E., J.R. Davies & M.E. Dahlheim. 2002. Blue whale habitat associations in the Northwest Pacific: analysis of remotely-sensed data using a geographic information system. *Oceanography* 15(3):20-25.
- Moser, H.G., E.H. Ahlstrom, D. Kramer & E.G. Stevens. 1974. Distribution and abundance of fish eggs and larvae in the Gulf of California. *CalCOFI Rep.* 17:112-130.
- Murase, H., K. Matsuka, Y. Ichii & S. Nishiwaki. 2002. Relationship between the distribution of euphausiids and baleen whales in the Antarctic (35°E-145°W). *Polar Biol.* 25:135-144.
- Omura, H. 1977. Review of the occurrence of Bryde's whale in the northwest Pacific. *Rep. Int. Whal. Commn.* (Spec. Issue) 1:88-91.
- Palacios, D.M. 2003. *Oceanographic conditions around the Galápagos Archipelago and their influence on cetacean community structure*. Ph.D. Thesis. Oregon State University. 173 p.
- Payne, P.M., D.N. Wiley, S.B. Young, S. Pittman, P.J. Clapham & J.W. Jossi. 1990. Recent fluctuations in the abundance of baleen whales in the southern Gulf of Maine in relation to changes in selected prey. *Fish. Bull.* 88:687-696.
- Pegau W.S., E. Boss & A. Martínez. 2002. Ocean color observations of eddies during the summer in the Gulf of California. *Geophys. Res. Lett.* 9:1-3
- Prado-Fiedler, R. 1995. Clorofila, feopigmentos y carotenoides totales, 77-82. En: *Compendio de métodos de análisis químico de los componentes del agua de mar más requeridos en estudios ambientales y oceanográficos*. Instituto de Oceanología. Universidad de Valparaíso.
- Reilly, S.B. 1990. Seasonal changes in distribution and habitat differences among dolphins in the Eastern Tropical Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 66:1-11.
- Reilly, S.B. & V.G. Thayer. 1990. Blue whale (*Balaenoptera musculus*) distribution in the Eastern Tropical Pacific. *Mar. Mamm. Sci.* 6(4):265-277.
- Roden, G.I. 1964. Oceanographic aspects of the Gulf of California, 30-58. En: Van Andel, T.J.H. & G.G. Shor (Eds.) *Marine geology of the Gulf of California: a symposium*: AAPG Memoir 3.

- Roden, G.I. & G.W. Groves. 1959. Recent oceanographic investigations in the Gulf of California. *J. Mar. Res.* 18(1):10-35.
- Rojas, L. 1984. *Presencia y distribución del rorcual común, Balaenoptera physalus (Linnaeus, 1758) (Cetacea:Balaenopteridae) en el Golfo de California, México.* Tesis de Licenciatura, Univ. Nal. Aut. México. 157 p.
- Round, F. E. 1967. The phytoplankton of the Gulf of California. Part I. Its composition, distribution, and contribution to the sediments. *J. Exp. Marine Biol. Ecol.* 1:76-97.
- Ruíz-Cooley, R.I., D. Gendron, S. Aguíñiga, S. Mesnick & J.D. Carriquiry. 2004. Trophic relationships between sperm whales and jumbo squid using stable isotopes of C and N. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 277:275-283.
- Ruíz-Cooley, R.I., U. Markaida, D. Gendron & S. Aguíñiga. 2006. Stable isotopes in jumbo squid (*Dosidicus gigas*) beaks to estimate its trophic position: comparison between stomach contents and stable isotopes. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 86:437-445.
- Rusnak, G.A., R.L. Fisher & F.P. Shepard. 1964. Bathymetry and faults of the Gulf of California. En: Van Andel, Tj.H. & G.G. Shor (Ed.) *Marine geology of the Gulf of California. A symposium: AAPG Memoir* 3:59-75.
- Sáenz-Arroyo, A., M.R. Callum, J. Torre, M. Cariño-Olvera & J.P. Hawkins. 2006. The value of evidence about past abundance: marine fauna of the Gulf of California through the eyes of 16th to 19th century travellers. *Fish and Fisheries.* 7:128-146.
- Santamaría-Del-Ángel, E., S. Álvarez-Borrego & F.E. Müller-Karger. 1994. Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. *J. Geoph. Res.* 99:7411-7421.
- Schoenherr, J.R. 1991. Blue whales feeding on high concentrations of euphausiid around Monterrey submarine canyon. *Can. J. Zool.* 69:583-594.
- Sears, R. 1987. The photographic identification of individual blue whales (*Balaenoptera musculus*) in the Sea of Cortez. *Cetus.* 7(1):14-17.
- Simmons, M.L. & H. Marsh. 1986. Sightings of humpback whales in Great Barrier Reef waters. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.* 37:31-46.
- Sims, V.W. & V.A. Quayle. 1998. Selective foraging behavior of basking sharks on zooplankton in a small-scale front. *Nature* 393:460-464.

- Smith, P. & S. Richardson. 1979. Técnicas modelo para prospecciones de huevos y larvas de peces pelágicos. *F.A.O. Doc. Tec. Pesca*. 175:1-107.
- Smith, R.C., P. Dustan, D. Au, K.S. Baker & E.A. Dunlap. 1986. Distribution of cetaceans and sea-surface chlorophyll concentrations in the California Current. *Mar. Biol.* 91:385-402.
- Sokolov, V.A. 1974. Investigaciones biológicas pesqueras de los peces pelágicos del Golfo de California. *CalCOFI Rep.* 27:92-96.
- Sokolov, V.A. & M. Wong. 1972. Estudiando la sardina: primeros resultados. *Téc. pesquera* 59:22-26.
- Stafford, K.M., S.E. Moore & C.G. Fox. 2005. Diel variation in blue whale calls recorded in the Eastern Tropical Pacific. *Anim. Behav.* 69:951-958.
- Tershy, B. 1992. Body size, habitat use and social behavior of balaenoptera whales in the Gulf of California. *J. Mammal.* 73(3):477-486.
- Tershy, B.R., D. Breese, D. & C. Strong. 1990. Abundance, seasonal distribution and population composition of balaenopterid whales in the Canal de Ballenas, Gulf of California, Mexico. *Rep. Int. Whal. Commn.* 12:369-375.
- Theilacker, G.H., N. Ch. Lo & A.W. Townsend. 1993. An immunochemical approach to quantifying predation by euphausiids on the early stages of anchovy. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 92:35-50.
- Urbán, J. & A. Aguayo. 1987. Spatial and distribution of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, in the Mexican pacific. *Mar. Mamm. Sci.* 3:333-344.
- Urbán-Ramírez, J., L. Rojas-Bracho, M. Guerrero-Ruiz, A. Jaramillo-Legorreta & L. Findley. 2005. Cetacean diversity and conservation in the Gulf of California, 276-297. En: Cartron, J.L.E., G. Ceballos & R.S. Felger. (Eds.) *Biodiversity, ecosystems and conservation in northern Mexico*. Oxford University Press
- Vinogradov, M.E. 1981. Ecosystems of equatorial upwellings, 69-94. En: Longhurst, A.R. (Ed.) *Analysis of marine ecosystems*. Academic Press, New York
- Whitehead, H. & M.J. Moore. 1982. Distribution and movements of west indian humpback whales in winter. *Can. J. Zool.* 60:2203-2211.
- Whitehead, H., S. Brennan & D. Grover. 1992. Distribution and behaviour of male sperm whales on the Scotian Shelf, Canada. *Can. J. Zool.* 70:912-918.

Zavala-Hernández, V.I. 1996. Distribución de *Balaenoptera musculus* y *B. physalus* en función de algunos factores físicos, en la zona comprendida entre Bahía Magdalena y Punta Concepción, Baja California Sur, México. Tesis de Licenciatura. ENEP-Iztacala, UNAM. 57 p.

ANEXO I. Matriz de abundancia por especie en segmentos de 40 km.

Transecto	<i>B. edeni</i>	<i>B. musculus</i>	<i>B. physalus</i>	<i>M. novaeangliae</i>	<i>P. macrocephalus</i>
1	4	0	1	4	0
2	0	16	11	3	0
4	0	0	1	0	0
5	0	0	1	0	0
6	0	1	9	2	0
7	1	1	0	0	0
8	0	4	0	0	0
9	0	5	0	0	0
9a	0	7	0	0	0
9b	0	9	0	0	0
10	0	0	4	0	0
13	0	0	6	1	0
14	0	0	2	0	0
15	0	0	2	0	10
16	0	0	0	0	7
17	0	6	0	0	14
21	0	0	0	7	0
23	0	2	0	5	0
24	0	3	0	1	0
25	0	5	0	1	0
26	0	6	0	1	0
29	0	2	0	0	0
32	0	0	0	0	3
34	0	0	0	0	3
35	1	0	0	0	0
37	0	0	0	0	3
39	0	0	0	0	45
40	0	1	0	0	0
41	1	1	0	0	1
42	0	17	0	0	0
43	0	0	0	0	14
46	0	1	0	0	0
47	0	0	0	0	7
50	0	0	0	0	19
54	0	0	14	0	2
55	0	1	0	0	1

ANEXO II. Matriz de variables ambientales en segmentos de 40 km.

Transecto	Variable ambiental									
	TSM (°C)	Profundidad (m)	BZ (ml 1000 m ⁻³)	EUf (ind. m ⁻³)	CCS-a	CCS-b	CCS-c	Feopigmentos	CSM	Región
1	20.02	44.21	0.00	0.00	21.12	0.71	6.78	1.12	1.20	Norte
2	19.38	106.20	71.52	17.29	0.64	0.02	0.17	0.24	1.67	Norte
4	20.03	80.36	0.00	0.00	0.86	0.00	0.46	0.00	3.00	Norte
5	18.06	30.43	0.00	0.00	1.03	0.00	0.40	0.00	1.44	Norte
6	17.52	236.45	0.00	0.00	1.77	0.48	1.25	2.80	1.00	Norte
7	18.08	172.61	0.00	0.00	42.41	0.00	10.84	16.18	1.14	Norte
8	18.55	101.62	358.92	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	1.14	Norte
9	16.53	132.21	360.90	99.07	1.21	0.22	0.24	0.00	1.00	Norte
9a	16.93	143.62	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	Norte
9b	17.86	152.58	34.56	0.25	1.08	0.05	0.23	1.07	1.40	Norte
10	16.52	137.79	0.00	0.00	2.99	0.91	1.87	0.00	0.00	Norte
13	18.35	265.44	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.50	Norte
14	17.78	335.16	826.20	75.51	1.69	0.22	0.43	0.00	1.00	Norte
15	16.75	400.22	76.70	0.45	0.00	0.00	0.00	0.00	1.86	Centro
16	17.78	479.68	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	Centro
17	18.54	623.05	662.99	0.64	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	Centro
46	21.79	1391.60	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.05	Centro
47	22.29	1762.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	Centro
50	21.82	1390.28	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	Centro
54	20.19	1085.46	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.11	Centro
55	21.74	1331.92	1028.24	123.47	0.23	0.08	0.04	0.20	1.00	Centro
21	21.46	639.79	251.64	6.64	0.19	0.00	0.01	0.27	3.00	Sur
23	21.93	2263.46	1024.36	64.74	0.18	0.00	0.00	0.27	3.00	Sur
24	22.61	1885.93	587.24	5.01	0.41	0.00	0.15	0.13	3.00	Sur
25	21.66	1338.00	458.26	15.89	0.23	0.00	0.09	0.33	3.00	Sur
26	21.40	1998.25	273.09	0.00	0.06	0.00	0.00	0.00	1.75	Sur
29	20.87	1936.89	1664.56	131.69	1.13	0.68	1.38	0.00	2.09	Sur
32	22.06	469.67	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.00	Sur
34	21.20	496.83	399.72	14.39	0.17	0.00	0.18	0.40	3.00	Sur

	Variable ambiental									
Transecto	TSM (°C)	Profundidad (m)	BZ (ml 1000 m ⁻³)	Eufáusidos (ind. m ⁻³)	CCS-a	CCS-b	CCS-c	Feopigmentos	CSM	Región
35	18.78	370.80	461.83	32.94	0.87	0.00	0.00	0.27	1.00	Sur
37	20.44	2199.24	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.25	Sur
39	22.22	2418.51	643.78	2.75	0.29	0.00	0.00	0.40	2.73	Sur
40	22.80	1783.87	1747.44	90.03	0.32	0.00	0.03	0.47	2.38	Sur
41	20.29	360.27	2985.20	168.93	0.74	0.01	0.23	0.00	1.00	Sur
42	20.93	1380.84	1433.68	15.04	0.98	0.00	0.00	0.93	2.40	Sur
43	21.98	1482.90	1221.88	71.68	0.80	0.00	0.26	0.80	1.62	Sur