

**Centro de Investigación Científica y de Educación  
Superior de Ensenada, Baja California**



---

**Maestría en Ciencias  
en Ecología Marina**

---

**Abundancia y distribución espacio-temporal del calderón de  
aletas cortas (*Globicephala macrorhynchus*) en la región  
oriental de las Grandes Islas del Golfo de California**

Tesis

para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de  
Maestro en Ciencias

Presenta:

**Frida Beatriz Alfonso Calles**

Ensenada, Baja California, México  
2020

Tesis defendida por  
**Frida Beatriz Alfonso Calles**

y aprobada por el siguiente Comité

---

Dra. Gisela Heckel Dziendzielewski  
**Co-directora de tesis**

---

M. C. Héctor Pérez Puig  
**Co-director de tesis**

Miembros del comité

**Dr. Mario Andrés Pardo Rueda**

**Dra. Maria Clara Arteaga Uribe**



---

**Dr. Jorge Adrián Rosales Casián**  
Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

---

**Dra. Rufina Hernández Martínez**  
Directora de Estudios de Posgrado

*Frida Beatriz Alfonso Calles © 2020*

*Queda prohibida la reproducción parcial o total de esta obra sin el permiso formal y explícito del autor y director de la tesis.*

Resumen de la tesis que presenta **Frida Beatriz Alfonso Calles** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina.

**Abundancia y distribución espacio-temporal del calderón de aletas cortas (*Globicephala macrorhynchus*) en la región oriental de las Grandes Islas del Golfo de California**

Resumen aprobado por:

---

Dra. Gisela Heckel Dziendzielewski  
Co-directora de tesis

---

M. C. Héctor Pérez Puig  
Co-director de tesis

Estimar los parámetros demográficos, así como analizar la distribución espacial y variación estacional de las poblaciones de cetáceos, son aspectos fundamentales para comprender su ecología y dinámica poblacional. El calderón de aletas cortas (*Globicephala macrorhynchus*) es considerado un cetáceo abundante y con una amplia distribución en aguas tropicales y subtropicales de los océanos Pacífico, Índico y Atlántico. En el Golfo de California la información sobre sus parámetros demográficos y distribución espacio-temporal es muy escasa, y aquella existente se ha enfocado en la parte occidental del golfo. El objetivo del presente estudio fue estimar la abundancia de la especie empleando modelos de captura-recaptura, y con los registros de los avistamientos, se describió la distribución espacial y se generó un modelo sinusoidal para determinar la variación estacional de las tasas de encuentro (No. Individuos  $h^{-1}$ ) en la región oriental de las Grandes Islas. Durante 2009-2018 se realizaron 392 navegaciones no sistemáticas, acumulando un total de 2,183 horas de esfuerzo de observación. Se registraron 33 avistamientos de calderones de aletas cortas, con un tamaño promedio de grupo de  $38.9 \pm 30.53$  individuos, se obtuvieron 9,815 fotografías de ambos costados de las aletas dorsales, y por medio de la técnica de foto-identificación se lograron individualizar 682 individuos. El modelo abierto POPAN estimó una superpoblación (número total de individuos que pasaron por el área de estudio durante 2009-2013) de 2,270 individuos (IC 95% = 1,779.31 – 2,898.08). La abundancia varió a lo largo de las temporadas, con tendencia decreciente a partir de 2010-2011, temporada donde se registró la mayor abundancia (1,580 individuos, IC 95% = 1,098.05 – 2,275.54). La distribución de los avistamientos se registró principalmente alrededor de Isla San Esteban y al suroeste de Isla Tiburón e Isla Dátil, con una mayor frecuencia de avistamientos en zonas con profundidades de 400 a 600 m. El modelo estacional generado con las tasas de encuentro indicó que durante la estación fría (diciembre a mayo), un mayor número de calderones de aletas cortas se presentaron en el área de estudio, posiblemente coincidiendo con la ocurrencia estacional de sus principales presas (calamares).

**Palabras clave:** Dinámica poblacional, foto-identificación, captura-recaptura, modelo POPAN.

Abstract of the thesis presented by **Frida Beatriz Alfonso Calles** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology.

**Abundance and spatial-temporal distribution of the short-finned pilot whale (*Globicephala macrorhynchus*) in the eastern Midriff Islands region of the Gulf of California**

Abstract approved by:

---

Ph.D. Gisela Heckel Dziendzielewski  
**Thesis co-director**

---

M. Sc. Héctor Pérez Puig  
**Thesis co-director**

Estimating the demographic parameters, as well as analyzing the spatial distribution and seasonal variation of cetacean populations, are fundamental aspects to understand their ecology and population dynamics. The short-finned pilot whale (*Globicephala macrorhynchus*) is considered an abundant cetacean with a wide distribution in tropical and subtropical waters of the Pacific, Indian and Atlantic oceans. In the Gulf of California, information on its demographic parameters and spatio-temporal distribution is very scarce, and the existing one has been focused on the western part of the gulf. The objective of this study was to estimate the abundance of the species using capture-recapture models, and with the sightings records, the spatial distribution was described and a sinusoidal model was fitted to determine the seasonal variation of the encounter rates (No. Individuals  $h^{-1}$ ) in the eastern Midriff Islands region. During 2009-2018, 392 nonsystematic surveys were carried out, accumulating a total of 2,182.62 hours of survey effort. We recorded 33 pilot whale sightings with an average group size of  $38.9 \pm 30.53$  individuals, we recorded 9,815 photographs of both sides of the dorsal fins, and through photo-identification 682 individuals were identified. The POPAN open model estimated a super-population (total number of individuals that passed through the study area during 2009-2013) of 2,270 individuals (95% CI = 1,779.31– 2,898.08). Abundance varied throughout the seasons, which had a decreasing trend from 2010-2011, when the highest abundance was estimated (1,580 individuals, 95% CI = 1,098.05– 2,275.54). The sightings were distributed mainly around San Esteban Island and southwest of Tiburon Island and Dátil Island, with a higher frequency of sightings in areas with depths of 400 to 600 m. The seasonal model generated with the encounter rates indicated that during the cold season (December to May), a higher number of short-finned pilot whales occur in the study area, possibly due to the seasonal occurrence of their main prey (squid).

**Keywords:** Population dynamics, photo-identification, capture-recapture, POPAN model.

## Dedicatoria

---

A mi papá, la persona que me enseñó a caminar por la vida. En honor a tu memoria, este logro va por ti, compañero del alma.

A mi mamá, mi más grande amor, fuerza interior y apoyo incondicional. Mi eterno agradecimiento por tanta motivación y comprensión durante esta etapa.

A mis hermanos, porque su existencia enriquece la mía.

## Agradecimientos

---

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), por haberme permitido estudiar el posgrado en Ecología Marina.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por proporcionarme el apoyo financiero para realizar mis estudios de maestría a través de la beca 634465.

A mi codirectora, Dra. Gisela Heckel Dziendzielewski, por brindarme la oportunidad y confianza de trabajar en este proyecto, por toda la orientación y el trato siempre cálido y amable.

A mi codirector, M.C. Héctor Pérez Puig, por todo el apoyo, los valiosos consejos y la enorme disponibilidad para resolver cualquier duda, así como por el conocimiento y experiencias compartidas en campo, el aprendizaje que gané es invaluable.

A mis sinodales, Dr. Mario Pardo Rueda, por las detalladas observaciones y la valiosa aportación en la programación; Dra. Maria Clara Arteaga Uribe, por su interés y acertados comentarios para enriquecer este trabajo.

A la M.C. Lorayne Meltzer, directora del Centro de Estudios Culturales y Ecológicos de Prescott College A.C. en Bahía de Kino, Sonora, así como a todo el staff que forma parte de dicho centro, por hacer de mi estancia en el Programa de Mamíferos Marinos una experiencia sumamente agradable e inolvidable.

A la generación 2017-2019 de la Maestría en Ecología Marina, por hacer mi risa más sonora y mi sonrisa más brillante, les deseo nuevos aires cargados de cosas positivas y la mejor vibra siempre, sigan volando alto.

Adonis, Hugo, Melina y Valeria, coincidir fue un lujo, muchas gracias por tan bello viaje a su lado, los llevo en el alma.

A cada una de las personas que contribuyeron de manera directa o indirecta en esta tesis, muchas gracias.

# Tabla de contenido

	Página
Resumen.....	ii
Resumen en inglés .....	iii
Dedicatoria .....	iv
Agradecimientos .....	v
Lista de figuras .....	viii
Lista de tablas.....	x
<b>Capítulo 1. Introducción.....</b>	<b>1</b>
1.1 Antecedentes .....	2
1.1.1 Taxonomía del calderón de aletas cortas.....	2
1.1.2 Descripción y características de la especie .....	3
1.1.3 Técnica de foto-identificación.....	4
1.1.4 Estimación de abundancia por métodos de captura-recaptura .....	5
1.1.5 Estimaciones de abundancia anteriores .....	6
1.1.6 Distribución espacio-temporal.....	6
1.2 Justificación .....	8
1.3 Hipótesis.....	8
1.4 Objetivos .....	9
1.4.1 Objetivo general.....	9
1.4.2. Objetivos específicos.....	9
<b>Capítulo 2. Metodología.....</b>	<b>10</b>
2.1 Área de estudio .....	10
2.2 Trabajo de campo.....	12
2.3 Trabajo de gabinete .....	13
2.3.1 Análisis fotográfico .....	13
2.3.2 Proceso de foto-identificación .....	14
2.3.3 Identificación fotográfica .....	15
2.3.3.1 Comparación intra-temporada .....	15
2.3.3.2 Comparación inter-temporada .....	16
2.3.4 Catálogo fotográfico.....	16
2.3.5 Curva de descubrimiento .....	16

2.4. Historiales de encuentro .....	17
2.5 Estimación de abundancia .....	18
2.5.1 Modelos cerrados.....	18
2.5.2 Modelos abiertos .....	19
2.5.3 Pruebas de bondad de ajuste.....	22
2.5.4 Selección del mejor modelo.....	23
2.6 Caracterización de la distribución espacio-temporal.....	24
2.7 Análisis temporal de las tasas de encuentro.....	25
<b>Capítulo 3. Resultados .....</b>	<b>27</b>
3.1 Esfuerzo de observación .....	27
3.1.1 Esfuerzo de observación por estación .....	28
3.2 Avistamientos.....	28
3.2.1 Tamaño de grupo .....	29
3.3 Identificación fotográfica .....	30
3.3.1 Comparación intra-temporada .....	30
3.3.2 Comparación Inter-temporada .....	32
3.3.3 Curva de descubrimiento .....	33
3.4 Estimación de abundancia .....	34
3.4.1 Historiales de encuentro .....	34
3.4.2 Pruebas de bondad de ajuste.....	35
3.4.3 Modelos cerrados.....	35
3.4.4 Modelos abiertos .....	37
3.5 Distribución espacio-temporal.....	39
3.6 Variación estacional de las tasas de encuentro .....	42
<b>Capítulo 4. Discusión .....</b>	<b>44</b>
4.1 Esfuerzo de observación y avistamientos .....	44
4.2 Foto-identificación .....	44
4.3 Abundancia.....	46
4.4 Distribución espacio-temporal.....	49
4.5 Variación estacional de las tasas de encuentro .....	50
<b>Capítulo 5. Conclusiones .....</b>	<b>52</b>
<b>Literatura citada .....</b>	<b>53</b>

## Lista de figuras

---

	Página
<b>Figura 1.</b> Ilustración del calderón de aletas cortas ( <i>Globicephala macrorhynchus</i> ) macho y hembra. Tomada y modificada de Olson, 2018.....	4
<b>Figura 2.</b> Área de estudio (cuadro rojo) del presente trabajo, localizada en la región oriental de las Grandes Islas del Golfo de California.....	12
<b>Figura 3.</b> Ejemplo de fotografía de la aleta dorsal del lado derecho con una excelente calidad, utilizada en el proceso de foto-identificación con nombre oficial: Gm_20100603-S63-C_4443.....	15
<b>Figura 4.</b> Esfuerzo de observación realizado en el área de estudio de 2009 a 2018. El número de navegaciones realizadas durante cada temporada se muestra en color rojo en la parte superior de cada una de las cajas, las cuales muestran la media (representadas por un círculo negro), mediana, cuartil inferior y superior, así como valor mínimo y máximo. ....	27
<b>Figura 5.</b> Esfuerzo de observación realizado durante cada navegación en el periodo de estudio 2009 a 2018. Se encuentran representadas por un color correspondiente a la estación en que se realizó. La transición I corresponde al mes de junio y la transición II al mes de noviembre.....	28
<b>Figura 6.</b> Número de avistamientos de calderones de aletas cortas registrados en todas las temporadas que abarca el estudio. En paréntesis se muestran los avistamientos incidentales registrados fuera del esfuerzo de observación dedicado. ....	29
<b>Figura 7.</b> Frecuencia del tamaño de grupo de calderones de aletas cortas por avistamiento durante 2009-2018.....	30
<b>Figura 8.</b> Individuos foto-diferenciados y recapturas obtenidas de la comparación intra-temporada.....	31
<b>Figura 9.</b> Individuos foto-diferenciados y recapturas obtenidas de la comparación inter-temporada.....	32
<b>Figura 10.</b> Curva de descubrimiento del número total de calderones de aletas cortas foto-diferenciados contra el número acumulado de identificaciones de 2009 a 2018. La línea discontinua roja indica una relación 1:1. Las líneas discontinuas verticales en gris indican el número acumulado de identificaciones en cada una de las temporadas. ....	34
<b>Figura 11.</b> Probabilidad de captura ( $p$ ) del modelo con mejor ajuste a los datos ( $M_t$ ) durante 2009 a 2013. Se muestran los intervalos de confianza al 95%. ....	36

- Figura 12.** Probabilidad de captura ( $p$ ) del modelo POPAN con mejor ajuste. Se muestran los intervalos de confianza al 95%.....38
- Figura 13.** Estimaciones de abundancia por temporadas de calderones de aletas cortas que visitaron el área de acuerdo al modelo POPAN con mejor ajuste. Se muestran los intervalos de confianza al 95%. ...39
- Figura 14.** Frecuencia de la distribución en profundidad de avistamientos de calderones de aletas cortas en la región oriental de las Grandes Islas durante 2009-2018. ....40
- Figura 15.** Distribución espacial de los avistamientos y tamaño de grupo de calderones de aletas cortas durante a) la estación fría y el periodo de transición I (junio) y b) la estación cálida y el periodo de transición II (noviembre) observados en la región oriental de las Grandes Islas del Golfo de California durante el periodo 2009-2018.....41
- Figura 16.** Modelo estacional de las tasas de encuentro de calderones de aletas cortas (No. Individuos  $h^{-1}$ ). Las observaciones se encuentran representadas por un color de acuerdo al año. La línea continua representa la media predicha por el modelo. El área sombreada con gris claro indica el intervalo de credibilidad bayesiana al 95%, con gris oscuro al 75%. ....42
- Figura 17.** Anomalías en las tasas de encuentro. Se encuentran representadas en rojo las anomalías con una media negativa, y en azul las anomalías con una media positiva. Representados con líneas continuas sus respectivos intervalos de credibilidad bayesiana al 95%. La línea discontinua en cero señala que no existe una desviación con respecto al modelo estacional .....43

## Lista de tablas

---

	Página
<b>Tabla 1.</b> Resumen del total de fotografías de individuos tomadas durante el periodo 2009-2018. ....	29
<b>Tabla 2.</b> Información obtenida durante el proceso de foto-identificación en la comparación intra-temporada. Las temporadas 2013-2014 y 2016-2017 no fueron incluidas en la tabla debido a la ausencia de avistamientos. ....	31
<b>Tabla 3.</b> Información de las recapturas obtenidas durante la comparación inter-temporada. Las temporadas 2013-2014 y 2016-2017 no fueron incluidas en la tabla debido a la ausencia de avistamientos. ....	33
<b>Tabla 4.</b> Matriz m-reducida de los historiales de encuentro utilizados para la estimación de abundancia de calderones de aletas cortas por medio de modelos abiertos y cerrados de captura-recaptura durante el periodo 2009-2013. $R(i)$ = total de individuos foto-identificados en la ocasión $i$ , $m(i, j)$ = individuos recapturados en la ocasión $j$ , $r(i)$ = total de individuos recapturados en ocasiones posteriores que pertenecen a $R(i)$ , $z(j)$ = individuos recapturados antes o después de la ocasión $j$ , pero no durante esa ocasión. ....	35
<b>Tabla 5.</b> Resumen de los criterios de la selección del mejor modelo utilizando la parametrización de probabilidad completa para poblaciones cerradas propuesta por Otis et al. (1978). $\Delta QAIC_c$ = diferencia entre el $QAIC_c$ del mejor modelo y el modelo en cuestión, $Peso QAIC_c$ = proporción de soporte a favor del modelo. ....	36
<b>Tabla 6.</b> Resumen de los resultados de los modelos POPAN. Los modelos se encuentran enumerados en orden descendente de acuerdo al valor más bajo de $QAIC_c$ . $\Delta QAIC_c$ = diferencia entre el $QAIC_c$ del mejor modelo y el modelo en cuestión, $Peso QAIC_c$ = proporción de soporte a favor del modelo. ....	37
<b>Tabla 7.</b> Estimación de la abundancia de calderones de aletas cortas por temporadas en la región oriental de las Grandes Islas de acuerdo al modelo con mejor ajuste. ....	39
<b>Tabla 8.</b> Promedio, intervalo cerrado y desviación estándar (DE) de la profundidad y tamaño de grupo de los avistamientos de calderones de aletas cortas por estación y periodos de transición durante el periodo 2009-2018. ....	40

## Capítulo 1. Introducción

---

Los cetáceos juegan un papel importante en los ecosistemas marinos debido a su alto nivel trófico (Heithaus *et al.*, 2008; Kanaji *et al.*, 2011). Sin embargo, sus poblaciones pueden variar en tamaño y distribución (Evans y Hammond, 2004), debido a factores como la oscilación natural de la productividad en los ecosistemas que habitan (Fruet *et al.*, 2015), actividades reproductivas y de alimentación (Alves *et al.*, 2013), así como perturbaciones antrópicas (Bowen y Siniff, 1999). Es necesario estimar los parámetros demográficos de las poblaciones de cetáceos para comprender aspectos de su ecología y dinámicas poblacionales (Thompson *et al.*, 1998; Fruet *et al.*, 2015), así como evaluar la variación espacial y temporal en sus abundancias (Evans y Hammond, 2004). Estos son considerados elementos clave, que proporcionan la base para evaluar el estado de conservación de la población, así como determinar si es necesario implementar estrategias de manejo (Brown *et al.*, 2016).

Se pueden obtener estimaciones precisas de la densidad y abundancia de las poblaciones de cetáceos mediante el muestreo de distancias (Buckland *et al.*, 2004), así como por la técnica de captura-recaptura por foto-identificación (Hammond, 1990), la cual puede ser realizada desde las costas, embarcaciones, incluso desde aviones (Ballance, 2018). Esta técnica consiste en llevar un seguimiento de los individuos marcados (fotografiados) en el tiempo y posteriormente, estimar los parámetros mediante análisis con modelos estadísticos apropiados (Choquet *et al.*, 2009). La técnica de foto-identificación ha sido aplicada con éxito en el monitoreo de poblaciones del calderón de aletas cortas (*Globicephala macrorhynchus*) debido a las características distintivas que presentan en sus aletas dorsales, patrones de pigmentación (Auger-Méthé y Whitehead, 2007; Kendall-Bar *et al.*, 2016), y por ser una técnica que permite marcarlos (fotografiarlos) de una manera natural y no invasiva (Würsig y Jefferson, 1990; Berta *et al.*, 2015).

El calderón de aletas cortas es considerado un cetáceo abundante y con una amplia distribución en aguas tropicales y subtropicales de los océanos Pacífico, Índico y Atlántico, encontrándose en grupos con un promedio de 20 a 90 individuos (Olson, 2018). Generalmente es una especie nómada, presenta movimientos hacia y fuera de la costa (Guerrero-Ruiz *et al.*, 2006). Habita tanto en ambientes costeros como pelágicos, principalmente en aguas profundas, en los límites de la plataforma continental, así como áreas de gran relieve topográfico (Guerrero-Ruiz *et al.*, 2006; Olson, 2018). La especie se encuentra en el Apéndice II (especies que no necesariamente se encuentran en peligro, pero podrían ponerse en riesgo a menos que se controle estrictamente su comercio) de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestre (CITES por sus siglas en inglés), mientras que por la Unión

Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN por sus siglas en inglés) ha sido catalogada como de preocupación menor (LC por sus siglas en inglés; Minton *et al.*, 2018). En la legislación mexicana se encuentra sujeta a protección especial dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2010 (Diario Oficial de la Federación, 2010).

En el presente trabajo, se estimó la abundancia de la especie por medio de la técnica de captura-recaptura por foto-identificación. Además, con los registros de avistamientos se describió la distribución espacial y se analizó la variación estacional de las tasas de encuentro del calderón de aletas cortas en la región oriental de las Grandes Islas del Golfo de California en los años 2009 a 2018.

## 1.1 Antecedentes

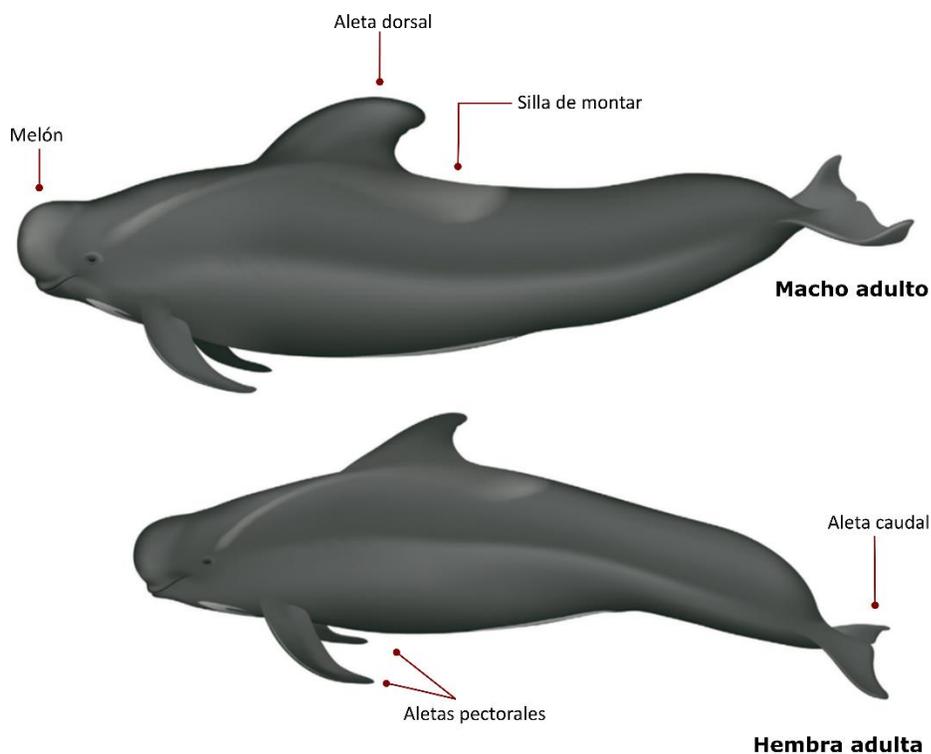
### 1.1.1 Taxonomía del calderón de aletas cortas

El calderón de aletas cortas (*Globicephala macrorhynchus*) pertenece al orden Cetartiodactyla (artiodáctilos y cetáceos), se encuentra dentro de la familia Delphinidae, y es una de las dos especies del género *Globicephala* (Committee on Taxonomy, 2019). En las aguas adyacentes de Japón, fueron descritas diferencias morfológicas de la especie entre las poblaciones del norte y sur, las cuales se reconocieron como dos morfotipos denominados “Naisa”, con una distribución en el Océano Pacífico central, occidental e Índico, y “Shiho”, distribuyéndose en el Océano Pacífico Oriental y norte de Japón (Kasuya, 1975; Kasuya *et al.*, 1988; Van Cise *et al.*, 2016). El morfotipo Naisa presenta un melón de forma cuadrada, una silla de montar poco visible y una menor longitud con respecto al morfotipo Shiho, el cual presenta un melón más redondo, así como un patrón de coloración más brillante en la silla de montar (Kasuya *et al.*, 1988; Van Cise *et al.*, 2019). La distribución no superpuesta de los dos diferentes morfotipos se ha asociado a factores como la diferencia de temperatura en las corrientes (Kasuya *et al.*, 1988; Van Cise *et al.*, 2019). Dentro del Golfo de California, así como la costa occidental de la península de Baja California únicamente se encuentra el morfotipo Shiho. No obstante, resultados recientes de genética reportados por Van Cise *et al.* (2019), sugieren tres morfotipos distintos de la especie (Naisa, Shiho y la forma Atlántico), y establecido como subespecies del calderón de aletas cortas a los morfotipos Naisa y Shiho, con una distribución limitada por barreras oceanográficas. Se ha propuesto nombrar a una subespecie como *G. macrorhynchus macrorhynchus*, y comúnmente como “calderón de aletas cortas de Naisa”, mientras que a la segunda únicamente por el nombre común “calderón de aletas cortas de Shiho”.

### 1.1.2 Descripción y características de la especie

El calderón de aletas cortas presenta una coloración negra o gris oscuro en el cuerpo, una mancha conocida como “silla de montar” de color gris claro o blanca posterior a la aleta dorsal, la cual es grande, falcada hacia atrás y de base ancha. El cuerpo es robusto y alargado, alcanzando una longitud promedio de 6 m, y como característica distintiva presenta un melón de tamaño prominente (Olson, 2018). La especie presenta un marcado dimorfismo sexual con respecto a la longitud, las hembras llegan a medir hasta 5.5 m, mientras que los machos alcanzan los 7.2 m, llegando a pesar hasta 3,200 kg (Figura 1; Culik, 2011). Otro indicativo de dimorfismo sexual presente en machos es la aleta dorsal de mayor tamaño, principalmente en su base, así como un melón más pronunciado (Olson, 2018).

Es una especie longeva, las hembras pueden vivir hasta los 63 años, mientras que los machos viven entre los 35 y 45 años. Presentan una tasa de madurez sexual diferente, las hembras alcanzan la madurez a los nueve años, mientras que los machos entre los 13-16 años (Olson, 2018). El apareamiento es estacional, se ha registrado que durante primavera y otoño existe un mayor número de partos en el hemisferio sur, mientras que en el hemisferio norte varía de acuerdo a la población (Jefferson *et al.*, 1993 en Culik, 2011). La gestación tiene una duración de 14.9 meses y el parto es de una sola cría, las cuales al nacer llegan a medir una longitud promedio de 140 cm, seguido de un periodo de lactancia de por lo menos tres años (Kasuya y Marsh, 1984; Olson, 2018). Esta especie presenta una dieta teutófaga, es decir, se alimenta principalmente de calamares y otros cefalópodos (Olson, 2018). En lo que respecta al Golfo de California, se ha reportado que el calderón se alimenta principalmente de calamares gigantes (*Dosidicus gigas*), de entre 1 a 10 cm de longitud de manto (Díaz-Gamboa, 2009), aunque también se han registrado algunas especies de peces en su dieta (Mintzer *et al.*, 2008; Díaz-Gamboa, 2009).



**Figura 1.** Ilustración del calderón de aletas cortas (*Globicephala macrorhynchus*) macho y hembra. Tomada y modificada de Olson, 2018.

### 1.1.3 Técnica de foto-identificación

La foto-identificación es una de las principales técnicas aplicadas en la investigación de cetáceos (Wells, 1999), permitiendo marcar (fotografiar) partes expuestas del cuerpo, que en el caso de odontocetos son la cabeza o las aletas dorsales (Würsig y Jefferson, 1990; Berta *et al.*, 2015). Con base en las características distintivas que exhiben en la aleta dorsal, como son cicatrices, cortes a lo largo de los bordes, deformidades y patrones de coloración, es posible identificar a los animales individualmente (Hammond *et al.*, 1990; Wells, 1999). Esto permite generar catálogos fotográficos y, posteriormente, realizar comparaciones de los individuos identificados en el área de estudio con fotografías del mismo individuo que fueron tomadas en otro momento y/o lugar (Berta *et al.*, 2015; Ballance, 2018).

Los datos obtenidos mediante la foto-identificación son de gran utilidad para obtener información sobre la fidelidad al sitio, la cual es una característica conductual de los individuos de regresar a un área previamente ocupada como son los lugares de alimentación o crianza (Baird *et al.*, 2008), sobrevivencia, estructura social, uso del hábitat, migraciones, patrones de movimiento y estimaciones del tamaño de la

población (Hammond *et al.*, 1990; Würsig y Jefferson, 1990; Wells, 1999; Ballance, 2018). Sin embargo, para que las estimaciones poblacionales sean menos sesgadas y más precisas, las marcas deben poder ser reconocidas después de un largo periodo de tiempo, ser únicas en cada individuo, así como tener una probabilidad homogénea de ser observadas en cada ocasión (Würsig y Jefferson, 1990).

En el Golfo de California, existe un catálogo fotográfico de aletas dorsales de la especie para la región suroccidental, elaborado con datos obtenidos durante el periodo 1989-1995 por el Programa de Investigación de Mamíferos Marinos (PRIMMA), de la Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS), donde se catalogaron un total de 277 individuos de 1,489 fotografías analizadas, las cuales fueron producto de 39 avistamientos registrados (Vázquez-Morquecho, 1997). A lo largo de la costa occidental, con datos obtenidos también por PRIMMA, se catalogaron un total de 441 individuos, resultado de 4,726 fotografías analizadas, procedentes de 53 avistamientos realizados durante el periodo 2004-2015 (Fregoso-Estrada, 2016). En el área de estudio del presente trabajo, la región oriental de las Grandes Islas, Pérez-Puig *et al.* (2012) catalogaron 349 calderones de aletas cortas durante el periodo 2009-2011 con datos de 21 avistamientos registrados.

#### **1.1.4 Estimación de abundancia por métodos de captura-recaptura**

La estimación de abundancia por medio de la foto-identificación se ajusta al marco de métodos de captura-recaptura, los cuales consisten en fotografiar a una porción considerable de individuos dentro de la población, y posteriormente, tener la oportunidad de volver a fotografiar a la población (Hammond *et al.*, 1990). Las fotografías obtenidas de los mismos individuos en ocasiones subsecuentes se consideran recapturas. Se hace uso de la información individual de los animales en un marco probabilístico que permite interpretar las tasas de adición, pérdida, así como el tamaño de la población marcada a través del tiempo (Lebreton *et al.*, 1992).

Estos métodos de captura-recaptura hacen uso de una variedad de modelos estadísticos, los cuales deben cumplir con una serie de supuestos subyacentes de acuerdo al modelo utilizado para lograr un ajuste adecuado del mismo (Urian *et al.*, 2014). Para evitar posibles violaciones de los supuestos, es necesario contar con al menos dos muestreos representativos de la población (Hammond, 1990), seleccionar y analizar únicamente imágenes que presenten una muy buena calidad, así como seleccionar apropiadamente los modelos que serán usados para obtener las estimaciones de abundancia (Urian *et al.*, 2014).

### **1.1.5 Estimaciones de abundancia anteriores**

La abundancia mundial del calderón de aletas cortas es desconocida, ya que generalmente solo se han realizado estimaciones en respuesta a problemas de manejo de áreas de estudio específicas, y no cubriendo los límites naturales de las poblaciones (Olson, 2018). La mayor estimación de abundancia registrada de calderones de aletas cortas se realizó en el Océano Pacífico oriental tropical, empleando el método de muestreo de distancias durante ocho cruceros realizados de 1986 al 2000. Se registró una tendencia de crecimiento, la cual fluctuó entre 136,448 (IC 95% = 61,767-279,995) y 589,315 individuos (IC 95% = 336,036-908,425) (Gerrodette y Forcada, 2000). En el Pacífico noroeste frente a Estados Unidos, Barlow (2016) estimó con el mismo método una abundancia de 836 individuos (CV=0.79) en las aguas de Oregon, Washington y California, durante el periodo 2008-2014.

En lo que corresponde a las aguas patrimoniales mexicanas en el Océano Pacífico, Gerrodette y Palacios (1996), estimaron una abundancia de 3,348 individuos (IC 95% = 1,447-7,746) de 1986 a 1993, mediante el método de muestreo de distancias y, particularmente para el Golfo de California, estimaron 3,954 individuos (IC 95% = 1,591-9,289). Por medio de la técnica de foto-identificación y usando el modelo Schnabel de captura-recaptura para poblaciones cerradas, Vázquez-Morquecho (1997) estimó 1,462 individuos (IC 95% = 991-2,262) para el periodo 1989-1995, únicamente para la parte suroccidental del golfo, en la Bahía de La Paz. Aplicando la misma técnica y modelo para poblaciones cerradas, Fregoso-Estrada (2016) estimó una abundancia de 4,562 individuos (IC 95% = 2,966-7,574) para la parte occidental del golfo durante el periodo 2004-2015. El mismo autor, con el modelo de mortalidad para poblaciones abiertas, realizó una estimación de 3,505 individuos (IC 95% = 1,698-7,184). Pérez-Puig et al. (2012), empleando el modelo de Otis et al. (1978) de captura-recaptura para poblaciones cerradas, estimaron un tamaño poblacional de 399 individuos (IC 95%: 377-444) para la región oriental de las Grandes Islas durante el periodo 2009-2011.

### **1.1.6 Distribución espacio-temporal**

La distribución de la mayoría de cetáceos se encuentra relacionada principalmente con la distribución y abundancia de sus presas potenciales (Bjorge, 2002). Sin embargo, existen otros factores que tienen influencia en su distribución, como son los demográficos como el tamaño poblacional, edad o sexo, conducta, así como factores que actúan directamente a través de las presas y sus patrones migratorios,

como la temperatura, salinidad y batimetría (Bowen y Siniff, 1999); generando que la abundancia y diversidad de las comunidades de cetáceos cambien en espacio y tiempo (Flores-Ramírez, 1996).

La distribución del calderón de aletas cortas ha sido registrada en el Atlántico Nororiental, en los archipiélagos de Azores, Madeira y Canarias (Servidio, 2014; Silva *et al.*, 2014; Alves y Dinis, 2015), así como fuera de las Islas Tenerife (Heimlich-Boran, 1993). Con respecto a la parte occidental del Atlántico, se tienen registros en la costa de Estados Unidos desde Nueva Jersey, el Mar Caribe, el Golfo de México, hasta la porción norte de Sudamérica, con un límite en los 25°N; así mismo, la especie ha sido reportada en toda la parte norte del Océano Índico (Guerrero-Ruiz *et al.*, 2006).

En el Océano Pacífico se ha reportado una marcada distribución estacional del calderón de aletas cortas, principalmente en la parte sur de California, en los Estados Unidos, en el Pacífico Oriental Tropical y a lo largo de las costas de Japón, lo que se infiere como una correlación con la abundancia estacional de calamares (Kasuya, 1975; Kasuya y Marsh, 1984; Culik, 2011). La especie se ha registrado en las principales islas de Hawaii (Mahaffy *et al.*, 2015), así como en Vancouver, California, costa occidental de Baja California, y en el Golfo de California (Guerrero *et al.*, 2006). Dentro del Golfo de California, de acuerdo a los avistamientos registrados, el calderón de aletas cortas es considerado una especie común dentro de los cetáceos registrados en la región (Mangels y Gerrodette, 1994; Urbán *et al.*, 1997; Vázquez-Morquecho, 1997).

En la parte suroccidental del Golfo de California, en la Bahía de La Paz, Vázquez-Morquecho (1997) registró una distribución estacional de calderones de aletas cortas durante el periodo 1989-1995, con una mayor frecuencia de avistamientos durante la estación cálida (julio-octubre) (Vázquez-Morquecho, 1997). De igual manera, Pardo *et al.* (2013) registraron una mayor biomasa ( $t\ km^{-2}$ ) de calderones de aletas cortas en la zona, principalmente durante los meses de agosto (verano) y octubre (otoño) de 2007, de acuerdo a condiciones oceanográficas como la temperatura superficial del mar, la cual, al haber sido más elevada durante esos meses, pudo haber favorecido la presencia y abundancia de sus presas potenciales (calamares), y por lo tanto, ser una interpretación de la presencia de calderones de aletas cortas en La Bahía de La Paz. Por otra parte, en una porción más norteña de la costa occidental, en Bahía de los Ángeles y Canal de Ballenas, Barbosa-Devéze (2006) registró una mayor tasa de encuentro ( $No. Individuos\ h^{-1}$ ) durante el verano de 2004 que, en las restantes estaciones del año, y esto coincidió con las temperaturas superficiales del mar más elevadas registradas durante el estudio. En cambio, en la porción oriental del Golfo, entre el suroeste de Isla Tiburón y el Archipiélago de San Lorenzo, Pérez-Puig *et al.* (2012)

registraron un mayor número de avistamientos de calderones de aletas cortas durante invierno-primavera.

Se ha registrado una mayor frecuencia de avistamientos y densidad de calderones de aletas cortas en aguas profundas, principalmente en áreas de topografía abrupta como son los cañones submarinos, ya que suelen fungir como áreas de alimentación debido a que permiten la concentración de sus presas (Baird *et al.*, 2013; Abecassis *et al.*, 2015; Thorne *et al.*, 2017). Particularmente en el Golfo de California se han registrado avistamientos de calderones de aletas cortas en zonas con profundidades desde los 200 m (Vázquez- Morquecho, 1997; Pérez-Puig *et al.*, 2012) hasta los 1,100 m (Urbán *et al.*, 2012).

## 1.2 Justificación

Numerosos avistamientos del calderón de aletas cortas han sido registrados dentro del Golfo de California; sin embargo, la mayoría de los estudios han sido realizados en la región occidental, con la última estimación poblacional realizada durante 2016. De ahí que las estimaciones de los parámetros demográficos, así como la información sobre la distribución y estacionalidad de la especie en la región oriental de las Grandes Islas es muy escasa, esto a pesar de ser un área de gran importancia para los cetáceos debido a las características físicas y biológicas que presenta. En función de lo anterior, el presente trabajo pretende ampliar el conocimiento de la ecología de la especie en la región, así como generar información que sirva de línea base para futuros planes de manejo y conservación de la especie.

## 1.3 Hipótesis

- La abundancia del calderón de aletas cortas es variable durante los años que abarca el estudio, como parte de una población abierta.
- La distribución espacial de los avistamientos en la región oriental de las Grandes Islas se presenta en aguas profundas (> 200m).
- La tasa de encuentro (No. Individuos  $h^{-1}$ ) de calderones de aletas cortas es mayor durante la estación fría con respecto a la cálida.

## **1.4 Objetivos**

### **1.4.1 Objetivo general**

Estimar la abundancia y distribución espacio-temporal del calderón de aletas cortas en la región oriental de las Grandes Islas del Golfo de California durante el periodo 2009-2018.

### **1.4.2. Objetivos específicos**

1. Estimar la abundancia de calderones de aletas cortas durante el periodo 2009-2013.
2. Describir la distribución espacial del calderón de aletas cortas en el área de estudio durante el periodo 2009-2018.
3. Analizar las variaciones en las tasas de encuentro de calderones de aletas cortas (No. Individuos  $h^{-1}$ ) de manera estacional e inter-anual durante el periodo 2009-2018.

## Capítulo 2. Metodología

---

### 2.1 Área de estudio

El área de estudio se encuentra localizada dentro del Golfo de California, el cual limita con la costa continental al noroeste de México y la península de Baja California (Lavín y Marinone, 2003). Morfológicamente es considerado un mar semicerrado debido a que conecta con el Océano Pacífico únicamente en la parte sur (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991). Su extensión es de aproximadamente 1,400 km de longitud, un ancho que varía entre 150 a 200 km (Lavín y Marinone, 2003) y una superficie de alrededor de 260, 000 km<sup>2</sup> (CONANP, 2014), albergando en su interior aproximadamente 900 islas e islotes (Luch-Cota *et al.*, 2007).

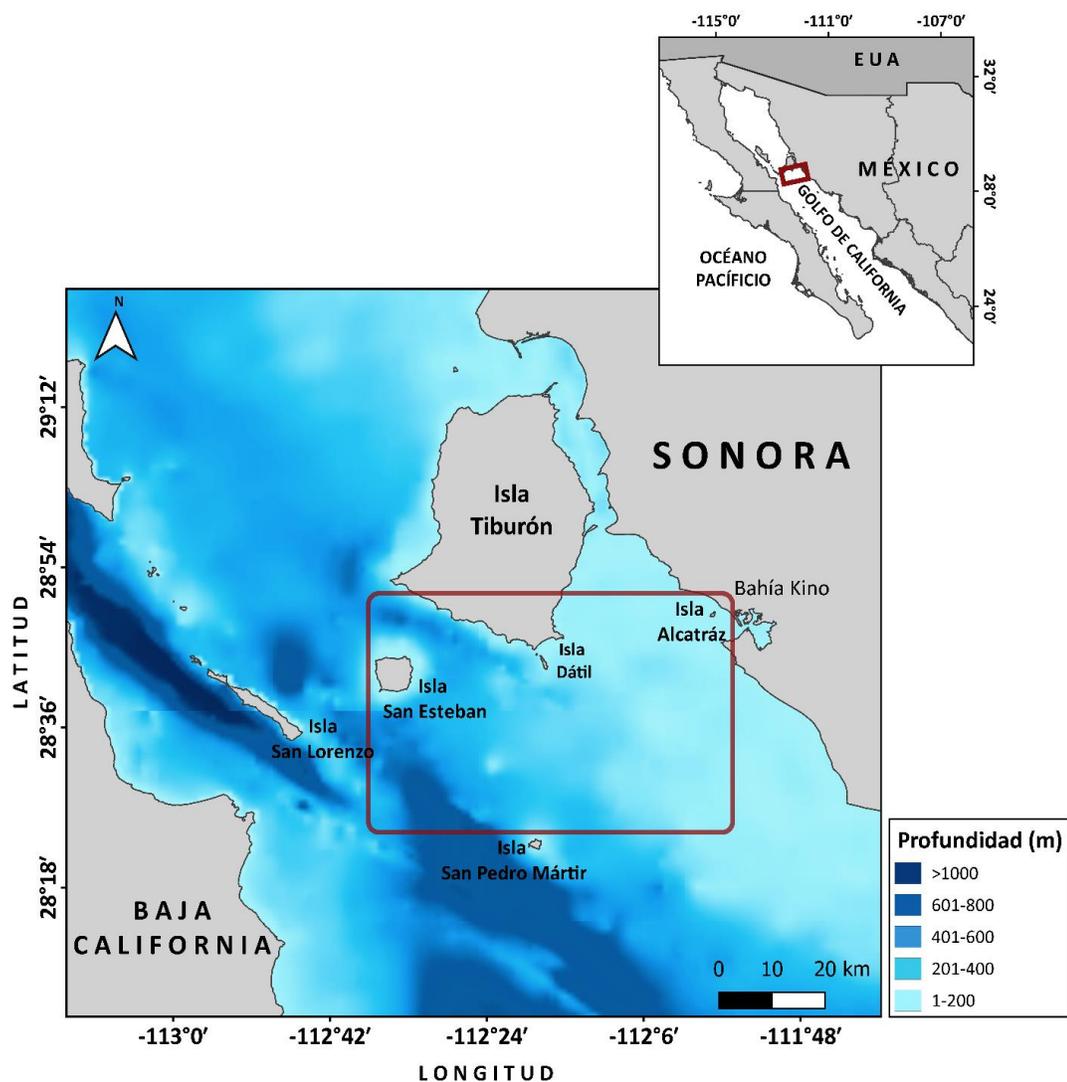
El golfo se caracteriza por presentar una elevada productividad primaria y una gran dinámica oceanográfica, esto debido a las corrientes de mareas, el estrés causado por el viento, así como surgencias (Hidalgo-González y Álvarez- Borrego, 2001). Sus profundidades varían desde los 200 m en la parte norte del golfo hasta los 3,600 m en la boca (Lavín y Marinone, 2003). Presenta un clima de tipo continental debido a la elevada topografía que lo rodea, con alturas de uno a tres km, lo que ocasiona que disminuya la influencia del Océano Pacífico sobre el clima del golfo (Santamaria-Del-Ángel, *et al.*, 1994).

Por otra parte, el Golfo de California presenta dos estaciones climáticas ampliamente diferenciadas, donde los vientos del noroeste caracterizados por una mayor intensidad soplan durante la estación fría (condiciones de invierno), abarcando los meses de diciembre a mayo; mientras que los vientos del sureste, los cuales suelen ser vientos débiles, prevalecen durante la estación cálida (condiciones de verano), comprendiendo los meses de julio a octubre, y considerados como periodos de transición, los meses de junio y noviembre (Santamaria-Del-Ángel *et al.*, 1999; Luch-Cota *et al.*, 2007). La circulación superficial presenta una marcada variación estacional (Soto-Mardones *et al.*, 1999), en la parte oriental y durante la estación fría se originan surgencias de gran intensidad, las cuales ocasionan una elevada productividad primaria y, por consiguiente, la permanencia y persistencia de una gran diversidad de organismos marinos de todos los niveles tróficos (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991; Luch-Cota, 2000, Luch-Cota *et al.*, 2007). En cambio, en la parte occidental y durante la estación cálida ocurren las surgencias, las cuales presentan una menor intensidad, esto debido a una fuerte estratificación del agua causada por la entrada de agua superficial caliente y oligotrófica proveniente del Océano Pacífico oriental tropical, lo que propicia un decaimiento en la productividad primaria (Santamaria-Del-Ángel *et al.*, 1999). En relación con la

precipitación, ésta ocurre principalmente en verano, siendo mayor en la parte oriental, con precipitaciones anuales inferiores a los 100 mm (Santamaría del Ángel *et al.*, 1994; Lluch-Cota *et al.*, 2007). En cuanto a la temperatura superficial del mar, tiende a aumentar estacionalmente desde la parte occidental hacia la parte oriental (Santamaría-Del-Ángel *et al.*, 1999).

Debido a ciertas características oceanográficas el Golfo de California ha sido dividido en cuatro regiones distintas: 1) Alto Golfo de California, 2) Norte del Golfo de California, 3) Sur del Golfo de California, desde Cabo San Lucas hasta el sur de las Grandes Islas y 4) La zona de entrada, región que conecta con el Océano Pacífico Tropical, unida por una línea imaginaria que se extiende desde Cabo San Lucas a Cabo Corrientes (Lavín y Marinone, 2003). Dentro del norte del golfo se encuentra la región de las Grandes Islas, archipiélago con dos de las islas de mayor tamaño de México (Ángel de la Guarda y Tiburón) entre otras de menor tamaño como Isla San Esteban y San Lorenzo (Lavín y Marinone, 2003). Esta región del golfo resalta por su distintiva batimetría, por presentar las mayores concentraciones de nutrientes, así como las temperaturas superficiales del mar más bajas debido a la intensa mezcla por mareas que se presenta en la región (Soto-Mardones *et al.*, 1999; Álvarez-Borrego, 2008). Se compone de canales estrechos (Lavín y Marinone, 2003), así como de una serie de cuencas y fosas o trincheras, como: Cuenca Tiburón, con profundidades de hasta 440 m; Cuenca Delfín, alcanzando profundidades de 800 m (López *et al.*, 2006), y el Canal de Ballenas, el cual presenta las mayores profundidades de la región (~ 1600 m; Álvarez-Borrego, 2008).

El área de estudio del presente trabajo, se encuentra localizada en la parte oriental de la región de las Grandes Islas, limitando con la costa central de Sonora, la costa occidental de Isla Tiburón, la parte oriental de Isla San Lorenzo y el norte de Isla San Pedro Mártir (Figura 2). En general, el Golfo de California se caracteriza por ser un área importante de alimentación y reproducción para una gran diversidad de mamíferos marinos, y en particular para cetáceos, registrándose en sus aguas 31 especies de cetáceos (Heckel *et al.*, 2018) y dos especies de pinnípedos (Aurioles-Gamboa *et al.*, 1999). No obstante, para el área de estudio se han registrado 14 especies de cetáceos (siete odontocetos y siete mysticetos) comprendidas en cinco familias (Pérez-Puig, 2019).



**Figura 2.** Área de estudio (cuadro rojo) del presente trabajo, localizada en la región oriental de las Grandes Islas del Golfo de California.

## 2.2 Trabajo de campo

El trabajo de campo consistió en navegaciones realizadas durante el periodo 2009-2018, a bordo de una embarcación tipo panga de aproximadamente 7 m de eslora, con motor fuera de borda de 115 caballos de fuerza. Las navegaciones se realizaron semanalmente y de manera no sistemática, con el fin de registrar y foto-identificar cetáceos, así como cubrir el área de estudio de manera homogénea, a una velocidad aproximada de  $15 \text{ km h}^{-1}$  y con una duración promedio de siete horas; dependiendo si las condiciones meteorológicas eran favorables, procurando siempre navegar en una escala de estado del mar Beaufort  $\leq 3$  (estado recomendado para avistamientos de cetáceos). En cada una de las navegaciones se contó con la presencia de dos o más observadores, efectuando una búsqueda continua de  $180^\circ$  alrededor de la panga,

a simple vista y/o con ayuda de binoculares 8x42 mm marca Vortex. Dichas navegaciones forman parte del Programa de Mamíferos Marinos del Centro de Estudios Culturales y Ecológicos Prescott College, A.C. (Centro), ubicado en Bahía de Kino, Sonora. Cabe mencionar que, debido al calendario de actividades y logística del Centro, durante el mes de agosto no se cuenta con ninguna navegación durante el periodo de estudio, además, para el presente estudio una temporada es considerada a partir del mes de diciembre hasta noviembre del siguiente año, lo cual coincide con las estaciones fría, cálida y los dos periodos de transición definidos para el Golfo de California.

Una vez avistado un grupo de calderones de aletas cortas se disminuía la velocidad de la embarcación, se les aproximaba lentamente, de forma paralela y no invasiva, para evitar su separación o perturbación. En cada avistamiento se registró en una bitácora de campo previamente diseñada información utilizada en el presente estudio como el número de animales, posición geográfica con ayuda de un GPS (Sistema de Posicionamiento Global), conducta general, dirección del grupo, así como datos de batimetría obtenidos mediante ecosonda. También se registraron las condiciones ambientales del momento, como son la escala Beaufort, mar de fondo, profundidad, visibilidad, nubosidad y temperatura superficial del mar; información que fue actualizada cuando las condiciones cambiaban.

Con el objetivo de aplicar la técnica de foto-identificación e individualizar a los calderones de aletas cortas dentro del grupo, se tomaron fotografías de ambos lados (derecho e izquierdo) de la aleta dorsal, sin considerar sexo, edad o priorizar por rasgos distintivos presentes en la aleta dorsal. Asimismo, se fotografiaron los patrones de pigmentación localizados en la silla de montar. Las fotografías fueron tomadas con una cámara digital Canon EOS 7D, alternando el uso de dos lentes Canon Ultrasonic de 28-135 y 70-300 mm, este último usado la mayor parte del tiempo.

## **2.3 Trabajo de gabinete**

### **2.3.1 Análisis fotográfico**

Todas las fotografías fueron almacenadas, editadas y analizadas con ayuda del software fotográfico “ACDSee Pro 3” y “ACDSee Photo Studio Ultimate 2018”. Se guardaron en carpetas dentro de cada una de las temporadas en las que fueron tomadas, organizadas por fecha de salida y fotógrafo. A cada una de las fotografías se les asignaron metadatos como las coordenadas geográficas del avistamiento correspondiente (con ayuda del recorrido (Track) guardado en el GPS y el software “RoboGEO

Georeference Photos v6.3.2”), el nombre del fotógrafo y el nombre oficial, el cual consistió en la primera letra del género y la especie, fecha de salida, la primera letra del avistamiento por su traducción en inglés (sighting), seguido del número de avistamiento, modelo de la cámara (C=Canon) y el número continuo de fotografía.

### **2.3.2 Proceso de foto-identificación**

El proceso de foto-identificación comenzó con la revisión de manera seriada cada una de las fotografías de todos los avistamientos correspondientes al periodo de estudio (2009-2018), con el fin de identificar e individualizar a todos los individuos posibles. Se usaron como elementos primarios para la diferenciación las muescas y cortes en la parte posterior y anterior de la aleta dorsal y, como elementos secundarios, los patrones de pigmentación, rasguños y/o cicatrices en el cuerpo, así como la forma de la aleta (Auger-Méthé y Whitehead, 2007). Es importante señalar que dicho proceso fue realizado de manera independiente por tres revisores, esto con la finalidad de evitar falsos positivos y falsos negativos (Würsig y Jefferson 1990).

Se descartaron las fotografías de mala calidad y se eligieron las de mejor calidad de lado izquierdo y derecho de la aleta dorsal de cada uno de los individuos, las cuales se caracterizaron por presentar buen enfoque, luz, contraste, ángulo paralelo con respecto al lente de la cámara y un alto porcentaje de la aleta dorsal expuesta (Figura 3), lo que permitió hacer uso de la diversidad de marcas presentes en la aleta dorsal o patrones de pigmentación de la silla de montar para facilitar la correcta identificación (Wilson *et al.*, 1999). Las fotografías fueron almacenadas en carpetas de acuerdo a la temporada en que se tomaron, separándolas conforme al lado de la aleta dorsal (derechas e izquierdas). Posteriormente se establecieron los pares de fotografías, es decir, que la forma de la aleta dorsal derecha y sus marcas coincidieran con aquellas de la aleta dorsal izquierda, indicativo de que ambas fotografías corresponden a un mismo individuo, únicamente con fotografías correspondientes a un mismo avistamiento. Aquellas fotografías que no tuvieron su opuesto fueron consideradas como izquierdas únicas o viceversa. Se creó una base de datos en Excel dividida por temporadas, en donde se registró la fecha y número de cada una de las fotografías de aletas dorsales de calidad previamente seleccionadas de cada individuo fotografiado; dicha información fue utilizada para análisis posteriores.



**Figura 3.** Ejemplo de fotografía de la aleta dorsal del lado derecho con una excelente calidad, utilizada en el proceso de foto-identificación con nombre oficial: Gm\_20100603-S63-C\_4443.

### **2.3.3 Identificación fotográfica**

#### **2.3.3.1 Comparación intra-temporada**

Con la base de datos previamente elaborada en Excel se realizó el proceso de comparación intra-temporada, el cual consistió en comparar de manera pareada, es decir, comparar fotografías de la aleta dorsal de lado izquierdo y derecho de un individuo en un determinado avistamiento contra el resto de fotografías de lado izquierdo y derecho correspondientes a otros avistamientos dentro de la misma temporada. Al encontrarse una recaptura, los datos del individuo recapturado fueron migrados al mismo renglón de la primera fotografía, posteriormente se compararon ambas fotografías y se seleccionó aquella de mejor calidad; dicho proceso se repitió en cada una de las temporadas. Para el presente trabajo se consideró como “recaptura” cualquier reaparición de un individuo detectado por más de un observador, y un individuo distinto observado, como un “individuo foto-diferenciado”, los cuales dieron pauta a la comparación inter-temporada.

### **2.3.3.2 Comparación inter-temporada**

Una vez teniendo todas las fotografías de mejor calidad de los calderones foto-diferenciados en cada temporada (resultado de las comparaciones intra-temporada), se elaboró una nueva base de datos en Excel con la información (fecha, temporada y número de fotografía) de cada uno de los individuos, replicando el mismo proceso realizado en las comparaciones intra-temporada. No obstante, las comparaciones iniciaron con las primeras dos temporadas, es decir, la comparación de los individuos foto-diferenciados de una temporada contra aquellos de otra temporada, una vez teniendo todos los individuos diferentes de estas dos primeras temporadas fueron comparados con los de la siguiente temporada, repitiendo el proceso para el resto de las temporadas. Al establecerse una recaptura se realizó una comparación de ambas fotografías, seleccionando la que presentara una mejor calidad. Todas las fotografías consideradas con una buena calidad fueron almacenadas en una carpeta dentro del programa ACDSee Photo Studio Ultimate 2018, construyendo así el catálogo fotográfico digital.

### **2.3.4 Catálogo fotográfico**

Con aquellas fotografías de mejor calidad resultantes de todo el proceso de comparación inter-temporada, se elaboró un catálogo fotográfico digital (almacenado en ACDSee Photo Studio Ultimate 2018) de todos los calderones de aletas cortas diferentes fotografiados dentro de la región oriental de las Grandes Islas del Golfo de California para el periodo 2009-2018. Así mismo, se elaboró una base de datos en Excel que resume todas las recapturas intra-temporada e inter-temporada para cada uno de estos calderones diferentes. Además, esta información fue útil para obtener los historiales de encuentro (ver sección 2.4)

### **2.3.5 Curva de descubrimiento**

Para determinar si el total de los individuos en el área de estudio han sido fotografiados, se elaboró una gráfica de acuerdo al modelo sugerido por Darling y Morowitz, (1986), el cual consistió en graficar el número de calderones de aletas cortas foto-diferenciados contra el número acumulado de identificaciones (ordenadas de acuerdo a cuando fueron tomadas). Si el número de individuos foto-diferenciados incrementa de la misma manera que el número de identificaciones acumuladas, se formará una relación 1:1, señalando que se siguen encontrando individuos nuevos, mientras que, cuando se identifican a todos

los individuos de la población, es decir, que no aparezcan individuos nuevos, tenderá a formarse una asíntota, donde el valor de “Y” será igual al tamaño de la población en el área de estudio.

#### 2.4. Historiales de encuentro

El historial de encuentro es la secuencia de capturas y recapturas de un individuo en particular, representado en una secuencia de caracteres binarios, donde el 1 indica que el individuo fue encontrado en una ocasión determinada y foto-identificado, mientras que el cero indica que el individuo no fue encontrado (Cooch y White, 2018). Esto da como resultado una matriz de historiales de encuentro, donde las filas corresponden a los historiales de encuentro de cada individuo, mientras que las columnas representan una ocasión de estudio, indicando las veces que se foto-identificó dicho individuo (Chao y Huggins, 2005).

Los historiales de encuentro fueron requeridos por el programa MARK para realizar las estimaciones de abundancia, los cuales fueron elaborados haciendo uso de los datos del total de individuos foto-diferenciados durante la comparación inter-anual, asignándoles un identificador alfanumérico individual (ID), el cual consistió en la primera letra del género y especie (Gm), seguido de un número de serie de tres dígitos, los cuales tienen un orden consecutivo con respecto al orden de aparición de cada individuo, empezando con los dígitos 001. A manera de ejemplo se muestra el siguiente historial de encuentro del individuo “Gm505 010100000” dentro de las nueve temporadas de estudio, el cual fue encontrado y foto-identificado por primera vez (“capturado”) en la segunda ocasión de estudio (2010-2011), no encontrado en la tercera (2011-2012), y recapturado o vuelto a foto-identificar durante la cuarta ocasión (2012-2013), y no encontrado en las subsiguientes cinco ocasiones.

Por otra parte, los historiales de encuentro se basan en modelos probabilísticos, los cuales se rigen por dos parámetros principales,  $p_j$  (probabilidad de que un individuo foto-identificado durante el periodo de estudio  $j$  sea recapturado durante el periodo  $j$ ), y  $\phi_j$  (probabilidad de que un individuo foto-identificado durante el periodo de estudio  $j$  sobreviva hasta el periodo  $j+1$ ).

## 2.5 Estimación de abundancia

La estimación de abundancia se realizó haciendo uso de los historiales de encuentro generados a partir de los individuos foto-diferenciados, empleando modelos de captura-recaptura. Estos modelos son utilizados para describir poblaciones de animales (Pradel *et al.*, 1997) mediante la estimación de parámetros demográficos como es la supervivencia, mortalidad, emigración e inmigración y el tamaño de la población (Pollock *et al.*, 1990; Pollock, 2002). Así mismo, se encuentran clasificados para poblaciones cerradas o abiertas, donde una población abierta es aquella que durante el periodo de estudio presenta adiciones (nacimientos y/o inmigraciones), así como pérdidas (muertes y/o emigración) en la población, mientras que en una población cerrada no ocurren dichas adiciones o pérdidas (Pollock *et al.*, 1990).

En el presente trabajo se consideraron ambos modelos (cerrados y abiertos), los cuales fueron realizados con ayuda del programa MARK V.8.2. (White y Burnham, 1999; Cooch y White, 2018). Este programa proporciona las estimaciones de los parámetros poblacionales de los individuos que han sido capturados y recapturados en ocasiones posteriores, calculando dichos parámetros mediante el método de máxima verosimilitud (White y Burnham, 1999), el cual proporciona estimadores asintóticamente insesgados, con una distribución normal y de varianza mínima, indicando una buena precisión en las estimaciones, principalmente cuando el número de individuos foto-identificados es grande (Lebreton *et al.*, 1992; Nichols, 2005; Cooch y White, 2018).

No obstante, cabe resaltar que al realizar las estimaciones de abundancia considerando los historiales de encuentro obtenidos durante el periodo de estudio 2009-2018, se presentaron valores sumamente altos de los parámetros poblacionales con el modelo POPAN, así como errores estándar e intervalos de confianza poco confiables, posiblemente por bajos tamaños muestrales. Con base en lo anterior, la estimación de abundancia mediante modelos cerrados y abiertos se acotó a las primeras cuatro temporadas (2009 a 2013). Así mismo, la abundancia reportada en el presente estudio corresponde únicamente a los individuos marcados (fotografiados) en el área de estudio, y no concierne a una estimación para todo el Golfo de California.

### 2.5.1 Modelos cerrados

Los modelos cerrados son empleados en una población cuando el periodo de estudio es relativamente corto, ya que se supone que la población de interés está cerrada geográfica y demográficamente (Chao y

Huggins, 2005; Cooch y White, 2018), por lo que el tamaño de la población será constante durante el periodo de estudio (Pollock *et al.*, 1990). Estos se rigen bajo los siguientes supuestos:

- La población permanece constante durante el periodo de estudio (no hay inmigración y emigración, muertes o nacimientos).
- Los animales no pierden sus marcas.
- Las marcas se identifican correctamente.
- Todos los animales tienen la misma probabilidad de ser foto-identificados.

La abundancia de los calderones de aletas cortas por medio de modelos cerrados de captura-recaptura, se estimó utilizando la parametrización de probabilidad completa propuesta por Otis *et al.* (1978), la cual permite modelar las probabilidades de parámetros como la captura ( $p$ ) y recaptura ( $c$ ), así como la abundancia ( $N$ ) (Chao y Huggins, 2005). Los parámetros de captura ( $p$ ) y recaptura ( $c$ ) se establecieron como constantes ( $\cdot$ ) o dependientes del tiempo ( $t$ ). Por otra parte, el programa MARK considera en estos modelos la parametrización  $f_0$  como la cantidad de individuos que no fueron foto-identificados, la cual es representada en términos de  $N$  como un parámetro derivado.

Se consideró un conjunto de tres diferentes modelos, los cuales tienen diferentes combinaciones con respecto a la probabilidad de captura, empleando la función de enlace “Sin” para los parámetros de captura ( $p$ ) y recaptura ( $c$ ), y el método “2ndPart” para la estimación de la varianza. Los modelos se enlistan a continuación, así como una breve descripción de su función:

- $M_0$ : La probabilidad de captura y recaptura son iguales.
- $M_t$ : La probabilidad de captura y recaptura son las mismas en cualquier año, aunque pueden variar de un año a otro.
- $M_b$ : La probabilidad de captura y recaptura no son iguales debido a una respuesta conductual, es decir, el comportamiento de los calderones se modificó después de haber sido foto-identificados.

### 2.5.2 Modelos abiertos

Los modelos de captura-recaptura para poblaciones abiertas se aplican en estudios con un periodo de tiempo extenso, por lo que el tamaño de la población puede cambiar durante el periodo de estudio, es

por eso que la población se considera abierta a procesos como natalidad, mortalidad, migración e inmigración (Pollock y Alpizar-Jara, 2005).

La estimación de abundancia por medio de modelos abiertos se realizó utilizando el modelo POPAN, el cual es una parametrización del modelo Jolly-Seber (Schwarz y Arnason, 1996; Cooch y White, 2018). Dicho modelo considera parámetros como la probabilidad de captura ( $p$ ); la probabilidad de supervivencia aparente ( $\phi$ ), la cual es la probabilidad de que los individuos sobrevivan entre las ocasiones  $j$  y  $j + 1$ ; la abundancia de la superpoblación ( $M$ ), que representa el número total de calderones presentes en el área durante el periodo de estudio 2009 a 2013, siendo un parámetro clave en este modelo; y la probabilidad de entrada ( $pent$ ), es decir, la probabilidad de que un calderón de la superpoblación ( $M$ ) ingrese al área de estudio entre la ocasión  $j$  y  $j+1$  y sobreviva a la siguiente ocasión  $j + 1$ .

Se construyó un conjunto de cuatro diferentes modelos POPAN, considerando la variación de los parámetros de captura ( $p$ ) y supervivencia aparente ( $\phi$ ), los cuales fueron establecidos como constantes ( $\cdot$ ) o dependientes del tiempo ( $t$ ). Debido a que en el presente trabajo una captura es considerada como una foto-identificación, los supuestos bajo los que se rige el modelo hacen dicha distinción:

- Cada individuo foto-identificado en la ocasión  $j$ , tiene la misma probabilidad de ser recapturado en la ocasión  $j + 1$ .
- Cada individuo foto-identificado o no en la ocasión  $j$ , tiene la misma probabilidad de supervivencia hasta la ocasión  $j + 1$ .
- Los individuos no pierden sus marcas y éstas se identifican correctamente.
- El tiempo de muestreo es insignificante en relación con los intervalos entre las ocasiones de muestreo.
- Toda la emigración de la población es permanente.
- La probabilidad de foto-identificación es igual para todos los individuos (foto-identificados o no) en cada ocasión de muestreo.

Los parámetros y estadísticos que considera el modelo, así como su respectiva notación se enlistan a continuación:

$p_j$  = Probabilidad de ser foto-identificado en la ocasión  $j$ .

$\phi_j$  = Probabilidad de sobrevivir de la ocasión  $j$  a la ocasión  $j+1$ .

$M_j$  = Total de individuos foto-identificados justo antes de la ocasión  $j$ .

$U_j$  = Individuos no foto-identificados justo antes de la ocasión  $j$ .

$N_j = M_j + U_j$  = Tamaño de la población en la ocasión  $j$ .

$B_j$  = Número de entradas entre la ocasión  $j$  y la ocasión  $j+1$ .

Estadísticos:

$m_j$  = Número de individuos recapturados en la ocasión  $j$ .

$u_j$  = Número de individuos foto-identificados en la ocasión  $j$  que no habían sido foto-identificados.

$n_j = m_j + u_j$  = Número de individuos foto-identificados en la ocasión  $j$ .

$R_j$  = Número de individuos foto-identificados en la ocasión  $j + 1$  que fueron liberados, es decir, justo después de la muestra en la ocasión  $j$ .

$r_j$  = Número de individuos de  $R_j$  recapturados en ocasiones posteriores.

$z_j$  = Número de individuos de la población no foto-identificados en la ocasión  $j$ , pero foto-identificados posteriormente.

El modelo parte de la estimación del total de individuos foto-identificados en la población. Para construir el estimador es necesario igualar las tasas de recaptura de dos grupos distintos de individuos en la población durante la ocasión  $j$ , considerando a los individuos foto-identificados que no se recapturaron durante la ocasión  $j$  ( $M_i - m_i$ ), y el número de individuos foto-identificados en la ocasión  $j$  que fueron liberados ( $R_j$ ), esto de acuerdo al supuesto que todos los individuos tienen una probabilidad de captura igual (Pollock y Alpizar-Jara, 2005):

$$\frac{z_i}{M_i - m_i} \approx \frac{r_i}{R_i} \quad \Rightarrow \quad \hat{M}_j = m_j + \frac{R_j z_j}{r_j} \quad (1)$$

La supervivencia aparente, llamada así ya que el modelo no puede diferenciar entre pérdidas causadas por muerte o por una emigración permanente (Pollock y Alpizar-Jara, 2005), se estimó a partir de la proporción de individuos foto-identificados que estuvieron presentes en la ocasión  $j+1$  con respecto a los presentes en la ocasión  $j$ :

$$\hat{\phi}_j = \frac{\hat{M}_{j+1}}{\hat{M}_{j+R_j} - m_j} \quad (2)$$

La estimación de la probabilidad de captura se obtuvo haciendo uso de la proporción de individuos recapturados en la ocasión  $j$ , y el total de individuos foto-identificados justo antes de la ocasión  $j$ :

$$\hat{p}_j = \frac{m_j}{\hat{M}_j} \quad (3)$$

En cuanto a la estimación de la abundancia, se procedió a igualar las proporciones de la muestra y la población, posteriormente se hizo uso del estimador de Lincoln-Petersen:

$$\frac{m_j}{n_j} \approx \frac{M_j}{N_j} \quad \Rightarrow \quad \hat{N}_j = \frac{\hat{M}_j n_j}{m_j} \quad (4)$$

Finalmente, la estimación de la varianza se obtuvo empleando la siguiente ecuación:

$$var(\hat{N}_j | N_j) = N_j [N_j - E(n_j)] * \left[ \frac{M_j - E(m_j) + R_j}{M_j} \left( \frac{1}{E(r_j)} - \frac{1}{R_j} \right) + \frac{N_j - M_j}{N_j E(m_j)} \right] \quad (5)$$

### 2.5.3 Pruebas de bondad de ajuste

Un requisito previo para determinar la validez de los modelos cerrados o abiertos y evaluar si se cumplieron los supuestos subyacentes a este, son las pruebas de bondad de ajuste, las cuales evalúan los supuestos de homogeneidad en la probabilidad de supervivencia ( $\phi$ ) y captura ( $p$ ), comparando un modelo saturado (modelo donde el número de parámetros es igual al número de datos) con el modelo general dentro del conjunto de modelos (Cooch y White, 2018). Así mismo, evalúan la falta de ajuste o también denominado factor de inflación de varianza ( $\hat{C}$ ), basándose en pruebas de chi-cuadrado ( $X^2$ ) sobre los grados de libertad del modelo general (Choquet *et al.*, 2009). Al haber una falta de ajuste el modelo general se aleja del modelo saturado, por lo que  $\hat{C}$  tiende a aumentar, es decir, existe una sobredispersión

de los datos o una falta de ajuste ( $\hat{C} > 1$ ), por el contrario, si el valor de  $\hat{C}$  es igual a uno, es indicativo de que la estructura del modelo es correcta (Cooch y White, 2018).

Por consiguiente, se construyó un modelo Cormack-Jolly-Seber (CJS) totalmente dependiente del tiempo ( $\phi_t p_t$ ), considerado como un modelo general completamente parametrizado debido a que teóricamente es el que mejor se ajusta a los datos, así como el análisis inicial en las pruebas de bondad de ajuste (Burnham y Anderson, 2002; Cooch y White, 2018). Estas pruebas se realizaron a través del programa RELEASE (disponible en el programa MARK), el cual ofrece información de las fuentes referentes a la falta de ajuste desde el punto de vista estadístico y biológico a través de las pruebas TEST2, la cual es sensible a efectos de captura a corto plazo o la emigración temporal, evaluando el supuesto de homogeneidad en la probabilidad de captura de los individuos; y la prueba TEST3, la cual evalúa el supuesto de que los individuos marcados tienen la misma probabilidad de sobrevivir entre las ocasiones de muestreo (Cooch y White, 2018).

Sin embargo, el programa RELEASE no arrojó resultados referentes a la prueba TEST3, situación que generalmente ocurre cuando los datos son escasos (Cooch y White, 2018), por lo que la estimación del factor de inflación de varianza ( $\hat{C}$ ) se obtuvo mediante Bootstrap (disponible en el programa MARK). Esto consiste en simular y remuestrear los historiales de encuentro de cada uno de los individuos con base en las estimaciones del modelo general (Burnham y Anderson, 2002). Para obtener dicho valor se generaron 1000 simulaciones, y se hizo uso de la desviación observada (desviación del modelo general), dividida por la desviación esperada (media de las desviaciones simuladas).

#### 2.5.4 Selección del mejor modelo

Todos los modelos fueron seleccionados con base en el criterio de información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés) (Akaike, 1973; Burnham y Anderson, 2002; Cooch y White, 2018). Este criterio se calculó para cada uno de los modelos, el cual establece que al menos un modelo de entre el conjunto de modelos se sustenta adecuadamente a los datos. El AIC se calculó partiendo de la siguiente ecuación:

$$AIC = -2 \ln \mathcal{L}(\hat{\theta} | \text{datos}) + 2K \quad (6)$$

Donde:

$\mathcal{L}$  = Probabilidad del modelo.

$\hat{\theta}$  = Vector de los diversos parámetros estimados de acuerdo a los datos.

$K$  = número de parámetros estimables en el modelo.

Cuando el ajuste del modelo aumenta,  $-2 \ln \mathcal{L}$  disminuye, por lo que el AIC también disminuye, mientras que si el número de parámetros aumenta ( $K$ ), existe una mayor incertidumbre, incrementando el valor del AIC; para generar un equilibrio se aplica una penalización ( $2K$ ) por el número de parámetros (Cook y White, 2018). No obstante, cuando existe una gran cantidad de parámetros con relación al tamaño de muestra, el AIC puede funcionar inadecuadamente, por lo que se consideró el Criterio de Información de Akaike ajustado para tamaños de muestra pequeñas ( $AIC_c$ , Hurvich y Tsai, 1989; Burnham y Anderson, 2002), donde, al adicionarse el factor de inflación de varianza ( $\hat{C}$ ), existe una modificación en la verosimilitud, denominándose como quasi-verosimilitud (Ec. 7; Lebreton *et al.*, 1992; Burnham y Anderson, 2002).

$$QAIC_c = - \left[ \frac{2 \log(\mathcal{L}(\hat{\theta}))}{\hat{c}} \right] + 2K + \frac{2K(K+1)}{n-K-1} \quad (7)$$

Con base en lo anterior, se seleccionó el modelo que tuviera el valor más bajo de  $QAIC_c$  dentro del conjunto de modelos, debido a que es considerado como el modelo más parsimonioso, y como aquel que sustenta de una mejor manera a los datos (Burnham y Anderson, 2002; Cooch y White, 2018).

## 2.6 Caracterización de la distribución espacio-temporal

Para caracterizar la distribución espacial de los avistamientos se hizo uso de la posición geográfica de cada uno ( $n = 33$ ), así como del tamaño de grupo estimado en campo, registrados durante el periodo 2009-2018. Todos los avistamientos fueron pareados a la batimetría del sitio en el que fueron registrados, haciendo uso de los datos de batimetría obtenidos mediante ecosonda. Los avistamientos que no contaron con datos de batimetría ( $n = 16$ ), se obtuvieron de la Carta Batimétrica General de los Océanos (GEBCO por sus siglas en inglés; GEBCO, 2019), con una resolución espacial de  $0.00833^\circ = 1 \text{ km}$  y extraída con ayuda del Sistema de Información Geográfica QGIS versión 3.6.0 (QGIS Development Team, 2019).

Posteriormente se elaboraron mapas con el software previamente mencionado, de manera general (es decir, todos los avistamientos registrados en un mapa), así como mapas de los avistamientos de acuerdo a la estación y periodo de transición en que fueron registrados.

## 2.7 Análisis temporal de las tasas de encuentro

Se utilizó inferencia bayesiana con el fin de obtener un modelo estacional el cual permitiera ver las variaciones en las tasas de encuentro (No. Individuos  $h^{-1}$ ) de manera estacional e inter-anual. Para el análisis se consideraron únicamente los avistamientos con esfuerzo de navegación ( $n = 31$ ) registrados con el GPS de 2009 a 2018. Se realizó una homogeneización de la unidad de muestreo, es decir, una agrupación semanal de los datos (fecha, horas de esfuerzo, grupo y número de animales), utilizando el día juliano para centrar la fecha de cada una de las semanas.

El modelo fue escrito empleando el lenguaje JAGS a través del software estadístico R (R Core Team, 2017), implementado en Rstudio y la paquetería “r2jags” (Plummer, 2018), en donde se corrieron 90,000 iteraciones, se simuló tres cadenas paralelas de Markov Monte Carlo (MCMC, por sus siglas en inglés), 9,000 iteraciones de calentamiento, y para evitar la autocorrelación, se mantuvo una iteración por cada diez. Los valores de la tasa de encuentro ( $t$ ) se representaron con una verosimilitud normal logarítmica:

$$f(t; \mu, \sigma) = \frac{1}{t\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-(\ln(t)-\mu)^2/2\sigma^2} \quad (8)$$

Donde  $\mu$  es la media de la distribución y  $\sigma$  la desviación estándar. El modelo se ajustó a una función sinusoidal, la cual se caracteriza por describir una oscilación repetitiva (Cromer, 1998). Dicha función puede ser descrita por la siguiente ecuación:

$$\mu = \alpha_1 \left( \text{sen} \left( \frac{2\pi}{T} x + \alpha_2 \right) + \alpha_3 \right) \quad (9)$$

Donde:

$\alpha_1$  = Amplitud de la oscilación.

$T$  = Periodo (días del año).

$x$  = Variable independiente (día juliano).

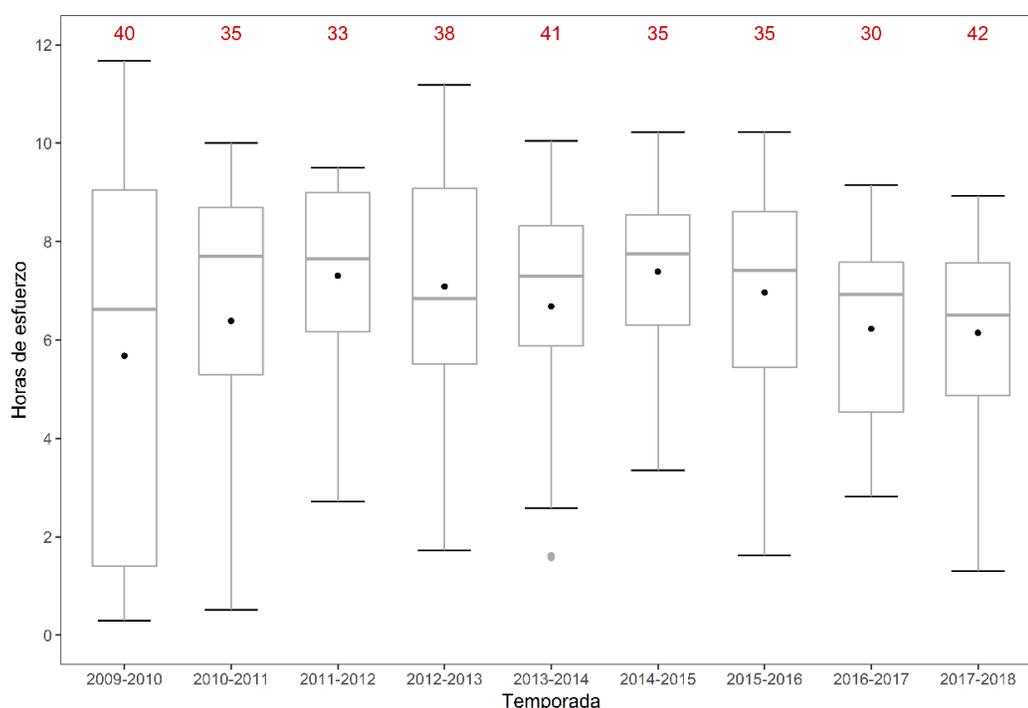
$\alpha_2 + \alpha_3$  = Fase inicial.

Posteriormente, con la finalidad de ver las tendencias de los cambios en las tasas de encuentro entre años, se obtuvieron los residuales del modelo estacional, los cuales son el resultado de la tasa de encuentro observada menos la tasa de encuentro predicha por el modelo. En el presente trabajo se han llamado "anomalías en las tasas de encuentro", las cuales fueron representadas haciendo uso de la media de los residuales del modelo estacional.

## Capítulo 3. Resultados

### 3.1 Esfuerzo de observación

Durante el periodo de estudio 2009 a 2018 se llevaron a cabo 329 navegaciones, acumulando un total de 2,182.62 horas de esfuerzo de observación, con una duración promedio por navegación de  $6.6 \pm 2.4$  horas (Figura 4).

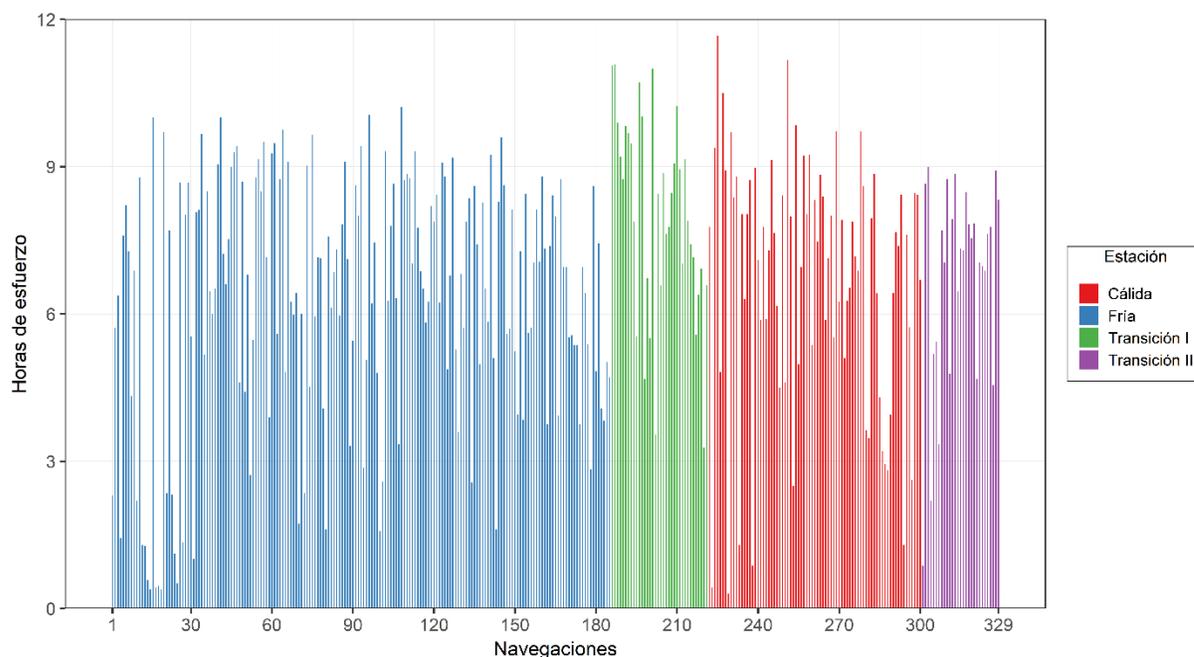


**Figura 4.** Esfuerzo de observación realizado en el área de estudio de 2009 a 2018. El número de navegaciones realizadas durante cada temporada se muestra en color rojo en la parte superior de cada una de las cajas, las cuales muestran la media (representadas por un círculo negro), mediana, cuartil inferior y superior, así como valor mínimo y máximo.

Para determinar si el esfuerzo entre temporadas fue similar, se realizó una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, esto debido a que los supuestos de normalidad y homoscedasticidad no se cumplieron, con un valor de  $p < 0.05$ , respectivamente. Dicha prueba no mostró diferencias estadísticamente significativas (Kruskal-Wallis,  $H = 12.56$ ,  $n = 329$ ,  $g. l. = 8$ ,  $p = 0.12$ ), por lo que el esfuerzo de observación entre las temporadas de estudio fue homogéneo.

### 3.1.1 Esfuerzo de observación por estación

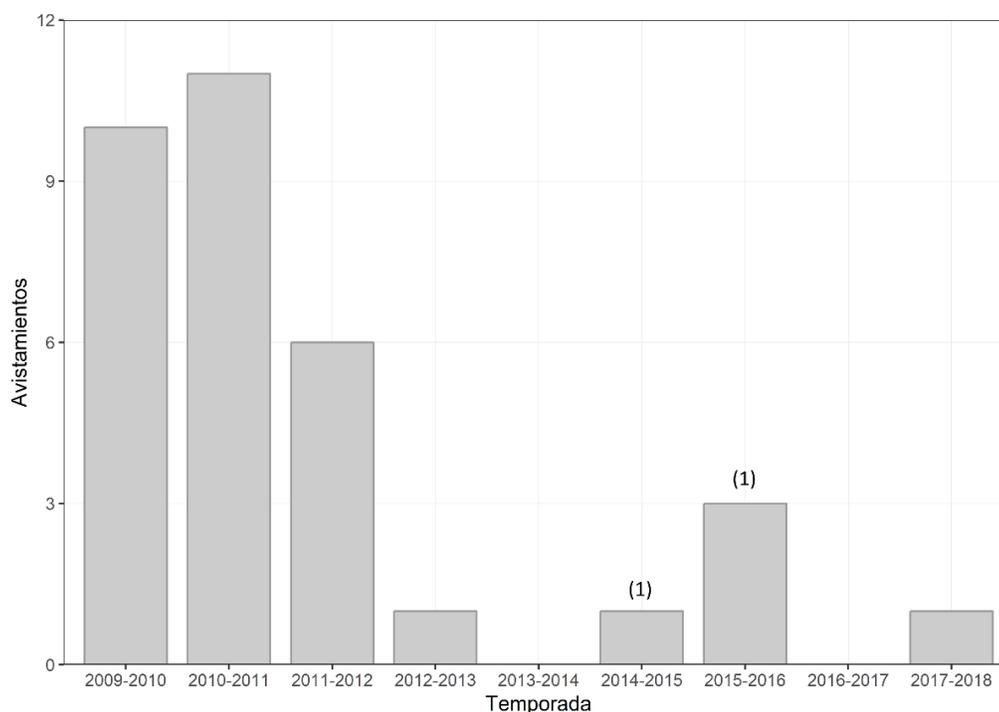
Durante la estación fría se realizó un esfuerzo de observación de 1,167 horas y 185 navegaciones, seguido de la estación cálida, con 533 horas de esfuerzo y 79 navegaciones realizadas. El menor esfuerzo se registró durante los periodos de transición (junio y noviembre) (Figuras 5).



**Figura 5.** Esfuerzo de observación realizado durante cada navegación en el periodo de estudio 2009 a 2018. Se encuentran representadas por un color correspondiente a la estación en que se realizó. La transición I corresponde al mes de junio y la transición II al mes de noviembre.

### 3.2 Avistamientos

Se registraron un total de 33 avistamientos, de los cuales 31 fueron el resultado de un esfuerzo dedicado a la observación de cetáceos, mientras que los dos restantes fueron avistamientos incidentales, es decir, que no hubo un esfuerzo de observación dedicado. Durante las primeras tres temporadas se presentó un mayor número de avistamientos, con un total de 27, y, se registró hasta un mínimo de un avistamiento para temporadas posteriores. Sin embargo, durante las temporadas 2013-2014 y 2016-2017, no se presentaron avistamientos de calderones de aletas cortas (Figura 6). Cabe mencionar que la técnica de foto-identificación se aplicó en cada uno de los avistamientos, obteniendo un total de 9,815 fotografías de ambos costados de la aleta dorsal (Tabla 1).



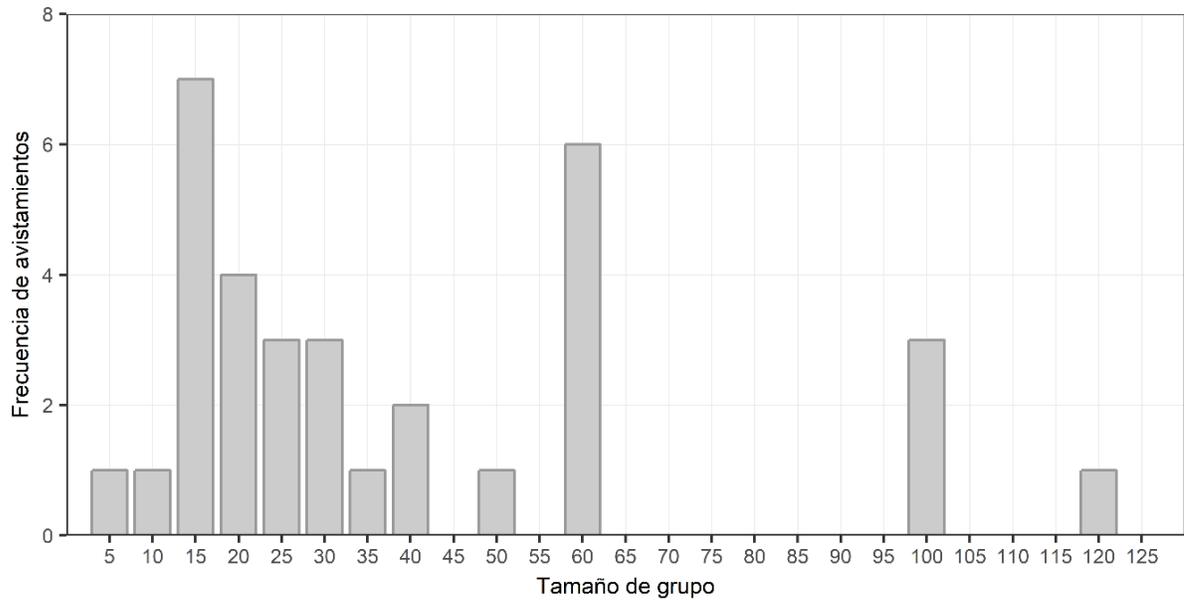
**Figura 6.** Número de avistamientos de calderones de aletas cortas registrados en todas las temporadas que abarca el estudio. En paréntesis se muestran los avistamientos incidentales registrados fuera del esfuerzo de observación dedicado.

**Tabla 1.** Resumen del total de fotografías de individuos tomadas durante el periodo 2009-2018.

	Temporada									TOTAL
	2009-2010	2010-2011	2011-2012	2012-2013	2013-2014	2014-2015	2015-2016	2016-2017	2017-2018	
<b>Fotografías</b>	3,970	2,975	974	809	0	115	478	0	494	<b>9,815</b>

### 3.2.1 Tamaño de grupo

Los avistamientos tuvieron un tamaño de grupo promedio de  $38.9 \pm 30.53$  individuos (intervalo = 5-120,  $n = 33$ ), siendo más frecuentes los avistamientos con un tamaño de grupo conformado por 15 individuos, los cuales se registraron en 7 ocasiones, seguido de un tamaño de grupo de 60 individuos, registrados en seis ocasiones. El grupo con un tamaño máximo estuvo conformado por 120 individuos, el cual solo se registró en una ocasión (Figura 7).



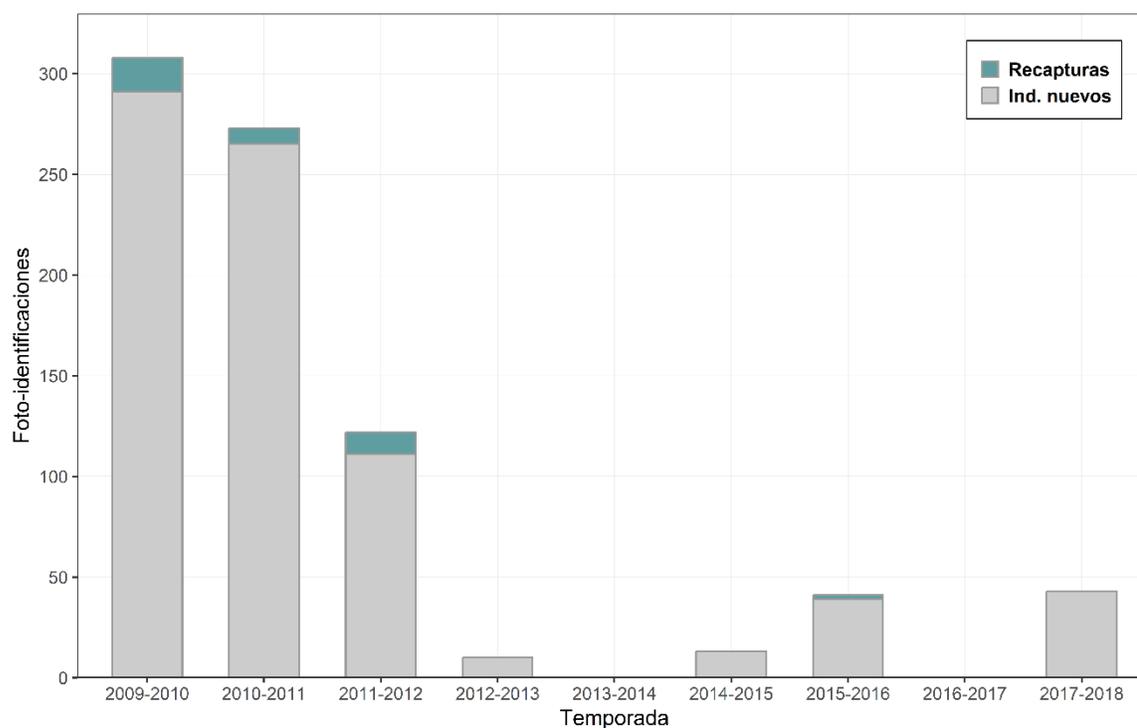
**Figura 7.** Frecuencia del tamaño de grupo de calderones de aletas cortas por avistamiento durante 2009-2018.

### 3.3 Identificación fotográfica

#### 3.3.1 Comparación intra-temporada

Se tomaron un total de 9,815 fotografías durante el proceso de foto-identificación, de las cuales 1,108 presentaron una excelente calidad, por lo que fueron consideradas para el establecimiento de pares, obteniendo un total de 772 calderones foto-identificados.

Durante la comparación intra-temporada se obtuvieron 38 recapturas, dando como resultado un total de 734 calderones de aletas cortas foto-diferenciados. Durante las primeras tres temporadas se obtuvo el mayor número de recapturas, con un total de 36 (Figura 8). La información detallada con respecto a las recapturas intra-temporada se presenta en la Tabla 2.



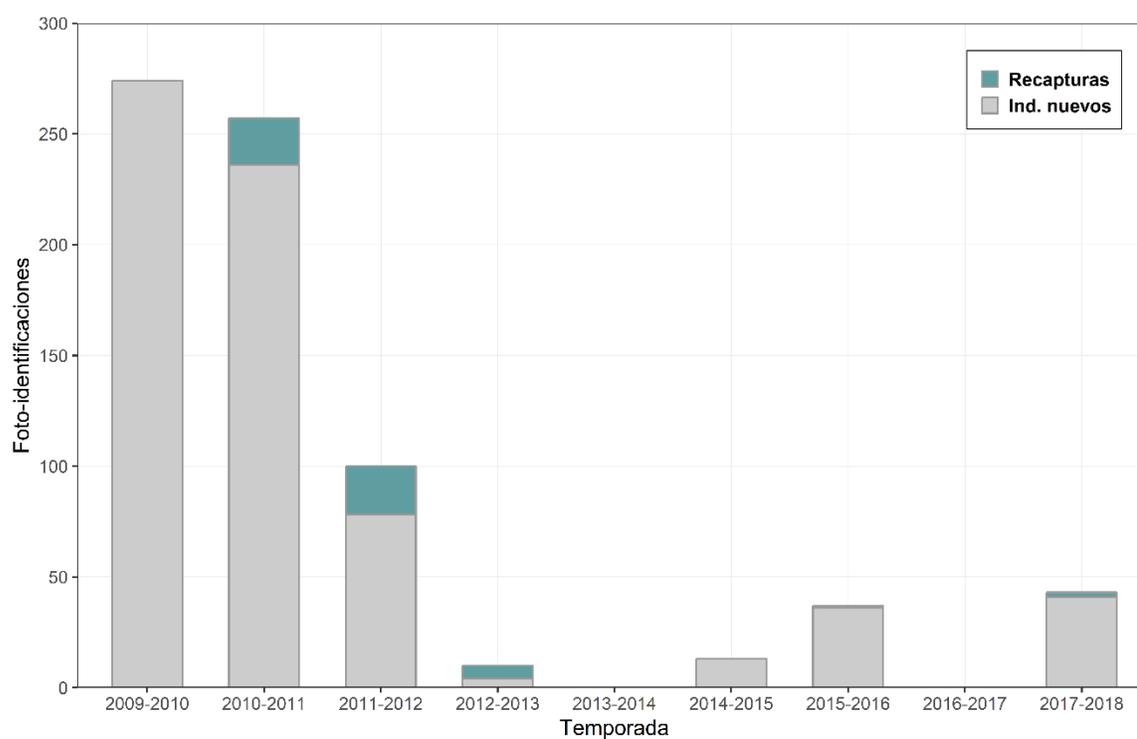
**Figura 8.** Individuos foto-diferenciados y recapturas obtenidas de la comparación intra-temporada.

**Tabla 2.** Información obtenida durante el proceso de foto-identificación en la comparación intra-temporada. Las temporadas 2013-2014 y 2016-2017 no fueron incluidas en la tabla debido a la ausencia de avistamientos.

	Temporada						
	2009-2010	2010-2011	2011-2012	2012-2013	2014-2015	2015-2016	2017-2018
<b>Foto-identificaciones</b>	291	265	111	10	13	39	43
<b>Foto-identificaciones con aleta dorsal izquierda y derecha</b>	110	117	60	10	2	15	22
<b>Derechas únicas</b>	162	120	47	0	4	16	15
<b>Izquierdas únicas</b>	19	28	4	0	7	8	6
<b>Recapturas</b>	17	8	11	0	0	2	0
<b>Individuos foto-diferenciados</b>	274	257	100	10	13	37	43

### 3.3.2 Comparación Inter-temporada

De las 734 foto-identificaciones obtenidas de las comparaciones intra-temporada, se realizaron un total de 126,040 comparaciones inter-temporada, obteniendo un total de 682 calderones de aletas cortas foto-diferenciados, de los cuales el 92.2% fueron transitorios, es decir, que solo se capturaron una vez, y el 7.7% ( $n = 52$ ) fueron capturados dos veces. Las tres temporadas consecutivas de 2010-2011, 2011-2012 y 2012-2013 concentraron el mayor número de recapturas, con un total de 49 (Figura 9). Cabe mencionar que ningún individuo fue recapturado en más de dos temporadas seguidas.



**Figura 9.** Individuos foto-diferenciados y recapturas obtenidas de la comparación inter-temporada

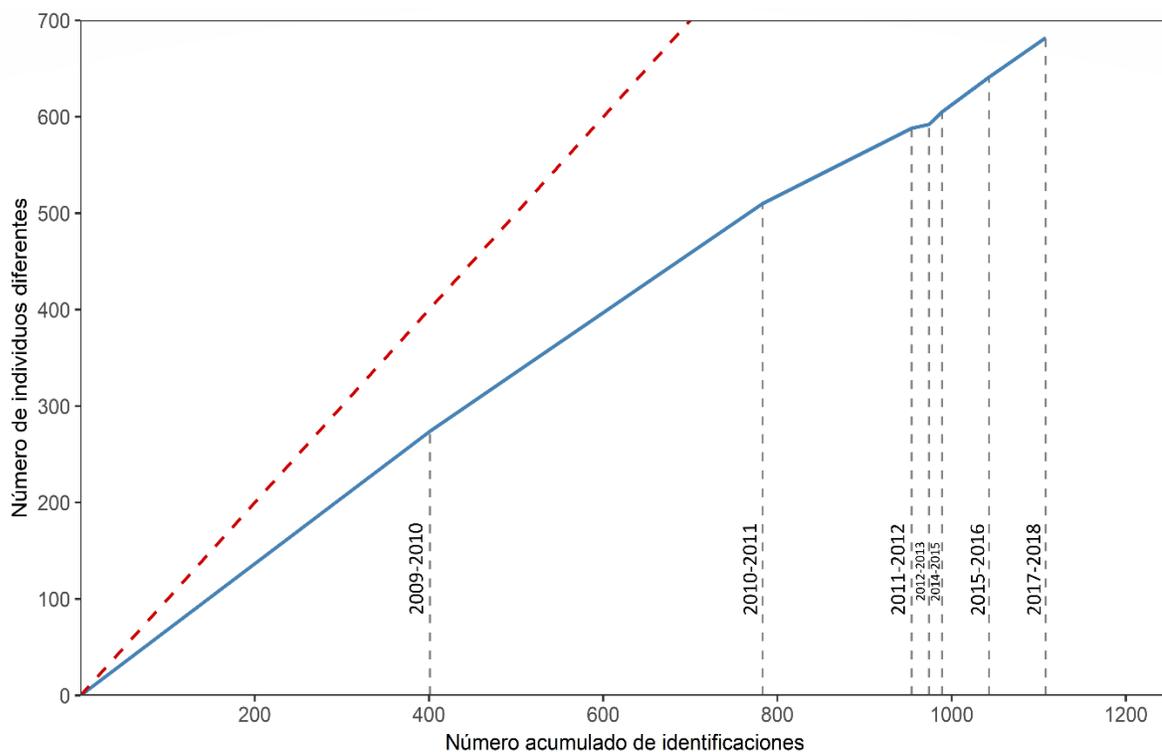
De los 52 individuos recapturados, el 67% ( $n = 35$ ) se recapturó en un intervalo de una temporada, seguido del 27% ( $n = 14$ ) de recapturas con un intervalo de dos temporadas, y un intervalo máximo de ocho temporadas con solo un individuo recapturado (Tabla 3).

**Tabla 3.** Información de las recapturas obtenidas durante la comparación inter-temporada. Las temporadas 2013-2014 y 2016-2017 no fueron incluidas en la tabla debido a la ausencia de avistamientos.

		Temporada						
		2009-2010	2010-2011	2011-2012	2012-2013	2014-2015	2015-2016	2017-2018
Temporada	2009-2010	-	21	8	0	0	0	1
	2010-2011	-	-	14	6	0	0	1
	2011-2012	-	-	-	0	0	1	0
	2012-2013	-	-	-	-	0	0	0
	2014-2015	-	-	-	-	-	0	0
	2015-2016	-	-	-	-	-	-	0
	2017-2018	-	-	-	-	-	-	-

### 3.3.3 Curva de descubrimiento

La curva de descubrimiento muestra un aumento constante de nuevos individuos, lo que sugiere que aún no se han fotografiado todos los que alguna vez llegan a estar presentes en el área de estudio (Figura 10). No obstante, es importante mencionar que se encuentra lejos de la pendiente de los 45°, indicando que se está avanzando en la foto-identificación de la mayoría de los individuos dentro de toda la población. Por otra parte, es importante destacar que del total de calderones foto-diferenciados ( $n = 682$ ), el mayor aporte fotográfico se presentó durante la segunda (2010-2011) y tercera (2011-2012) temporadas, con el 86% de los individuos fotografiados.



**Figura 10.** Curva de descubrimiento del número total de calderones de aletas cortas foto-diferenciados contra el número acumulado de identificaciones de 2009 a 2018. La línea discontinua roja indica una relación 1:1. Las líneas discontinuas verticales en gris indican el número acumulado de identificaciones en cada una de las temporadas.

### 3.4 Estimación de abundancia

#### 3.4.1 Historiales de encuentro

El total de historiales de encuentro usados en la estimación de abundancia para el periodo 2009 -2013 (ver explicación en la sección 2.5) fue de 592, de los cuales el 1.35 % ( $n = 8$ ) correspondieron a historiales de encuentro únicos. El resumen de los datos obtenidos por medio de los historiales de encuentro se presenta en la Tabla 4.

**Tabla 4.** Matriz m-reducida de los historiales de encuentro utilizados para la estimación de abundancia de calderones de aletas cortas por medio de modelos abiertos y cerrados de captura-recaptura durante el periodo 2009-2013.  $R(i)$  = total de individuos foto-identificados en la ocasión  $i$ ,  $m(i, j)$  = individuos recapturados en la ocasión  $j$ ,  $r(i)$  = total de individuos recapturados en ocasiones posteriores que pertenecen a  $R(i)$ ,  $z(j)$  = individuos recapturados antes o después de la ocasión  $j$ , pero no durante esa ocasión.

Temporada $i$	$R(i)$	$m(i, j)$			$r(i)$
		2010-2011	2011-2012	2012-2013	
2009-2010	274	21	8	0	29
2010-2011	257	-	14	6	20
2011-2012	100	-	-	0	0
$m(j)$		21	22	6	
$z(j)$		8	6	0	

### 3.4.2 Pruebas de bondad de ajuste

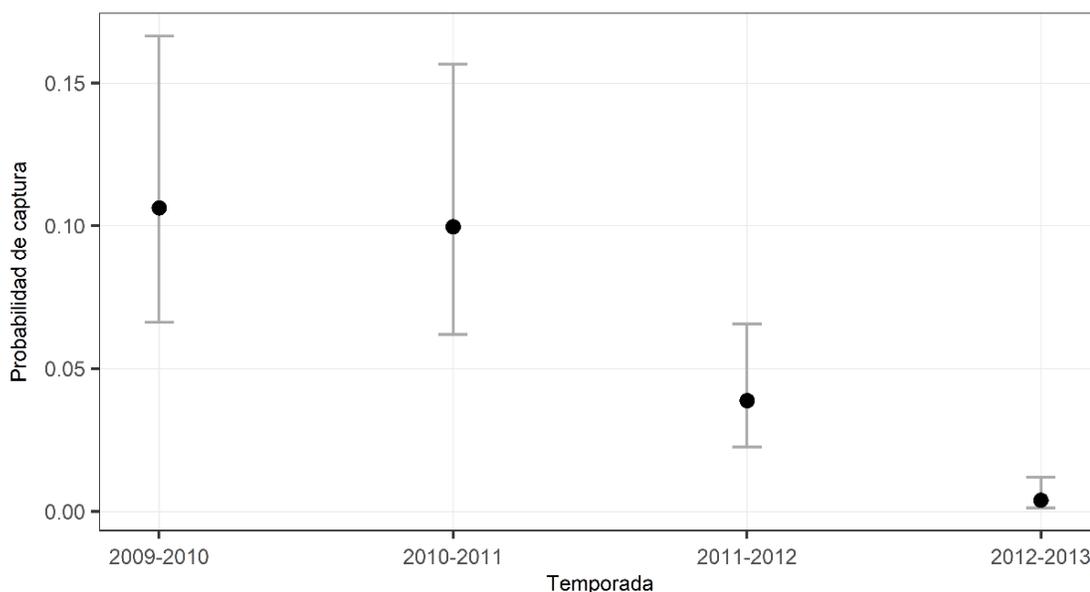
El programa RELEASE arrojó un valor general de TEST2 de  $X^2= 2.1646$ , un valor  $p = 0.1412$  y 1 grado de libertad, por lo que al 95% de confianza ( $\alpha=0.05$ ), no existen diferencias estadísticamente significativas, es decir, la probabilidad de captura entre los individuos es igual. El valor del factor de inflación de varianza ( $\hat{C}$ ) fue de 2.009 (valor obtenido mediante bootstrap), lo que indicó una significativa falta de ajuste; dicho valor se utilizó en el ajuste de modelos posteriores.

### 3.4.3 Modelos cerrados

Después de ajustar y comparar los modelos propuestos, el modelo más parsimonioso y recibiendo todo el soporte de los datos fue  $M_t$  (probabilidad de captura y recaptura son las mismas en cualquier año, aunque pueden variar de un año a otro) con respecto a los otros dos modelos (Tabla 5; Peso QAIC<sub>c</sub>=1). Con respecto a las probabilidades de captura ( $p$ ) obtenidas en dicho modelo ( $M_t$ ), se observó un decremento de 0.10 (2009-2010) a 0.003 (2012-2013) (Figura 11).

**Tabla 5.** Resumen de los criterios de la selección del mejor modelo utilizando la parametrización de probabilidad completa para poblaciones cerradas propuesta por Otis et al. (1978).  $\Delta\text{QAIC}_c$  = diferencia entre el  $\text{QAIC}_c$  del mejor modelo y el modelo en cuestión,  $\text{Peso QAIC}_c$  = proporción de soporte a favor del modelo.

Modelo	Estructura del modelo	$\text{QAIC}_c$	$\Delta\text{QAIC}_c$	Peso $\text{QAIC}_c$	Verosimilitud del modelo	No. Parámetros	Desviación
$M_t$	$f_0, p(t) = c(t)$	-2357.34	0	1	1	5	16.16
$M_b$	$f_0, p(\cdot), c(\cdot)$	-2309.12	48.22	0	0	3	68.40
$M_0$	$f_0, p(\cdot) = c(\cdot)$	-2161.66	195.68	0	0	2	217.86



**Figura 11.** Probabilidad de captura ( $p$ ) del modelo con mejor ajuste a los datos ( $M_t$ ) durante 2009 a 2013. Se muestran los intervalos de confianza al 95%.

El modelo arrojó una estimación de abundancia de 2,578.20 calderones (ES = 327.44, IC 95% = 2,032.89 – 3,329.89) en el área de estudio durante el periodo 2009 a 2013. De acuerdo a este modelo el número de calderones que no se vieron durante el mismo periodo fue de  $f_0 = 1,986.20$  calderones (ES = 464.15, IC 95% = 1,076.46 – 2,895.94).

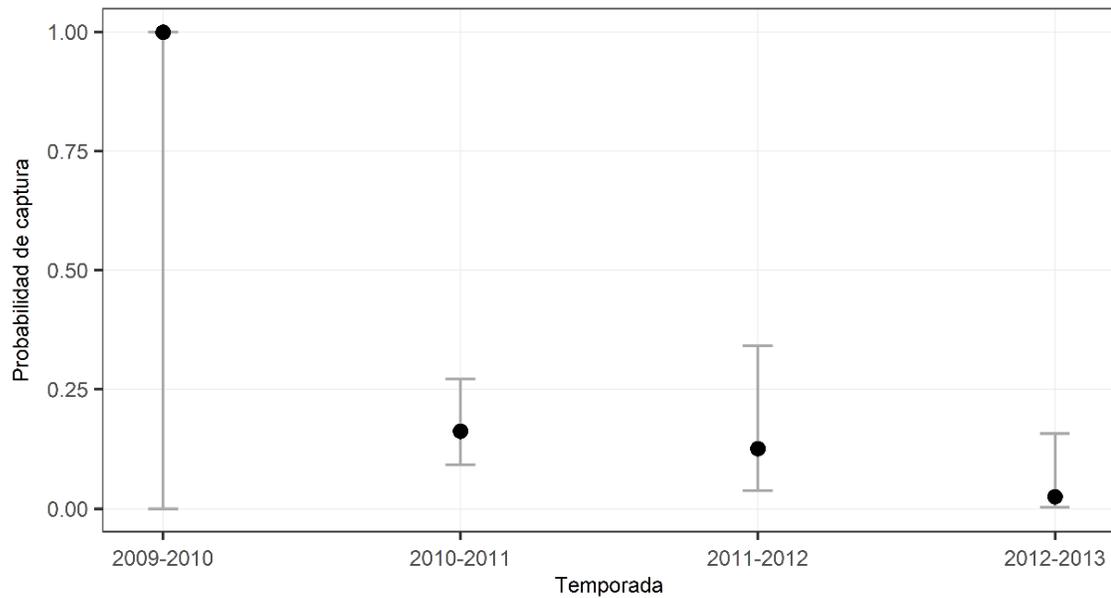
### 3.4.4 Modelos abiertos

El modelo más parsimonioso fue  $p(t), \phi(\cdot), pent(t)$ , presentando el 49% del soporte de los datos (Tabla 6, No. Modelo = 1); dicho modelo considera que la probabilidad de captura y la probabilidad de entrada en el área de estudio varían con el tiempo, mientras que la probabilidad de supervivencia aparece de manera constante.

**Tabla 6.** Resumen de los resultados de los modelos POPAN. Los modelos se encuentran enumerados en orden descendente de acuerdo al valor más bajo de QAIC<sub>c</sub>.  $\Delta QAIC_c$  = diferencia entre el QAIC<sub>c</sub> del mejor modelo y el modelo en cuestión, Peso QAIC<sub>c</sub> = proporción de soporte a favor del modelo.

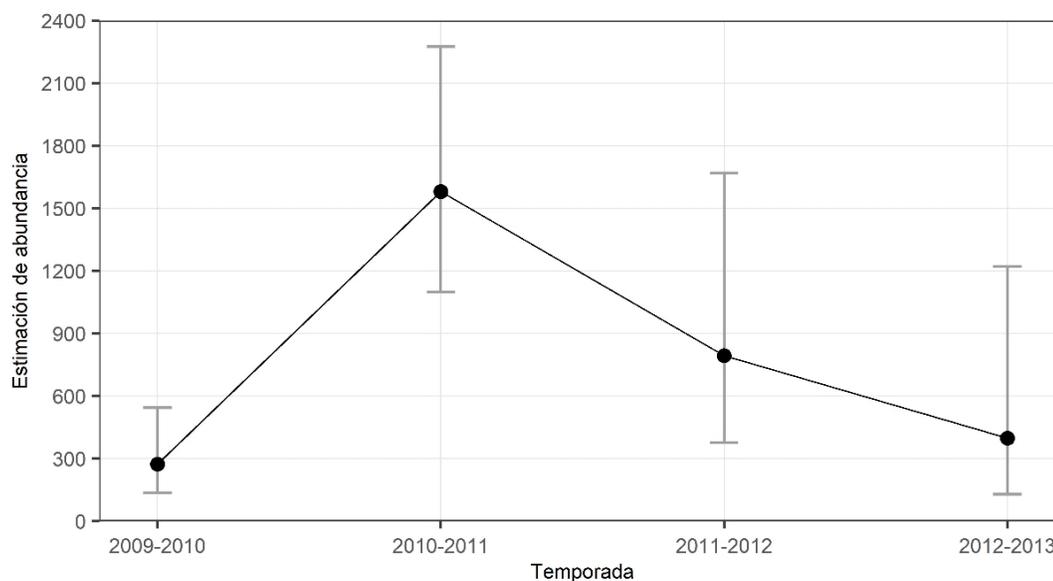
No. Modelo	Estructura del modelo	QAIC <sub>c</sub>	$\Delta QAIC_c$	Peso QAIC <sub>c</sub>	Verosimilitud del modelo	No. Parámetros	Desviación
I	$p(t), \phi(\cdot), pent(t)$	222.02	0	0.49	1	6	-582.94
II	$p(\cdot), \phi(t), pent(t)$	222.46	0.43	0.39	0.80	6	-582.50
III	$p(t), \phi(t), pent(t)$	225.29	3.26	0.09	0.19	8	-583.77
IV	$p(\cdot), \phi(\cdot), pent(t)$	228.97	6.94	0.01	0.031	5	-573.96

La probabilidad de captura anual ( $p$ ) varió con respecto al tiempo, de 0.02 a 0.16, con la probabilidad de captura más alta obtenida durante la temporada 2010-2011 ( $p = 0.16$ , ES = 0.045), y la más baja en 2012-2013 ( $p = 0.02$ , ES = 0.024); así mismo, la probabilidad de captura para la primera temporada no pudo ser estimada, debido a que algunos parámetros suelen ser confundidos (no se pueden estimar individualmente) con otros parámetros del modelo, lo cual suele reflejarse por los grandes errores estándar, intervalos de confianza muy amplios, así como estimaciones cercanas a uno (Figura 12). Por otra parte, el modelo arrojó una probabilidad de supervivencia aparente ( $\phi$ ) de 0.50 (ES = 0.16, IC 95% = 0.21 – 0.78). Con respecto a la probabilidad de entrada ( $pent$ ), es decir, la probabilidad de que un calderón de la superpoblación ingresara al área de estudio durante 2009-2013, varió entre 0 y 0.84; cabe mencionar que  $pent_2$  y  $pent_3$  no pudieron ser estimados, esto debido a cuestiones similares a los parámetros de probabilidad de captura.



**Figura 12.** Probabilidad de captura ( $p$ ) del modelo POPAN con mejor ajuste. Se muestran los intervalos de confianza al 95%.

La abundancia por temporadas de calderones de aletas cortas que visitaron el área de acuerdo al modelo de mejor ajuste ( $p(t), \phi(\cdot), pent(t)$ ), varió entre 274 y 1,580 individuos, mostrando una tendencia decreciente a partir de 2010-2011, temporada donde se presentó la mayor estimación de abundancia, con un total de 1,580 individuos (IC 95% = 1,098.05–2,275.54; Figura 13). La información detallada de la estimación de abundancia para cada una de las temporadas se muestra en la Tabla 7. A su vez, el modelo arrojó una estimación de la superpoblación de 2,270 individuos (IC 95% = 1,779.31–2,898.08), lo que representa a todos aquellos calderones de aletas cortas que pasaron por el área de estudio de 2009 a 2013.



**Figura 13.** Estimaciones de abundancia por temporadas de calderones de aletas cortas que visitaron el área de acuerdo al modelo POPAN con mejor ajuste. Se muestran los intervalos de confianza al 95%.

**Tabla 7.** Estimación de la abundancia de calderones de aletas cortas por temporadas en la región oriental de las Grandes Islas de acuerdo al modelo con mejor ajuste.

Temporada	Abundancia	Error estándar	Abundancia mínima (Q 2.5%)	Abundancia máxima (Q 97.5%)
2009-2010	274.17	98.87	138.15	544.09
2010-2011	1580.72	296.39	1098.05	2275.54
2011-2012	793.81	312.54	377.19	1670.55
2012-2013	398.63	247.38	130.22	1220.21

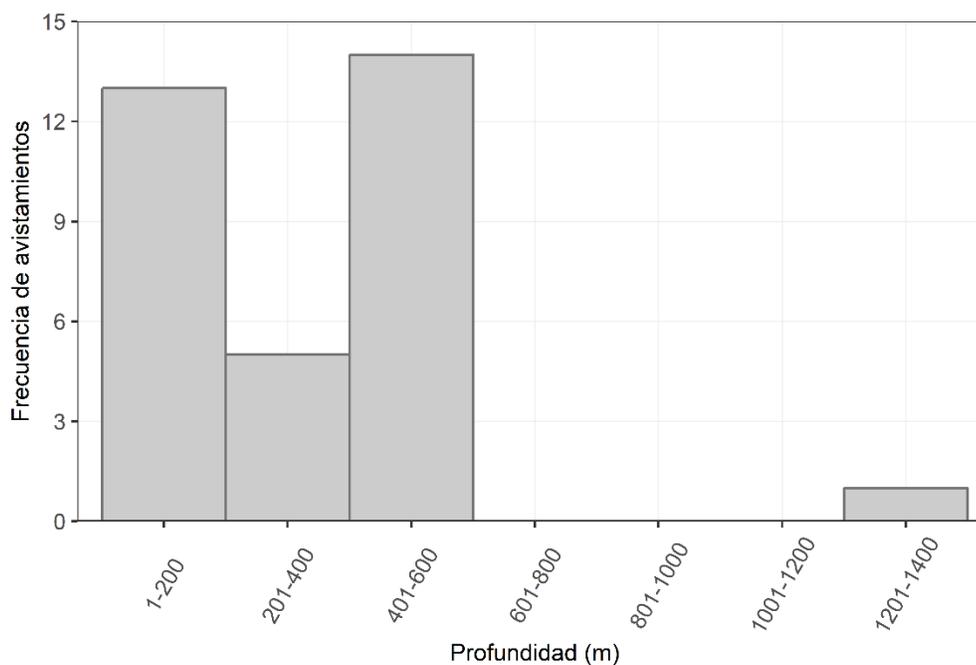
### 3.5 Distribución espacio-temporal

Los avistamientos de calderones de aletas cortas durante el periodo 2009-2018 se localizaron principalmente en la parte suroccidental de Isla Tiburón e Isla Dátil y alrededor de Isla San Esteban (Figura 15). Fueron registrados en zonas con profundidades desde los 78 a los 1,248 m (Tabla 8), con una mayor frecuencia de avistamientos entre los 400 y 600 m de profundidad, y una menor frecuencia de avistamientos en aguas > 1,200 m (Figura 14). Los avistamientos registrados durante la estación fría y la

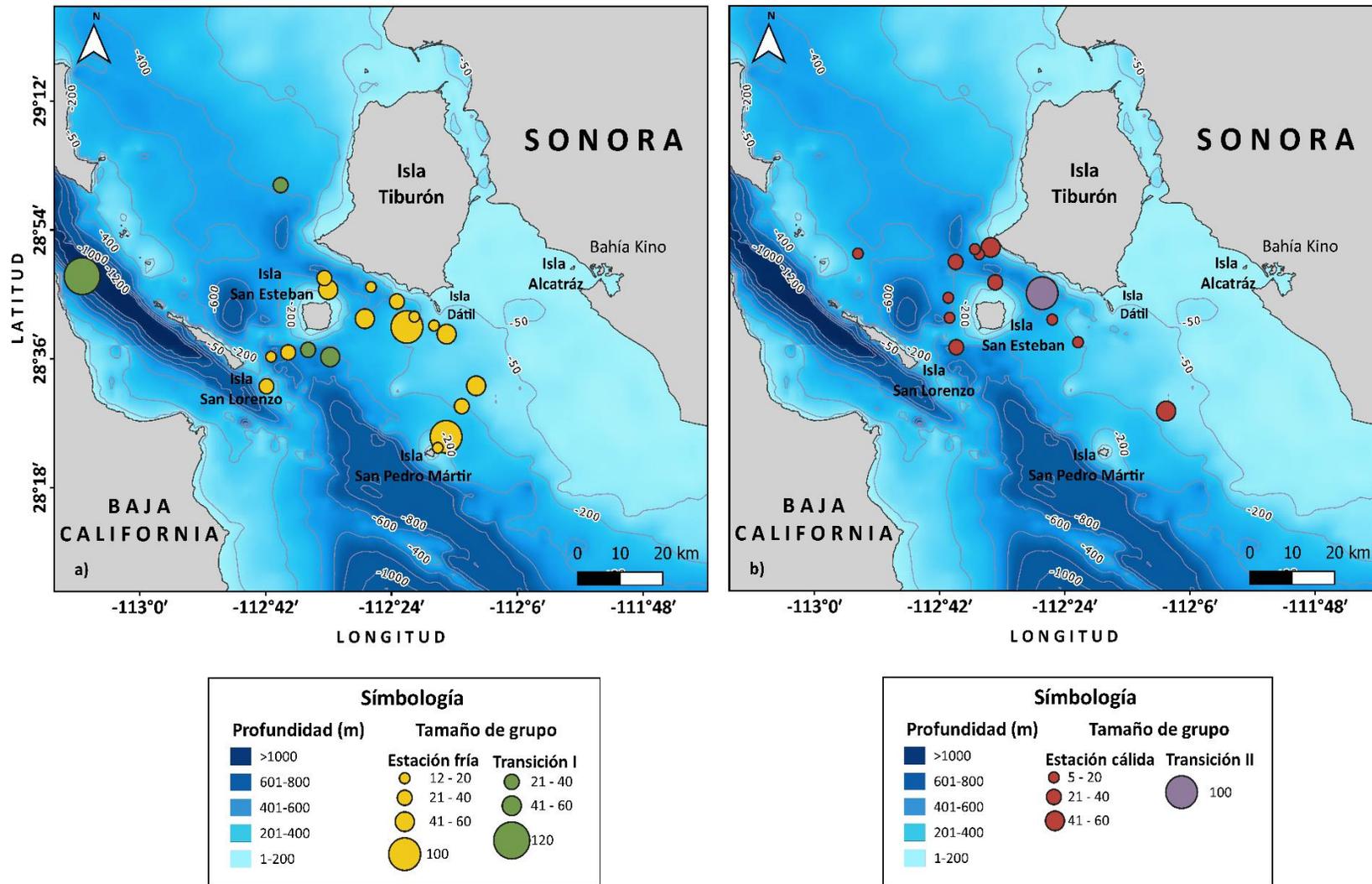
transición uno (junio) se distribuyeron principalmente en la parte suroccidental de Isla Tiburón y nororiental de Isla San Pedro Mártir (Figura 15a). Durante la estación cálida y la transición dos (noviembre), se presentaron distribuidos en la parte norte y suroccidental de Isla San Esteban (Figura 15b).

**Tabla 8.** Promedio, intervalo cerrado y desviación estándar (DE) de la profundidad y tamaño de grupo de los avistamientos de calderones de aletas cortas por estación y periodos de transición durante el periodo 2009-2018.

Estación	Profundidad (m)				Tamaño de grupo		
	N	Promedio	Intervalo cerrado	DE	Promedio	Intervalo cerrado	DE
Fría	16	273.25	86 – 561	164.52	41	12 – 100	28.66
Transición I	4	591.72	152 – 1,247.9	465.62	56.25	20 – 120	46.07
Cálida	12	344.46	77.6 – 564.4	158.47	25.33	5 – 60	18.90
Transición II	1	403.4	403.4	0	100	100	0



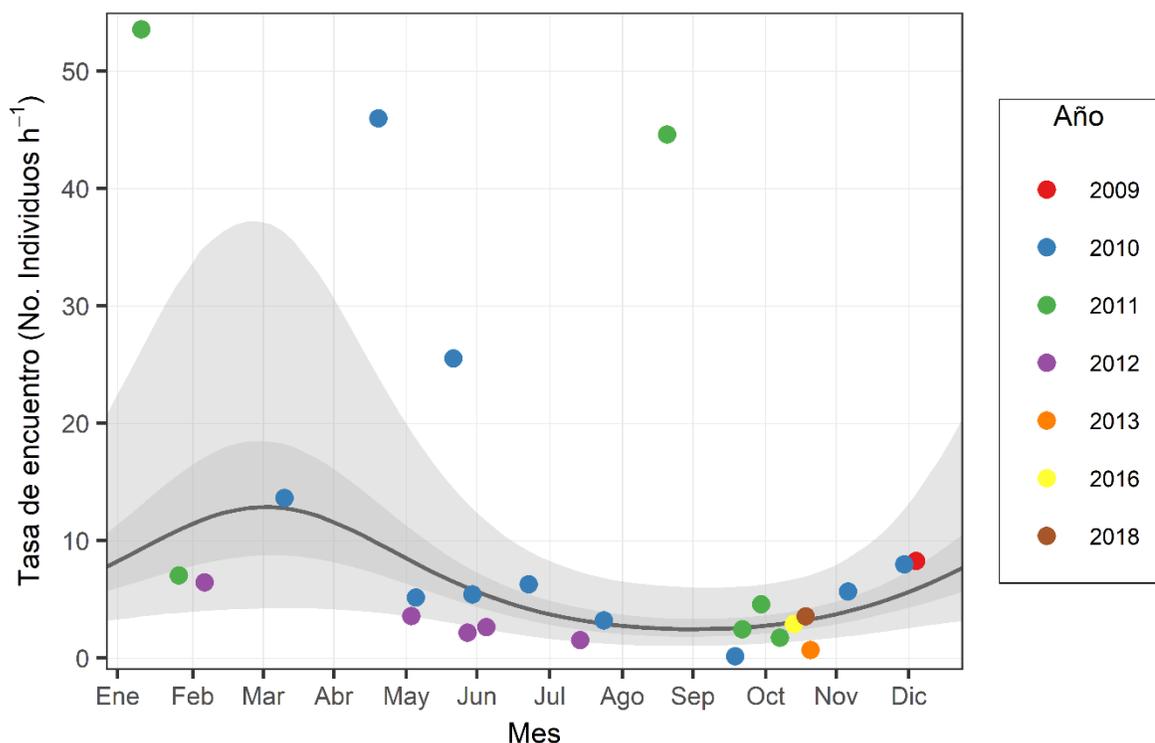
**Figura 14.** Frecuencia de la distribución en profundidad de avistamientos de calderones de aletas cortas en la región oriental de las Grandes Islas durante 2009-2018.



**Figura 15.** Distribución espacial de los avistamientos y tamaño de grupo de calderones de aletas cortas durante a) la estación fría y el periodo de transición I (junio) y b) la estación cálida y el periodo de transición II (noviembre) observados en la región oriental de las Grandes Islas del Golfo de California durante el periodo 2009-2018.

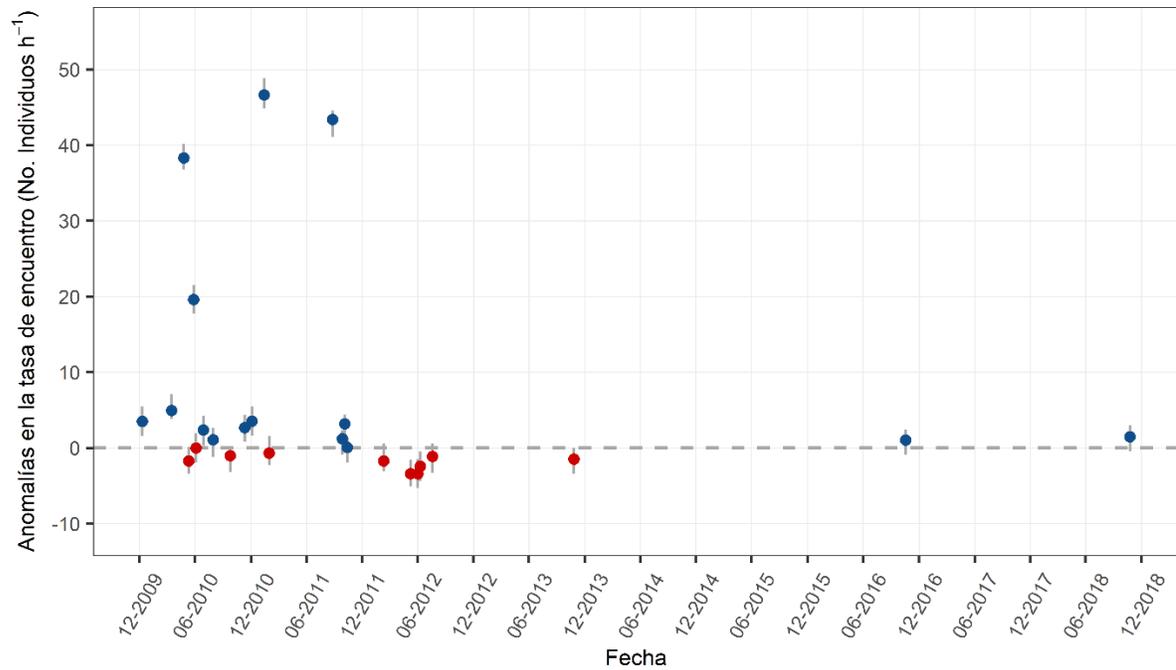
### 3.6 Variación estacional de las tasas de encuentro

El modelo estacional indicó que las mayores tasas de encuentro ocurrieron durante los meses que integran la estación fría (diciembre a mayo). Principalmente durante los meses de abril y mayo (2010) y enero (2011), se presentaron los máximos más conspicuos. Así mismo, durante los meses que abarcan la estación cálida (julio a octubre), se presentaron las tasas de encuentro más bajas (Figura 16).



**Figura 16.** Modelo estacional de las tasas de encuentro de calderones de aletas cortas (No. Individuos  $h^{-1}$ ). Las observaciones se encuentran representadas por un color de acuerdo al año. La línea continua representa la media predicha por el modelo. El área sombreada con gris claro indica el intervalo de credibilidad bayesiana al 95%, con gris oscuro al 75%.

Con respecto a los resultados de las anomalías en las tasas de encuentro, fueron positivas durante los tres primeros años, siendo 2010 y 2011, aquellos años donde se presentaron las mayores tasas de encuentro. La mayoría de anomalías negativas se presentaron a finales de 2011 y junio de 2012, donde las tasas de encuentro fueron disminuyendo hasta presentarse un periodo sin avistamientos (2014, 2015 y 2017). No obstante, para los últimos dos años que abarcó el estudio, donde se presentaron nuevos avistamientos, las tasas de encuentro fueron relativamente similares a los primeros años (Figura 17).



**Figura 17.** Anomalías en las tasas de encuentro. Se encuentran representadas en rojo las anomalías con una media negativa, y en azul las anomalías con una media positiva. Representados con líneas continuas sus respectivos intervalos de credibilidad bayesiana al 95%. La línea discontinua en cero señala que no existe una desviación con respecto al modelo estacional

## Capítulo 4. Discusión

---

### 4.1 Esfuerzo de observación y avistamientos

El esfuerzo de observación no presentó diferencias estadísticamente significativas (Kruskal-Wallis,  $H = 12.56$ ,  $n = 329$ ,  $g. l. = 8$ ,  $p = 0.12$ ) entre las diferentes temporadas que abarca el estudio, por lo que al haber sido un esfuerzo homogéneo y haber realizado navegaciones tratando de cubrir toda el área de estudio durante toda la temporada, se reducen los sesgos estacionales y geográficos que pudieran influir en las estimaciones de abundancia (Brown *et al.*, 2016), y tasas de encuentro (Dolar *et al.*, 2006; Silva *et al.*, 2014). Es importante mencionar que el presente estudio tiene un mayor tamaño muestral realizado en una sola región durante monitoreos constantes e ininterrumpidos a lo largo de nueve temporadas consecutivas, en comparación con el trabajo previo realizado para la parte occidental (Fregoso-Estrada, 2016), el cual a pesar de haber cubierto una zona y periodo de estudio más amplios (2004-2015), no presentó un esfuerzo constante a lo largo de los años de estudio, así como el trabajo realizado en la parte suroccidental del golfo durante 1989-1995 (Vázquez-Morquecho, 1997), con un incremento radical del esfuerzo durante los últimos tres años del estudio.

El número de avistamientos, así como el tamaño de grupo promedio de calderones de aletas cortas en la región oriental de las Grande Islas ( $38.9 \pm 30.53$ ,  $n = 33$ ), es similar a lo reportado para la parte suroccidental del Golfo de California, en la Bahía de La Paz ( $41 \pm 9.3$ ,  $n = 39$ ) (Vázquez-Morquecho 1997); sin embargo, es menor a lo reportado por Fregoso-Estrada (2016), quien registró 53 avistamientos con un tamaño de grupo promedio de 51 individuos  $\pm 29.19$ . Estas diferencias pueden deberse a que el autor registró un mayor número de avistamientos en la Bahía de La Paz, Isla San José y el Canal de Ballenas, zonas donde han sido reportadas una mayor frecuencia de avistamientos (Vázquez-Morquecho 1997), así como altas tasas de encuentro (Barbosa-Devéze, 2006) posiblemente por la disponibilidad de presas.

### 4.2 Foto-identificación

Los trabajos aplicando la técnica de foto-identificación con el objetivo de recolectar datos específicamente de calderones de aletas cortas en el Golfo de California, son escasos, lo cual es evidente en solo dos catálogos fotográficos existentes hasta ahora de la especie. Vázquez-Morquecho (1997) catalogó 277

individuos, sin embargo, en dicho trabajo existió un sesgo por fotografiar aquellas aletas dorsales de mayor tamaño, resultando en un catálogo conformado por el 73% de aletas dorsales correspondientes a machos, lo que pudo ocasionar estimaciones sesgadas de abundancia (Hammond, 1986 en Auger-Méthé y Whitehead, 2007). Fregoso-Estrada (2016) en navegaciones realizadas de 2004 a 2015, elaboró un catálogo con 441 individuos, considerando fotografías con calidades buena y excelente. El catálogo fotográfico del presente estudio es mayor y está conformado por 682 calderones de aletas cortas, a pesar de que la cobertura temporal y el área de estudio son menores en comparación con el realizado por Fregoso-Estrada (2016). Este número de calderones foto-diferenciados sugiere una importancia de la región oriental de las Grandes Islas para la especie, encontrando un mayor número de calderones en determinadas estaciones de la temporada en comparación con los dos trabajos realizados en la parte occidental del golfo. Con el objetivo de ampliar el panorama de la especie en cuanto a la estructura social, patrones de movimiento y demografía de la población en el área de estudio, así como en el golfo, se recomienda revisar y realizar comparaciones con estos catálogos previos en busca de individuos recapturados.

En el Atlántico nororiental, mediante la técnica de foto-identificación y considerando el número de recapturas, se ha reportado una gran variabilidad con respecto a la fidelidad al sitio por parte de algunos grupos de calderones de aletas cortas, desde individuos considerados residentes (11.4%) los cuales muestran una fidelidad al sitio por varios años, visitantes regulares (20.9%) y transitorios (67.7%) (Alves *et al.*, 2013). En el presente estudio la población mostró un patrón de uso de hábitat similar al reportado por Alves *et al.* (2013), donde el 92.2% de los individuos catalogados fueron individuos transitorios y solo el 7.7% presentaron recapturas, lo que sugiere que se trata de una población abierta que está utilizando la región como un corredor para desplazarse hacia otras áreas (Alves *et al.*, 2013; Servidio, 2014), y que de acuerdo a la curva de descubrimiento, la cual muestra un incremento constante de individuos nuevos, se considera que se encuentra aún lejos de ser fotografiada la población en su totalidad. Los resultados en el presente estudio a pesar de la diferencia en escalas temporales y tamaño del área de estudio son consistentes con lo reportado por Fregoso-Estrada (2016) para la parte occidental del golfo, quien de los 441 individuos foto-diferenciados solo el 9.7% (n = 43) presentaron recapturas. Kendall-Bar *et al.* (2016) realizaron un estudio en la parte del Pacífico Norte Oriental, analizaron fotografías de calderones de aletas cortas con datos de 1983 a 2015, y generaron un catálogo que incluye 207 calderones foto-diferenciados, en donde el 87.4% de los individuos solo se vieron en una ocasión, y sugieren que algunas poblaciones del Pacífico Oriental son más transitorias comparadas con poblaciones de otras partes del mundo, o bien, que podría tratarse de una “metapoblación” de la cual solo se ha identificado a una proporción o a subpoblaciones con diferentes patrones de movimiento.

El 67% (n = 35) de los individuos recapturados en el presente estudio se registraron en intervalos de una a dos temporadas subsiguientes, y solo un individuo recapturado dentro de un periodo de ocho temporadas (Tabla 3), sugiriendo una posible fidelidad al sitio a largo plazo, o que únicamente regrese al sitio en intervalos mayores con respecto a la duración del estudio debido a eventos de reproducción y/o alimentación, característica conductual sugerida por Alves et al. (2013), quienes registraron dos individuos con un intervalo de recaptura de 10 y 9 años. Las recapturas con intervalo de una a dos temporadas se presentaron en grupos de 2 a 10 individuos, lo que podría atribuirse a que ciertos grupos de la especie presentan asociaciones preferenciales debido a cuestiones como la posición social dentro de la población, edad o sexo (Mahaffy *et al.*, 2015). Sin embargo, determinar cuestiones de fidelidad al sitio y patrones de asociación de los calderones de aletas cortas foto-diferenciados va más allá del alcance y objetivos planteados en el presente estudio y deben ser abordados en futuros trabajos.

### 4.3 Abundancia

Dentro de los métodos de captura-recaptura, determinar si una población es cerrada o abierta debe cumplir con ciertos supuestos. Dos de los supuestos son que los individuos no pierden sus marcas y éstas se identifican correctamente, y los intervalos de tiempo entre las ocasiones de muestreo son insignificantes. Se considera que el primer supuesto no fue violado, pues se ha reportado que los calderones de aletas cortas presentan una baja tasa de cambio con respecto a las marcas en la aleta dorsal, entre 6.6 a 8 años (Alves *et al.*, 2013); además, se llevó a cabo un extenso proceso de foto-identificación para individualizar a los calderones de aletas cortas, ya que las comparaciones se hicieron de manera independiente por tres revisores, con la finalidad de estar seguros en el establecimiento de las recapturas y reducir sesgos en las estimaciones de abundancia (Würsig y Jefferson 1990; Urian *et al.*, 2014), además de que se usaron imágenes de buena calidad. Por otra parte, el tiempo de las ocasiones entre los muestreos fueron menores con respecto a la duración de todo el muestreo, por lo que es probable que el segundo supuesto tampoco haya sido violado.

Uno de los supuestos más difíciles de cumplir es que las probabilidades de captura (foto-identificación) individual sean independientes en cada una de las ocasiones, dicho supuesto es violado en la mayoría de los estudios de cetáceos usando métodos de captura-recaptura mediante la técnica de foto-identificación (Evans y Hammond, 2004), debido a que son especies sociales como es el caso del calderón de aletas cortas, el cual se caracteriza por presentar fuertes relaciones sociales y formar grupos con compañeros

constantes (Alves *et al.*, 2013), por lo que es posible recapturar a los mismos individuos juntos durante el periodo de estudio. Esto conlleva a subestimaciones de los parámetros (Boys *et al.*, 2019).

Los supuestos que se refieren a que todos los individuos tienen la misma probabilidad de ser capturados, así como la misma probabilidad de supervivencia, pudieron haber sido violados debido al bajo número de recapturas y a la adición de individuos nuevos en cada una de las temporadas. Mediante las pruebas de bondad de ajuste se pudo comprobar la heterogeneidad en las probabilidades de captura y supervivencia (Cooch y White, 2018). El resultado no significativo ( $p = 0.14$ ) de la prueba TEST2, la cual permite detectar heterogeneidad en la probabilidad de captura (Cooch y White, 2018), señaló que los individuos tuvieron la misma probabilidad de ser capturados (fotografiados). Sin embargo, las pruebas de bondad de ajuste no arrojaron ningún valor referente a la probabilidad de supervivencia (TEST3), posiblemente debido al elevado número de individuos transitorios (Cooch y White, 2018). Esto último es respaldado por los resultados de la curva de descubrimiento, que mostró un constante incremento de individuos nuevos en todas las temporadas. Lo que sugiere que se puede tratar de una población abierta que únicamente esté utilizando el área de estudio como una zona de paso (corredor) y, por lo tanto, que los individuos tengan una baja probabilidad de ser capturados (Silva *et al.*, 2009). Por ello, no parece adecuado considerar que los calderones de aletas cortas registrados en el presente estudio representen una población cerrada geográficamente, supuesto fundamental en poblaciones cerradas (Chao y Huggins, 2005; Cooch y White, 2018), por lo que se consideró que la población es abierta y que los resultados referentes a los modelos de población abierta POPAN, son más plausibles. Por otra parte, a pesar de que algunos de los supuestos hayan sido violados, el valor del factor de inflación de varianza ( $\hat{C} = 2.009$ ) obtenido mediante bootstrap, indicó que la variación en exceso se encontraba dentro de los límites aceptables (Lebreton *et al.*, 1992; Cooch y White, 2018).

De acuerdo al modelo POPAN que presentó un mejor ajuste con respecto a los datos (Tabla 6, No. Modelo = 1), la probabilidad de captura varió durante el periodo de estudio con respecto al tiempo, lo cual es usual en los estudios de captura-recaptura de cetáceos (Alves *et al.*, 2015). Las variaciones en la probabilidad de captura durante las temporadas pueden deberse a factores como el alto número de individuos transitorios encontrados en cada una de las temporadas, los cuales tienen una baja probabilidad de ser recapturados en ocasiones posteriores (Silva *et al.*, 2009).

La tasa de supervivencia aparente fue de 0.50 (ES = 0.16, IC 95% = 0.21 – 0.78), la cual es baja comparada con lo reportado para la parte nororiental del Atlántico, en el archipiélago de Madeira (0.960, ES = 0.02, IC 95% = 0.853 - 0.990; Alves *et al.*, 2015). Las tasas de supervivencia obtenidas mediante los modelos

POPAN son estimaciones robustas a la heterogeneidad debido a la emigración (Kendall *et al.*, 1995), por lo que las diferencias pueden estar relacionadas con la presencia de individuos transitorios, lo cual ocasiona un sesgo negativo en las estimaciones de supervivencia (Pradel *et al.*, 1997; Boys *et al.*, 2019). Desarrollar un enfoque de acuerdo a la edad (o el tiempo transcurrido desde la primera vez que se capturó), suele ser una medida adecuada para lidiar con la heterogeneidad en la probabilidad de supervivencia, y por lo tanto obtener estimaciones más robustas (Silva *et al.*, 2009). Por lo tanto, el resultado referente a la probabilidad de supervivencia en el presente trabajo pudiera estar subestimado, y debe ser considerado con cautela.

La estimación de abundancia varió a lo largo de las temporadas, mostrando una tendencia decreciente a partir de la temporada 2010-2011, donde se registraron los valores más altos de abundancia (1,580 individuos), lo cual es consistente con el alto número de individuos transitorios, así como las altas tasas de encuentro registradas durante esa temporada. La variación de la abundancia entre las temporadas puede estar relacionada con cambios temporales en la abundancia de sus presas (Silva *et al.*, 2009), factor de gran importancia que llega a afectar la abundancia de varias especies de cetáceos (Bjorge, 2002), así como por eventos de reproducción, debido a que diferentes grupos se agregan para aparearse formando grupos más grandes (Servidio *et al.*, 2019).

EL modelo POPAN estimó una superpoblación de 2,270 individuos (IC 95% = 1,779.31– 2,898.08), que es el número de calderones de aletas cortas que llegaron a estar presentes durante alguna ocasión de muestreo en el área de estudio durante 2009-2013. Esta estimación se encuentra dentro de los intervalos de confianza reportados para todo el golfo: 3,954 individuos, IC 95% = 1,591 - 9,289 (Gerrodette y Palacios, 1996), así como para la parte occidental de la región de las Grandes Islas hasta la región suroccidental del golfo: 3,505 individuos, IC 95% = 1,698 - 7,184 (Fregoso-Estrada, 2016). Estas comparaciones deben tomarse con cautela, debido a las diferencias en escalas temporales, métodos y modelos empleados; sin embargo, es probable pensar que una considerable cantidad de individuos de todo el golfo eventualmente visitaron el área, aunque el presente trabajo se realizó únicamente en una parte de la distribución total del calderón de aletas cortas en el golfo, lo que sugiere que la región oriental de las Grandes Islas es un área importante para los calderones de aletas cortas dentro del Golfo de California.

#### 4.4 Distribución espacio-temporal

En la parte noroccidental del Pacífico Norte, en el Archipiélago de Mariana, se registraron el 77% de los avistamientos de calderones de aletas cortas en aguas cercanas a las islas, en zonas con un intervalo entre 500 a 3,000 m de profundidad (Hill *et al.*, 2018). En el área de estudio de los 33 avistamientos registrados durante 2009 a 2018 la mayoría se distribuyeron alrededor de Isla San Esteban y en la parte suroccidental de Isla Tiburón e Isla Dátil, con una mayor frecuencia de avistamientos ( $n = 14$ ) en áreas con profundidades de 400 a 600 m. Los avistamientos durante la estación cálida ( $n = 12$ ) se concentraron ligeramente más al norte del área de estudio, rodeando la parte norte de Isla San Esteban; mientras que una mayor cantidad de los avistamientos registrados durante la estación fría ( $n = 16$ ) se concentraron al suroeste de Isla Tiburón y al noreste de Isla San Pedro Mártir.

Resultados similares han sido reportados para la parte suroccidental del golfo, en La Bahía de La Paz, donde el mayor número de avistamientos se concentraron en la parte norte del área de estudio, alrededor de las Islas, en aguas con profundidades mayores a los 200 m (Vázquez-Morquecho, 1997). Esto puede atribuirse a que las islas son consideradas sitios que propician la productividad biológica (Barton *et al.*, 2000; Servidio *et al.*, 2019) debido a procesos oceanográficos relacionados con la batimetría (Baird *et al.*, 2009). Esto genera un incremento en la productividad en aguas circundantes que promueve áreas de alimentación persistentes para diferentes especies de todos los niveles tróficos, en particular para odontocetos (Thorne *et al.*, 2017). Al sur del área de estudio, en Isla San Pedro Mártir, se han encontrado organismos de calamar gigante (*D. gigas*) en diferentes estadios de vida (paralarvas, juveniles y adultos) durante un intenso evento de surgencia (Gilly *et al.*, 2006). Así mismo, se reportaron avistamientos de cachalotes (*Physeter macrocephalus*) en la parte occidental de la misma isla, los cuales presentan una dieta teutóga, similar a la del calderón de aletas cortas (Jaquet y Gendron, 2002). En la parte noroccidental de Isla San Esteban fue registrado un grupo de calamares durante 2010 (Pérez-Puig, comunicación personal, 03 de diciembre de 2019), temporada donde se presentó un mayor número de avistamientos ( $n = 11$ ). Todo lo anterior parece sugerir que la asociación de los calderones de aletas cortas alrededor de las islas en el área de estudio resulte de la disponibilidad de alimento, así como de los movimientos espaciales y estacionales del mismo (Heithaus y Dill, 2002; Wang *et al.*, 2016).

## 4.5 Variación estacional de las tasas de encuentro

Las mayores tasas de encuentro de calderones de aletas cortas en la región oriental de las Grandes islas se registraron durante los meses que integran la estación fría, así como durante junio (transición a la estación cálida), con las menores tasas de encuentro registradas durante los meses de la estación cálida. Los resultados del presente estudio difieren con lo mencionado por Barbosa-Devéze (2006), quien registró para la parte occidental de la región de las Grandes Islas, en el Canal de Ballenas, las mayores tasas de encuentro durante la estación cálida y la transición a la estación fría de 2003 y 2004. Esta diferencia puede deberse a la variación estacional del calderón de aletas cortas en el golfo, la cual coincide y se podría suponer que siguen la trayectoria de su presa (*D. gigas*), la cual presenta una migración estacional relacionada con la estacionalidad del golfo, distribuyéndose en la costa oriental desde Sonora hasta Sinaloa durante la estación fría (Markaida *et al.*, 2005), estación donde predominan vientos del noroeste, una circulación anticiclónica y fuertes surgencias (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991; Lluch-Cota, 2000, Lluch-Cota *et al.*, 2007); mientras que durante la estación cálida, caracterizada por vientos más débiles del sureste, una circulación ciclónica y surgencias de menor intensidad (Santamaria-Del-Ángel *et al.*, 1999), se distribuye en la costa occidental (Markaida *et al.*, 2005). Lo que sugiere que hay una mayor presencia de calderones de aletas cortas en la región durante la estación fría debido a la disponibilidad de presas; además, podría explicar la elevada tasa de encuentro registrada durante agosto (estación cálida) de 2011, ya que se trató de un avistamiento localizado en el Canal de Ballenas.

En aguas del Pacífico nororiental, los calderones de aletas cortas eran frecuentemente vistos alrededor de la Isla Santa Catalina, California, en los Estados Unidos; sin embargo, hubo una disminución drástica en los avistamientos posteriores al evento El Niño de 1982-1983, siendo poco frecuentes y con tamaños de grupo pequeño por más de dos décadas, posiblemente por la disminución de su presa (Kendall-Bar *et al.*, 2016). Los estudios acerca del calamar gigante (*D. gigas*) en el Golfo de California reportan que hubo un decremento drástico en la pesca comercial del calamar posterior a los eventos de El Niño de 2009-2010, principalmente en la costa oriental en Guaymas, Sonora y Santa Rosalía, Baja California, región donde se concentraba el 95% de la pesca (Robinson *et al.*, 2016), así como el colapso de la pesquería durante El Niño de 2015-2016 debido a vientos anormalmente débiles durante invierno así como la disminución drástica de la concentración de clorofila-a en la costa de Sonora (Robinson *et al.*, 2016; Frawley *et al.*, 2019), afectando tanto su abundancia como su distribución, debido a que suele ser altamente susceptible a los cambios ambientales en diferentes escalas temporales (Robinson *et al.*, 2016). Es por ello que podría suponerse que la disminución en las tasas de encuentro, así como la ausencia de avistamientos de

calderones en el área de estudio durante las temporadas 2013-2014 y 2016-2017 (Figura 6), podrían deberse a condiciones ambientales desfavorables que hayan ocasionado cambios en la migración estacional del calamar gigante (*D. gigas*) en la región (Robinson *et al.*, 2016). Lo que pudo resultar en un posible cambio en la distribución del calderón de aletas cortas durante esas temporadas, visitando áreas más alejadas de la región de estudio, las cuales presentaron condiciones oceanográficas favorables que permitieron la agregación y disponibilidad de las presas (Hoving *et al.*, 2013), y así satisfacer sus necesidades alimentarias. Sería pertinente realizar un análisis de variables ambientales con las tasas de encuentro de los calderones de aletas cortas que genere información más detallada y permita desarrollar una mejor comprensión de la variación en las tasas de encuentro de la especie en la región.

## Capítulo 5. Conclusiones

---

- Mediante la técnica de foto-identificación se registraron en la región oriental de las Grandes Islas 682 individuos diferentes durante 2009-2018.
- La población de calderones de aletas cortas en la región oriental de las Grandes Islas se considera abierta, compuesta por un alto número de individuos transitorios, y una superpoblación estimada de 2,270 individuos (IC 95% = 1,779.31– 2,898.08) durante 2009-2013, encontrándose dentro de los intervalos de confianza previamente reportados.
- La distribución espacial de los avistamientos de calderones de aletas cortas fue principalmente alrededor de Isla San Esteban y en la parte suroccidental de Isla Tiburón e Isla Dátil, con una preferencia por aguas profundas (400-600 m).
- Las mayores tasas de encuentro de calderones de aletas cortas en la región oriental de las Grandes Islas ocurrieron durante la estación fría (diciembre-mayo) durante 2009-2018, lo cual puede estar relacionado con la migración estacional de sus presas.

### 5.1 Recomendaciones

- Debido al grado de movilidad que presenta la especie, sería conveniente realizar un esfuerzo de muestreo en el área de estudio de manera sistemática, empleando métodos de transectos lineales.
- Se recomienda emplear modelos robustos que combinen modelos de población cerrada y abierta, lo que permitiría obtener estimaciones de los parámetros demográficos más precisas, así como una estimación con los datos de 2009-2018.
- La inclusión de variables ambientales como la temperatura superficial del mar y concentración de clorofila-a, mejorarían el modelo estacional elaborado con las tasas de encuentro, lo cual permitiría tener una mejor comprensión de las variaciones estacionales en las tasas de encuentro de los calderones de aletas cortas con respecto a la estacionalidad intra-anual que se presenta en esta región del golfo.

## Literatura citada

---

- Abecassis, M., Polovina, J., Baird, R. W., Copeland, A., Drazen, C., Domokos, R., Oleson, E., Jia, Y., y Schorr, G. S. 2015. Characterizing a Foraging Hotspot for Short-Finned Pilot Whales and Blainville's Beaked Whales Located off the West Side of Hawai'i Island by Using Tagging and Oceanographic. *PLOS ONE*, 10(11).
- Akaike, H. 1973. Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. En: Petrov, B. N., y Csaki, F. (eds). *Second international symposium on information theory*. Akademiai Kiado, Budapest. pp 267-281.
- Álvarez-Borrego, S. y Lara-Lara, J.R. 1991. The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. En: Dauphin, P., Simoneit, B.R.T. (Eds.). *The Gulf and Peninsular Province of the Californias*. American Association of Petroleum Geologists. 47, 555-567.
- Álvarez-Borrego, S. 2008. Oceanografía de la región de las grandes islas. En: Danemann, G.D., Ezcurra, E. (Eds.). *Bahía de los Ángeles: Recursos naturales y Comunidad línea base*, SEMARNAT, INE, Pronatura Noroeste A.C, San Diego Natural History Museum, pp. 45-65.
- Alves, F., Quérrouil, S., Dinis, A., Nicolau, C., Ribeiro, C., Freitas, L., Kaufmann, M., y Fortuna, C. 2013. Population structure of short-finned pilot whales in the oceanic archipelago of Madeira based on photo-identification and genetic analyses: Implications for conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 23(5), 758–776.
- Alves, F., y Dinis, A. 2015. Survival and abundance of short-finned pilot whales in the archipelago of Madeira, NE Atlantic, *Marine Mammal Science*, 31(1), 106–121.
- Auger-Méthé, M. y Whitehead, H. 2007. The use of natural markings in studies of long-finned pilot whales (*Globicephala melas*), *Marine Mammal Science*, 23(1), 77–93.
- Aurioles-Gamboa, D., Hernández-Camacho, C. J., y Rodríguez-Krebs, E. 1999. Notes on the southernmost records of the Guadalupe fur seal, *arctocephalus townsendi*, in Mexico. *Marine Mammal Science*, 15(2), 581–583.
- Baird, R. W., Webster, D. L., Mahaffy, S. D., McSweeney, D. J., Schorr, G. S., y Ligon, A. D. 2008. Site fidelity and association patterns in a deep-water dolphin: Rough-toothed dolphins (*Steno bredanensis*) in the Hawaiian Archipelago. *Marine Mammal Science*, 24(3), 535–553.
- Baird, R. W., Gorgone, A. M., McSweeney, D. J., Ligon, A. D., Deakos, M. H., Webster, D. L., Schorr, G. S., y Martien, K. K. 2009. Population structure of island-associated dolphins: Evidence from photo-identification of common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the main Hawaiian Islands. *Marine Mammal Science*, 25(2), 251–274.
- Baird, R. W., Webster, D. L., Aschettino, J. M., Schorr, G. S., y McSweeney, D. J. 2013. Odontocete cetaceans around the main Hawaiian Islands: Habitat use and relative abundance from small-boat sighting surveys. *Aquatic Mammals*, 39(3), 253-269.

- Ballance, L. T. 2018. Contributions of Photographs to Cetacean Science. *Aquatic Mammals*, 44(6), 668–682.
- Barbosa-Devéze, L. 2006. Diversidad y distribución espacio-temporal de odontocetos en Bahía de los Ángeles y Canal de Ballenas, B.C. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. pp. 84.
- Barlow, J. 2016. Cetacean abundance in the California current estimated from ship-based line-transect surveys in 1991-2014. Southwest Fisheries Science Center, Administrative report LJ-16-01. La Jolla, California, USA. pp.63.
- Barton, E., Basterretxea, G., Flament, P., Mitchelson-Jacob, E. G., Jones, B., Arístegui, J., y Herrera, F. 2000. Lee region of Gran Canaria. *Journal of Geophysical Research, Oceans*, 105, 17173–17193.
- Berta, A., Sumich, J., y Kovacs, K. 2015. *Marine mammals evolutionary biology* (3<sup>er</sup> ed.). Academic Press. San Diego, California, USA. pp. 726.
- Bjorge, A. 2002. How persistent are marine mammal habitats in an ocean of variability? En: Evans, P.G.H. y Raga, J.A. (eds.). *Marine Mammals: Biology and Conservation*. Kluwer Academic, New York, pp. 63-91
- Bowen, D. y Siniff, D. 1999. Distribution, population biology, and feeding ecology of marine mammals. En: Reynolds, E., y Rommel, S. (Eds.), *Biology of marine mammals*. Smithsonian Institution Press, Washington, USA. pp. 578.
- Boys, R. M., Oliveira, C., Pérez-Jorge, S., Prieto, R., Steiner, L., Silva, M. A. 2019. Multi-state open robust design applied to opportunistic data reveals dynamics of wide-ranging taxa: the sperm whale case. *Ecosphere* .10(3).
- Brown, A. M., Bejder, L., Pollock, K. H., y Allen, S. J. 2016. Site-Specific Assessments of the Abundance of Three Inshore Dolphin Species to Inform Conservation and Management. *Frontiers in Marine Science*, 3(4), 1–18.
- Buckland, S.T., Anderson, D. R., Burnham, K. P., Laake, J L., Borchers, D L., y Thomas, L. 2004. *Advanced distance sampling: estimating abundance of biological populations*. Oxford University Press, Oxford. pp 416.
- Burnham, K. P. y Anderson, D. R. 2002. *Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag. New York, USA. pp 1-96.
- Chao, A. y Huggins, R. M. 2005. Classical closed-population capture–recapture models. En: Amstrup, S. C., McDonald, T. L. y Manly, B. F. (Eds.), *Handbook of capture-recapture analysis*. Princeton University Press, USA. pp. 22-35.
- Choquet, R., Lebreton, J. D., Gimenez, O., Reboulet, A. M., y Pradel, R. 2009. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture-REcapture data. *Ecography*, 32(6), 1071–1074.

- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2014. Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Zona Marina Bahía de los Ángeles, Canales de Ballenas y de Salsipuedes. México. pp. 311.
- Committee on Taxonomy. 2019. List of marine mammal species and subspecies. Society for Marine Mammalogy. Consultado el 18 de noviembre de 2019. <https://marinemammalscience.org/>.
- Cooch, E. y White. G. 2018. Program Mark: A gentle introduction. (18a Ed). Consultado en septiembre de 2018 de: <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>
- Cromer, A. H. 1998. Física en la ciencia y en la industria. Reverté. Barcelona, España. pp. 900.
- Culik, B. M. 2011. Odontocetes: The toothed whales. CMS Technical Series, 24, UNEP/CMS/ASCOBANS Secretariat. Bonn, Germany. pp 311.
- Darling, J. y Morowitz, H. 1986. Census of "Hawaiian" humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) by individual identification. Canadian Journal of Zoology, 64, 105-11.
- Díaz-Gamboa, R. E. 2009. Relaciones tróficas de los cetáceos teutófagos con el calama gigante *Dosidicus gigas* en el Golfo de California. Tesis de Doctorado en Ciencias. Instituto Politecnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. pp. 103.
- Diario Oficial de la Federación, 2010. Norma oficial mexicana NOM-059-SEMARNAT- 2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo, Segunda sección, México. Diario Oficial de la Federación.
- Dolar, M. L. L., Perrin, W. F., Taylor, B. L., Kooyman, G. L., y Alava, M. N. R. 2006. Abundance and distributional ecology of cetaceans in the central Philippines. Journal of Cetacean Research and Management, 8(1), 93–111.
- Evans, P. G. y Hammond, P. S. 2004. Monitoring cetaceans in European waters. Mammal Review, 34(1), 131–156.
- Flores-Ramírez, S., Urbán, J., Villarreal-Chávez, G., y Valles-Jiménez, R. 1996. Cambios espaciales y temporales de la estructura comunitaria de los cetáceos en Bahía de La Paz, B.C.S., México (1988-1991). Ciencias Marinas, 22(2), 151–173.
- Frawley, T. H., Briscoe, D. K., Daniel, P. C., Britten, G. L., Crowder, L. B., Robinson, C. J., y Gilly, W. F. 2019. Impacts of a shift to a warm-water regime in the Gulf of California on jumbo squid (*Dosidicus gigas*).
- Fregoso-Estrada, C. A. 2016. Índices de asociación , movimientos y tamaño poblacional del calderón de aletas cortas (*Globicephala macrorhynchus*) en el Golfo de California, México. Tesis de licenciatura. Instituto Tecnológico de Bahía de Banderas, Nayarit. pp. 66.

- Fruet, P. F., Daura-Jorge, F. G., Möller, L. M., Genoves, R. C., y Secchi, E. R. 2015. Abundance and demography of bottlenose dolphins inhabiting a subtropical estuary in the Southwestern Atlantic Ocean. *Journal of Mammalogy*, 96(2), 332-343.
- GEBCO, 2019. Gridded bathymetry data. Consultado en junio de 2019 en: [https://www.gebco.net/data\\_and\\_products/gridded\\_bathymetry\\_data/](https://www.gebco.net/data_and_products/gridded_bathymetry_data/)
- Gerrodette, T. y Palacios, D. 1996. Estimates of cetacean abundance in EEZ waters of the eastern Tropical Pacific. Southwest Fisheries Science Center. Administrative report LJ-96-10. La Jolla, California, USA. pp. 28.
- Gerrodette, T. y Forcada, J. 2002. Estimates of abundance of western/southern spotted, whitebelly spinner, striped and common dolphins, and pilot, sperm and Bryde's whales in the eastern tropical Pacific Ocean. Southwest Fisheries Science Center. Administrative Report LJ-02-20. La Jolla, California, USA. pp. 24.
- Gilly, W. F., Elliger, C. A., Salinas, C. A., Camarilla-coop, S., Bazzino, G., y Beman, M. 2006. Spawning by jumbo squid *Dosidicus gigas* in San Pedro Mártir Basin , Gulf of California , Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, 313, 125–133.
- Guerrero-Ruiz, M., Urbán, J., y Rojas, L. 2006. Las ballenas del Golfo de California. SEMARNAT-INE (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología), Ciudad de México. pp. 447.
- Hammond, P. S. 1990. Capturing whales on film-estimating cetacean population parameters from individual recognition data. *Mammal Review*, 20(1), 17-22.
- Heckel, G., Ruiz-Mar, M.G., Schramm, Y., y Gorter, U. 2018. Atlas de Distribución y Abundancia de Mamíferos Marinos en México. Universidad Autónoma de Campeche. pp 186.
- Heimlich-Boran, J. 1993. Social organization of the short-finned pilot whale, *Globicephala macrorhynchus*, with special reference to the comparative social ecology of delphinids. Tesis de doctorado. Universidad de Cambridge, Inglaterra. pp. 134.
- Heithaus, M. R. y Dill, L. M. 2002. Food availability and tiger shark predation risk influence bottlenose dolphin habitat use. 83(2), 480–491.
- Heithaus, M. R., Frid, A., Wirsing, A. J., y Worm, B. 2008. Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in Ecological and Evolution*. 23: 202-210.
- Hidalgo-González, R. M. y Álvarez-Borrego, S. 2001. Chlorophyll profiles and the water column structure in the Gulf of California. *Oceanologica Acta*, 24(1), 19-28.

- Hill, M. C., Bendlin, A. R., Van Cise, A. M., Milette-Winfrey, A., Ligon, A. D., Adam C. Ü., Deakos, M. H., y Oleson, E. M. 2018. Short-finned pilot whales ( *Globicephala macrorhynchus* ) of the Mariana Archipelago: Individual affiliations, movements, and spatial use. *Marine Mammal Science*, 9999(9999), 1–28.
- Hoving, H. T., Gilly, W. F., Markaida, U., Benoit-bird, K. J. 2013. Extreme plasticity in life-history strategy allows a migratory predator (jumbo squid) to cope with a changing climate. 2089–2103.
- Hurvich, C. y Tsai, C. L. 1989. Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika*, 76, 297-307.
- Jaquet, N. y Gendron, D. 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. 591–601.
- Kanaji, Y., Okamura, H. y Miyashita, T. 2011. Long-term abundance trends of the northern form of the short-finned pilot whale (*Globicephala macrorhynchus*) along the Pacific coast of Japan. *Marine Mammal Science*, 27(3), 477-492.
- Kasuya, T. 1975. Past I of (*Globicephala melaena*) in the western North Pacific. *Scientific Reports of the Whales Research Institute, Tokyo*, 27(27), 95-110.
- Kasuya, T. y Marsh, H. 1984. Life history and reproductive biology of the short-finned pilot whale, *Globicephala macrorhynchus*, off the Pacific coast of Japan. *Report of the International Whaling Commission*, 6, 259-310.
- Kasuya, T., Miyashita, T. y Kasamatsu, F. 1988. Segregation of two forms of Short-finned Pilot Whales off the Pacific of Japan. *Report of the International Whaling Commission*, 39: 77-90.
- Kendall, W. L., Pollock, K. H., y Brownie, C. 1995. A Likelihood-Based Approach to Capture-Recapture Estimation of Demographic Parameters under the Robust Design. *Biometrics*, 51(1), 293-308.
- Kendall-Bar, J. M., Weller, D. W., Fearnbach, H., Shane, S., Schorr, G. S., Falcone, E. A., Calambokidis, J., Schulman-Janiger, A., y Barlow, J. 2016. Movement and occurrence patterns of short-finned pilot whales (*Globicephala macrorhynchus*) in the Eastern North Pacific. *Aquatic Mammals*, 42(3), 300–305.
- Lavín, M. F. y Marinone, S. G. 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. En: Velasco-Fuentes, O.U., Sheinbaum, J. y Ochoa, J. (Eds.). *Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics*. Kluwer Academic Publishers. Holanda. pp. 173-204.
- Lebreton, J. D., Burnham, K. P., Clobert, J., y Anderson, D. R. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62(1), 67–118.

- López, M., Candela, J., y Argote, M. 2006. Why does the Ballenas Channel have the coldest SST in the Gulf of California?, *Geophysical Research Letters*, 33, 1–5.
- Lluch-Cota, S.E. 2000. Coastal upwelling in the eastern Gulf of California. *Oceanologica Acta*, 23(6), 731–740.
- Lluch-Cota, S. E., Aragón-Noriega, E. A., Arreguín-Sánchez, F., Aurióles-Gamboa, D., Jesús Bautista-Romero, J., Brusca, R. C., ... Sierra-Beltrán, A. P. 2007. The Gulf of California: Review of ecosystem status and sustainability challenges. *Progress in Oceanography*, 73(1), 1-26.
- Mahaffy, S. D., Baird, R. W., McSweeney, D. J., Webster, D. L., y Schorr, G. S. 2015. High site fidelity, strong associations, and long-term bonds: Short-finned pilot whales off the island of Hawaii. *Marine Mammal Science*, 31(4), 1427-1451.
- Mangels, K. y Gerrodette, T. 1994. Report of cetacean sightings during a marine mammal survey in the eastern Pacific Ocean and the Gulf of California aboard the NOAA ships McArthur and David Starr Jordan July 28 – November 6, 1993. Southwest Fisheries Science Center, La Jolla, California, USA. pp. 88.
- Markaida, U., Rosenthal, J. J. C., y Gilly, W. F. 2005. Tagging studies on the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California, Mexico. *Fishery Bulletin*, 103(1), 219–226.
- Minton, G., Braulik, G., y Reeves, R. 2018. *Globicephala macrorhynchus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018.
- Mintzer, V. J., Gannon, D. P., Barros, N. B., y Read, A. J. 2008. Stomach contents of mass-stranded short-finned pilot whales (*Globicephala macrorhynchus*) from North Carolina. 2008. 24(2), 290–302.
- Nichols, J. D. 2005. Modern open-population capture–recapture models. En: Amstrup, S. C., McDonald, T. L. y Manly, B. F. (Eds.), *Handbook of capture-recapture analysis*. Princeton University Press, USA. pp. 88-123.
- Olson, P. 2018. Pilot Whales *Globicephala melas* and *G. macrorhynchus*. En: Würsig, B., Thewissen, J. G. M. y Kovacs, K. M, (eds.). *Encyclopedia of Marine Mammals* (3<sup>rd</sup> ed.). Academic Press, London. U.K. pp 701-705.
- Otis, D., Burnham, K., White, G., y Anderson, D. 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife monographs*, 62, 3-135
- Pardo, M. A., Silverberg, N., Gendron, D., Beier, E., y Palacios, D. M. 2013. Role of environmental seasonality in the turnover of a cetacean community in the southwestern Gulf of California. *Marine Ecology Progress Series*, 487, 245–260.

- Pérez-Puig, H., Scotack, E., y Meltzer, L. 2012. Foto-identificación en calderones de aletas cortas (*Globicephala macrorhynchus*) en Bahía de Kino y la Región de las Grandes Islas del Golfo de California. En: Resúmenes de la XXXIV Reunión internacional para el estudio de los mamíferos marinos, Melaque, Jalisco, de 6-9 de mayo, SOMEMMA.
- Pérez-Puig. 2019. Marine Mammal Program Report 2018-2019. Prescott College Kino Bay Center for Cultural and Ecological Studies. Calle Cádiz y Puerto Vallarta #151, Kino Nuevo, Bahía de Kino, Sonora, México. pp 30.
- Plummer, M. 2018. rjags: Bayesian graphical models using MCMC. R package version 4-8.
- Pradel, R., Hines, J. E., Lebreton, J. D., y Nichols, J. D. 1997. Capture-recapture survival models taking account of transients. *Biometrics*, 53(1), 60–72.
- Pollock, K. H., Nichols, J. D., Brownie, C., y Hines, J. E. 1990. Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife monographs*, (107), 3–97.
- Pollock, K. H. 2002. The use of auxiliary variables in capture-recapture modelling: an overview. *Journal of applied statistics*, (29), 85–102.
- Pollock, K. H., Alpizar-Jara, R. 2005. Classical open-population capture–recapture models. En: Amstrup, S. C., McDonald, T. L. y Manly, B. F. (Eds.), *Handbook of capture-recapture analysis*. Princeton University Press, USA. pp. 36-57.
- QGIS Development Team, 2019. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project.
- R Core Team, 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Robinson, C. J., Gómez-gutiérrez, J., Markaida, U., y Gilly, W. F. 2016. Prolonged decline of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) landings in the Gulf of California is associated with chronically low wind stress and decreased chlorophyll a after El Niño. 173, 128–138.
- Santamaria-Del-Ángel, E., Álvarez-Borrego, S., y Miiller-karger, F. E. 1994. Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. *Journal of Geophysical Research*, 99, 7411-7421.
- Santamaría-Del-Ángel, E., Álvarez-Borrego, S., Millán-Núñez, R., y Muller-Karger, F. E. 1999. Sobre el efecto débil de las surgencias de verano en la biomasa fitoplanctónica del Golfo de California. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 49, 207-212.
- Schwarz, C. y Arnason, A. 1996. A general methodology for the analysis of capture recapture experiments in open populations. *Biometrics*, 52(3). 860-873.

- Servidio, A. 2014. Distribution, social structure and habitat use of short-finned pilot whale, *Globicephala macrorhynchus*, in the Canary Islands. Tesis de doctorado, University of St. Andrews, Scotland. pp. 423.
- Servidio, A., Hammond, P. S., Gil, E. P., Gil, M. P., y Cañadas, A. 2019. Site fidelity and movement patterns of short-finned pilot whales within the Canary Islands: Evidence for resident and transient populations. 29(July 2018), 227–241.
- Silva, M. A., Magalhães, S., Prieto, R., Santos, R. S., y Hammond, P. S. 2009. Estimating survival and abundance in a bottlenose dolphin population taking into account transience and temporary emigration. 392, 263–276.
- Silva, M. A., Prieto, R., Cascão, I., Seabra, M. I., Machete, M., Baumgartner, M. F., y Santos, R. S. 2014. Spatial and temporal distribution of cetaceans in the mid-Atlantic waters around the Azores. *Marine Biology Research*, 10(2), 123–137.
- Soto-Mardones, L., Marinone, S.G., y Parés-Sierra, A. 1999. Variabilidad espacio-temporal de la temperatura superficial del mar en el Golfo de California. *Ciencias Marinas*, 25, 1-30.
- Thompson, W. L., White, G. C., y Gowan, C. 1998. Monitoring vertebrate populations. Academic Press, San Diego, California, USA. pp 365.
- Thorne, L. H., Foley, H. J., Baird, R. W., Webster, D. L., Swaim, Z. T., y Read, A. J. 2017. Movement and foraging behavior of short-finned pilot whales in the Mid-Atlantic Bight: importance of bathymetric features and implications for management. 584, 245–257.
- Urbán, J., Gómez-Gallardo, A., Gallardo, U., Palmeros, R., y Velázquez, G. 1997. Los mamíferos marinos de la Bahía de La Paz. En: Urbán, J. y Ramírez, M. (eds.). pp. 193- 217. La Bahía de La Paz. Investigación y Conservación. UABCS, CICIMAR, SCRIPPS, México.
- Urbán, J., Cárdenas-Hinojosa, G., y Gómez-Gallardo, U. 2012. Los cetáceos de la costa suroccidental del Golfo de California. En: Ganster, P., Arizpe, O., e Ivanova, A. (eds.). Los Cabos: Prospectiva de un paraíso natural y turístico. San Diego State University Press, USA, 6: 105-127.
- Urian, K., Gorgone, A., Read, A., Balmer, B., Wells, R. S., Berggren, P., Durban, J., Eguchi, T., Rayment, W., y Hammond, P. S. 2014. Recommendations for photo-identification methods used in capture-recapture models with cetaceans. *Marine Mammal Science*, 31(1), 298–321.
- Van Cise, A. M., Morin, P. A., Baird, R. W., Lang, A. R., Robertson, K. M., Chivers, S. J., ... Martien, K. K. 2016. Redrawing the map: mtDNA provides new insight into the distribution and diversity of short-finned pilot whales in the Pacific Ocean. *Marine Mammal Science*, 32(4), 1177–1199.
- Van Cise, A. M., Baird, R. W., Baker, C. S., Cerchio, S., Claridge, D., Fielding, R., ... Morin, P. A. 2019. Oceanographic barriers, divergence, and admixture: Phylogeography and taxonomy of two putative subspecies of short-finned pilot whale. *Molecular Ecology*, 28(11), 2886–2902.

- Vázquez-Morquecho, E. 1997. Distribución espacio-temporal, fidelidad al área y tamaño poblacional del calderón de aletas cortas (*Globicephala macrorhynchus*) (Gray 1846) en la Bahía de La Paz, B.C.S., México (1989-1995). Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. pp. 66.
- Wang, X., Wu, F., Turvey, S., Rosso, M., y Zhu, Q. 2016. Seasonal group characteristics and occurrence patterns of Indo-Pacific humpback dolphins (*Sousa chinensis*) in Xiamen Bay , Fujian Province, China. 20(10), 1–7.
- Wells, R. S. 1999. Identification Methods. En: Perrin, W. F., Würsig, B. y Thewissen, J. G. M. (eds.), Encyclopedia of Marine Mammals. (2ª ed.). Academic Press, San Diego, California, USA. pp. 593-599.
- White, G. C. y Burnham, K. P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. Bird Study, 46, 120-139.
- Wilson, B., Hammond, P.S., y Thompson, P. M. 1999. Estimating size and assessing trends in a coastal bottlenose dolphin population. Ecological Applications, 9(1), 288–300.
- Würsig, B. y Jefferson, T. A. 1990. Methods of photo-identification for small cetaceans. En: Hammond, P. S., Mizroch, S. A., Donovan, G. P. (eds), Individual recognition of cetaceans: Use of photo-identification and other techniques to estimate population parameters. Report of the International Whaling Commission, 12, 43-52.