

La investigación reportada en esta tesis es parte de los programas de investigación del CICESE (Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California).

La investigación fue financiada por el CONAHCYT (Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías).

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México). El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo o titular de los Derechos Autor.

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



**Doctorado en Ciencias
en Ecología Marina**

**La zona de mínimo oxígeno como determinador del hábitat de
depredadores marinos en el norte del sistema de la Corriente
de Humboldt**

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

Presenta:

Miguel Angel Llapapasca Lloclla

Ensenada, Baja California, México
2023

Tesis defendida por
Miguel Angel Llapapasca Lloclla

y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Mario Andrés Pardo Rueda
Director de tesis

Dr. Oscar Sosa Nishizaki

Dr. Emilio José Beier

Dr. Daniel Grados Paredes



Dr. Rafael Andrés Cabral Tena
Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

Dra. Ana Denise Re Araujo
Directora de Estudios de Posgrado

Resumen de la tesis que presenta **Miguel Angel Llapasca Lloclla** como requisito parcial para la obtención del grado de Doctor en Ciencias en Ecología Marina

La zona de mínimo oxígeno como determinante del hábitat de depredadores marinos en el norte del sistema de la Corriente de Humboldt

Resumen aprobado por:

Dr. Mario Andrés Pardo Rueda
Director de tesis

Los depredadores tope altamente móviles necesitan hábitats con condiciones ambientales que tengan el potencial de agregar una alta abundancia de presas con una alta calidad energética para maximizar el éxito de su forrajeo. Hasta ahora, estos hábitats generalmente han sido caracterizados en términos de indicadores físicos y biológicos de alta productividad, capaces de atraer y sostener presas. Sin embargo, aún no han sido cuantificados los efectos de una característica biofísica del océano con efectos probados en la distribución vertical de potenciales presas: la profundidad del límite superior de la zona de mínimo oxígeno (ZMO). En la parte norte del Sistema de la Corriente de Humboldt frente a Perú (~ 3-18° S), una ZMO poco profunda (30-50 m) afecta la distribución de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*), presa principal de varios depredadores marinos, incluidos las aves marinas y los delfines. Se hipotetiza que estos depredadores se agruparían en áreas productivas, pero con preferencia por lugares donde la profundidad relativa de la ZMO puede restringir a la presa verticalmente, haciéndola más accesible y maximizando el éxito de forrajeo. Se ajustaron modelos bayesianos de hábitat para seis especies de depredadores superiores predominantes en esta región, con múltiples combinaciones de covariables ambientales, técnicas de suavizado y efectos aleatorios temporales y espaciales. Los datos de aves marinas y cetáceos provienen de 23 cruceros científicos realizados por el Instituto del Mar del Perú durante entre el 2001 y el 2019. Los predictores de hábitat incluyeron las anomalías espaciales de la temperatura superficial del mar, la clorofila-a, la profundidad de la picnoclina y la profundidad de la ZMO. Los delfines oscuros (*Lagenorhynchus obscurus*) y comunes (*Delphinus delphis*) mostraron preferencias por áreas productivas y frías con una ZMO muy poco profunda, independientemente de la estación del año, mientras que los tursiones (*Tursiops truncatus*) se agregaron tanto en aguas frías como cálidas, también con ZMO poco profundas. Las dos primeras especies, de mayores demandas metabólicas, maximizarían la energía al seleccionar áreas con presas constreñidas en las capas superficiales, mientras que la última, con necesidades metabólicas más moderadas y dieta más diversa, explotaría hábitats menos restringidos. Los cormoranes guanayes (*Leucocarbo bougainvilliorum*) y pelícanos peruanos (*Pelecanus thagus*) mostraron preferencias por áreas costeras, productivas y frías con una ZMO somera. Los piqueros peruanos (*Sula variegata*) ocuparon zonas productivas de ZMO tanto someras en la costa como profundas en el área oceánica, debido a su mayor rango de vuelo. El comportamiento de forrajeo gregario de los cormoranes los condicionaría a forrajear sobre grandes cardúmenes agregados en las capas superficiales de las zonas costeras, mientras que los piqueros, que pueden depredar sobre presas más dispersas por ser más solitarios, no presentarían estas restricciones espaciales. Los pelícanos ocuparían la zona costera durante el día realizando actividades diferentes al forrajeo, el cual ocurre generalmente de noche. Las tres especies, principalmente piqueros y pelícanos, mostraron una reducción en su distribución espacial durante la temporada reproductiva (invierno austral) potencialmente debido al cuidado parental.

Palabras clave: Estacionalidad, oxígeno disuelto, disponibilidad de presas, Perú, Humboldt

Abstract of the thesis presented by **Miguel Angel Llapapasca Lloclla** as a partial requirement to obtain the Doctor of Science degree in Marine Ecology

The oxygen minimum zone as driver of the habitat of marine predators in the northern Humboldt Current system

Abstract approved by:

Dr. Mario Andrés Pardo Rueda
Thesis Director

Highly mobile top predators need habitats with environmental conditions with the potential of aggregating enough and high-quality prey, to maximize foraging success. Until now, the characterization of those habitats was in terms of physical and biological indicators of high production, capable of attracting and sustaining prey. Nevertheless, there has been no approach to quantifying the effects of a biophysical characteristic of the ocean with proven effects on the vertical distribution of potential prey for top predators: The upper limit of the oxygen minimum zone (OMZ) depth. In the northern branch of the Humboldt Current System off Peru (~ 3-18° S), a shallow OMZ (30-50 m) affects the distribution of the Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*), main prey for several marine predators, including seabirds and dolphins. We hypothesized these predators would aggregate in productive areas, but with preference for places where the relative OMZ depth can constrain prey vertically, making it more accessible and maximizing foraging success. We fitted Bayesian habitat models for six dominant top predator species in this region, with multiple combinations of environmental covariates, smoothing techniques, and temporal and spatial random effects. Cetacean data came from 23 dedicated scientific surveys carried out by Instituto del Mar del Perú spanning 2001-2019. Habitat predictors included the spatial anomalies of sea surface temperature, surface chlorophyll-a, pycnocline depth and OMZ depth. Dusky (*Lagenorhynchus obscurus*) and common dolphins (*Delphinus delphis*) preferred productive, cold areas with a very shallow OMZ, regardless of the season, while bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) aggregated in both cold and warm waters, also with shallow OMZ. The former two species of higher metabolic demands would maximize energy intake by selecting areas with constrained prey in the upper layers, while the latter, of more moderate metabolic needs and more diverse prey, would exploit less restricted habitats. Cormorants (*Leucocarbo bougainvillorum*) and pelicans (*Pelecanus thagus*) showed preferences for productive and cold coastal areas with a shallow OMZ. Boobies (*Sula variegata*) occupied productive with both shallow and deep OMZ areas due to a high flight range. The gregarious foraging behavior of cormorants would condition them to forage on large anchovy schools aggregated in the upper layers of coastal areas. Boobies, which can prey on more dispersed prey given they tend to be solitary, would not have these spatial restrictions. The pelicans would occupy the coastal zone during daylight hours carrying out activities other than foraging, which generally occurs at night. The three species, mainly boobies and pelicans, showed a limited spatial distribution during the reproductive season (austral winter) due to parental care.

Keywords: Seasonality, dissolved oxygen, prey availability, Peru, Humboldt

Dedicatoria

*A quienes lo intentaron.
Y a quienes lo siguen intentando.*

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) por la beca otorgada para realizar mis estudios de doctorado (CVU 1000960).

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE) por aceptarme como estudiante y permitirme desarrollar esta tesis doctoral.

A mi director, Dr. Mario A. Pardo, por el apoyo brindado siempre, incluso desde mucho antes de mi postulación y final aceptación al programa de Ecología Marina. Por todo lo enseñado durante estos cuatro años; pero sobre todo, por invitarme a esforzarme siempre un poco más.

A mi comité de tesis, Dr. Oscar Sosa, Dr. Emilio Beier y Dr. Daniel Grados, por sus sugerencias, correcciones y su tiempo. Pero principalmente, por sus consejos de vida. Lo apreciaré siempre.

Al CICESE-ULP por recibirme hospitalariamente y brindarme un lugar de trabajo durante mi breve estancia. Y al Instituto del Mar del Perú (IMARPE) por haberme apoyado durante la postulación al doctorado y durante el desarrollo del mismo. Especialmente al Dr. Dimitri Gutiérrez (Dirección de Investigaciones Oceanográficas y Cambio Climático) y al Dr. Javier Quiñones (Oficina de Investigaciones en Depredadores Superiores) por su apoyo en la disponibilidad de los datos utilizados. Asimismo, a las tripulaciones del BIC Olaya y BIC Humboldt, por su ayuda y enseñanzas durante los nueve cruceros compartidos, parte de los veintitrés utilizados en esta tesis.

A Nadia L. López, por estos quince años. A Aldo Pacheco, Cinthya Romero, María Andrea Meza, Sarah Landeo y Joubert Esplana por escucharme y compartirme sus sugerencias. A mis compañeros Zuri Ramírez, Gaby Reséndiz y Ernesto Sampedro por esta etapa compartida. Especialmente, a Zuri por el elegantísimo libro digital. A Masao Yamamoto por su enorme empatía y ayuda en cierto momento crítico. A mis queridas amigas Rocío Osorio y Gaby Duran, por su inusitada amistad. A Ángeles Horta y JuanMa Yuma'niko, por su amistad y bebidas espirituosas compartidas. A Nallely Niño y Alan Martínez, por su amistad y comidas compartidas. A Frida Rodríguez y Germán Nolasco por su amistad, hospitalidad y el delicioso aguachile.

A los Dres. Rafael Cabral, David Rivas, Ernesto Mendoza y Luis Calderón por su apoyo, simpatía y hospitalidad. A Elizabeth Farias y Griselda Sánchez por su buena disposición y apoyo.

A Anahy y Lupita, las mejores bartenders de Ensenada, por su amabilidad y simpatía siempre.

Y principalmente a mis padres, por todo. A Marina y Rosa, mis otras mamás. Y a mi hermano, por cuidar de Yara y Merlín.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	ix
Lista de tablas	xiii
Capítulo 1. Introducción general.....	1
1.1 Antecedentes	2
1.1.1 Distribución de depredadores tope	2
1.1.2 La Zona de Mínimo Oxígeno.....	4
1.1.3 Ecosistema de surgencia en el norte de la Corriente de Humboldt.....	5
1.1.3.1 Características generales.....	5
1.1.3.2 La Zona de Mínimo Oxígeno en el NSCH	6
1.1.3.3 Delfines y aves marinas en el norte del Sistema de la Corriente de Humboldt.....	8
1.1.4 Modelación de la distribución de especies bajo un enfoque bayesiano	9
1.1.5 Esquema de la tesis	11
1.2 Objetivos	11
1.2.1 Objetivo general	11
1.2.2 Objetivos específicos.....	12
Capítulo 2. La profundidad relativa de la zona de mínimo oxígeno: Un factor clave de los hábitats de odontocetos en el norte del Sistema de la Corriente de Humboldt	13
2.1 Introducción	13
2.2 Metodología	15
2.2.1 Datos de cetáceos	15
2.2.2 Predictores de hábitat.....	16

2.2.2.1	Profundidad de la zona de mínimo oxígeno	16
2.2.2.2	Profundidad de la pycnoclina.....	18
2.2.2.3	Temperatura superficial del mar.....	18
2.2.2.4	Clorofila	19
2.2.2.5	Anomalías espaciales de las variables dinámicas.....	19
2.2.2.6	Variaciones interanuales.....	20
2.2.3	Modelos de idoneidad de hábitat	20
2.2.3.1	Distancia a la costa de los hábitats idóneos.....	22
2.3	Resultados.....	22
2.3.1	Predictores correlacionados.....	22
2.3.2	Selección de los modelos	22
2.3.3	Distribuciones inferidas de los delfines.....	23
2.4	Discusión	30
Capítulo 3. Distribución espacial de las aves guaneras en la región de alta productividad Norte del Sistema de la Corriente de Humboldt		35
3.1	Introducción	35
3.2	Metodología.....	38
3.2.1	Datos de aves marinas	38
3.2.2	Predictores de hábitat.....	38
3.2.3	Modelos de idoneidad de hábitat	39
3.2.3.1	Distancia a la costa de los hábitats idóneos.....	39
3.3	Resultados.....	40
3.3.1	Predictores correlacionados.....	40
3.3.2	Selección de los modelos	40
3.3.3	Distribuciones inferidas de las aves guaneras.....	41
3.4	Discusión	47
3.4.1	Influencia de las características morfométricas.....	47

3.4.2	Competencia interespecífica	48
3.4.3	Restricciones energéticas.....	49
3.4.4	Proximidad a las colonias de reproducción.....	51
3.4.5	Partición del nicho trófico	52
Capítulo 4.	Conclusiones generales.....	53
Literatura citada	55
Anexos	70

Lista de figuras

Figura	Página
1. Profundidad del límite superior de la ZMO [2 ml l-1] versus la densidad del agua a estas profundidades, en el norte del Sistema de la Corriente de Humboldt (R2 bayesianos para la zona costera y oceánica fueron 0.08 y 0.21, respectivamente).....	8
2. Ejemplos de perfiles mostrando la frecuencia de Brunt Väisälä (ciclos h-1) en este estudio. Pícnoclina definida como el máximo valor de la frecuencia en el perfil. Los cuatro paneles de la primera fila corresponden a la estación de invierno mientras que los restantes a la estación de verano.....	18
3. Valores predichos de idoneidad del hábitat de las especies de delfines en el NSCH para un espacio ambiental teórico, con base en las covariables incluidas en los mejores modelos: la anomalía espacial de profundidad de la zona de mínimo oxígeno (PZMOA), la anomalía de la concentración de clorofila-a detectada remotamente (CHLA) y la anomalía de la temperatura superficial del mar, detectada remotamente (TSMA). Los tamaños de los círculos vacíos representan los conteos de grupos observados en cada unidad de muestra (i.e., transecto)..	26
4. Valores predichos de idoneidad del hábitat de las especies de delfines en el NSCH para el espacio geográfico. Los tamaños de los círculos vacíos representan los conteos de grupos observados en cada unidad de muestreo (i.e., transecto). Los cruces representan datos de validación, no incluidos en el ajuste del modelo.....	27
5. Valores predichos de idoneidad del hábitat del delfín común (<i>Delphinus delphis</i> spp.) para un espacio ambiental teórico durante condiciones de La Niña y El Niño, con base en las covariables incluidas en el mejor modelo: la anomalía espacial de profundidad de la zona de mínimo oxígeno (PZMOA) y la anomalía de la temperatura superficial del mar detectado remotamente (TSMA). El tamaño del círculo vacío representa los conteos de grupos observados en cada unidad de muestra (es decir, transecto).....	28
6. Valores predichos de idoneidad del hábitat del delfín común (<i>Delphinus delphis</i> spp.) para el espacio geográfico durante condiciones de La Niña y El Niño. Los tamaños de los círculos vacíos representan los conteos de grupos observados en cada unidad de muestreo (i.e., transecto). Las cruces representan datos de validación, no incluidos en el ajuste del modelo....	28
7. Valores predichos de idoneidad del hábitat del delfín mular (<i>Tursiops truncatus</i>) para un espacio ambiental teórico durante condiciones de La Niña y El Niño, con base en las covariables incluidas en el mejor modelo la anomalía espacial de profundidad de la zona de mínimo oxígeno (PZMOA) y la anomalía de la temperatura superficial del mar detectado remotamente (TSMA). Los tamaños de los círculos vacíos representan los conteos de grupos observados en cada unidad de muestra (es decir, transecto).....	29
8. Valores predichos de idoneidad del hábitat del tursión (<i>Tursiops truncatus</i>) para el espacio geográfico durante condiciones de La Niña y El Niño. Los tamaños de los círculos vacíos representan los conteos de grupos observados en cada unidad de muestreo (i.e. transecto). Las cruces representan datos de validación, no incluidos en el ajuste del modelo.....	29

9. Modelo conceptual de idoneidad de hábitat para delfines oscuros, comunes y tursiones en el norte del Sistema de la Corriente de Humboldt. Se muestran dos estaciones contrastantes (verano e invierno) que representan las diferencias en la distribución espacial de las especies, principalmente sobre la plataforma continental. PP: Productividad primaria.....34
10. Valores predichos de idoneidad del hábitat de las especies de aves guaneras en el NSCH para un espacio ambiental teórico, con base en las covariables incluidas en los mejores modelos: la anomalía espacial de profundidad de la zona de mínimo oxígeno (PZMOA), la anomalía de la concentración de clorofila-a detectada remotamente (CHLA) y la anomalía de la temperatura superficial del mar, detectada remotamente (TSMA). Los tamaños de los círculos vacíos representan los conteos de grupos observados en cada unidad de muestra (i.e., transecto). La línea blanca continua y la discontinua representan valores de idoneidad de hábitat de 0.8 y 0.7, respectivamente.....42
11. Valores predichos de idoneidad del hábitat de las especies de aves guaneras en el NSCH para el espacio geográfico. Los tamaños de los círculos vacíos representan los recuentos de grupos observados en cada unidad de muestreo (i.e., transecto). Los cruces representan datos de validación, no incluidos en el ajuste del modelo. Las líneas negras continuas y la blanca discontinua representan valores de idoneidad de hábitat de 0.9, 0.8 y 0.7, respectivamente....
.....42
12. Comparación de medianas bayesianas de la distancia a la colonia más cercana (km) entre especies. Distancias calculadas de píxeles con alto índice de idoneidad de hábitat (de 0.8 a 1).....43
13. Valores predichos de idoneidad del hábitat de las especies de aves guaneras en el NSCH para el espacio geográfico a nivel estacional. Los tamaños de los círculos vacíos representan los recuentos de grupos observados en cada unidad de muestreo (i.e., transecto). Los cruces representan datos de validación, no incluidos en el ajuste del modelo. Las líneas negras continuas y la blanca discontinua representan valores de idoneidad de hábitat de 0.9, 0.8 y 0.7, respectivamente.....45
14. Comparación estacional de medianas bayesianas de la distancia a la colonia más cercana (km) para cada especie. Distancias calculadas de píxeles con alto índice de idoneidad de hábitat (de 0.8 a 1).....46
15. Modelo conceptual de la idoneidad de hábitat para cormoranes guanayes, pelícanos y piqueros peruanos en el norte del Sistema de la Corriente de Humboldt. Las dos primeras especies ocupando la zona costera productiva con una ZMO somera mientras que los piqueros mostrando una distribución extendida hacia la zona oceánica, siguiendo probablemente estructuras productivas como los filamentos. Las mayores agregaciones de cardúmenes se encuentran en la zona costera mientras que cardúmenes más dispersos en la zona oceánica. Las siluetas fueron modificadas de las originales creadas por Chris Huh (<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>).....50
16. Recorridos estacionales de los barcos mostrando el área cubierta durante los cruceros 2001-2019.....70
17. Histograma de las longitudes de los transectos de esfuerzo de muestreo. La mayoría de transectos midieron entre 7 y 8 km.....70

18. Ejemplo de ‘triangulación de Delaunay’ en el área de estudio. Los círculos rojos representan los lances oceanográficos a lo largo del recorrido en el crucero febrero-abril 2007.....71
19. Comparación de la capa PZMOA usando diferentes tipos de suavizado: Arriba-izquierda: polinomio de tercer grado, arriba-derecha: spline cúbico, abajo: ‘random walk’ de segundo grado.....72
20. Distribución especial de la PZMOA a nivel estacional en el norte del Sistema de la Corriente de Humboldt.....73
21. Distribución especial de la TSMA a nivel estacional en el norte del Sistema de la Corriente de Humboldt.....74
22. Distribución especial de la CHLA a nivel estacional en el norte del Sistema de la Corriente de Humboldt.....75
23. Valores de correlación entre todas las variables predictores para los delfines. Variables no correlacionadas: $r < 0.5$76
24. Valores de correlación entre todas las variables predictores para las aves marinas. Variables no correlacionadas: $r < 0.5$77
25. Triangulación de Delaunay en el área de estudio. Los círculos rojos representan las unidades de muestreo (transectos de ~ 7 km) para todos los cruceros.....78
26. Delfín oscuro. Comparación estacional de medianas bayesianas de la distancia a la costa (km). Distancias calculadas de píxeles con alto índice de idoneidad de hábitat (0.7 a 1).....79
27. Delfín común. Comparación estacional de medianas bayesianas de la distancia a la costa (km). Distancias calculadas de píxeles con alto índice de idoneidad de hábitat (0.7 a 1).....80
28. Tursión. Comparación estacional de medianas bayesianas de la distancia a la costa (km). Distancias calculadas de píxeles con alto índice de idoneidad de hábitat (0.7 a 1).....81
29. Desviación estándar asociada a la idoneidad de hábitat del delfín oscuro (*Lagenorhynchus obscurus*) para el espacio geográfico. Se observan valores ligeramente superiores durante el invierno.....82
30. Desviación estándar asociada a la idoneidad de hábitat del delfín común (*Delphinus delphis* spp.) para el espacio geográfico. Se observan valores ligeramente superiores durante el invierno.....83
31. Desviación estándar asociada a la idoneidad de hábitat del tursión (*Tursiops truncatus*) para el espacio geográfico. Se observan valores ligeramente superiores durante el invierno.....84
32. Desviación estándar asociada a la idoneidad de hábitat de las tres especies de aves: Cormorán guanay, pelícano peruano y piquero peruano, para el espacio geográfico. Sólo se observan valores altos en las zonas más oceánicas del cormorán guanay y el pelícano.....85
33. Desviación estándar asociada a la idoneidad de hábitat de las tres especies de aves: Cormorán guanay, pelícano peruano y piquero peruano, para el espacio geográfico. Sólo se observan valores altos en las zonas más oceánicas del cormorán guanay y el pelícano.....86

34. Desviación estándar asociada a la idoneidad de hábitat de las tres especies de aves: Cormorán guanay, pelícano peruano y piquero peruano, para el espacio geográfico. Sólo se observan valores altos en las zonas más oceánicas del cormorán guanay y el pelícano.....87

Lista de tablas

Tabla	Página
1	Número de cruceros y distancia total recorrida a nivel estacional..... 15
2	Comparación de las mejores cinco estructuras de modelos para predecir la idoneidad del hábitat de los delfines oscuros, comunes y tursiones en el norte del Sistema de la Corriente de Humboldt. Modelo seleccionado en negrita (i.e., WAIC más bajo)..... 23
3	Principales características ecológicas para cada especie de ave guanera del Sistema de la Corriente de Humboldt (*Característica asociada a la familia)..... 37
4	Comparación de las mejores cinco estructuras de modelos para predecir la idoneidad del hábitat de los cormoranes, pelícanos y piqueros en el norte del Sistema de la Corriente de Humboldt. Modelo seleccionado en negrita (i.e., WAIC más bajo). 41
5	Modelación para delfínidos. Factor de inflación de la varianza (VIF) para detectar colinealidad. Predictores no colineales: $VIF < 5$ 76
6	Modelación para aves marinas. Factor de inflación de la varianza (VIF) para detectar colinealidad. Predictores no colineales: $VIF < 5$ 77

Capítulo 1. Introducción general

El norte del Sistema de la Corriente de Humboldt (NSCH) es uno de los sistemas de surgencia más productivos del mundo en términos de la biomasa de anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) (Chavez et al., 2008). Esta enorme productividad permite sostener altas abundancias de una gran diversidad de depredadores tope, tales como aves, pinnípedos y cetáceos (Gonzalez-Pestana et al., 2022). Además, presenta la zona de mínimo oxígeno (ZMO) más somera en comparación con otros sistemas de surgencia (Chavez y Messié, 2009). La dinámica del límite superior de la ZMO está sujeta a la variabilidad oceanográfica del sistema a diferentes escalas espaciales y temporales (Bertrand et al., 2011; Graco et al., 2017; Espinoza-Morriberón et al., 2019). Esto tiene fuertes implicancias en la abundancia y distribución vertical de organismos epipelágicos que habitan esta región (Bertrand et al., 2011; 2016). Por ejemplo, la biomasa de anchoveta peruana está constreñida en las capas superficiales por una somera ZMO (Bertrand et al., 2011). Sin embargo, es desconocido el rol potencial que esta capa podría ejercer en los patrones de distribución de delfines y aves marinas, que, si bien no dependen del oxígeno disuelto en el agua, sí se alimentan de presas como la anchoveta. Esta relación no ha sido previamente evaluada en ninguna región del mundo. Lo anterior resulta relevante, dado que este sistema es considerado como un rompecabezas con piezas faltantes aún por resolver (Cury et al., 1998; Taylor y Wolff, 2007).

Durante las últimas décadas, gran parte de la investigación sobre delfínidos en el NSCH se ha realizado principalmente a través de animales capturados, directa o incidentalmente, por las pesquerías artesanales (Read et al., 1988; van Waerebeek y Reyes, 1990; van Waerebeek y Reyes, 1994; García-Godos et al., 2007; Alfaro-Shigueto et al., 2008; Mangel et al., 2010). Esta información permitió inferir empíricamente algunas características de sus hábitats, patrones de distribución y abundancias relativas. Posteriormente, las distribuciones potenciales de cuatro especies de delfines piscívoros, predominantes en el NSCH, fueron predichas a través de modelos de distribución de especies a partir de información recopilada in situ durante cruceros de investigación (basada sólo en datos de presencia i.e., sin tomar en cuenta la abundancia ni esfuerzos de muestreo; Llapapasca et al., 2018). Sin embargo, aún hace falta entender los procesos que modulan estas distribuciones.

Recientemente, estudios relacionados a la conservación y manejo de estas especies dan cuenta de la gran diversidad de cetáceos que enfrentan amenazas de origen antrópico en el mar peruano, y su importancia como especies paraguas de este ecosistema (Pacheco et al., 2019; Guidino et al., 2023). Un mayor esfuerzo de investigación ha sido abocado hacia las aves guaneras. Los aspectos generales de la biología de estas

aves fueron descritos durante finales del siglo XIX y el siglo XX (e.g., Vogt, 1942, Murphy, 1954), debido a su importancia en la economía del Perú a través de su producción del guano de islas y a la mayor accesibilidad a sus colonias ubicadas en las zonas costeras. Otros estudios han profundizado en la influencia de la variabilidad oceanográfica del sistema sobre la ecología del forrajeo (Zavalaga et al., 2010; 2011; Weimerskich et al., 2010; 2012), dinámicas poblacionales (Jahncke et al., 2014; Barbraud et al., 2018), aspectos fenológicos a diferentes escalas temporales (Passuni et al., 2016; 2018) e interacciones depredador-presa a diferentes escalas espaciales (Bertrand et al., 2014). Estudios más recientes evaluaron la interacción entre las aves guaneras y las pesquerías (Bertrand et al., 2012; Clark et al., 2022) y el rol que estas especies desempeñan como indicadores de la contaminación plástica marina (Zavalaga et al., 2023). Sin embargo, los patrones de distribución de las aves guaneras, a grandes escalas espaciales, han sido sugeridos sólo a partir de registros obtenidos in situ pero sin un claro entendimiento de los mecanismos subyacentes.

Hace falta un entendimiento profundo de los procesos oceanográficos y ecológicos implicados en la distribución de los delfines y las aves guaneras en el NSCH. Estos aspectos básicos permitirán desarrollar mejores planes de manejo y conservación en uno de los sistemas de surgencia de borde oriental más importantes del planeta.

1.1 Antecedentes

1.1.1 Distribución de depredadores tope

Los depredadores tope, como los delfines y aves marinas, pueden reflejar el estado de productividad de los hábitats marinos y su distribución es frecuentemente modulada por la distribución de sus presas (Ballance et al., 2006). No obstante, las relaciones predador-presa estudiadas a grandes escalas espaciales en el sistema pelágico dan resultados frecuentemente débiles o negativos (Russell et al., 1992; Fauchald, 2009). Esto debido a que la abundancia de la presa es usualmente estimada con base en un transecto, cuando por lo general estas tienden a concentrarse en parches (Benoit-Bird et al., 2013; Bertrand et al., 2014). No obstante, los depredadores tope modifican sus patrones distribucionales como respuesta a la variabilidad ambiental del ecosistema (Forney, 2000). Consecuentemente, una manera de estudiar sus distribuciones es relacionando su presencia o abundancia a parámetros oceanográficos superficiales clave como la temperatura y la clorofila-a, utilizados como descriptores de sus hábitats (e.g., Au y Perryman,

1985; Ballance, 1997; Vilchis, 2006; Fiedler et al., 2018). Estos descriptores superficiales son indicadores de áreas de intensa productividad primaria y secundaria con el potencial de agregar presas potenciales para los depredadores tope (e.g. Jefferson, 2009; Vilchis et al., 2006; Manocci et al., 2014).

Sin embargo, los delfines y aves marinas viven y/o se alimentan en un ambiente tridimensional dentro de un volumen de agua (Bjørge, 2002). Por consiguiente, las variables relacionadas a la estructura física de la columna del agua son también predictores importantes en su distribución. Por ejemplo, una picnoclina somera permite una alta disponibilidad de nutrientes en las capas superficiales, desencadenando altos niveles de productividad primaria que atraen tanto a presas como depredadores (Pardo et al., 2015). La profundidad de la termoclina puede actuar como una barrera física evitando la dispersión vertical de las presas consumidas por pingüinos y araos (Ropert-Coudert et al., 2009; Kokubun et al., 2010; Meyer et al., 2020). Esta información resalta la importancia de incluir predictores relacionados a la accesibilidad a la presa, ante la falta de mediciones directas de estas. Esta aproximación indirecta también ha sido utilizada en ambientes terrestres. Por ejemplo, los leones (*Panthera leo*) seleccionan áreas de forrajeo donde sus presas son menos abundantes pero más accesibles a la captura por encima de áreas con alta abundancia de presas (Hopcraft et al., 2015). De igual manera, los linces canadienses (*Lynx canadensis*) forrajean en zonas con vegetación de cobertura intermedia en lugar de vegetación con gran cobertura donde la presa (*Lepus americanus*) puede ocultarse fácilmente (Fuller et al., 2007).

La distribución de los delfines y aves marinas también puede cambiar a diferentes escalas temporales como respuesta al régimen ambiental imperante, sea estacional o interanual, como durante eventos fuertes de El Niño Oscilación del Sur (ENOS) (Ballance et al., 2007). Por ejemplo, una contracción y expansión de la distribución espacial de los delfines comunes (*Delphinus delphis*) fueron observadas en Nueva Zelanda durante el verano y otoño austral, respectivamente (Neumann, 2001). La mayor intensidad del Frente Ecuatorial durante el otoño boreal estuvo en concordancia con la mayor densidad de aves planctívoras y mayor concentración del zooplancton en las aguas superficiales (Spear et al., 2001). Interanualmente, en el Pacífico Oriental Tropical (POT), los delfines comunes y las ballenas azules (*Balaenoptera musculus*) mostraron una redistribución durante el evento El Niño 1997-98 retrayéndose hacia zonas aun productivas como la zona central del Sistema de la Corriente de California, el norte del golfo de California y en el Sistema de la Corriente de Humboldt (Pardo et al., 2015). En el Golfo de Alaska, aves marinas piscívoras (araos y gaviotas) se replegaron hacia las zonas costeras durante la onda de calor del 2014-2016 que causó una reducción en la abundancia de sus presas (Cushing et al., 2023).

1.1.2 La Zona de Mínimo Oxígeno

Algunas regiones del océano presentan una capa subsuperficial (~50-900 m) con muy bajas concentraciones de oxígeno disuelto ($< 0.5 \text{ ml l}^{-1}$) conocida como “zona de mínimo oxígeno” (ZMO) (Levin, 2003; Paulmier y Pino, 2009). Estas ZMO's se encuentran más extendidas en el Pacífico este, frente a las costas occidentales de África y en la parte norte del Océano Índico (Gilly et al., 2013). Estas zonas se originan debido a una alta tasa de respiración microbiana al degradar la materia orgánica (i.e., remineralización) y al ascenso de aguas hipóxicas durante las surgencias (Helly y Levin, 2004). Un intenso gradiente conocido como “oxiclina” separa las capas superficiales oxigenadas de la ZMO, tanto en su límite superior como inferior (Paulmier y Pino, 2009). Procesos biogeoquímicos relacionados al ciclo del nitrógeno y carbono ocurren en estas capas. La nitrificación (i.e., oxidación de amonio a nitrato) ocurren en la oxiclina superior dada la disponibilidad de oxígeno (Gilly et al., 2013). Sin embargo, una intensa denitrificación se lleva a cabo dentro de la ZMO, donde la materia orgánica y el amoniaco son oxidados utilizando el oxígeno contenido en los nitratos y nitritos (Gilly et al., 2013).

La ZMO también tiene implicancias directas en los organismos marinos. Esta capa sirve de refugio durante el día a una gran biomasa de organismos mesopelágicos adaptados a la hipoxia, tales como algunos grupos del zooplancton (e.g., eufáusidos, copépodos; Bertrand et al., 2010), peces mictófidios (Robinson et al., 2010) y calamares (Stewart et al., 2013). Y además pueden servir como zonas de forrajeo para mamíferos marinos adaptados al buceo profundo, como cachalotes (Stewart et al., 2013) o elefantes marinos (Naito et al., 2017). Por otro lado, también comprime el hábitat de organismos dependientes de altas concentraciones de oxígeno para su respiración, como ciertas especies del zooplancton (Fernández-Alamo y Färber-Lorda, 2006), anchovetas, sardinas (Bertrand et al., 2011), jureles (Bertrand et al., 2016), atunes, marlines, peces espada (Prince y Goodyear, 2006), entre otros.

Las especies de bajo nivel trófico, que habitan permanente o temporalmente sobre la ZMO, son presas recurrentes en la dieta de delfines y aves marinas (Spitz et al., 2012; Watanuki y Thiebot, 2018; Gonzalez-Pestana et al., 2022). Consecuentemente, la ZMO podría influir indirectamente en la distribución de este tipo de depredadores que no dependen del oxígeno disuelto en el agua. Esta relación no ha sido aún estudiada debido a que los datos provenientes de perfiles verticales de oxígeno son usualmente escasos al requerir muestreos oceanográficos intensivos, espacial y temporalmente. Sin embargo, existen algunos indicios. En el POT, las zonas de forrajeo de grupos mixtos de delfines y atunes ocurren principalmente en áreas donde la capa de mezcla (i.e., capa homogénea debido a la mezcla inducida por la acción del viento y las olas) es más somera debido a la compresión ejercida por la ZMO (Scott et al., 2012).

Las ZMO son sensibles a la variabilidad causada por el cambio climático. El calentamiento global reduce la solubilidad del oxígeno debido a una mayor temperatura del agua y promueven una mayor estratificación afectando la oxigenación de las capas subsuperficiales (Oschlies et al., 2018; Breitburg et al., 2018). Esto resulta en una somerización y una expansión horizontal de las ZMO's que desencadena desde cambios biogeoquímicos hasta la alteración de los hábitats de las comunidades epipelágicas y mesopelágicas (Stramma et al., 2008; Stramma et al., 2010; Gilly et al., 2013). Dado que la desoxigenación del océano sigue una tendencia creciente (Limburg et al., 2020) y los escenarios futuros son inciertos, es importante comprender el potencial rol de la ZMO en la distribución de depredadores tope como delfines y aves marinas con fines de manejo y conservación.

1.1.3 Ecosistema de surgencia en el norte de la Corriente de Humboldt

1.1.3.1 Características generales

La zona de estudio (3-18° S) pertenece al Ecosistema de surgencia de la Corriente de Humboldt, una de las regiones más productivas del mundo, en términos de productividad primaria y captura de peces (Carr, 2001; Chavez et al., 2008). Este sistema sostiene a la pesquería monoespecífica más grande del planeta, focalizada en captura de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) (Chavez et al., 2008). En general, el NSCH se caracteriza por presentar aguas frías de baja salinidad pero alto contenido de nutrientes (Graco et al., 2007; Swartzman et al., 2008). Su estacionalidad está modulada por la profundidad de la capa de mezcla (Echevin et al., 2008; Xue et al., 2022). En el invierno, la profundización de la capa de mezcla y la limitación de la luz impiden la acumulación de la productividad primaria en las capas superficiales (Echevin et al., 2008; Xue et al., 2022). Durante el verano, una capa de mezcla más somera concentra la biomasa cerca de la superficie pero limita la disponibilidad de nutrientes generando una reducción de esta biomasa hacia finales del verano (Echevin et al., 2008). Asimismo, las surgencias son más intensas durante el invierno e inicios de la primavera, y lo opuesto durante el verano (Graco et al., 2007), en fase opuesta con la intensidad estacional de la productividad primaria ("paradoja estacional"; Echevin et al., 2008). Esta es una característica única del NSCH en relación con otros sistemas de surgencia de borde oriental (Echevin et al., 2008; Chavez y Messié, 2009). Si bien toda la zona de estudio se caracteriza por ser un área importante de surgencias durante todo el año, a lo largo de la costa se localizan celdas específicas de surgencias más intensas frente a los 5-6°S, 9°S, 12°S, 15°S y 17°S (Zuta y Guillén, 1970; Graco et al., 2007). A nivel interanual, las condiciones oceanográficas cambian drásticamente durante los extremos del ciclo

ENOS: El Niño y La Niña. Durante la fase cálida El Niño, la intrusión de masas de agua oceánicas con elevada temperatura y alta oxigenación repliega a las aguas costeras frías; mientras que una expansión longitudinal de estas últimas ocurre durante la fase fría La Niña (Graco et al., 2007). El ciclo ENOS también afecta a todos los componentes de la red trófica de este ecosistema desencadenando cambios en la distribución y biomasa de las especies, en sus ciclos reproductivos y en sus relaciones trofodinámicas (Ñiquen y Bouchon, 2004).

1.1.3.2 La Zona de Mínimo Oxígeno en el NSCH

El NSCH presenta la ZMO más hipóxica y somera del planeta (Chavez y Messié, 2009). Generalmente, el límite superior de esta capa es definido a una concentración de 0.5 ml l^{-1} de oxígeno disuelto (Graco et al., 2007). Su extensión vertical comprende alrededor de 500 a 600 m de profundidad (Fuenzalida et al., 2009). Cerca de la costa es muy somera ($\sim 20\text{-}30$ m de profundidad) y se profundiza progresivamente hacia la zona oceánica (Graco et al., 2007; Fuenzalida et al., 2009; Bertrand et al., 2010). Latitudinalmente, es profunda (100 m de profundidad) entre los $3\text{-}6^\circ \text{ S}$ debido a la influencia subsuperficial de la corriente de Cromwell que acarrea aguas más oxigenadas (Graco et al., 2007; Bertrand et al., 2010). La ZMO está sujeta a la variabilidad temporal del NSCH, tanto a nivel estacional como interanual. Estacionalmente, es más somera durante el verano, más profunda en invierno y con profundidades intermedias durante el otoño y primavera (Graco et al., 2017). Esta variabilidad es modulada por el forzamiento ejercido por los vientos locales, la remineralización y la circulación de mesoescala (e.g., giros y filamentos; Thomsen et al., 2016; Vergara et al., 2016; Graco et al., 2017). Interanualmente, la ZMO es afectada por las fases extremas del ciclo ENOS (Gutiérrez et al., 2008; Graco et al., 2017). Una profundización de la ZMO ha sido observada durante la fase cálida el Niño mientras que lo opuesto durante la fase fría La Niña (Gutiérrez et al., 2008; Graco et al., 2017; Mogollón y Calil, 2017). Estos desplazamientos verticales estarían modulados por forzamientos remotos tales como el afloramiento y hundimiento de las ondas atrapadas en la costa ("*upwelling*" y "*downwelling*" *coastal trapped waves*; Espinoza-Morriberón et al., 2019).

La ZMO influye en la ecología de organismos de diferentes niveles tróficos en el NSCH. Por ejemplo, la interacción entre la ZMO y forzantes remotos de oxigenación determinan la alternancia de especies y ensamblajes dominantes en el sistema bentónico frente al centro del Perú (12° S ; Gutiérrez et al., 2008). A escala interdecadal, el desplazamiento vertical de la ZMO modula la abundancia y distribución de las poblaciones de anchovetas y sardinias (*Sardinops sagax sagax*) en esta región (Bertrand et al., 2011). Un hábitat epipelágico comprimido durante periodos de ZMO somera favorece la agregación de grandes

biomasas de anchoveta (Bertrand et al., 2011). Mientras que mayores biomasas de sardinas (*Sardinops sagax sagax*) ocurren cuando el hábitat epipelágico es más oxigenado verticalmente producto de una profundización de la ZMO (Bertrand et al., 2011). La abundancia y distribución de los jureles (*Trachurus murphyi*) está modulada por los niveles de concentración de oxígeno en la columna del agua a diferentes escalas temporales, evitando áreas y periodos de baja oxigenación (Bertrand et al., 2016). Las fluctuaciones verticales de la ZMO, que modulan la accesibilidad a la presa, influyen en los tiempos de reproducción de las aves guaneras a escala estacional (Passuni et al., 2016) así como en su dinámica poblacional a escala interanual (Barbraud et al., 2018).

Los organismos presentan diferentes requerimientos de concentración de oxígeno. Por tanto, un único valor de concentración para definir al límite superior de la ZMO ha sido cuestionado ya que un valor general de estrés hipóxico no puede ser aplicado para todos los organismos (Seibel, 2011). En consecuencia, existen diferentes criterios para su definición (Paulmier y Pino, 2009) dependiendo del interés de la investigación. Por ejemplo, la capa de macrozooplancton (capa profunda de dispersión) en el NSCH se encuentra relacionada a una concentración de 0.8 ml l^{-1} (Bertrand et al., 2010). Por otro lado, una concentración de 2 ml l^{-1} fue usada en estudios de peces epipelágicos dado que este valor limita sus distribuciones verticales a un nivel fisiológico (Bertrand et al., 2011; 2016). Esta concentración fue también escogida en esta tesis debido a que especies epipelágicas como la anchoveta son presas preferentemente consumidas por los delfines y aves guaneras en el NSCH. Efectivamente, si la ZMO restringe la distribución vertical de estas presas, indirectamente podría influir en la distribución de sus depredadores.

1.1.3.2.1 La zona de mínimo oxígeno y su rol como potencial modulador del hábitat epipelágico en el NSCH

La circulación inducida por el viento puede conducir a desplazamientos verticales adiabáticos (i.e., con intercambio de energía pero sin intercambio de masa) de las isopícnas, en las capas superiores del océano (Huang, 2020). Gran parte del movimiento del océano está asociado a estos desplazamientos que, a su vez, se relacionan con el desplazamiento vertical de otras capas como las isotérmicas, las isohalínicas (Huang, 2015) y el límite superior de la ZMO. En este sentido, la compresión o expansión de las capas superiores son moduladas por el movimiento vertical de las isopícnas.

Sin embargo, en las regiones costeras ocurren principalmente procesos de tipo diabático (e.g., surgencias), que involucran intercambios de energía y también de masa, aunados a sus propiedades físicas tales como salinidad, calor, oxígeno, etc. En la zona costera del NSCH, las surgencias promueven el ascenso de masas

de agua subsuperficiales hipóxicas que reducen la amplitud vertical de las capas superiores oxigenadas (Graco et al., 2007). Este movimiento vertical de la ZMO (definida a 2 ml l^{-1} , ver sección anterior y 2.2.2.1) modularía la compresión y expansión de las capas superiores, que constituyen el hábitat epipelágico para especies aeróbicas.

Ambos procesos pueden ser observados en la figura 1. Aquí, las isopícnas están representadas por valores puntuales de densidad (eje y). En la zona oceánica, lejos de la influencia de las surgencias, se observa una relación positiva esperable entre la profundidad del límite superior de la ZMO y la densidad del agua a esta profundidad. Es decir, mayores densidades de agua son encontradas en zonas donde la ZMO es más profunda. No obstante, esto no es evidente en la zona costera, donde procesos diabáticos como las surgencias estarían afectando esta relación.

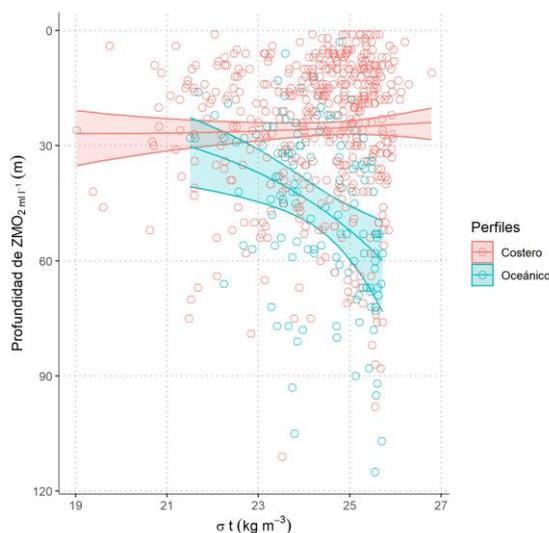


Figura 1. Profundidad del límite superior de la ZMO [2 ml l^{-1}] versus la densidad del agua a estas profundidades, en el norte del Sistema de la Corriente de Humboldt (Los R^2 bayesianos para la zona costera y oceánica fueron 0.08 y 0.21, respectivamente). Datos de esta tesis.

1.1.3.3 Delfines y aves marinas en el norte del Sistema de la Corriente de Humboldt

Tres especies de delfines piscívoros habitan predominantemente en el NSCH durante todo el año, en donde los delfines comunes y oscuros (*Lagenorhynchus obscurus*) habitan la zona nerítica en simpatria aunque una segregación parcial ocurre latitudinalmente (Llapapasca et al., 2018). El tursiÓN oceánico (*Tursiops truncatus*) ocupa preferentemente la región desde el talud continental hacia la zona oceánica (Llapapasca et al., 2018). Esta segregación espacial asociada a la fisiografía del mar peruano se relaciona

también con sus preferencias de dieta. Los delfines neríticos se alimentan principalmente de anchoveta y secundariamente, de otras presas costeras (e.g., pejerrey, *Odontesthes regia*; merluza, *Merluccius gayi*; camotillo, *Normanichthys crockeri*) (García-Godos et al., 2007). Por otro lado, el tursión oceánico se alimenta preferentemente de presas más oceánicas (e.g., jureles, sardinas, mictófidios) aunque las anchovetas y merluzas pueden ser también consumidas ocasionalmente por esta especie (García-Godos et al., 2007). Sin embargo, los procesos físicos y ecológicos que modulan estas distribuciones así como sus variaciones estacionales e interanuales permanecían desconocidas y han sido ahora explicados en esta tesis (capítulo 2).

Otro grupo de depredadores tope residentes en el NSCH son los cormoranes guanayes (*Leucocarbo bougainvilliorum*), los piqueros peruanos (*Sula variegata*) y los pelícanos peruanos (*Pelecanus thagus*) que habitan de forma simpátrica en esta región. Las tres especies se aposentan y reproducen en islas y puntas a lo largo de la costa del Perú donde producen grandes cantidades de guano, por lo que son conocidas como aves guaneras (Duffy et al., 1983). Sus abundancias poblacionales se encuentran en un orden de magnitud más que los otros sistemas de surgencia (Chávez y Messié, 2009) y son sostenidas por su presa principal, la anchoveta (Jahncke et al., 2004; Barbraud et al., 2018). El consumo de esta presa en las mismas zonas de alimentación es posible gracias a diferencias en la ecología de forrajeo (al menos en temporadas de alta disponibilidad de alimento; Weimerskirch et al., 2012). Sus dinámicas poblacionales, así como sus ciclos de vida, se encuentran relacionados a la variabilidad oceanográfica del sistema a diferentes escalas temporales (Jahncke et al., 2004; Barbraud et al., 2018; Passuni et al., 2016; Passuni et al., 2018). No obstante, los patrones distribucionales de las tres especies en el ambiente exclusivamente marino, a grandes escalas espaciales, no eran claros. En esta tesis se estudiaron los factores que permiten la simpatría de las tres especies a partir de las características oceanográficas del hábitat seleccionadas por cada una de ellas (capítulo 3). Asimismo, se evaluaron las variaciones de las distribuciones espaciales a escala estacional, ligadas a épocas reproductivas y no reproductivas (capítulo 3).

1.1.4 Modelación de la distribución de especies bajo un enfoque bayesiano

Entender los procesos ambientales y ecológicos que modulan la distribución de las especies son un aspecto relevante en la ecología (Levin, 1992). Los modelos de la distribución de especies (MDE) permite cuantificar la relación entre datos de presencia/ausencia o abundancia de la especie y variables ambientales (Martínez-Minaya et al., 2018). Los MDE son generalmente utilizados para identificar hábitats potenciales de las especies y comprender porque estos son seleccionados (Elith y Leathwick, 2009). Asimismo, también

son utilizados para predecir respuestas de las especies a cambios ambientales, evaluar hipótesis biogeográficas y evolutivas, diseñar áreas marinas protegidas, evaluar el impacto de las especies invasoras, entre otros (ver revisiones de Guisan y Thuiller, 2005; Martínez-Minaya et al., 2018; Sillero et al., 2021). Diferentes técnicas estadísticas son utilizadas en la modelación, incluyendo modelos de regresión generalizados, redes neuronales, árboles de clasificación y regresión, modelos de máxima entropía, entre otros (Redfern et al., 2006; Elith y Leathwick, 2009). No obstante, muchos de estos modelos asumen que las observaciones son independientes cuando en la naturaleza estas presentan un alto grado de autocorrelación espacial (Legendre, 1993). No tomar en cuenta esta fuente de variabilidad puede conllevar a estimaciones sesgadas (Muñoz et al., 2013).

La distribución de las especies, además de estar relacionada con las variables ambientales de sus hábitats (proceso o relación principal), también puede estar influenciada por diferentes fuentes de variabilidad tales como múltiples escalas de medición, efectos de tipo espacial, temporal o espacio temporal, así como por conjuntos de datos de diferente origen (Kéry y Royle, 2016). La relación principal, así como las fuentes de variabilidad mencionadas, pueden ser incluidos en un único modelo denominado modelo jerárquico (Kery y Royle, 2016). Los modelos jerárquicos aplicados con un enfoque bayesiano constituyen una herramienta robusta ya que permiten que los datos observados y los parámetros del modelo sean tratados como variables aleatorias (i.e., cantidades que son determinadas probabilísticamente, o dicho de otro modo, variables cuyos posibles valores provienen de distribuciones de probabilidad) (Kéry et al., 2010; Kéry y Royle, 2016). Esto permite obtener también predicciones en términos de probabilidad y una apropiada estimación de la incertidumbre (Zuur et al., 2017). Además, la fuente de variabilidad espacial puede ser incluida de forma explícita como un efecto aleatorio que captura la autocorrelación espacial (Zuur et al., 2017). Dado que los efectos aleatorios son también parámetros del modelo, este tipo de variabilidad es tratado como una distribución de probabilidad permitiendo cuantificar su incertidumbre (Pennino et al., 2017). Las múltiples escalas de medición (niveles) también ingresan como efectos aleatorios por lo que la incertidumbre combinada se propaga a través de todos los niveles del modelo (Pennino et al., 2017). Dentro del enfoque bayesiano, es necesaria la inclusión de información previa (estado actual del conocimiento), la cual es renovada con nueva información (datos) para obtener un nuevo estado del conocimiento conocido como distribución posterior (Zuur et al., 2017). El método comúnmente usado en el cálculo de la distribución posterior son las cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC), basado en técnicas de re-muestreo iterativo con un intensivo costo computacional (Hastings et al., 1970). Un método relativamente nuevo es el llamado *Integrated-Nested Laplace Approximation* (INLA) basado en aproximaciones numéricas de Laplace (Rue et al., 2009). Este método realiza la inferencia de forma rápida y eficiente permitiendo incluir diferentes fuentes de variabilidad y evaluar diferentes

estructuras de modelos candidatos en un tiempo considerablemente menor (Gómez-Rubio, 2021). Estas características constituyen ventajas ante los modelos desarrollados bajo el enfoque frecuentista donde los parámetros de los modelos son cantidades fijas, lo que no permite una cuantificación de la incertidumbre. En consecuencia, los modelos jerárquicos bayesianos están siendo cada vez más utilizados en los MDE marinas tales como los cetáceos (e.g., Pardo et al., 2015; Gilbert et al., 2021; Martino et al., 2021). Considerando la robustez de la modelación bayesiana, en esta tesis se optó por la utilización de los modelos jerárquicos bayesianos. Esta aproximación permite utilizar la información jerarquizada y hacer competir diferentes estructuras de modelos candidatos con el fin de evaluar el rol potencial de la ZMO con respecto a otros descriptores del hábitat en la distribución de las especies de estudio.

1.1.5 Esquema de la tesis

Las características únicas del NSCH descritas permitieron evaluar la importancia de la profundidad del *límite superior de la zona de mínimo oxígeno* (de aquí en adelante, la zona de mínimo oxígeno) en la distribución y elección de hábitats de dos grupos de depredadores tope dominantes en el NSCH: los odontocetos piscívoros y las aves marinas. La tesis está constituida por cuatro capítulos: El primero consiste en la introducción general que expone los cuatro ejes centrales de esta investigación: la distribución de las especies, la zona de mínimo oxígeno, el Ecosistema de Surgencia de la Corriente de Humboldt y la modelación bayesiana. El segundo capítulo proviene del artículo publicado: Llapapasca, M.A., Pardo, M.A., Grados, D. y Quiñones, J. 2022. The oxygen minimum zone relative depth is a key driver of dolphin habitats in the northern Humboldt Current System. *Frontiers in Marine Science*. 9, 1-15. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.1027366>. El tercer capítulo evalúa la distribución espacio temporal de aves marinas simpátricas en función de las características oceanográficas del hábitat en el NSCH. Y finalmente, el cuarto capítulo presenta a las conclusiones generales.

1.2 Objetivos

1.2.1 Objetivo general

Evaluar la importancia de la profundidad de la ZMO en la distribución y disponibilidad de hábitat de los odontocetos piscívoros y aves marinas, en la parte norte del Sistema de la Corriente de Humboldt.

1.2.2 Objetivos específicos

- Evaluar el rol potencial de la profundidad de la zona de mínimo oxígeno en la distribución espacial de los odontocetos piscívoros a escala estacional e interanual, en el norte del Sistema de la Corriente de Humboldt.
- Evaluar el rol potencial de la profundidad de la zona de mínimo oxígeno en las distribuciones en simpatria de las aves guaneras, en el norte del Sistema de la Corriente de Humboldt.
- Evaluar la potencial variación estacional en la distribución espacial de las aves guaneras, en el norte del Sistema de la Corriente de Humboldt.

Capítulo 2. La profundidad relativa de la zona de mínimo oxígeno: Un factor clave de los hábitats de odontocetos en el norte del Sistema de la Corriente de Humboldt

2.1 Introducción

Los depredadores deben tomar decisiones de forrajeo basadas en las fluctuaciones de su presa, tanto en tiempo como en espacio (Stephens, 2008). Estas fluctuaciones se relacionan frecuentemente a cambios en el ambiente que promueven o reducen la producción biológica, lo cual modula la disponibilidad de las presas (Redfern et al., 2006). Los depredadores marinos tales como aves y cetáceos tienden a ocupar diversos tipos de hábitat de acuerdo a sus requerimientos de energía (Ballance et al., 1997; Manocci et al., 2014). Piqueros de patas rojas (*Sula sula*), pardelas del Pacífico (*Ardenna pacifica*) (Ballance et al., 1997), delfines comunes (*Delphinus delphis* spp.), marsopas comunes (*Phocoena phocoena*) y rorcuales aliblancos (*Balaenoptera acutorostrata*) (Spitz et al., 2012), ocupan áreas de intensa productividad donde las presas son abundantes y de altos niveles calóricos. Por el contrario, especies como el charrán sombrío (*Onychoprion fuscatus*) (Ballance et al., 1997), cachalotes enanos (*Kogia breviceps*), zifios de Cuvier (*Ziphius cavirostris*) y cachalotes (*Physeter macrocephalus*) (Spitz et al., 2012), pueden estar presentes en zonas más oligotróficas donde consumen presas de menores niveles calóricos.

Sin embargo, aunque la abundancia y calidad de la presa es importante, la accesibilidad a éstas puede desempeñar también un rol relevante en las áreas seleccionadas por los depredadores. Por ejemplo, en el NSCH, la profundidad de los cardúmenes predice de mejor forma las áreas con mayor probabilidad de buceo de aves marinas (Boyd et al., 2015). Asimismo, en Georgia del Sur, los pingüinos rey (*Aptenodytes patagonicus*) forrajean principalmente en áreas con altas densidades de cardúmenes en profundidades someras (Proud et al., 2021). Barreras físicas como una termoclina somera, constriñe a las presas en las capas superficiales permitiendo una mayor accesibilidad para los depredadores (Ropert-Coudert et al., 2009; Kokubun et al., 2010; Meyer et al., 2020).

El NSCH presenta una ZMO de profundidades menores a 100 m, la cual restringe las aguas costeras oxigenadas (Fuenzalida, 2009). Esta región es dominada por la zona biogeográfica conocida como Provincia de Humboldt (~6-18° S; Ibañez-Erquiaga et al., 2018), donde ocurre una abrupta caída en las

concentraciones de oxígeno disuelto a ~25-50 m de profundidad, desde ~6 ml l⁻¹ en superficie hasta condiciones hipóxicas menores a 1 ml l⁻¹ (Graco et al., 2017). A diferencia de otras barreras físicas, estas bajas concentraciones constriñen verticalmente a especies pelágicas a un nivel fisiológico, dado que éstas sólo toleran de moderadas a altas concentraciones de oxígeno, como es el caso de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) (Bertrand et al., 2008; 2011), consumida por depredadores tales como lobos marinos, cetáceos y aves marinas (Soto et al., 2006; García-Godos et al., 2007; Barbraud et al., 2018).

La profundidad de la ZMO fluctúa estacionalmente (Passuni et al., 2015; Graco et al., 2017) e interanualmente (Espinoza-Morriberón et al., 2019) en el NSCH. A escala estacional, la ZMO es muy somera durante verano e inicios de otoño (hasta los 20 m de profundidad), menos somera en primavera (~20-40 m) y relativamente más profunda en invierno (~50 m) (Passuni et al., 2016; Graco et al., 2017). Estas variaciones son moduladas por procesos tales como la respiración local, la estratificación/mezcla vertical y la circulación de meso-escala (Thomson et al., 2016, Vergara et al., 2016). Interanualmente, el Niño Oscilación del Sur (ENOS) modula la profundidad de la ZMO profundizándola debajo de los 100 m y desplazándola ~60 km hacia el oeste durante las condiciones cálidas El Niño. Por el contrario, la someriza incluso hasta los 10 m durante las condiciones frías de La Niña (Gutierrez et al., 2008, 2016; Graco et al., 2007, 2017; Mogollón y Calil, 2017).

Asimismo, el calentamiento global disminuye la disolución del oxígeno (Oschlies et al., 2018; Limburg et al., 2020) promoviendo la somerización de la ZMO, como ha sido observado en el noreste del Océano Atlántico, donde el hábitat vertical para peces pelágicos tropicales tales como marlines (Orden: Istiophoriformes), atunes y sus presas (Prince and Goodyear, 2006; Stramma et al., 2012) se ha reducido. Dado que los futuros escenarios sobre la somerización, o no, de la ZMO permanecen inciertos para el NSCH, es relevante entender su rol en la actual distribución de los depredadores marinos para tomar oportunamente decisiones adecuadas de manejo y conservación.

En el NSCH, las especies predominantes son los delfines oscuros (*Lagenorhynchus obscurus*), comunes (*Delphinus delphis*) y tursiones (*Tursiops truncatus*). Los dos primeros presentan altas demandas de energía (Mckinnon, 1994; Spitz et al., 2012), consumiendo principalmente presas de alto contenido calórico (Spitz et al., 2010). Además, las manadas se conforman generalmente de cientos a miles de individuos (Van Waerebeek y Würsig 2018; Perrin 2018). De manera análoga, en el Sistema de la Corriente de California, los delfines comunes representan la mayor biomasa y el consumo más alto de presas entre los cetáceos (Barlow et al., 2008). Por el contrario, los tursiones presentan costos metabólicos más moderados (Spitz et al., 2012).

El objetivo de este trabajo consiste en evaluar analíticamente la potencial importancia de la profundidad de la ZMO en la distribución y disponibilidad de hábitat de los delfines, en relación con sus diferentes requerimientos previamente descritos. La hipótesis plantea que estos depredadores preferirán zonas productivas con una ZMO somera la cual constreñiría a las potenciales presas verticalmente; y así, las distribuciones espaciales de estos odontocetos variarían intensamente en la escala estacional.

2.2 Metodología

2.2.1 Datos de cetáceos

Se registraron avistamientos de delfínidos del 2001 al 2019 durante 23 cruceros científicos realizados por el Instituto del Mar del Perú (IMARPE) con la finalidad de evaluar el stock de anchoveta en aguas territoriales. Los cruceros fueron realizados generalmente dos veces al año: Febrero-Abril y Agosto-October, pero también se consideraron los meses de Enero, Julio, Noviembre y Diciembre en algunos casos. El diseño de muestreo consistió en tramos de ~185 km de longitud, paralelos entre sí, separados con una distancia de ~27.8 km (Anexos, figura 16). El número de cruceros y el esfuerzo de muestreo (distancia recorrida) fue diferente entre las estaciones del año (Tabla 1; Anexos, figura 16). La navegación de los barcos se realizó a una velocidad constante de ~10 nudos.

Tabla 1. Número de cruceros y distancia total recorrida a nivel estacional.

Estación	Nº de cruceros	Esfuerzo de muestreo
Invierno	3	4,950 km
Primavera	6	18,383 km
Verano	8	19,421 km
Otoño	6	17,120 km
Total	23	59,874 km

Uno o dos observadores, equipados con binoculares 10x50, realizaron barridos visuales en la superficie del mar desde la proa del barco (12.3 msnm en BIC Humboldt y 5.1 msnm en BIC Olaya) dentro de un área semicircular de 180° en frente de la embarcación. El esfuerzo de búsqueda fue conducido únicamente durante las horas luz (~6:00-18:00 h), con pausas durante las 7:00-8:00 h y 12:00-14:00 h, y solo cuando las condiciones climáticas fueron ideales (Beaufort < 3). Las posiciones geográficas fueron tomadas automáticamente cada 1.8 km (cada seis minutos) y usadas para la obtención de pequeños transectos de

similar longitud (7 a 8 km; Anexos, figura 17) a partir de los tramos iniciales. Estos pequeños transectos representaron la unidad de muestreo. Cada avistamiento fue asignado a su nuevo transecto más cercano en tiempo y espacio junto con la identificación de la especie y su tamaño de grupo. Únicamente avistamientos de delfines comunes (213 grupos; 12 239 individuos), oscuros (403 grupos; 10 455 individuos) y tursiones ecotipo oceánico (de aquí en adelante, tursiones) (222 grupos; 8 653 individuos) fueron analizados, aunque todas las especies de cetáceos fueron registrados durante la navegación. Los tursiones ecotipo costero no fueron incluidos dado que habitan en aguas muy costeras y someras en esta región (dentro del primer kilómetro de costa, Van Waerebeek et al., 1990), la cual no fueron cubiertos por los cruceros debido a las limitaciones de la navegación.

2.2.2 Predictores de hábitat

Las variables oceanográficas dinámicas son importantes descriptores para entender la distribución de mamíferos marinos a través de procesos *bottom-up*. Estas han sido utilizadas en estudios previos como potenciales indicadores de la idoneidad de hábitat de cetáceos (e.g., Ballance et al., 2006; Forney et al., 2012; Roberts et al., 2016). Las variables fisiográficas fueron excluidas, ya que este estudio se basa en la comprensión del hábitat dinámico.

2.2.2.1 Profundidad de la zona de mínimo oxígeno

Durante los mismos cruceros científicos descritos anteriormente, perfiles oceanográficos verticales fueron realizados en estaciones puntuales cada 2-4 horas de navegación. Se utilizaron un total de 3,191 perfiles de concentraciones de oxígeno disuelto para estimar la profundidad a la cual dichas concentraciones fueron menores a 2 ml l⁻¹ para cada perfil. Este valor fue escogido dado que es el límite fisiológico de especies epipelágicas (e.g. anchoveta peruana) y consecuentemente de su distribución vertical (Eka et al., 2010; Vaquer-Sunyer y Duarte 2008; Bertrand et al., 2011). Por ende, dichas estimaciones de profundidad fueron interpretadas como la profundidad del límite superior de la zona de mínimo oxígeno para las especies epipelágicas, potenciales presas de los delfines.

Se utilizaron concentraciones de oxígeno estimadas con el método de Winkler, a profundidades fijas de 0, 10, 20 y 50 m entre el 2001 al 2005 obtenidos del *World Ocean Database* (Garcia et al., 2010). El resto de los datos (2007-2019) provienen de muestreos realizados a través de sensores de Conductividad-

Temperatura-Profundidad-Oxígeno (CTDO, por sus siglas en inglés) desde la superficie hasta los 500 m, provistos por el IMARPE. También se utilizó la prueba de Winkler para oxígeno disuelto con la finalidad de verificar la precisión de las lecturas de CTDO (IMARPE, datos no publicados). Los datos desde el CTDO fueron suavizados con una media móvil de 9 m para suprimir la alta variabilidad producto de la alta resolución de la profundidad en cada perfil. Sólo los cruceros con más de 13 perfiles de CTDO fueron seleccionados.

Dada la dispersión horizontal de los perfiles y consecuentemente, de las profundidades de la ZMO, no fue posible ligarlos a los valores de los transectos más cercanos obtenidos a partir del esfuerzo de muestreo para los cetáceos. Para lidiar con lo anterior, se modeló una capa continua de valores predichos de la profundidad de la ZMO (PZMO) como una función de un efecto aleatorio de auto-correlación espacial (W), aplicando ecuaciones diferenciales parciales estocásticas (SPDE, por sus siglas en inglés) y un efecto *random walk* de segundo orden (u) de la distancia horizontal a la costa (DC). (Anexos, figura 18). Este último aproximado por un *Gaussian Markov Random Field* (GMRF) (Zuur et al., 2017). Este procedimiento consiste en dividir el área de estudio en una malla espacial irregular llamada “triangulación de Delaunay”, creada a partir de las observaciones geográficas de las observaciones (Anexos, figura 18). Esto permite predecir en sitios no muestreados tomando en cuenta la estructura espacial explícitamente. La ecuación 1 muestra el modelo de regresión y sus principales parámetros de verosimilitud (intercepto y residuos, omitidos):

$$\begin{aligned} \mu_{PZMO_i} &= uDC_i + W_i \\ PZMO_i &\sim \log N(\mu_{PZMO_i} + \sigma_{PZMO}^2), \quad i = 1, \dots, n \\ uDC_i - 2uDC_{i-1} + uDC_{i-2} &\sim N(0, \sigma_u^2), \quad i = 2, \dots, n \\ W_i &\sim N(0, \Sigma) \end{aligned} \quad (1)$$

Donde Σ representa una matriz de covarianza cuantificada a través de la función de correlación de Matérn (Zuur et al., 2017). Se utilizaron distribuciones Gamma, incorporadas por defecto, como previas para los parámetros no conocidos dada la ausencia de información previa para los mismos. Este análisis fue desarrollado bajo el enfoque de la aproximación de Laplace anidada integrada (INLA, por sus siglas en inglés) (Rue et al., 2009), implementado en el paquete R-INLA (Rue et al., 2013) en R (R-Core-Team, 2021). La capa final de PZMO tuvo una resolución de 0.1° y cada píxel fue ligado al transecto más cercano de esfuerzo en el mismo crucero.

2.2.2.2 Profundidad de la piconoclina

Se usaron 1,745 perfiles de CTD realizados durante los mismos cruceros para estimar la profundidad de la piconoclina (PP), dado que una piconoclina somera es usualmente asociada a regiones productivas con potenciales agregaciones de presas para los cetáceos (e.g., Reilly, 1990, Scott et al., 2012). Previo a la estimación de esta capa, los valores obtenidos desde el CTDO fueron también suavizados con una media móvil de 9 m para evitar el ruido derivado de la alta resolución de los datos. Posteriormente, se calculó la frecuencia de Brunt-Väisälä (ciclos h^{-1}) para cada profundidad con la finalidad de medir el grado de estratificación usando el paquete *gsw* (Kelley et al., 2017) en R. La profundidad con el máximo valor de frecuencia de Brunt-Väisälä en cada lance fue considerada como la PP (Figura 2). Finalmente, se modeló una capa espacial continua de esta variable para cada crucero siguiendo el procedimiento INLA descrito para la PZMO (subsección 2.2.1; ecuación 1). La capa final de PP tuvo también una resolución de 0.1° y los transectos de esfuerzo fueron ligados al píxel más cercano del mismo crucero.

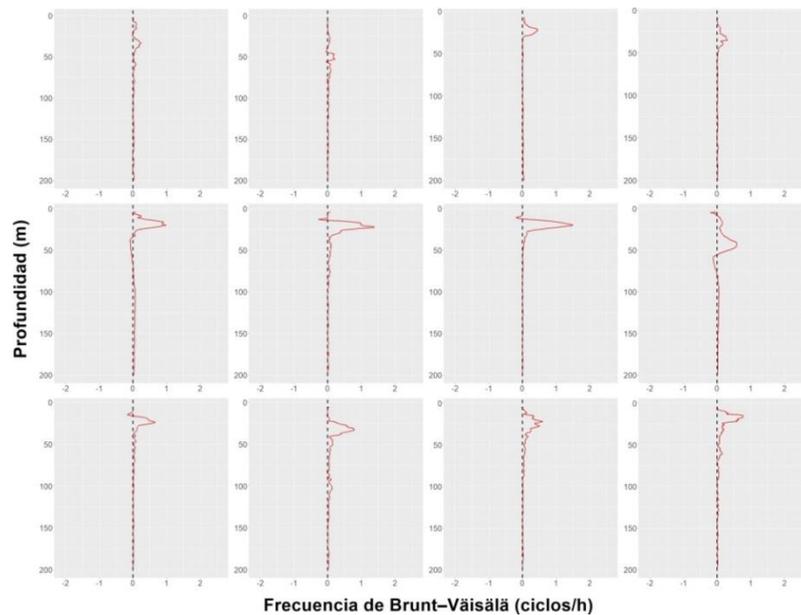


Figura 2. Ejemplos de perfiles mostrando la frecuencia de Brunt Väisälä (ciclos h^{-1}) en este estudio. Piconoclina definida como el máximo valor de la frecuencia en el perfil. Los cuatro paneles de la primera fila corresponden a la estación de invierno mientras que los de la segunda y tercera fila a la estación de verano.

2.2.2.3 Temperatura superficial del mar

Los datos de temperatura superficial del mar (TSM) fueron obtenidos de *National Oceanic and Atmospheric Administration* (NOAA) a través de la base de datos *AVHRR Pathfinder Versión 5.2* (PFV52) a

una resolución diaria de tamaño de celda 0.04° (<https://www.ncei.noaa.gov/products/avhrr-pathfinder-sst>; Saha et al., 2018). Únicamente, los datos con niveles de alta calidad (>3 ; niveles de calidad de 0-7, donde 0 representa la peor calidad y 7 la mejor) fueron seleccionados desde los metadatos. Se estimaron los valores medios por píxel que abarcaron la duración del crucero y la variable fue escalada a píxeles de resolución de 0.1° , los cuales fueron ligados al transecto más cercano del mismo crucero.

2.2.2.4 Clorofila

Los datos de concentración de clorofila superficial (CHL) fueron obtenidos desde dos fuentes con 8-días y 9-km de resolución original: (i) la base de datos NOAA's *ERDDAP* (<https://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/>) desde el sensor SeaWiFS (1997-2002), y (ii) desde la base *Ocean Color* (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>) derivados del sensor Aqua-MODIS (2002-2019). Se estimaron medias para la duración de cada crucero y la variable fue producida a 0.1° de resolución para ligar los píxeles al transecto más cercano del mismo crucero.

2.2.2.5 Anomalías espaciales de las variables dinámicas

Teniendo en cuenta que las especies de delfines en el área de estudio se encuentran presentes durante todo el año, es probable que sus distribuciones y agregaciones sean moduladas por la variabilidad ambiental espacial, independientemente del tiempo. Para eliminar parcialmente estas variaciones temporales de cada una de las variables dinámicas descritas en las secciones 2.2.2.1 a 2.2.2.4, para cada crucero, se restó el valor medio del área de estudio a cada píxel, generando nuevos predictores denominados como 'anomalías espaciales' (i.e., PZMOA, PPA, TSMA y CHLA), lo que maximizaría la estructura horizontal y los gradientes (Anexos, figuras 20, 21 y 22). Así, valores negativos de TSMA y CHLA representan sitios más fríos y productivos que el resto del área de estudio, mientras que valores positivos, lo opuesto. Asimismo, los valores negativos de PZMOA y PPA representaron una ZMO y una picnoclina menos profunda en relación al resto del área de estudio, mientras que los valores positivos, lo contrario (e.g., el valor de un píxel de PZMO cerca de la costa será menor al valor medio del área de estudio produciendo un valor de anomalía espacial negativo indicando que es más somero que el resto del área de estudio, en promedio). Finalmente, estas nuevas variables derivadas fueron predictores adicionales dentro de los diferentes modelos en competencia.

2.2.2.6 Variaciones interanuales

El Niño Oscilación del Sur (ENOS) afecta tanto al oeste como el este del Pacífico tropical, especialmente a lo largo del ecuador y frente a Ecuador y Perú (Wang y Fiedler, 2006). Además, efectos locales costeros de calentamientos intensos excepcionales, llamados “El Niño costero”, pueden ocurrir a pesar de la ausencia de anomalías de temperatura altas en el Pacífico central (Takahashi y Martinez, 2017; Echevin et al., 2018). Esta escala de variabilidad interanual fue incluida a través del Índice Costero El Niño (ICEN). Este índice se basa en las anomalías de temperatura en la región El Niño 1+2 (90° W-80° W, 10° S-0°) el cual abarca desde los 3° hasta los 10° S y categoriza escenarios interanuales de diferente intensidad: condiciones La Niña fuerte, moderada y débil (< -1.4 a -1), condiciones neutrales (-1 a 0.4), y condiciones El Niño débil, moderado, fuerte y extraordinario (0.4 a > 3) (Takahashi, 2014).

2.2.3 Modelos de idoneidad de hábitat

El enfoque INLA fue también usado para modelar el grupo de delfines (g) en cada transecto (i) como una función de varias (k) combinaciones de predictores ambientales (X), descritos en la sección 2.2.2. Previamente, la colinealidad y la correlación entre las variables fueron evaluadas a través del vector de inflación de la varianza (VIF) y la correlación de Pearson, usando los paquetes *usdm* en R (Naimi et al., 2014) y *Performance Analytics* (Peterson y Carl, 2020). Los modelos a competir incluyeron entonces sólo variables no correlacionadas ($r < 0.5$) (Anexos, figura 23). Es importante resaltar que la cantidad de datos disponibles para las estimaciones de picnoclina fue menor que los usados para la estimación de la PZMO. Los pasos de la modelación fueron los siguientes:

- 1.- Se probaron funciones de verosimilitud tales como Poisson, binomial negativa y Poisson de ceros inflados para la variable respuesta.
- 2.- Se probaron también polinomios con diferentes niveles de complejidad (β) como técnicas de suavizado para cada predictor y/o combinación de ellos. Estos últimos incluyeron efectos aditivos y multiplicativos de parejas de covariantes (e.g., TSMA-PZMOA, CHLA-PZMOA, TSMA-PPA, and CHLA-PPA).
- 3.- Se siguieron las técnicas espaciales explicadas anteriormente (sección 2.2.2.1) para las capas estimadas de PZMO y PP incluyendo el efecto aleatorio de la auto-correlación espacial (W) (Anexos, figura 25) para tomar en cuenta la falta de independencia entre los transectos.

4.- Para cada especie, también se probó la variabilidad estacional como un efecto aleatorio cíclico (θ) de la estación del año (S ; invierno, primavera, verano, y otoño), así como el efecto interanual (φ) del ICEN.

$$\mu_{g_i} = \left[\sum_{\substack{j=1 \\ k=1}}^{\substack{j=ns \\ k=nc}} \beta_j \cdot X_{k,i} \right] + W_i + \theta \cdot S_i + \varphi \cdot ICEN_i, \quad i = 1, \dots, n \quad (2)$$

5.- Debido a la heterogeneidad, aunque baja, en el tamaño de los transectos de esfuerzo de muestreo y tamaño grupal de los delfines, se incluyó una variable de balance (E) que equilibró la variable respuesta como un componente conocido de la media de la verosimilitud del conteo de animales. Esto produciría predicciones en términos de tasa de encuentro de animales en lugar de conteo de grupos a pesar de que la media de la variable respuesta del modelo fueron conteos (e.g., Cañadas et al., 2002):

$$E_i = \frac{(\hat{L} \cdot L_i)}{\text{Ln}(\hat{S}) \cdot (\text{Ln}(S_i/g_i) + 1.1)} \quad (3)$$

$$\hat{L} = \frac{\sum L_i}{n_{L_i}}$$

$$\hat{S} = \frac{\sum S_i}{n_{g_i}}$$

Donde \hat{L} representa la longitud media de los transectos, \hat{S} el tamaño grupal promedio y g_i el número de grupos en cada transecto. El logaritmo natural fue utilizado para mantener las cantidades homogéneas considerando la alta variabilidad de los tamaños grupales. Se utilizaron distribuciones Gamma como previas para todos los parámetros desconocidos.

6.- El mejor modelo entre las diferentes estructuras de competencia fue escogido a través del menor valor del criterio de información de Watanabe-Akaike (WAIC) y la Ordenada Predictiva Condicional (CPO, por sus siglas en inglés) que considera el mejor ajuste. Las predicciones fueron escaladas a valores de 0 a 1 que fueron interpretados como un índice de idoneidad de hábitat con potencial para agregar delfines de cada especie. Las posiciones de avistamientos de delfines sin información ambiental disponible fueron usadas para evaluar gráficamente la predicción espacial de los modelos.

7.- Finalmente, estos modelos fueron proyectados tanto en el espacio geográfico como ambiental para inferir los cambios en la distribución de cada especie, estacional e interanualmente, dependiendo de la mejor estructura de modelo escogida. Dado que durante el periodo de estudio (2001-2019), el ICEN fluctuó

entre -1.08 y 2.2, los modelos fueron proyectados acorde a estos escenarios: condición débil La Niña, condición fuerte El Niño y condiciones neutrales.

2.2.3.1 Distancia a la costa de los hábitats idóneos

Para evaluar la extensión o contracción del hábitat (costa-océano), se estimó la distancia media a la costa de todos los píxeles cuyas predicciones de idoneidad de hábitat fueron > 0.7 . Estas medias posteriores y sus diferencias estacionales se estimaron a través de las cadenas de Markov-Montecarlo implementado en el lenguaje JAGS (Plummer, 2003). Se utilizaron previas uniformes no-informativas. Se corrieron tres cadenas en paralelo con 200.000 iteraciones cada una. El diez por ciento fue descartado al ser parte de la fase de calentamiento y sólo se retuvieron una de cada 10 iteraciones para evitar la autocorrelación en cada cadena.

2.3 Resultados

2.3.1 Predictores correlacionados

Inicialmente, no se detectó colinealidad entre las variables ($VIF < 5$; Anexos, tabla 5). Sin embargo, dado que la TSMA y CHLA así como la PZMOA y PPA mostraron valores altos de correlación ($r > 0.5$; figura 23), estas combinaciones fueron descartadas dentro de una misma estructura de modelo.

2.3.2 Selección de los modelos

Para todas las especies, la variable respuesta fue mejor representada por una verosimilitud de Poisson de ceros inflados. La CHLA y la PZMOA fueron los mejores predictores de la idoneidad de hábitat para el delfín oscuro, mientras que la TSMA y la PZMOA para los delfines comunes y tursiones (Tabla 2). Polinomios de segundo grado fueron seleccionados como suavizadores de la relación variable respuesta-predictores para los delfines oscuros y comunes; y un polinomio de primer grado para los tursiones.

Tabla 2. Comparación de las cinco mejores estructuras de modelos para predecir la idoneidad del hábitat de los delfines oscuros, comunes y tursiones en el norte del Sistema de la Corriente de Humboldt. Modelo seleccionado en negrita (i.e., WAIC más bajo).

Estructura de los modelos	WAIC	CPO
<i>Delfín oscuro</i>		
$\mu_{g_i} \sim (CHL_{A_i} \cdot PZMO_{A_i}) + CHL_{A_i} + CHL_{A_i}^2 + PZMO_{A_i} + PZMO_{A_i}^2 + W_i + \theta \cdot S_i$	761.15	2375.822
$\mu_{g_i} \sim (CHL_{A_i} \cdot PZMO_{A_i}) + CHL_{A_i} + CHL_{A_i}^2 + PZMO_{A_i} + PZMO_{A_i}^2 + W_i + \theta \cdot S_i + \varphi \cdot ICEN_i$	763.494	763.494
$\mu_{g_i} \sim (CHL_{A_i} \cdot PZMO_{A_i}) + (CHL_{A_i} \cdot PZMO_{A_i})^2 + W_i + \theta \cdot S_i$	763.535	2375.672
$\mu_{g_i} \sim (CHL_{A_i} \cdot PZMO_{A_i}) + W_i + \theta \cdot S_i$	764.535	2376.093
$\mu_{g_i} \sim (CHL_{A_i} \cdot PZMO_{A_i}) + (CHL_{A_i} \cdot PZMO_{A_i})^2 + W_i + \theta \cdot S_i + \varphi \cdot ICEN_i$	764.675	2375.793
<i>Delfín común</i>		
$\mu_{g_i} \sim TSM_{A_i} + TSM_{A_i}^2 + PZMO_{A_i} + PZMO_{A_i}^2 + W_i + \theta \cdot S_i + \varphi \cdot ICEN_i$	803.962	2627.115
$\mu_{g_i} \sim (TSM_{A_i} \cdot PZMO_{A_i}) + TSM_{A_i} + TSM_{A_i}^2 + PZMO_{A_i} + PZMO_{A_i}^2 + W_i + \theta \cdot S_i + \varphi \cdot ICEN_i$	804.627	2627.285
$\mu_{g_i} \sim CHL_{A_i} + CHL_{A_i}^2 + PZMO_{A_i} + PZMO_{A_i}^2 + W_i + \theta \cdot S_i + \varphi \cdot ICEN_i$	806.307	2626.113
$\mu_{g_i} \sim PZMO_{A_i} + PZMO_{A_i}^2 + W_i + \theta \cdot S_i + \varphi \cdot ICEN_i$	806.739	2626.236
$\mu_{g_i} \sim (CHL_{A_i} \cdot PZMO_{A_i}) + CHL_{A_i} + CHL_{A_i}^2 + PZMO_{A_i} + PZMO_{A_i}^2 + W_i + \theta \cdot S_i + \varphi \cdot ICEN_i$	808.263	2626.009
<i>Tursión</i>		
$\mu_{g_i} \sim TSM_{A_i} + PZMO_{A_i} + W_i + \theta \cdot S_i + \varphi \cdot ICEN_i$	917.714	2584.678
$\mu_{g_i} \sim TSM_{A_i} \cdot PZMO_{A_i} + W_i + \theta \cdot S_i + \varphi \cdot ICEN_i$	918.131	2584.893
$\mu_{g_i} \sim TSM_{A_i} + PZMO_{A_i} + W_i + \theta \cdot S_i$	918.273	2584.525
$\mu_{g_i} \sim TSM_{A_i} \cdot PZMO_{A_i} + W_i + \theta \cdot S_i$	918.857	2584.698
$\mu_{g_i} \sim TSM_{A_i} \cdot PP_{A_i} + W_i + \theta \cdot S_i + \varphi \cdot ICEN_i$	919.371	2584.623

La inclusión del efecto estacional mejoró el rendimiento de los modelos para las tres especies (Tabla 2). No obstante, el efecto interanual mejoró el rendimiento de los modelos sólo para los delfines comunes y tursiones (Tabla 2). Los mejores modelos para cada especie fueron:

Delfines oscuros:

$$\mu_{g_i} \sim (CHL_{A_i} \cdot PZMO_{A_i}) + CHL_{A_i} + CHL_{A_i}^2 + PZMO_{A_i} + PZMO_{A_i}^2 + W_i + \theta \cdot S_i \quad (4)$$

Delfines comunes:

$$\mu_{g_i} \sim TSM_{A_i} + TSM_{A_i}^2 + PZMO_{A_i} + PZMO_{A_i}^2 + W_i + \theta \cdot S_i + \varphi \cdot ICEN_i \quad (5)$$

Tursiones:

$$\mu_{g_i} \sim TSM_{A_i} + PZMO_{A_i} + W_i + \theta \cdot S_i + \varphi \cdot ICEN_i \quad (6)$$

2.3.3 Distribuciones inferidas de los delfines

Los delfines oscuros mostraron preferencias por áreas de alta productividad donde la ZMO fue espacialmente somera. Valores positivos altos de CHLA (0 a +4 mg m⁻³) y negativos de PZMOA (0 a -100 m) predijeron la mayor idoneidad del hábitat (0.7 a 1), especialmente durante el verano, el otoño y la primavera (Figura 3). En general, las especies se concentraron en la zona costera frente al centro y sur de Perú (8-18° S) (Figura 4). Durante el verano, el modelo mostró una expansión a aguas más oceánicas (mediana de la distancia a la costa: 57.6 km; IC del 95 %: 54.7 – 64.6) (Anexos, figura 26). En contraste, durante el invierno, la distribución se replegó notoriamente hacia zonas costeras (mediana: 19.4 km; 95%-IC: 13.3 – 32.2) (Anexos, figura 26). Durante otoño y primavera la distribución se expandió nuevamente, con medianas de 48.1 km (IC 95%: 43.7 – 53.1) y 56.5 km (IC 95%: 51.8 – 62.1) desde la costa, respectivamente, aunque en menor medida que la del verano (Anexos, figura 26). Asimismo, los valores más altos de idoneidad del hábitat se pronosticaron para verano, otoño y primavera (hasta 1) y valores más bajos para invierno (hasta 0.8) (Figura 4).

Los delfines comunes mostraron afinidad por aguas frías también con ZMO poco profunda. Los valores negativos de TSMA (0 a -6 °C) y PZMOA (0 a -100 m) predijeron la mayor idoneidad del hábitat (0.7 – 1) durante todas las estaciones (Figura 3). La especie se distribuyó principalmente en la zona costera frente al norte-centro del Perú (3-12° S) (Figura 4). Puntualmente, la idoneidad de hábitat más alta (0.8 - 1) se observó en dos parches frente a los 5-8° y alrededor de 10° S. Los modelos también mostraron una retracción costera de la especie durante el invierno (mediana: 46.8 km; 95%-IC: 34.4 – 68.2) (Anexos, figura 27). Durante el verano y el otoño, la distribución se extendió a aguas más oceánicas, con medianas de 68 km (IC 95 %: 61.9 – 75.2) y 64.9 km (IC 95 %: 58.3 – 73.1), respectivamente (Anexos, figura 27). Durante estas dos temporadas, los grupos más grandes se observaron principalmente frente a los 7° S y 10° S. Durante la primavera, la especie se retrajo nuevamente a la costa (mediana de 57.6 km; 95%-IC: 51.3 – 65.7) (Anexos, figura 27) con mayor idoneidad de hábitat alrededor de los 7° S. El modelo predijo también al sur del Perú (17-18° S) como un área de distribución potencial, aunque con valores más bajos (0.7 – 0.8). No obstante, el área costera entre 14 y 17° S presentó una idoneidad de hábitat muy baja (0.3 – 0.6),

donde contrariamente el modelo para los delfines oscuros exhibió mayores valores de idoneidad. En verano y otoño, los delfines comunes mostraron las predicciones de idoneidad de hábitat más altas (hasta 1 y 0.9, respectivamente), mientras que durante el invierno y la primavera alcanzaron valores hasta 0.8 y 0.9, respectivamente (Figura 4). De acuerdo con los efectos del ICEN, las condiciones de El Niño propiciaron una mayor idoneidad de hábitat (hasta 1) que La Niña (hasta 0.9) para los delfines comunes. El hábitat más favorable se caracterizó por aguas más frías (TSMA: 0 a -6 °C) con una ZMO menos profunda (0 a -90 m) durante ambas condiciones interanuales (Figura 5). Especialmente, este patrón sugirió un mayor grado de agregación de grupos durante los años cálidos frente a los ~6 y 7-11°S, mientras que persistió una menor idoneidad del hábitat frente al sur de Perú (Figura 6).

Los tursiones mostraron preferencias tanto por aguas frías como cálidas en áreas con ZMO poco profundas. Valores amplios de TSMA (-4 a 4 °C) y PZMOA negativos (0 a -80 m) predijeron la mayor idoneidad del hábitat (0.7 – 1) principalmente en verano. Durante el resto de las temporadas, el patrón persistió con valores de idoneidad de hábitat más bajos (hasta 0.8) (Figura 3). La especie se concentró principalmente en aguas oceánicas (Figura 4). Sin embargo, se pronosticaron dos parches de alta idoneidad de hábitat (0.7-1) entre 6-11° y 14° S, durante todas las estaciones. Durante el otoño, la especie se retrajo hacia aguas más oceánicas en el parche de mayor idoneidad frente al norte-centro de Perú, con medianas de distancias a la costa de 86.2 km (95%-IC: 82.3 – 90.4) (Anexos, figura 28). Durante el verano, la distribución potencial fue más amplia tanto en áreas oceánicas como costeras (81.9 km; 95%-IC: 78.3 – 85.5; Anexos, figura 28), principalmente en el norte-centro (7 - 11° S), donde los grupos más grandes se observaron en aguas de transición en el borde de la plataforma continental. Durante el invierno y la primavera, la especie se retrajo parcialmente hacia la costa en el parche con mayor idoneidad de hábitat frente al norte-centro del Perú, 76.3 km (IC 95 %: 72 – 80.5) y 71.8 km (IC 95 %: 67 – 76.7), respectivamente (Anexos, figura 28). La zona costera entre 14-17° S también presentó valores bajos de idoneidad de hábitat (0 – 0.4) para los tursiones, al igual que los delfines comunes. Aunque la idoneidad de hábitat de la especie no presentó grandes cambios estacionales, el parche frente a los 7-11° S mostró los valores más altos durante el verano (Figura 4). De acuerdo al ICEN, se pronosticaron valores más altos durante El Niño (hasta 1) en comparación con los de La Niña (hasta 0.9) (Figura 7). Los mejores hábitats se concentraron principalmente en 7-11° S y ~14° S, y fueron más amplios durante condiciones fuertes de El Niño, especialmente en verano (Figura 8).

Es importante señalar que las predicciones del modelo para el invierno austral estuvieron menos representadas (i.e. menor cantidad de datos) que las del resto de las estaciones, tanto para las observaciones de cetáceos como para los lances de PZMO y PP. No obstante, el efecto de esta debilidad

del tamaño de muestra sobre la predicción se cuantificó en términos de incertidumbre. En efecto, las predicciones de invierno mostraron valores más altos de desviaciones estándar para las tres especies (Anexos, figuras 29, 30 y 31).

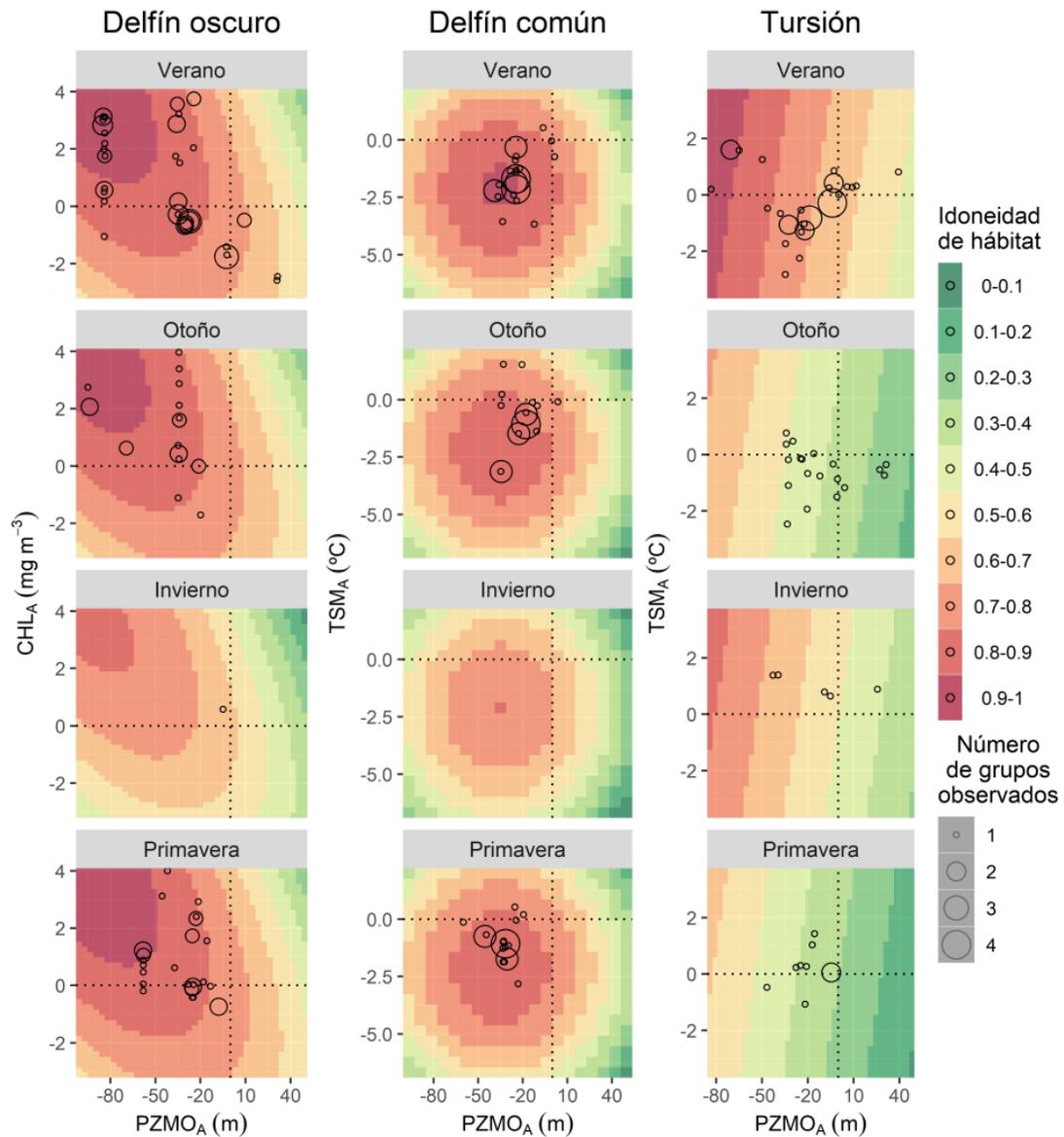


Figura 3. Valores predichos de idoneidad del hábitat de las especies de delfines en el NSCH para un espacio ambiental teórico, con base en las covariables incluidas en los mejores modelos: la anomalía espacial de profundidad de la zona de mínimo oxígeno (PZMOA), la anomalía de la concentración de clorofila-a detectada remotamente (CHLA) y la anomalía de la temperatura superficial del mar, detectada remotamente (TSMa). Los tamaños de los círculos vacíos representan los conteos de grupos observados en cada unidad de muestra (i.e., transecto).

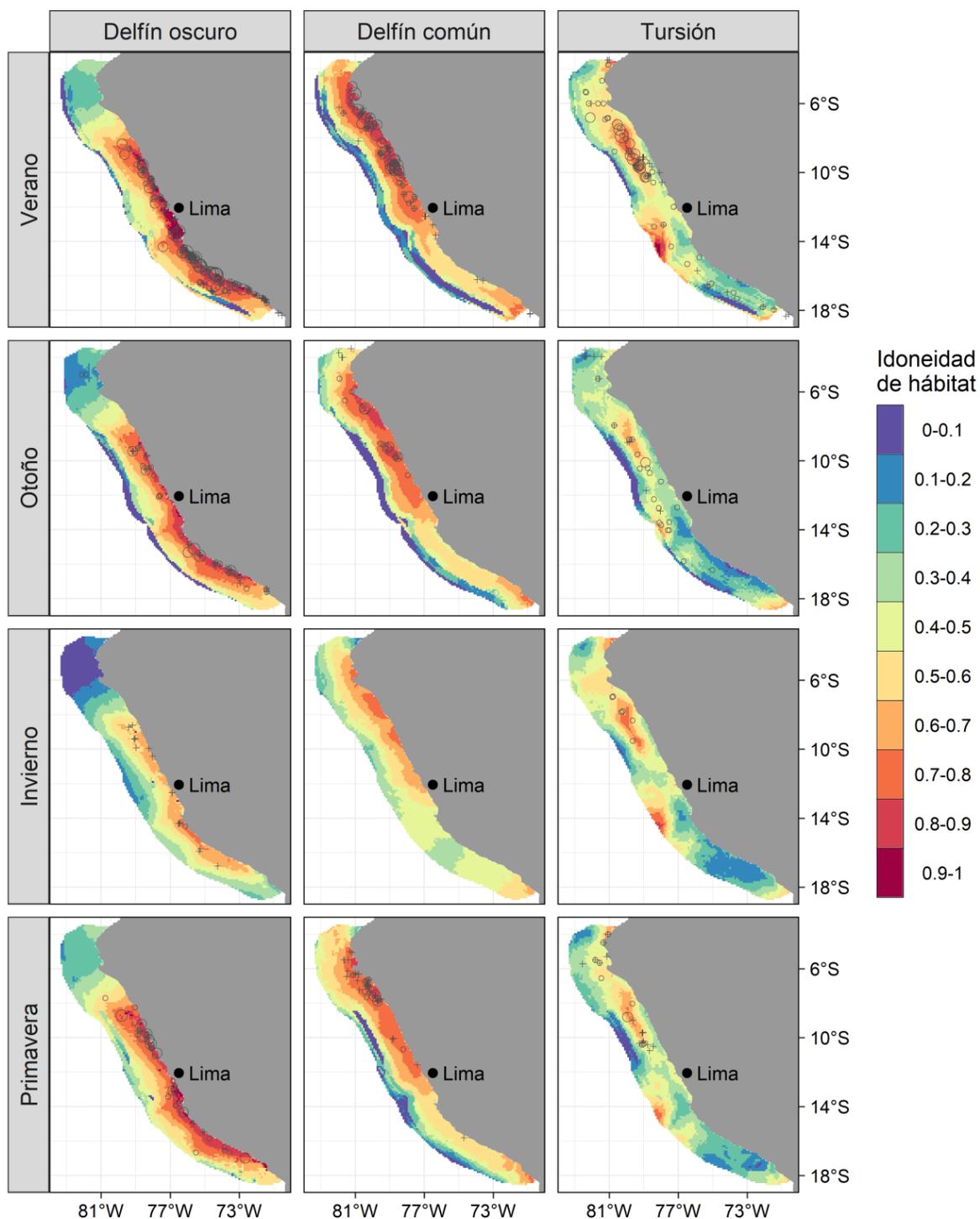


Figura 4. Valores predichos de idoneidad del hábitat de las especies de delfines en el NSCH para el espacio geográfico. Los tamaños de los círculos vacíos representan los conteos de grupos observados en cada unidad de muestreo (i.e., transecto). Las cruces representan datos de validación, no incluidos en el ajuste del modelo.

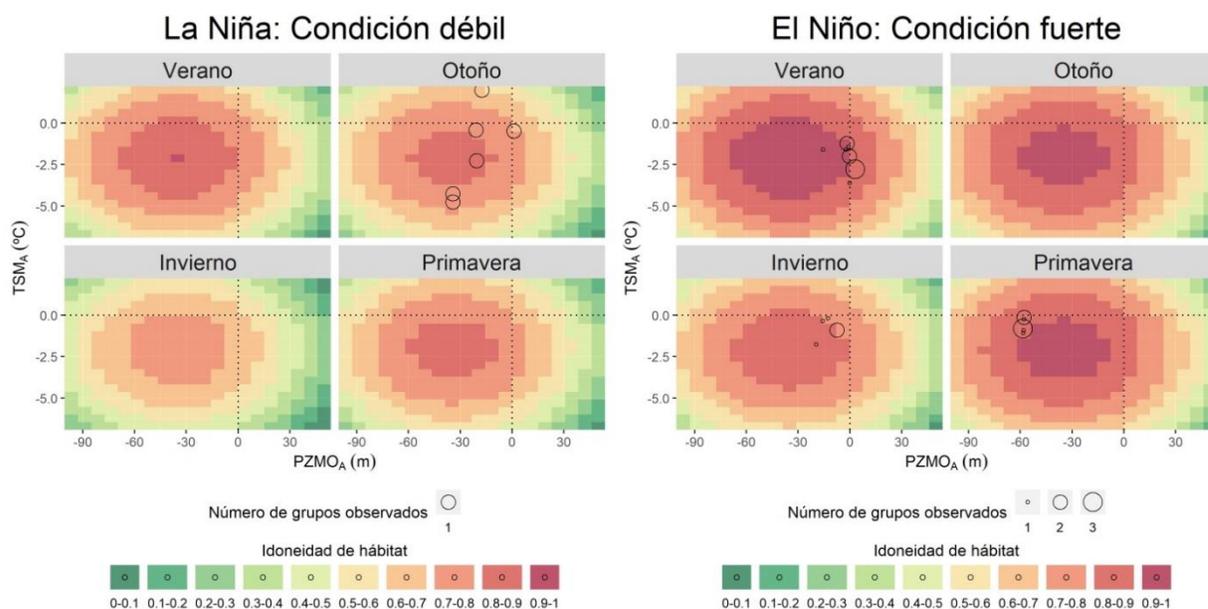


Figura 5. Valores predichos de idoneidad del hábitat del delfín común (*Delphinus delphis* spp.) para un espacio ambiental teórico durante condiciones de La Niña y El Niño, con base en las covariables incluidas en el mejor modelo: la anomalía espacial de profundidad de la zona de mínimo oxígeno (PZMOA) y la anomalía de la temperatura superficial del mar detectado remotamente (TSMa). El tamaño del círculo vacío representa los conteos de grupos observados en cada unidad de muestreo (i.e. transecto).

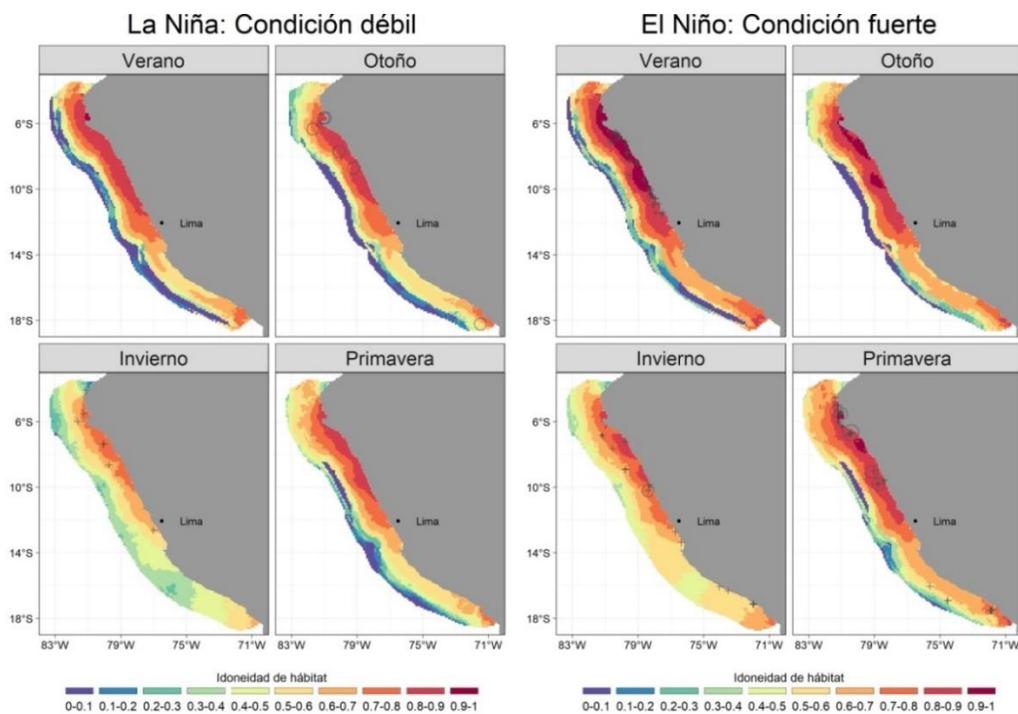


Figura 6. Valores predichos de idoneidad del hábitat del delfín común (*Delphinus delphis* spp.) para el espacio geográfico durante condiciones de La Niña y El Niño. Los tamaños de los círculos vacíos representan los conteos de grupos observados en cada unidad de muestreo (i.e. transecto). Las cruces representan datos de validación, no incluidos en el ajuste del modelo.

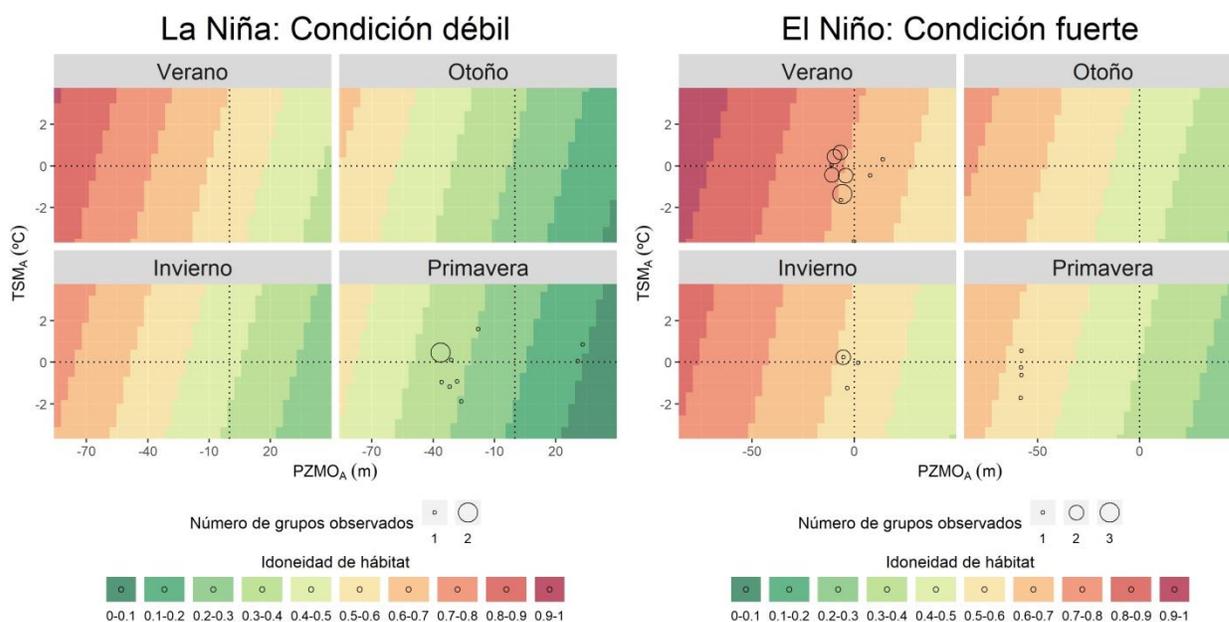


Figura 7. Valores predichos de idoneidad del hábitat del delfín mular (*Tursiops truncatus*) para un espacio ambiental teórico durante condiciones de La Niña y El Niño, con base en las covariables incluidas en el mejor modelo la anomalía espacial de profundidad de la zona de mínimo oxígeno (PZMOA) y la anomalía de la temperatura superficial del mar detectado remotamente (TSMa). Los tamaños de los círculos vacíos representan los conteos de grupos observados en cada unidad de muestreo (i.e. transecto).

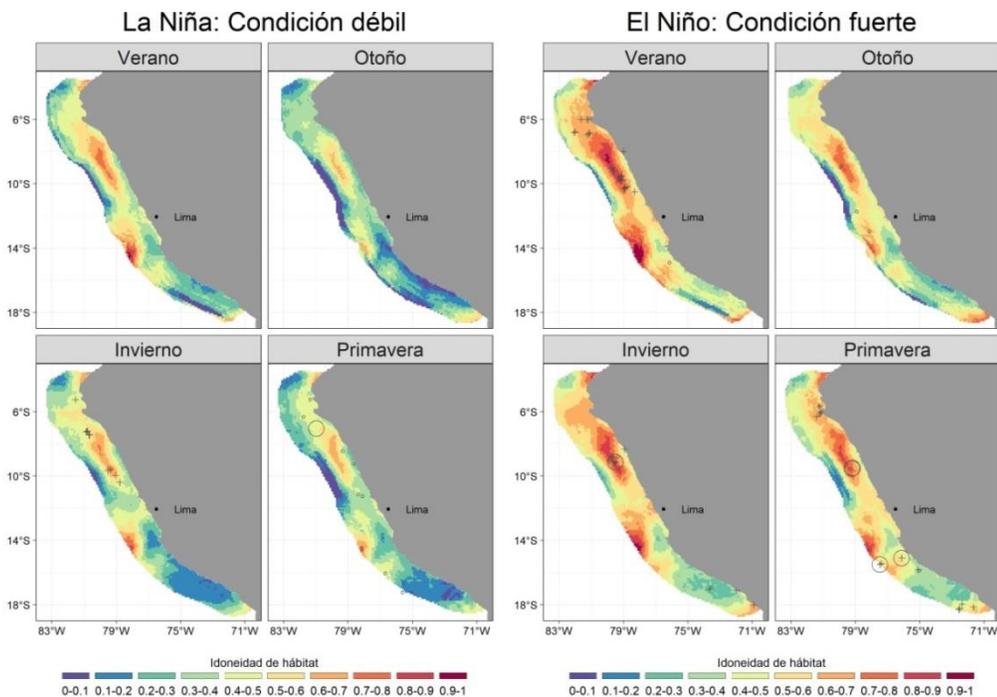


Figura 8. Valores predichos de idoneidad del hábitat del tursiops (*Tursiops truncatus*) para el espacio geográfico durante condiciones de La Niña y El Niño. Los tamaños de los círculos vacíos representan los conteos de grupos observados en cada unidad de muestreo (i.e. transecto). Las cruces representan datos de validación, no incluidos en el ajuste del modelo.

2.4 Discusión

Este es el primer estudio que estima la importancia de la profundidad de la ZMO en las distribuciones de cetáceos. Nuestros resultados mostraron que los delfines oscuros y comunes ocupan aguas productivas frías con una ZMO poco profunda. Esto sugiere que ambas especies explotarían áreas donde su presa principal, la anchoveta peruana, está restringida verticalmente y, por lo tanto, más accesible. Los tursiones mostraron un patrón diferente. Aunque su distribución estuvo relacionada con áreas de ZMO relativamente poco profundas, sus preferencias de hábitat fueron más amplias en términos de temperatura superficial del mar, lo que sugiere plasticidad para presas más diversas y el uso de diferentes estrategias de alimentación.

Los modelos predijeron una distribución extendida hacia el oeste tanto para el delfín oscuro como para el común, principalmente durante el verano y el otoño australes, pero una contracción hacia la costa en invierno. Durante el verano, la surgencia débil mantiene las masas de agua frías con alta productividad primaria en las zonas costeras (Figura 9; Anexos, figuras 21 y 22), restringiendo la distribución horizontal de la anchoveta (Swartzman et al., 2008). Durante el invierno, un intenso afloramiento y la ocurrencia de remolinos anticiclónicos (Chaigneau et al., 2008) promueven la expansión de aguas frías hacia el oeste (Figura 9; Anexos, figuras 21 y 22) y consecuentemente la distribución horizontal de la anchoveta (Swartzman et al., 2008). Inicialmente, esto podría indicar una mayor extensión de las áreas de alimentación de los depredadores, sin embargo, los resultados mostraron una contracción espacial durante esta estación. Esta aparente contradicción podría resultar de la variación estacional en la profundidad de la ZMO, dado que modula la accesibilidad a las potenciales presas. Durante el verano, la ZMO es poco profunda (aprox. 20 m; Graco et al., 2017) sobre la plataforma continental (anomalías espaciales negativas: Anexos, figura 20), lo que restringe la distribución vertical de la anchoveta (Passuni et al., 2015), fácil de capturar para los delfines oscuros y comunes. Por el contrario, la ZMO es relativamente más profunda en invierno (aprox. 60 m; Graco et al., 2017) sobre la plataforma continental (anomalías espaciales positivas: Anexos, figura 19), lo que permitiría la dispersión vertical de la anchoveta (Passuni et al., 2015). Sólo una estrecha franja muy costera mantuvo una ZMO poco profunda donde las presas aún serían fáciles de capturar para los delfines oscuros y comunes (Anexos, figura 20).

La afinidad persistente de estas dos especies por áreas con ZMO poco profunda, independientemente de la estación, podría responder a (i) su mayor costo metabólico de vida (Mckinnon 1994; Spitz et al., 2012), (ii) el tamaño de las manadas conformadas por cientos a miles de individuos, y (iii) su comportamiento muy activo. Demandas tan altas de energía implicarían que estas dos especies deban maximizar la ingesta

de energía alimentándose en áreas de intensa productividad alrededor de los núcleos de afloramiento (Jefferson et al., 2009; Manocci et al., 2014) y consumir presas abundantes (Sih y Christensen, 2001) de mayor densidad calórica como los clupeidos (Spitz et al., 2010; Spitz et al., 2012) y las anchovetas (6.5 kJ g^{-1} ; Mckinnon 1994). Sin embargo, el hecho de que los mejores modelos de idoneidad de hábitat para estas dos especies incluyeran siempre profundidades relativas de ZMO poco profundas durante todas las estaciones, sugiere que también seleccionan áreas de alta accesibilidad a las presas para maximizar la ingesta de energía. Por lo tanto, la limitada distribución vertical de las anchovetas debido a una ZMO poco profunda podría conferir una ventaja importante a estos depredadores, posiblemente mejorando el éxito de forrajeo. Esta relación fue ligeramente más débil en delfines comunes que en delfines oscuros, probablemente porque el primero también se distribuye en el norte de Perú ($3 - 6^\circ \text{ S}$), donde hay una fuerte influencia de la rama sur de la corriente subsuperficial de Cromwell, de aguas más oxigenadas ($> 1 \text{ ml l}^{-1}$) (Zuta y Guillén, 1970), por lo que la ZMO se profundiza a $\sim 100 \text{ m}$ (Graco et al., 2007).

Una picnoclina o termoclina poco profunda también podría agregar presas para estos depredadores, ya que promueven la formación de núcleos productivos, como se ha observado en el Pacífico Oriental Tropical (Reilly 1990; Scott et al., 2012). Sin embargo, esta variable fue menos relevante en los modelos probablemente debido a su marcado patrón estacional. Esta se desarrolla durante el verano, hasta 50–60 m de profundidad frente al norte de Perú, pero es virtualmente ausente durante el invierno (Zuta y Guillén, 1970). Una picnoclina poco profunda asegura que las aguas ricas en nutrientes ocupen la zona eufótica, desencadenando una alta producción primaria y agregación de presas, pero esto no limita fisiológicamente a las presas como lo hace la ZMO. Sin embargo, esta interpretación debe tomarse con cautela debido a la menor cantidad de datos para esta variable de este estudio.

En general, se predijo una distribución más oceánica para los tursiones en áreas de ZMO poco profunda, pero con aguas tanto frías como cálidas. La especie mostró un patrón de distribución más oceánico que le permitiría explotar un nicho no ocupado por delfines oscuros o comunes. La dieta del tursión es más diversa y consume especies tanto epipelágicas como mesopelágicas (Jefferson et al., 2008). En aguas peruanas, la especie también se alimenta principalmente de jureles (*Trachurus murphyi*), mictófidos (*Lampanyctus parvicauda*) y barracudas (*Sphyraena* sp.), así como de anchovetas, aunque en menor cantidad (García-Godos et al., 2007). El aporte energético de sus presas preferidas es inferior al de la anchoveta (6.5 kJ g^{-1}). Los mictófidos contienen 4.1 kJ g^{-1} y los jureles 5.4 kJ g^{-1} (Mckinnon, 1994; Spitz et al., 2010). Los menores requerimientos energéticos de los tursiones, en comparación con los del delfín común, han sido confirmados por su menor densidad mitocondrial en los músculos (Spitz et al., 2012). Además, sus presas podrían comportarse de manera diferente con relación a la profundidad de la ZMO.

Por ejemplo, los jureles descansan en el límite superior de esta capa reduciendo su actividad (Bertrand et al., 2006). Asimismo, se sabe que especies mesopelágicas como los mictófididos permanecen letárgicos en concentraciones muy bajas de oxígeno (Jones, 1971; Kramer, 1987), como estrategia para evitar depredadores epipelágicos no adaptados a condiciones hipóxicas (Barham, 1970). Sin embargo, cetáceos adaptados a un buceo más profundo y de menor costo metabólico de vida como los tursiones, podrían atrapar fácilmente estas presas inmóviles. Tal estrategia compensaría la menor calidad de presa en términos de energía.

También se observó una segregación espacial entre las especies, lo que sugiere una partición del hábitat en el NSCH. Los delfines oscuros y comunes mostraron preferencia por la plataforma continental, aunque separados latitudinalmente. Los tursiones prefirieron zonas sobre el talud continental y áreas oceánicas. La partición de hábitats y nichos ocurre como respuesta a la competencia por los recursos (Bearzi, 2005; Oviedo et al., 2018). En efecto, los delfines oscuros y comunes compartieron el espacio ambiental relacionado con las aguas productivas frías con una ZMO poco profunda, por lo que las diferencias latitudinales permitirían reducir parcialmente esta competencia interespecífica. Del mismo modo, la ocupación de aguas oceánicas por los tursiones permite la explotación de un nicho diferente no ocupado por los delfines costeros.

Los modelos también mostraron un efecto estacional en la idoneidad del hábitat de las tres especies de delfines que podría estar relacionado a diferentes factores. (i) Se podría haber capturado la distribución espacial de los predictores que varían estacionalmente, pero también (ii) la posible estacionalidad en la historia de vida de la especie como sus ciclos reproductivos. Los delfines oscuros exhiben un ciclo reproductivo altamente estacional en las aguas peruanas, con una temporada de reproducción y crianza durante el invierno austral a inicios de la primavera (Van Waerebeek y Read, 1994), cuando las predicciones de alta idoneidad de hábitat se replegaron más a la costa. Esta retracción costera durante la época reproductiva ha sido observada en Nueva Zelanda (Cipriano, 1992). Aunque no hay información sobre algún ciclo reproductivo estacional para los delfines comunes en el NSCH, esto no puede ser descartado. La población del delfín común de hocico corto (*Delphinus delphis delphis*) que hábitat en la parte sur del Pacífico Oriental Tropical ($\sim 2^\circ \text{N} - 14^\circ \text{S}$) tiene un período reproductivo marcado de enero a julio (Perryman y Lynn 1993), mientras que la población del Pacífico Oriental Tropical central ($\sim 13^\circ \text{N} - 2^\circ \text{N}$), durante todo el año (Perryman y Lynn, 1993; Danil y Chivers, 2007). Esta diferencia puede deberse a los breves pulsos de productividad en aguas tropicales en comparación con las aguas más templadas en la zona central donde la productividad es más prolongada en el tiempo (Danil y Chivers, 2007). La idoneidad

del hábitat del tursión también se vio afectada por la señal estacional; sin embargo, su ciclo reproductivo es desconocido para el área de estudio y zonas adyacentes.

Los efectos interanuales mejoraron el rendimiento de los modelos de idoneidad de hábitat para los delfines comunes y tursiones, pero no para el delfín oscuro. Esto podría deberse a la cobertura espacial del ICEN que abarca principalmente el centro-norte del Perú (3-10° S), menos ocupado por los delfines oscuros. El principal efecto interanual fue un aumento de la idoneidad del hábitat en los principales parches de agregación de delfines comunes y tursiones durante “El Niño: condición fuerte”, lo que indica una importante agregación de delfines en estas áreas que posiblemente se mantuvieron relativamente productivas y, por lo tanto, exhibirían los valores más altos de idoneidad. Estas anomalías cálidas también profundizan la ZMO (> 100 m) frente al norte-centro del Perú en las áreas costeras (Graco et al., 2007) permitiendo que la anchoveta se disperse verticalmente (Gutiérrez et al., 2001). Esto obligaría a los delfines comunes a buscar alimento en zonas más profundas. El incremento en la cobertura de hábitat idóneo para los tursiones podría responder a la incursión de otras poblaciones y presas oceánicas, como consecuencia de la intrusión de aguas oceánicas cálidas hacia la zona costera del Perú (Ñiquen y Bouchon, 2004). No se detectaron cambios latitudinales evidentes durante condiciones cálidas, coincidiendo con lo reportado para El Niño 1997-98 para delfínidos (Llapapasca et al., 2018), durante el cual las celdas de surgencia costera permanecieron activas, exportando la producción primaria hacia el oeste y brindando áreas de refugio a anchovetas, caballas (*Scomber japonicus*) y otros peces pelágicos costeros (Bertrand et al., 2004). Por el contrario, durante “La Niña: condición débil”, las predicciones de idoneidad del hábitat fueron muy similares a las de las "condiciones neutrales", lo que sugiere un impacto débil o nulo en las distribuciones de ambas especies durante anomalías débiles.

Los resultados sugieren que la profundidad relativa de la ZMO desempeña un rol relevante en la distribución de las especies de delfines dominantes del NSCH, modulando potencialmente la accesibilidad a su principal presa, la anchoveta peruana. En efecto, las áreas con ZMO relativamente poco profundas fueron seleccionadas durante todas las estaciones, principalmente por delfines oscuros y comunes. Estas dos especies maximizarían su ganancia de energía al consumir presas altamente calóricas, restringidas verticalmente a las capas superiores oxigenadas. Los tursiones mostraron afinidad por aguas más oceánicas y cálidas, donde podrían explotar también presas mesopelágicas.

Algunos estudios relacionados al cambio climático para los próximos 78 años en el NSCH predicen un calentamiento intenso en la superficie del mar (2-4.5 °C) y posibles valores más bajos en las concentraciones de oxígeno disuelto (Echevin et al., 2020). Tales condiciones futuras serían similares a las

del último período interglaciar (hace 130-116 mil años) cuando la comunidad de peces estuvo dominada por gobios y peces mesopelágicos en lugar de anchovetas (Salvatecci et al., 2022). Para estas últimas, tales condiciones son perjudiciales, especialmente durante el reclutamiento, a pesar de la amplia tolerancia térmica de la especie (Echevin et al., 2020). Esto, a su vez, puede desencadenar la migración de esta presa hacia aguas más frías en las altas latitudes (Cheung et al., 2018). De acuerdo con los resultados de esta investigación, esto podría significar un efecto a largo plazo en la calidad del hábitat y la distribución de los delfines en el NSCH.

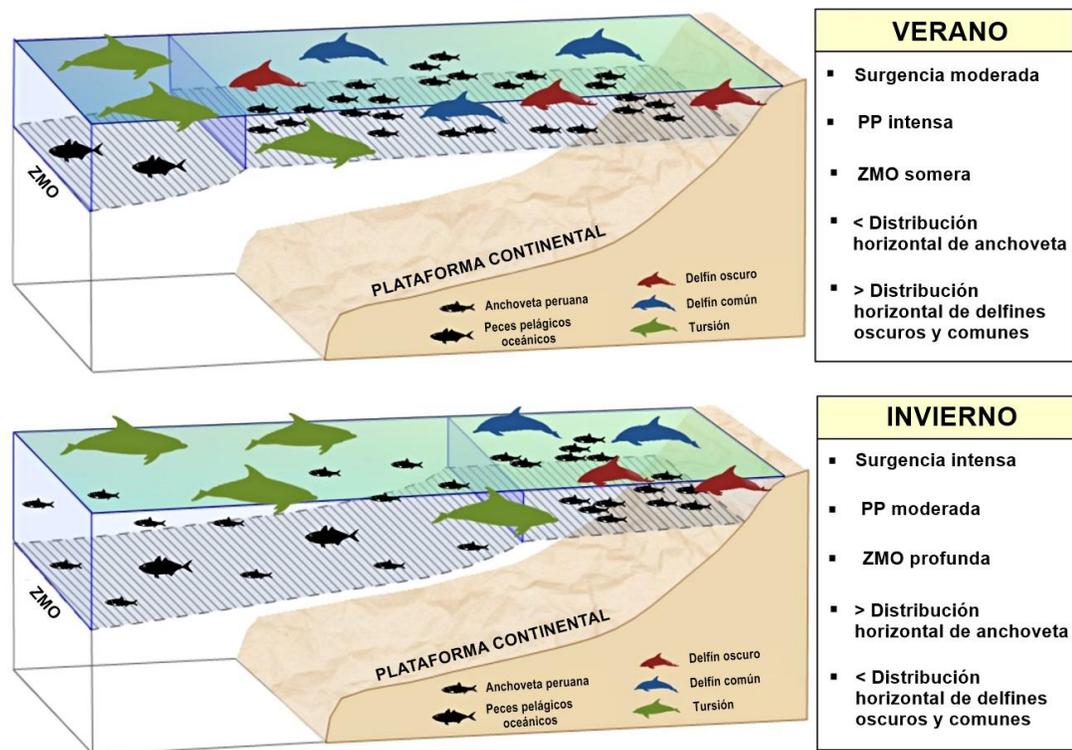


Figura 9. Modelo conceptual de la idoneidad de hábitat para delfines oscuros, comunes y tursiones en el norte del Sistema de la Corriente de Humboldt. Se muestran dos estaciones contrastantes (verano e invierno) que representan las diferencias en la distribución espacial de las especies, principalmente sobre la plataforma continental. PP: Productividad primaria. Las siluetas fueron modificadas de las originales creadas por Chris Huh (<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>).

Capítulo 3. Distribución espacial de las aves guaneras en la región de alta productividad Norte del Sistema de la Corriente de Humboldt

3.1 Introducción

Las especies con distribución simpátrica usualmente pueden explotar los mismos recursos a través de estrategias como la partición del hábitat y/o por una diferenciación de sus nichos tróficos (Hutchinson, 1959; Friedlaender et al., 2021). Por ejemplo, el ensamble de aves pelágicas tiende a ocupar el ambiente marino de forma segregada a lo largo de un gradiente de productividad primaria, en función de sus requerimientos de energía y habilidad de vuelo (Ballance et al., 1997; Vilchis et al., 2006; Manocci et al., 2014). Asimismo, diferencias en el nicho trófico (i.e., consumo diferenciado de presas) han sido encontradas en ensambles de aves con una limitada zona de forrajeo, principalmente durante la época reproductiva (Navarro et al., 2013; Jessop et al., 2020). No obstante, aún no son claros los factores que permitirían la coexistencia del ensamblaje de especies que habitan en la zona eutrófica dentro de un gradiente de productividad primaria. Aunque una alta abundancia de alimento para las aves simpátricas es esperada en áreas de intensa productividad, esta puede ser variable a diferentes escalas temporales y no siempre accesibles.

Como fue mencionado en el capítulo anterior, el norte del Sistema de la Corriente de Humboldt es un sistema de surgencia de borde oriental con altos niveles de productividad primaria (Chávez et al., 2008) y con una ZMO somera (<30 m), principalmente sobre la plataforma continental (Graco et al., 2017). Estas condiciones propician una alta disponibilidad de alimento que congregan un gran número de depredadores tope como las aves marinas, especialmente las que producen el guano de isla, conocidas como aves guaneras (Duffy, 1994). Estas aves incluyen piqueros peruanos (*Sula variegata*), cormoranes guanayes (*Leucocarbo bougainvilliorum*) y pelícanos peruanos (*Pelecanus thagus*). Las poblaciones de estas tres especies, conformadas por miles a millones de individuos, habitan de forma simpátrica en la región del NSCH, consumiendo principalmente anchoveta peruana (*Engraulis ringens*) (Jordán 1967; Jahncke y Goya, 1998). Las colonias de estas especies se encuentran ubicadas en islas, islotes y puntas rocosas a lo largo de la costa del Perú donde llevan a cabo actividades de descanso y reproducción (Jordán, 1967).

Especies ecológicamente similares deberían dividir el hábitat y/o sus recursos como mecanismos que permitan la coexistencia. Dichos mecanismos están relacionados a factores inherentes a las aves marinas tales como: (i) su habilidad de vuelo, (ii) la distribución espacial de su presa y (iii) la frecuencia del retorno al nido (cuidado parental); dado que actúan como moduladores en la selección de sus áreas de alimentación cuando se comportan como forrajeadores de lugares centrales (*central-place foragers*; Fauchald, 2009). Estos factores pueden ayudar a entender cómo las tres especies más abundantes en el NSCH se distribuyen y coexisten en las zonas de más alta productividad dentro del gradiente, considerando que estas aves retornan diariamente a sus colonias luego de los viajes de alimentación.

Las tres especies presentan diferencias anatómicas relacionadas con su habilidad de vuelo. En general, los piqueros (Familia Sulidae) muestran un diseño mucho más aerodinámico (en términos de envergadura alar y peso) que les permitiría cubrir largas distancias durante un viaje de forrajeo, a diferencia de los cormoranes (Familia Phalacrocoracidae) que se encuentran generalmente limitados a zonas costeras dado su mayor peso y menor habilidad de vuelo (Nelson, 2005). Por ejemplo, los cormoranes moñudos (*Gulosus aristotelis*) no forrajean más allá de los 17 km de sus colonias (Wanless et al., 1991). Por el contrario, sólidos como los piqueros de patas rojas (*Sula sula*), de Nazca (*Sula granti*), enmascarados (*Sula dactylatra*) y pardos (*Sula nebouxii*) forrajean lejos de sus colonias en aguas oceánicas tropicales del Pacífico Oriental Tropical (Ballance et al., 2006; Vilchis et al., 2006). Los pelícanos, a pesar de su mayor peso, pero gran envergadura alar, pueden también realizar vuelos a grandes distancias de sus colonias con fines de alimentación y reproducción (Nelson, 2005).

En el NSCH, los piqueros y pelícanos peruanos presentan comportamientos de forrajeo solitarios en comparación de los cormoranes guanayes, quienes suelen alimentarse en bandadas de decenas de miles de individuos (Duffy, 1983). Los cormoranes guanayes pueden bucear a mayores profundidades (~32 m) que los piqueros peruanos (~10 m) y los pelícanos peruanos (~1 m) (Zavalaga et al., 2011; Weimerskirch et al., 2012) y además presentan menores costos de forrajeo que estos últimos (Enstipp et al., 2006; Green et al., 2009). Otro factor importante es el tamaño poblacional; los cormoranes guanayes representan aproximadamente el doble que los piqueros peruanos y 24 veces a los pelícanos peruanos en el NSCH (Tabla 3).

Por otro lado, el periodo reproductivo en esta región ocurre principalmente durante el invierno e inicios de primavera australes, y es principalmente marcado para los piqueros y pelícanos peruanos (Passuni et al., 2016). Estas dos especies presentan una mayor duración del período reproductivo con respecto al

cormorán guanay (Passuni et al., 2016). Estas características ecológicas se muestran en detalle en la tabla 3.

Tabla 3. Principales características ecológicas para cada especie de ave guanera del Sistema de la Corriente de Humboldt (*Característica asociada a la familia).

Familia	Phalacrocoracidae	Sulidae	Pelecanidae	Referencia
Especie	Cormorán guanay	Piquero peruano	Pelícano peruano	
Envergadura alar	1 m	1.5 m	2.3 m	Weimerskirch et al., 2012
Peso	2 kg	1.5 kg	6 kg	Weimerskirch et al., 2012
Habilidad de vuelo*	Bajo	Alto	Alto	Nelson, 2005
Profundidad de buceo	Mediana: 4 m Máxima: 32 m	Mediana: 2 m Máxima: 10 m	Máxima: 1 m	Zavalaga et al., 2010; Weimerskirch et al., 2012
Costo de forrajeo*	Menor	Mayor	Sin información	Green et al., 2009; Enstipp et al., 2006
Tamaño poblacional	2.1 millones	1.3 millones	86 mil	Agrorural, 2021
Comportamiento de forrajeo	Gregario	Solitario	Solitario	Duffy, 1983
Época de reproducción	Otoño a primavera	invierno	Invierno	Passuni et al., 2016
Duración del período reproductivo	4.7 meses	6.7 meses	5.3 meses	Passuni et al., 2016
Número de huevos por puesta	2 a 4	2 a 4	2 a 3	Nelson, 2005
Cuidado parental	Ambos padres	Ambos padres	Ambos padres	Passuni et al., 2016

Durante el periodo reproductivo, las aves marinas exhiben comportamientos de cuidado y crianza de los pichones por lo que deben retornar regularmente a sus nidos en las colonias. Así, estas especies deben encontrar un balance entre la energía obtenida del alimento y el costo energético de volar desde y hacia las zonas de alimentación (Fauchald, 2009). Consecuentemente, lo anterior se debería reflejar en la reducción de su distribución espacial en el mar, ocurriendo un mayor solapamiento entre las tres especies durante la etapa reproductiva.

En este capítulo se evaluó las características del hábitat seleccionadas por las tres especies relacionadas a sus historias de vida y que permiten su distribución en simpatria en el NSCH. En este sentido, se hipotetizó que existirá una segregación espacial parcial entre las tres especies, resultado de las diferencias en sus habilidades de vuelo y comportamientos de forrajeo. La mayor habilidad de vuelo de los piqueros y pelícanos peruanos aunado a sus hábitos de forrajeo más solitarios les permitirá cubrir zonas productivas

más alejadas de sus colonias donde la ZMO se profundiza. Mientras que los cormoranes guanayes, de comportamiento de forrajeo muy gregario, ocuparán zonas productivas costeras de ZMO somera. No obstante, la distribución espacial de las tres especies será reducida durante la época reproductiva por la necesidad de estar cerca de las colonias debido al cuidado parental.

3.2 Metodología

3.2.1 Datos de aves marinas

Se registraron avistamientos de aves marinas del 2001 al 2019 durante los mismos cruceros científicos mencionados en el capítulo uno, y siguiendo la misma metodología (sección 2.2.1). Un observador realizó barridos visuales en la superficie del mar desde la proa del barco dentro de un sector circular de 90°, desde la proa hacia el lado babor de la embarcación (Tasker et al., 1984). Las aves que entraron en el campo visual provenientes desde la popa del barco, así como las que volaron alrededor de este, no fueron registradas para evitar recuentos. El esfuerzo de búsqueda se realizó también únicamente durante las horas luz (6:00-18:00 h), con las mismas pausas mencionadas en el primer capítulo. El esfuerzo de muestreo quedó determinado siguiendo la misma aproximación que para los cetáceos. Cada avistamiento fue entonces asignado a su nuevo transecto más cercano en tiempo y espacio junto con la identificación de la especie y su tamaño de grupo. Únicamente avistamientos de piqueros peruanos (6 153 grupos; 217 578 individuos), cormoranes guanayes (2 440 grupos; 118 448 individuos) y pelícanos peruanos (1 689 grupos; 15 694 individuos) fueron analizados en esta tesis (Anexos, figura 34). Sin embargo, todas las especies de aves marinas observadas fueron registradas durante la navegación.

3.2.2 Predictores de hábitat

Los mismos predictores descritos en el primer capítulo fueron utilizados para la construcción de las diferentes estructuras de modelos de competencia. Estos fueron las anomalías espaciales de la profundidad de la zona de mínimo oxígeno (PZMO), de la temperatura superficial de mar (TSMA) y de la clorofila superficial (CHLA). Además, considerando que las especies de aves de este estudio retornan diariamente a sus colonias, una variable que toma en cuenta este aspecto fue también incluida: La distancia a la colonia más cercana (DIST). Para esto, la distancia geodésica (i.e. distancia más cercana entre

dos puntos dentro de un elipsoide) de cada avistamiento a la colonia más cercana fue calculada a través del paquete 'Geosphere' en R. La variable 'profundidad de la piconclina' (PP) fue descartada debido a su menor tamaño de muestra y virtual ausencia en invierno para la zona de estudio (ver secciones 2.2.3 y 2.4, capítulo dos).

3.2.3 Modelos de idoneidad de hábitat

El enfoque INLA fue también usado para modelar el grupo de aves (g) en cada transecto (i) como una función de varias (k) combinaciones de los predictores ambientales (X) mencionados. La colinealidad y la correlación entre variables fueron también evaluadas a través del VIF y la correlación de Pearson. Sólo las variables no correlacionadas ($r < 0.5$) fueron incluidas dentro de cada estructura de modelo (Anexos, figura 22). Se probaron diferentes funciones de verosimilitud (Poisson, binomial negativa y Poisson de ceros inflados) para la variable respuesta, y polinomios de primer y segundo grado (β) para suavizar la relación con cada predictor y/o combinación de ellos.

La autocorrelación espacial también fue incluida como un efecto aleatorio (W) (Anexos, figura 22). Las fuentes de variabilidad estacional e interanual fueron introducidas como un efecto aleatorio cíclico (ϑ) de la estación del año (S), y como un efecto fijo (φ) a través del ICEN (ver ecuación 2). Tanto la variabilidad en el esfuerzo de muestreo, así como la variabilidad en los tamaños grupales de aves fueron incluidos como una variable de balance (E), como fue explicado en el segundo capítulo. Se utilizaron distribuciones Gamma como previas para todos los parámetros desconocidos. El mejor modelo para cada especie fue seleccionado con base en el menor valor del WAIC tomando en cuenta también el valor de CPO. Los valores predichos se escalaron de 0 a 1, los cuales representaron la idoneidad del hábitat. Estos modelos fueron finalmente proyectados en capas promedio y estacionales, tanto en el espacio ambiental teórico como en el geográfico.

3.2.3.1 Distancia a la costa de los hábitats idóneos

Con la finalidad de cuantificar la extensión-contracción del hábitat predicho se estimaron las distancias a la colonia más cercana de todos los píxeles cuyos valores de idoneidad de hábitat fueron > 0.8 . Las distribuciones posteriores y sus diferencias entre especies, y además estacionales, se estimaron a través de las cadenas de Markov-Montecarlo implementado en el lenguaje JAGS (Plummer, 2003). Se utilizaron

previas uniformes no-informativas. Se corrieron tres cadenas en paralelo con 200.000 iteraciones cada una donde el diez por ciento fue excluido en la fase de calentamiento reteniéndose una de cada 10 iteraciones para evitar la autocorrelación en cada cadena.

3.3 Resultados

3.3.1 Predictores correlacionados

Inicialmente, no se detectó colinealidad entre las variables ($VIF < 5$; tabla 6). Sin embargo, dado que la TSMA y CHLA; TSMA y DC; PZMOA y DC mostraron valores altos de correlación ($r > 0.5$; Anexos, figura 23), la combinación de estos predictores fueron descartados dentro de las mismas estructuras de modelos.

3.3.2 Selección de los modelos

Para todas las especies, la variable respuesta fue mejor representada por una verosimilitud de Poisson de ceros inflados. La CHLA y la PZMOA fueron los mejores predictores de la idoneidad de hábitat para los piqueros peruanos, mientras que la TSMA y la PZMOA para los cormoranes guanayes y los pelícanos peruanos (Tabla 4). Polinomios de segundo grado fueron seleccionados como suavizadores de la relación variable respuesta-predictores para los piqueros y pelícanos peruanos; y un polinomio de primer grado para los cormoranes guanayes. La inclusión de los efectos estacionales e interanuales mejoró el rendimiento de los modelos para las tres especies (Tabla 4). Los mejores modelos para cada especie fueron:

Cormorán guanay:

$$\mu_{g_i} \sim (TSM_{A_i} \cdot PZMO_{A_i}) + W_i + \theta \cdot S_i + \varphi \cdot ICEN_i \quad (7)$$

Pelícano peruano:

$$\mu_{g_i} \sim (TSM_{A_i} \cdot PZMO_{A_i}) + TSM_{A_i} + TSM_{A_i}^2 + PZMO_{A_i} + PZMO_{A_i}^2 + W_i + \theta \cdot S_i + \varphi \cdot ICEN_i \quad (8)$$

Piquero peruano:

$$\mu_{g_i} \sim (CHL_{A_i} \cdot PZMO_{A_i}) + (CHL_{A_i} \cdot PZMO_{A_i})^2 + W_i + \theta \cdot S_i + \varphi \cdot ICEN_i \quad (9)$$

Tabla 4. Comparación de las cinco mejores estructuras de modelos para predecir la idoneidad del hábitat de los cormoranes, pelícanos y piqueros en el norte del Sistema de la Corriente de Humboldt. Modelo seleccionado en negrita (i.e., WAIC más bajo).

Estructura de los modelos	WAIC	CPO
Cormorán guanay		
$\mu_{g_i} \sim (TSM_{A_i} \cdot PZMO_{A_i}) + W_i + \theta \cdot S_i + \varphi \cdot ICEN_i$	3505.05	3533.438
$\mu_{g_i} \sim (TSM_{A_i} \cdot PZMO_{A_i}) + (TSM_{A_i} \cdot PZMO_{A_i})^2 + W_i + \theta \cdot S_i + \varphi \cdot ICEN_i$	3508.646	3533.351
$\mu_{g_i} \sim (TSM_{A_i} \cdot PZMO_{A_i}) + TSM_{A_i} + TSM_{A_i}^2 + PZMO_{A_i} + PZMO_{A_i}^2 + W_i + \theta \cdot S_i + \varphi \cdot ICEN_i$	3509.882	3532.865
$\mu_{g_i} \sim TSM_{A_i} + TSM_{A_i}^2 + PZMO_{A_i} + PZMO_{A_i}^2 + W_i + \theta \cdot S_i + \varphi \cdot ICEN_i$	3524.565	3531.971
$\mu_{g_i} \sim (TSM_{A_i} \cdot PZMO_{A_i}) + W_i$	3532.618	3533.53
Pelícano peruano		
$\mu_{g_i} \sim (TSM_{A_i} \cdot PZMO_{A_i}) + TSM_{A_i} + TSM_{A_i}^2 + PZMO_{A_i} + PZMO_{A_i}^2 + W_i + \theta \cdot S_i + \varphi \cdot ICEN_i$	3597.694	3174.736
$\mu_{g_i} \sim (TSM_{A_i} \cdot PZMO_{A_i}) + (TSM_{A_i} \cdot PZMO_{A_i})^2 + W_i + \theta \cdot S_i + \varphi \cdot ICEN_i$	3604.821	3174.432
$\mu_{g_i} \sim (TSM_{A_i} \cdot PZMO_{A_i}) + W_i + \theta \cdot S_i + \varphi \cdot ICEN_i$	3605.246	3174.227
$\mu_{g_i} \sim (TSM_{A_i} \cdot PZMO_{A_i}) + TSM_{A_i} + TSM_{A_i}^2 + PZMO_{A_i} + PZMO_{A_i}^2 + W_i + \theta \cdot S_i$	3615.282	3175.728
$\mu_{g_i} \sim (TSM_{A_i} \cdot PZMO_{A_i}) + TSM_{A_i} + TSM_{A_i}^2 + PZMO_{A_i} + PZMO_{A_i}^2 + W_i$	3615.292	3174.07
Piquero peruano		
$\mu_{g_i} \sim (CHL_{A_i} \cdot PZMO_{A_i}) + (CHL_{A_i} \cdot PZMO_{A_i})^2 + W_i + \theta \cdot S_i + \varphi \cdot ICEN_i$	11795.937	2710.15
$\mu_{g_i} \sim (CHL_{A_i} \cdot PZMO_{A_i}) + W_i + \theta \cdot S_i + \varphi \cdot ICEN_i$	11800.946	2708.943
$\mu_{g_i} \sim (CHL_{A_i} \cdot PZMO_{A_i}) + CHL_{A_i} + CHL_{A_i}^2 + PZMO_{A_i} + PZMO_{A_i}^2 + W_i + \theta \cdot S_i + \varphi \cdot ICEN_i$	11802.326	2708.734
$\mu_{g_i} \sim (CHL_{A_i} \cdot PZMO_{A_i}) + (CHL_{A_i} \cdot PZMO_{A_i})^2 + W_i + \theta \cdot S_i$	11805.438	2712.047
$\mu_{g_i} \sim (CHL_{A_i} \cdot PZMO_{A_i}) + CHL_{A_i} + CHL_{A_i}^2 + PZMO_{A_i} + PZMO_{A_i}^2 + W_i + \theta \cdot S_i$	11807.51	11538.513

3.3.3 Distribuciones inferidas de las aves guaneras

Los cormoranes guanayes mostraron preferencias notorias por áreas frías de ZMO somera. Valores negativos altos de TSMa (0 a <-6 °C) y de PZMO (0 a -100 m) predijeron la mayor idoneidad del hábitat (0.8 a 1) (Figura 10). En general, la especie presentó una distribución continua desde los 5° S a los 18° S con núcleos de altos valores de idoneidad (0.9 - 1) frente a los 9° S; 12° S y 16-17° S (Figura 11).

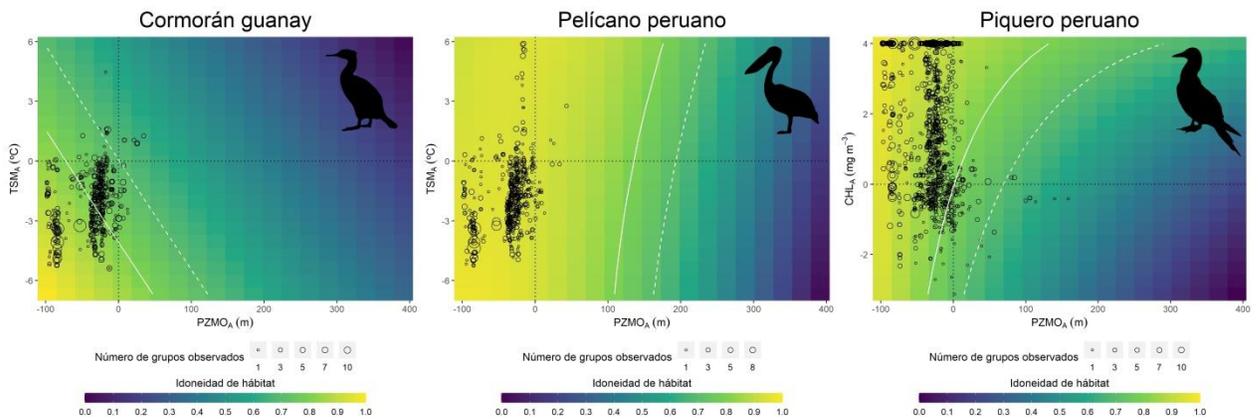


Figura 10. Valores predichos de idoneidad del hábitat de las especies de aves guaneras en el NSCH para un espacio ambiental teórico, con base en las covariables incluidas en los mejores modelos: la anomalía espacial de profundidad de la zona de mínimo oxígeno (PZMOA), la anomalía de la concentración de clorofila-a detectada remotamente (CHLA) y la anomalía de la temperatura superficial del mar, detectada remotamente (TSMa). Los tamaños de los círculos vacíos representan los conteos de grupos observados en cada unidad de muestra (i.e., transecto). La línea blanca continua y la discontinua representan valores de idoneidad de hábitat de 0.8 y 0.7, respectivamente. Las siluetas fueron creadas por Ferran Sayol y John Hill (<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>).

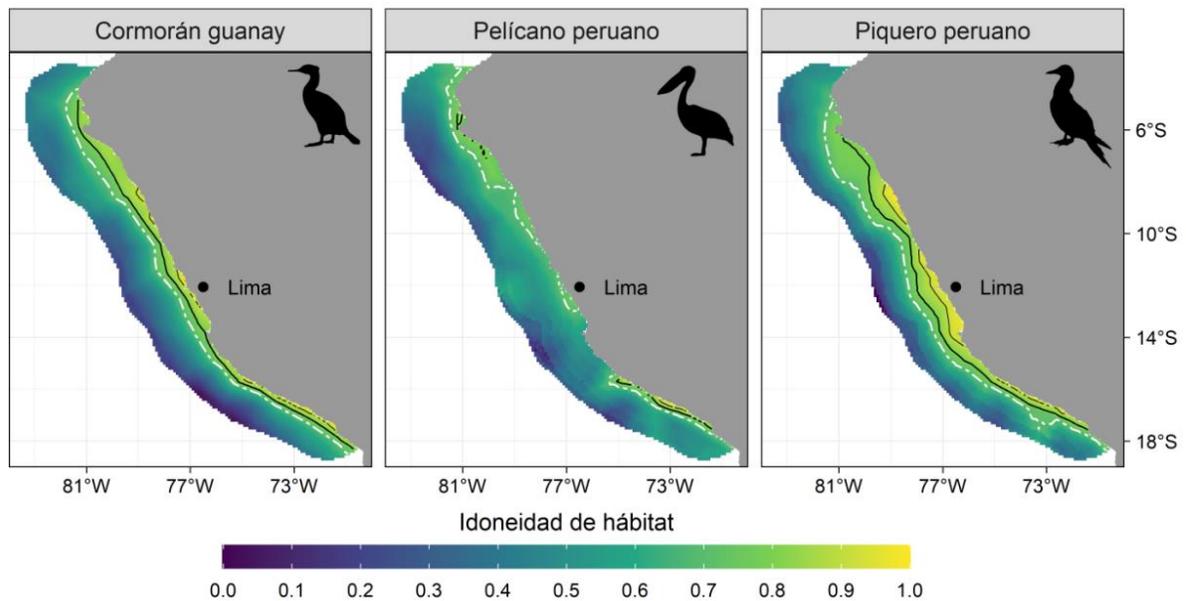


Figura 11. Valores predichos de idoneidad del hábitat de las especies de aves guaneras en el NSCH para el espacio geográfico. Los tamaños de los círculos vacíos representan los recuentos de grupos observados en cada unidad de muestreo (i.e., transecto). Los cruces representan datos de validación, no incluidos en el ajuste del modelo. Las líneas negras continuas y la blanca discontinua representan valores de idoneidad de hábitat de 0.9, 0.8 y 0.7, respectivamente. Las siluetas fueron creadas por Ferran Sayol y John Hill (<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>).

Los pelícanos peruanos presentaron preferencias por un amplio rango de TSMA (-6 a 6 °C) aunque ocupando principalmente zonas con PZMOA espacialmente somera (-100 a 40 m) (Figura 10). Su distribución espacial fue en parches frente a los 3-8° S; 10° S; 12° S y 15-18° S, donde se encontraron los valores más altos de idoneidad de hábitat (0.7-1) (Figura 11).

Los piqueros mostraron preferencias por zonas con amplios rangos de CHLA (-2 a +4 mg m⁻³) y de PZMO (-100 a 100 m), aunque los valores más altos (0.9-1) estuvieron asociados a áreas muy productivas (0 a +4 mg m⁻³) y someras (-100 a 0 m) (Figura 10). Su distribución fue continua desde los 6° S a los 18° S con núcleos de alta agregación de individuos frente a los 9° S; 11-14° S y 16-17° S (Figura 11).

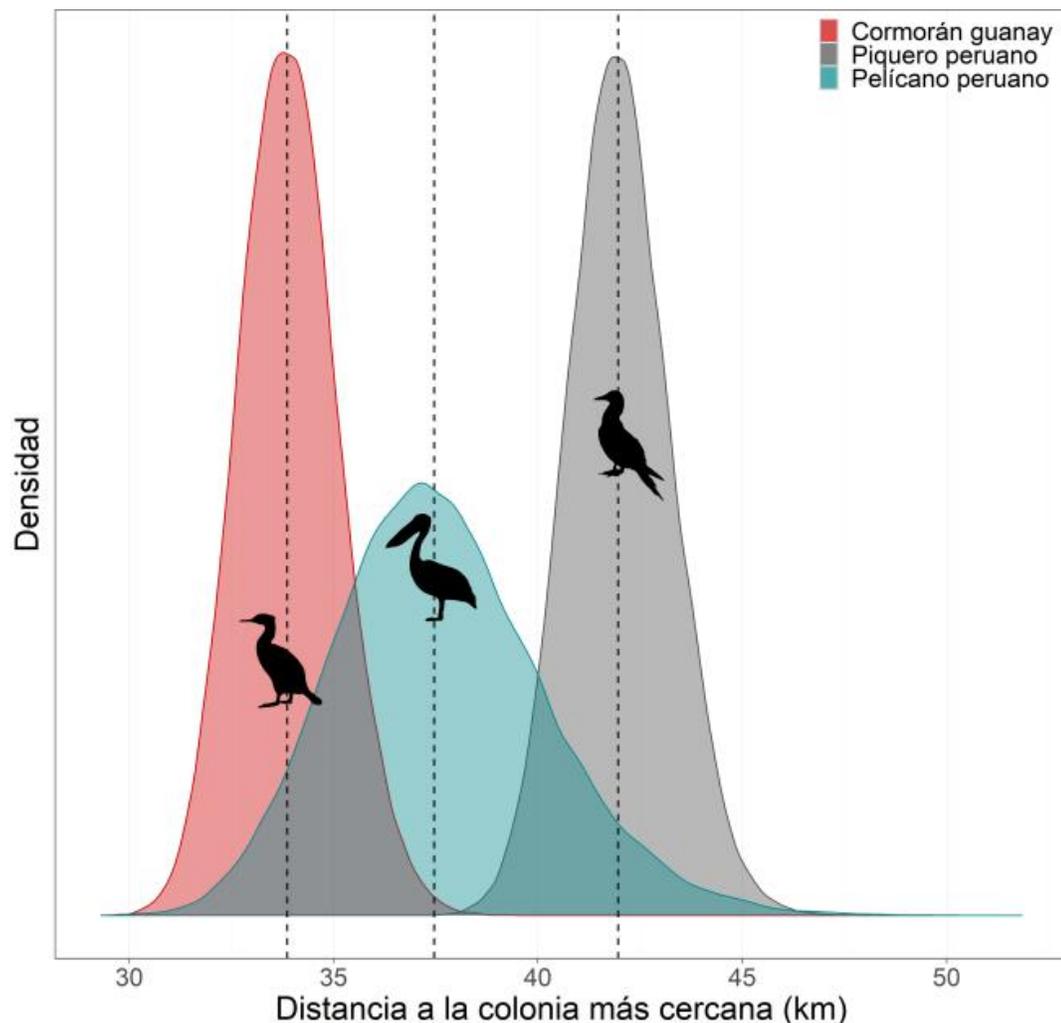


Figura 12. Comparación de medianas bayesianas de la distancia a la colonia más cercana (km) entre especies. Distancias calculadas a partir de píxeles con altos índices de idoneidad de hábitat (de 0.8 a 1). Las siluetas fueron modificadas de las originales creadas por Ferran Sayol y John Hill (<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>).

El hábitat idóneo (0.8 – 1) que presentó una mayor extensión horizontal fue el del piquero (42 km; IC 95 %: 39.7 – 44.6) seguido por el pelícano (37.6 km; IC 95 %: 33 – 43.2) y el cormorán (33.9 km; IC 95 %: 31.7 – 36.4) (Figura 11).

A nivel estacional, los cormoranes guanayes presentaron una distribución continua similar entre estaciones, tanto latitudinal como longitudinal (Figura 13). La extensión horizontal del hábitat idóneo (0.8-1) para el invierno y primavera fueron de 34.4 km (IC 95 %: 32.8 – 36.2) y 35.8 km (IC 95 %: 34.3 – 37.3), respectivamente, mientras que para el verano y otoño de 36.4 km (IC 95 %: 35 – 37.9) y 34.8 km (IC 95 %: 33.4 – 36.4), respectivamente (Figura 14). No obstante, los núcleos de mayor agregación (0.9-1) fueron amplios durante verano y otoño, pero reducidos en invierno y primavera (Figura 13).

Los pelícanos peruanos mostraron un hábitat idóneo (0.8-1) relativamente extendido durante verano y otoño (Figura 13) alcanzando distancias de 40.6 km (IC 95 %: 37.5 – 44.2) y 41.3 km (IC 95 %: 37.7 – 45.7), respectivamente (Figura 14). Durante el invierno, el hábitat idóneo mostró una retracción hacia la costa de 24.9 km (IC 95 %: 19 – 36.4) mientras que en la primavera nuevamente una extensión de 36.1 km (IC 95 %: 32 – 41.5) (Figura 14). Latitudinalmente, durante el invierno, las áreas de mayor idoneidad estuvieron principalmente focalizadas frente a los 6-8° S y 16-18° S mientras que en el resto de las estaciones estas áreas presentaron una mayor cobertura: 6-12° S y 14-18° S (Figura 13).

Los piqueros peruanos presentaron una distribución horizontal del hábitat idóneo (0.8-1) más extendida en el verano 43.6 km (IC 95 %: 42.1 – 45.3) que en el invierno 37.4 km (IC 95 %: 35.6 – 39.3) mientras que, en el otoño y primavera, distancias intermedias de 40.3 km (IC 95 %: 38.6 – 42.2) y 41 km (IC 95 %: 39.4 – 42.7), respectivamente (Figura 13 y 14). Latitudinalmente, durante el verano y la primavera este hábitat idóneo se extendió desde los 6° S a los 18° S mientras que durante el otoño y el invierno se redujo desde los 8° S a los 16° S (Figura 13).

La incertidumbre de las predicciones fue cuantificada en valores de desviación estándar. En general, estos fueron bajos, tanto en las capas promedio como en las estacionales. Únicamente las zonas más oceánicas presentaron altos valores para el cormorán guanay y el pelícano peruano (Anexos, figuras 32 y 33).

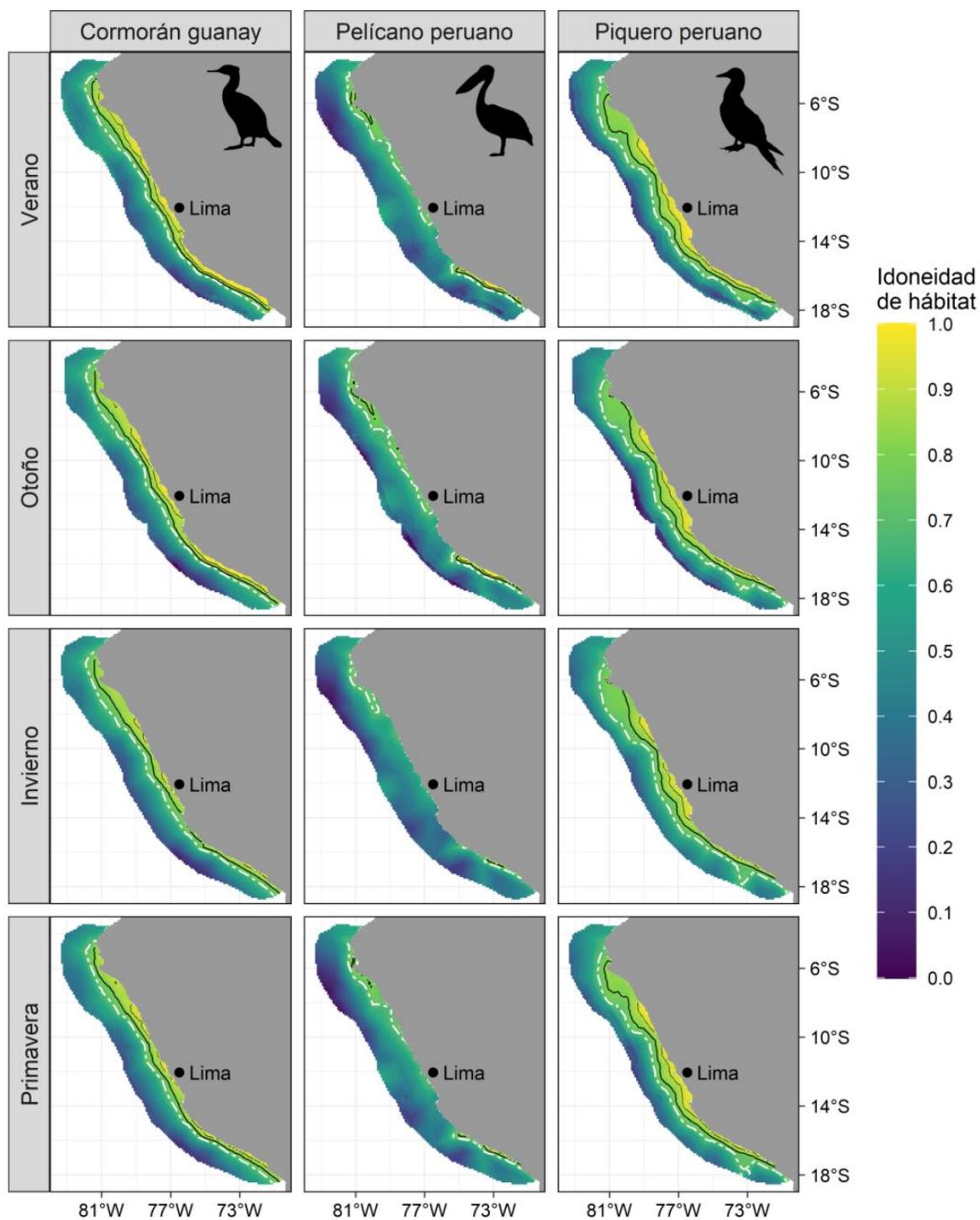
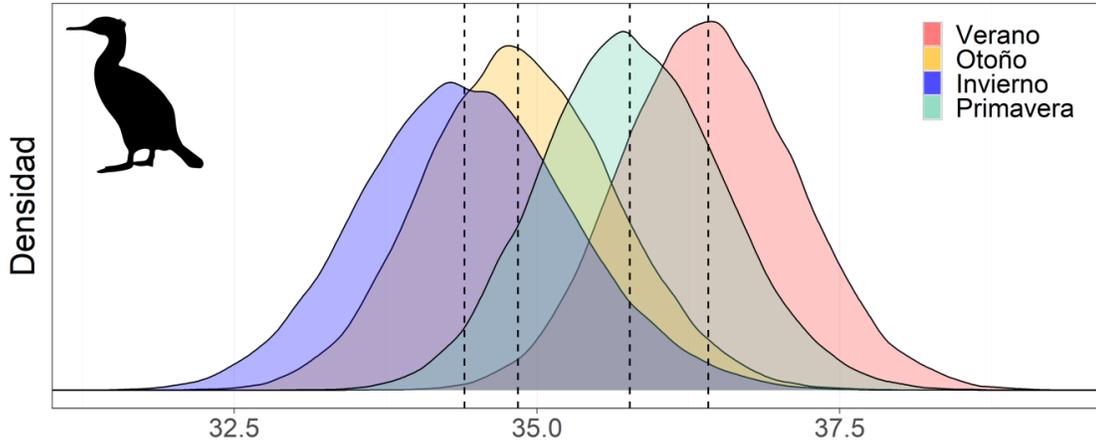
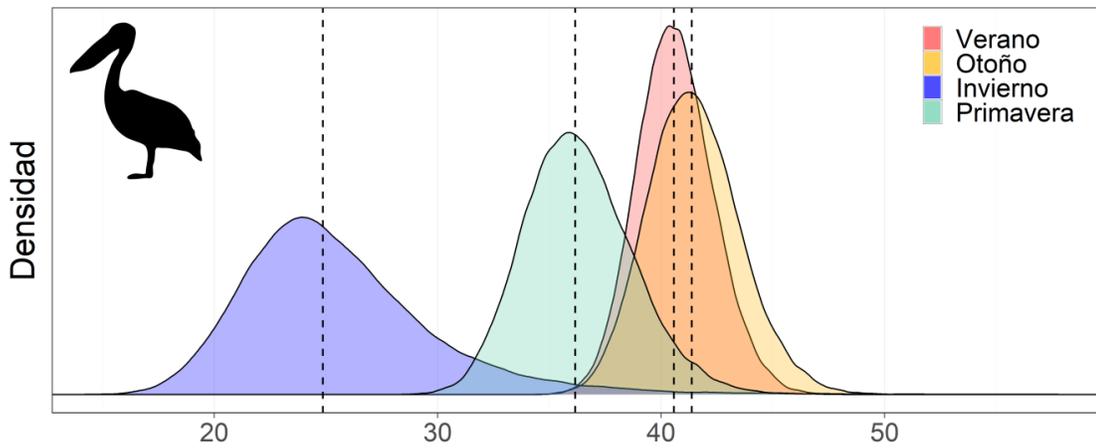


Figura 13. Valores predichos de idoneidad del hábitat de las especies de aves guaneras en el NSCH para el espacio geográfico a nivel estacional. Los tamaños de los círculos vacíos representan los recuentos de grupos observados en cada unidad de muestreo (i.e., transecto). Los cruces representan datos de validación, no incluidos en el ajuste del modelo. Las líneas negras continuas y la blanca discontinua representan valores de idoneidad de hábitat de 0.9, 0.8 y 0.7, respectivamente. Las siluetas fueron creadas por Ferran Sayol y John Hill (<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>).

Cormorán guanay



Pelícano peruano



Piquero peruano

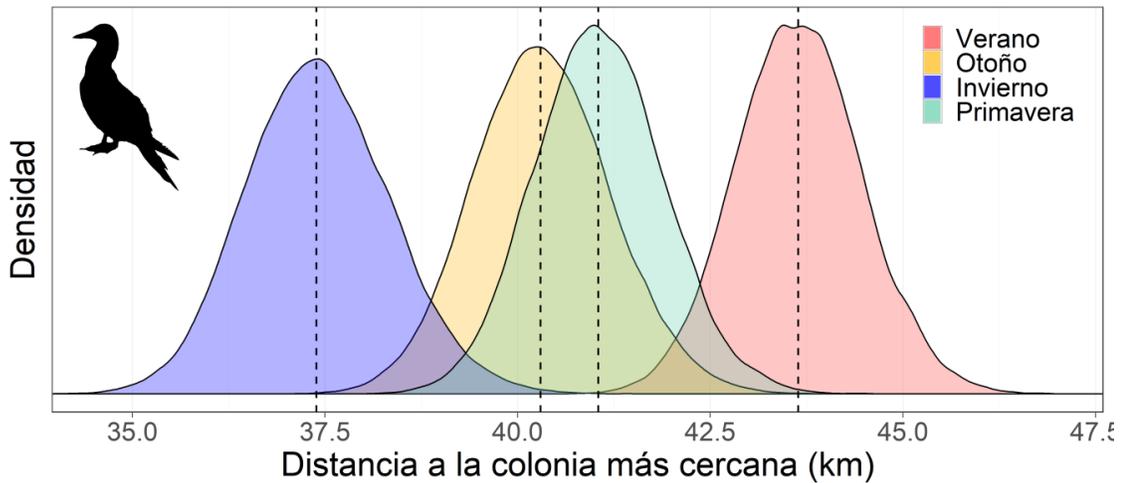


Figura 14. Comparación estacional de medianas bayesianas de la distancia a la colonia más cercana (km) para cada especie. Distancias calculadas de píxeles con alto índice de idoneidad de hábitat (de 0.8 a 1). Las siluetas fueron creadas por Ferran Sayol y John Hill (<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>).

3.4 Discusión

El NSCH presenta una alta productividad y disponibilidad de alimento que permite sostener numerosas poblaciones de aves marinas, mayores que en otras regiones (Chávez y Messié, 2009; Nelson, 2005). Por ejemplo, la abundancia poblacional del piquero peruano de alrededor de 1.3 millones de individuos es muy superior al resto de especies de la familia Sulidae, cuyas poblaciones más numerosas (i.e. *Morus bassanus* en el Atlántico norte y *Sula sula* de distribución pantropical) no sobrepasan los 600 mil individuos (Nelson, 2005).

La alta disponibilidad de alimento permite la co-ocurrencia de especies ecológicamente similares que explotarían los mismos recursos. No obstante, la variabilidad temporal del sistema condiciona también la abundancia y accesibilidad a las potenciales presas por lo que diferentes mecanismos deben aparecer para permitir la simpatria de estos depredadores, incluso dentro de una zona de alta productividad. En este estudio, las aves guaneras mostraron una segregación espacial parcial. Los cormoranes guanayes y pelícanos peruanos presentaron un hábitat potencial marino restringido a zonas productivas costeras donde la ZMO fue somera, mientras que para los piqueros peruanos se predijo un hábitat potencial más amplio abarcando zonas productivas costeras y oceánicas con una ZMO tanto somera como profunda. Asimismo, los hábitats de las tres especies fueron espacialmente más restringidos a sus colonias durante la época de reproducción (invierno austral), principalmente en los piqueros y pelícanos peruanos.

La estructuración espacial de la distribución de las aves marinas puede ser definida por factores como: las características morfométricas de las especies (Ricklefs y Travis, 1980); la competencia interespecífica; las restricciones energéticas, la proximidad a las colonias de reproducción, y la partición del nicho trófico (Ballance et al., 1997). Así, las aves con un mayor costo de energía, pero siendo mejores competidoras, seleccionan zonas de mayor productividad mientras que las de menor costo y capacidad de competencia, seleccionan las de baja productividad (Ballance et al., 1997; Manocci et al., 2014). Estos factores permitirían explicar la segregación espacial dentro zonas de alta productividad.

3.4.1 Influencia de las características morfométricas

Las tres especies muestran características morfométricas que determinan sus habilidades de vuelo (Tabla 3). Los piqueros, de mayor envergadura alar y menor peso, pueden cubrir mayores distancias que las otras dos especies. Así, podrían explotar estructuras oceanográficas aun productivas lejos de la costa tales como

filamentos, remolinos y frentes oceánicos, pero donde, a escala espacial grande, la ZMO es más profunda (Figuras 10, 11 y 15). Otras especies de aves marinas tales como pardelas (*Puffinus pacificus*) y gaviotines (*Sterna fuscata*; *Sterna anaethetus*) suelen forrajear también en este tipo de estructuras oceanográficas en el Océano Pacífico e Índico (Shaffer et al., 2006; Hyrenbach et al., 2006).

Lo anterior guarda relación con las características generales de las familias. La familia Sulidae (piqueros y alcatraces) ocupa generalmente la zona oceánica explotando un nicho trófico con poca competencia interespecífica y no ocupado por especies más costeras (Nelson, 2005). Por ejemplo, los alcatraces del Atlántico (*Morus bassanus*) en el Mar del Norte forrajea a una distancia media de 232 km de sus colonias (Hamer et al., 2000), mientras que los piqueros enmascarados (*Sula dactylatra*) a 110 km de sus colonias en el Giro del Pacífico Sur (Lerma et al., 2020). Si bien el piquero peruano, a diferencia de los anteriores, habita en el borde oriental de la Corriente de Humboldt, sus características anatómicas propias de la familia Sulidae le permitirían forrajear a mayores distancias que los cormoranes guanayes y los pelícanos peruanos. La familia Phalacrocoracidae ocupa generalmente las zonas costeras de alta productividad, como los cormoranes del Cabo (*Phalacrocorax capensis*) que forrajea dentro de una estrecha franja costera (~15 km) alejándose de sus colonias distancias menores a 50 km (Hamann et al., 2014). La familia Pelecanidae, aunque con mayor peso, pueden también cubrir grandes distancias debido a su gran envergadura alar. Frente al Perú, se han reportado distancias máximas de 83 km durante vuelos de forrajeo (Zavalaga et al., 2011). Otra especie como el gran pelícano blanco (*Pelecanus onocrotalus*) puede viajar a 182 km de sus colonias durante los viajes de alimentación en la época reproductiva (Hatzilacou, 1996).

3.4.2 Competencia interespecífica

Aunque las tres especies mostraron preferencia por zonas frías productivas, sólo los cormoranes y, relativamente los pelícanos, presentaron una distribución preferencial por áreas con una ZMO somera. Esto puede estar relacionado con la reducción de la competencia interespecífica. Las especies de la familia Phalacrocoracidae, no son capaces de explotar los parches de alimento dispersos en zonas más oceánicas debido a sus limitaciones en el vuelo para cubrir largas distancias (Nelson, 2005). En este sentido, las numerosas bandadas de cormoranes guanayes necesitarían depredar sobre grandes agregaciones de cardúmenes (Duffy, 1983; Jahncke y Goya, 1997), los cuales pueden ser encontrados generalmente en las zonas costeras en donde una ZMO somera los restringe a las capas superficiales (Figura 15). Además, forrajea y cazan de forma cooperativa dado que se necesitan para localizar e informar la ubicación de los

cardúmenes (Weimerskirch et al., 2010). Por el contrario, los piqueros peruanos se alimentan generalmente en solitario (Duffy, 1983; Weimerskirch et al., 2010) y no requieren de grandes agregaciones sino que podrían también explotar cardúmenes más dispersos en la zona oceánica (Jahncke y Goya, 1997; 1998) donde la ZMO es más profunda (Figura 15). Los pelícanos peruanos forrajean también de forma solitaria o en pequeños grupos en la zona costera pero su alimentación ocurre regularmente en la noche (Zavalaga et al., 2011) reduciendo así la competencia con las otras dos especies. En este trabajo, los registros de esta especie durante las horas de esfuerzo de muestreo (6:00 – 18:00 horas) podrían corresponder principalmente a individuos dejando las colonias durante el final de la tarde para iniciar sus actividades de forrajeo y/o a individuos llegando a sus colonias después del amanecer.

No obstante, las tres especies pueden también alimentarse formando grupos multiespecíficos de alta abundancia de individuos con la finalidad de encontrar más fácilmente a los cardúmenes de anchoveta (Duffy, 1983). Esta co-ocurrencia se daría sobre la plataforma continental donde las tres especies mostraron altos valores de idoneidad. Sin embargo, sólo los piqueros podrían acceder con mayor regularidad a la zona oceánica.

3.4.3 Restricciones energéticas

Las restricciones energéticas asociadas a los requerimientos de alimento podrían también estar relacionadas en la estructuración espacial de estas aves guaneras. Los cormoranes son buceadores de superficie (*surface-divers*) que realizan inmersiones sucesivas sin necesidad de despegar del agua hasta abandonar la zona de alimentación (Murphy, 1963; Duffy, 1983). Los piqueros, por el contrario, son buceadores de inmersión con caída libre (*plunge-divers*), emergiendo luego de una captura y despegando inmediatamente para una nueva inmersión (Duffy, 1983; Weimerskirch et al., 2012). Esta actividad de despegue sugiere un elevado costo energético por lo que, a pesar de tener una mayor habilidad de vuelo, presentarían una mayor demanda de energía que las otras dos especies, como ha sido observado en otras especies de súlidos en comparación con especies de la familia Phalacrocoracidae (Green et al., 2009). Estas altas demandas serían balanceadas al comer presas grandes de alta calidad energética. Efectivamente, la dieta del piquero es preferentemente basada en anchovetas, particularmente adultas (>12 cm de longitud) (Jahncke y Goya, 1997; 1998). Aunque este estudio no evaluó la distribución espacial de las presas, ha sido recientemente reportado que las anchovetas adultas, a diferencia de las juveniles, serían capaces de desplazarse hasta la zona oceánica (Castillo et al., 2022) a través de estructuras oceanográficas como los filamentos, con la finalidad de consumir presas de gran tamaño (Ayón et al., 2011) y alto contenido de

carbono como los eufáusidos y copépodos largos (Espinoza y Bertrand, 2008). El potencial alto costo de forrajeo de los piqueros peruanos los obligaría entonces a desplazarse a zonas más alejadas de ZMO profunda para poder acceder a anchovetas de mayor tamaño y mayor contenido calórico, encontradas en los filamentos (Figura 15). Esto debe ser confirmado con estudios relacionados a la energética de forrajeo y dieta de estas aves marinas, así como a la distribución de sus presas. No obstante, se conoce que en especies ecológicamente similares como el alcatraz del Atlántico y el cormorán moñudo (*Gulosus aristotelis*), la tasa metabólica basal y el gasto de energía en el mar es mayor en el primero (1,256.3 kJ día⁻¹; 3,484.8 kJ día⁻¹) que en el segundo (726.1 kJ día⁻¹; 932 kJ día⁻¹) con lo cual la ingesta diaria de peces y su energía asociada es necesariamente mayor en el alcatraz del Atlántico (1,114 g día⁻¹; 5,389.8 kJ día⁻¹) que en el cormorán moñudo (514 g día⁻¹; 3,158.2 kJ día⁻¹) (Enstipp et al., 2006). Lo anterior aunado al comportamiento de forrajeo de ambas especies (*surface* y *plunge divers*, respectivamente) se traduce en un mayor costo energético y mayor rango de forrajeo del alcatraz (43.7 W día⁻¹; 282 km) que el cormorán moñudo (20.6 W día⁻¹; 10 km) (Enstipp et al., 2006).

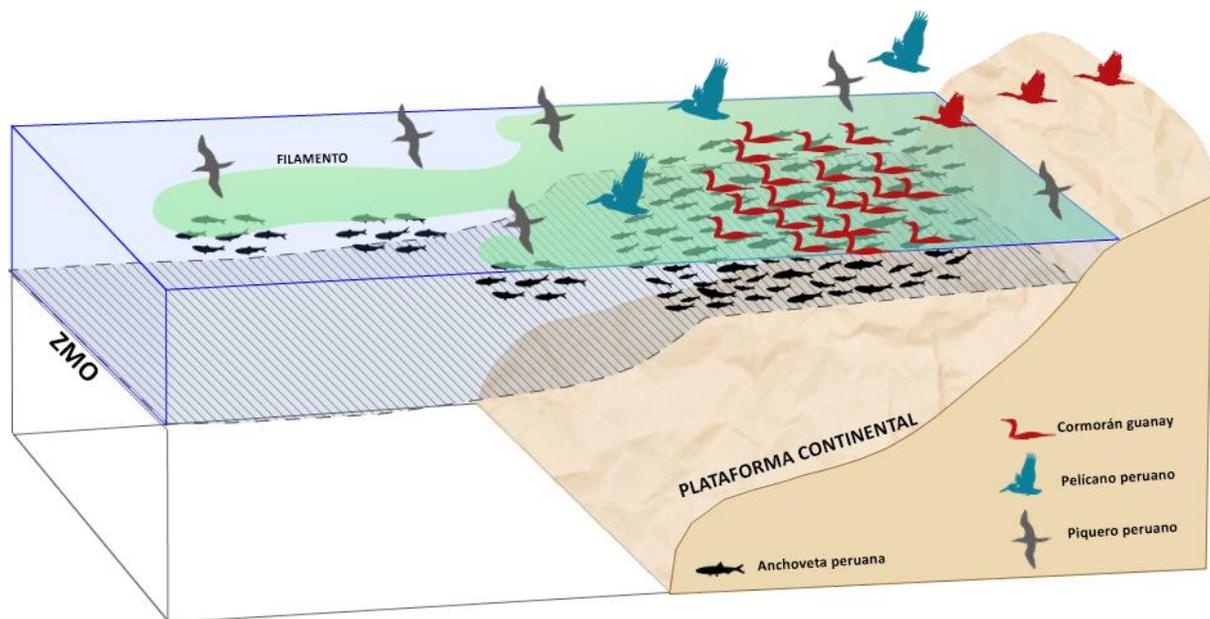


Figura 15. Modelo conceptual de la idoneidad de hábitat para cormoranes guanayes, pelícanos y piqueros peruanos en el norte del Sistema de la Corriente de Humboldt. Las dos primeras especies ocupan la zona costera productiva con una ZMO somera mientras que los piqueros muestran una distribución extendida hacia la zona oceánica, siguiendo probablemente estructuras productivas como los filamentos. Las mayores agregaciones de cardúmenes se encuentran en la zona costera mientras que cardúmenes más dispersos en la zona oceánica. Las siluetas fueron modificadas de las originales creadas por Chris Huh (<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>).

3.4.4 Proximidad a las colonias de reproducción

Durante la época de reproducción y crianza, el cuidado parental que exhiben las aves marinas limita su distribución espacial debido a la necesidad de retornar regularmente a sus nidos (Hamer et al., 2002; Fauchald, 2009). En estudios realizados en dos colonias puntuales del NSCH durante la época de crianza (Zavalaga et al., 2011; Weimerskirch et al., 2012) no se encontraron diferencias substanciales en las distancias de forrajeo entre las tres especies (piquero peruano: 50.7 km; cormorán guanay: 46.5 km y pelícano peruano: 41.4 km) sugiriendo una reducción de sus distribuciones espaciales. Lo anterior podría ser explicado por una alta abundancia de la presa cerca de las colonias (Weimerskirch et al., 2012) y/o al cuidado parental.

En este trabajo, los cormoranes guanayes no mostraron una evidente reducción en su distribución espacial a nivel estacional (verano: 36 km a la colonia más cercana; invierno: 34 km). Esto podría estar relacionado a un periodo reproductivo estacionalmente no tan marcado como en las otras dos especies. La reproducción de los cormoranes guanayes puede ocurrir casi a lo largo de todo el año (otoño a primavera austral), mientras que la de los piqueros y pelícanos peruanos ocurre sólo durante el invierno e inicios de la primavera austral (Passuni et al., 2016). La mayor habilidad de buceo de los cormoranes guanayes les permitiría ser menos sensibles a la variabilidad estacional del sistema al explotar un mayor rango vertical de la columna de agua a lo largo del año (Sabarros et al., 2012; Passuni et al., 2016). Los piqueros y los pelícanos peruanos mostraron un hábitat potencial más reducido en el invierno (37 y 25 km, respectivamente) que en el verano (44 y 41 km, respectivamente). Ambas especies reducirían su distribución durante el invierno para ajustar el inicio de su periodo reproductivo a esta época cuando la ZMO se profundiza (Graco et al., 2017) y la accesibilidad a la presa se reduce (Passuni et al., 2016). En el verano, la independencia de los juveniles coincide con la somerización de la ZMO la cual promueve una mayor accesibilidad a las presas, asegurando un mayor éxito de forrajeo y sobrevivencia para estos individuos aun inexpertos en la captura de su alimento (Passuni et al., 2016).

La reducción de las distribuciones espaciales de estas especies podría también estar relacionada a la alta demanda energética de los pichones. Los piqueros peruanos suelen incubar de 2-4 huevos por nido (Vogt, 1942) con un alto porcentaje de éxito de sobrevivencia en años normales (78-94 %; Nelson, 2005). Los pelícanos peruanos suelen criar de 2-3 pichones por nido (Passuni et al., 2016), los cuales presentan una alta biomasa y un rápido crecimiento (Nelson, 2005). Además, el tiempo de crianza de los pichones en ambas especies (piquero: ~6.7 meses; pelícano: ~5.3) es mayor al del cormorán guanay (~4.7) (Passuni et al., 2016). Evidentemente, estos factores obligarían a los padres a restringir sus viajes de forrajeo cerca

a sus colonias donde el alimento es aun accesible. Por el contrario, la ausencia de estas restricciones durante la temporada no reproductiva permitiría la extensión de los rangos de forrajeo. Esto también ha sido documentado para los pingüinos sub-antárticos (*Eudyptes chrysolophus* y *Pygoscelis papua*) cuyos rangos de forrajeo se incrementaron 6.9 veces y 12.2 veces, respectivamente, fuera de la época de reproducción (Thiebot et al., 2011). Otras especies tales como los albatros errantes (*Diomedea exulans*; Weimerskirch y Wilson, 2000), petreles gigantes (*Macronectes halli* y *M. giganteus*; Thiers et al., 2014) y gaviotas de patas negras (*Rissa tridactyla*; Frederiksen et al., 2012) han mostrado también estos cambios distribucionales estacionales.

3.4.5 Partición del nicho trófico

La retracción del hábitat potencial de piqueros y pelícanos peruanos durante la época reproductiva supone un mayor solapamiento del hábitat de las tres especies, con lo cual podría esperarse un mayor grado de competencia. La partición del nicho trófico (e.g. segregación de dieta y forrajeo a diferentes profundidades) ha sido sugerida como un mecanismo para evitar la competencia inter-específica durante esta etapa (Linnebjerg et al., 2013; Jessop et al., 2020). Esto no ha sido aún evaluado en el NSCH. No obstante, la mayor capacidad de buceo de los cormoranes guanayes (Tabla 3) les permitiría explotar los cardúmenes de anchoveta distribuidos a diferentes profundidades mientras que los piqueros peruanos, únicamente los ubicados en las capas superficiales, reduciendo así la competencia. Asimismo, la mayor plasticidad trófica de los cormoranes (Grémillet et al., 1998), y particularmente el cormorán guanay (Jahncke y Goya, 1998), podría mitigar también la competencia. En síntesis, los piqueros peruanos, de mayor habilidad de vuelo y comportamiento de forrajeo solitario, ocuparían un amplio rango distribucional desde las zonas costeras hasta las oceánicas donde estructuras oceanográficas aún productivas sostienen parches de alimento dispersos. Esto fue observado en la modelación donde preferencias por zonas de altos valores de clorofila tanto en zonas de ZMO somera como profunda fueron predichos. Los cormoranes guanayes, de menor habilidad de vuelo, estarían más restringidos hacia las zonas costeras productivas de ZMO somera donde grandes agregaciones de cardúmenes accesibles serían explotados por las bandadas gregarias de esta especie. Los pelícanos peruanos que comparten preferencias de hábitat principalmente con los cormoranes guanayes evitarían la competencia a través de diferentes tiempos de forrajeo (i.e. alimentación principalmente nocturna). La etapa reproductiva también modularía la distribución espacial de las especies, especialmente para el piquero y el pelícano que presentaron un menor rango de hábitat potencial durante el invierno austral debido al cuidado parental.

Capítulo 4. Conclusiones generales

Esta tesis brinda información nueva para una mejor comprensión del funcionamiento del NSCH. Sus resultados evidencian, por primera vez, el rol que cumple la zona de mínimo de oxígeno (ZMO) en la selección de hábitats por parte de los delfines y las aves marinas. Esta relación fue evaluada en la parte norte del Sistema de la Corriente de Humboldt, que es el sistema de surgencia con la ZMO más somera del planeta.

Los delfines oscuros y comunes seleccionaron áreas frías y productivas con una ZMO muy poco profunda mientras que los tursiones (ecotipo oceánico) se distribuyeron tanto en aguas frías como cálidas, también con una ZMO poco profunda. Estas preferencias ocurrieron independientemente de la estación del año. Esto sugiere que las dos primeras especies (con altas demandas metabólicas) seleccionan hábitats productivos donde las presas serían potencialmente más accesibles. Los tursiones, de menores demandas metabólicas y mayor plasticidad trófica, explotarían hábitats menos restrictivos. Durante condiciones El Niño, se predijeron grandes agregaciones de delfines comunes en las zonas costeras, potenciales áreas de refugio para presas y depredadores. Los tursiones también mostraron un incremento del número de grupos concentrados en sus hábitats predichos, posiblemente debido al ingreso de poblaciones oceánicas y potenciales presas. No se observaron grandes cambios durante las 'condiciones débiles La Niña' sugiriendo un impacto débil o nulo en las distribuciones de ambas especies, posiblemente al ser condiciones similares a periodos neutrales. No se encontró un efecto de la variabilidad interanual para los delfines oscuros. Esto podría estar relacionado a su distribución en el centro sur de la zona de estudio, fuera de la cobertura del ICEN, y donde el impacto recibido es de menor intensidad.

Se encontró una segregación espacial parcial entre las tres especies de aves guaneras simpátricas. Los cormoranes guanayes y pelícanos peruanos se distribuyeron en áreas costeras frías de alta productividad y ZMO somera, mientras que los piqueros peruanos ocuparon zonas productivas de ZMO tanto somera como profunda. La menor habilidad de vuelo y comportamiento de forrajeo gregario de los cormoranes guanayes explicaría su ocupación de las zonas costeras donde grandes cardúmenes de anchoveta son accesibles, necesarios para satisfacer las demandas energéticas de las bandadas en conjunto. Los piqueros, de mayor habilidad de vuelo podrían forrajear también en zonas más oceánicas (potencialmente en estructuras oceanográficas como filamentos, remolinos y frentes) al no requerir grandes cardúmenes gracias a sus hábitos de forrajeo más solitarios. Los pelícanos evitarían la competencia con las especies anteriores al alimentarse principalmente durante la noche. Los piqueros y los pelícanos mostraron una

reducción de su distribución espacial durante la temporada reproductiva que estaría relacionada al cuidado parental en este periodo. Esto fue menos evidente en los cormoranes, cuya estacionalidad reproductiva no es tan marcada. Una mayor plasticidad trófica y mayor capacidad de buceo les permitirían explotar el rango vertical completo de sus presas principales y secundarias, a lo largo del año.

La ZMO del NSCH ejerce una influencia directa sobre los procesos biogeoquímicos, productores primarios, secundarios, terciarios, meso-depredadores y, de acuerdo a los resultados de esta tesis, incluso sobre depredadores tope cuya respiración no depende del oxígeno disuelto del agua. Dada que la ZMO sirve de marco para interacciones entre el ambiente mesopelágico y epipelágico, futuras investigaciones sobre el efecto de esta capa en las relaciones tróficas permitirán un conocimiento integral del NSCH. Asimismo, evaluar las tendencias poblacionales actuales de estos depredadores es de vital importancia dentro del contexto del cambio climático. El incremento de la temperatura del mar y la posible somerización de la ZMO promoverían cambios ambientales drásticos así como reconfiguraciones tróficas en uno de los sistemas más productivos del mundo, afectando la distribución y abundancia de estas especies depredadoras.

Literatura citada

- Agrorural. (2021). Reporte Mensual de Conservación en Islas y Puntas Guaneras. Programa de Desarrollo Productivo Agrario Rural. Año 2, N° 3, 2021. <https://www.gob.pe/institucion/agrorural/informes-publicaciones/1861210-reporte-mensual-de-conservacion-en-islas-y-puntas-guaneras-marzo-2021>
- Alfaro-Shigueto, J.A., Mangel, J.C., & Van Waerebeek, K. (2008). Small cetacean captures and CPUE estimates in artisanal fisheries operating from a port in northern Peru, 2005-2007. IWC Scientific Committee paper, SC/60/SM19, Santiago, Chile. <https://core.ac.uk/download/pdf/35119108.pdf>
- Au, D.W.K., & Perryman, W.L., (1985). Dolphin habitats in the eastern tropical Pacific. *Fishery Bulletin* 83, 623–643
- Ayón, P., Swartzman, G., Espinoza, P., & Bertrand, A. (2011). Long term changes in zooplankton size distribution in the Peruvian Humboldt Current System: Conditions favouring sardine or anchovy. *Marine Ecology Progress Series* 422, 211–222. <https://doi.org/10.3354/meps08918>.
- Ballance, L. T., Pitman, R. L., & Reilly, S. B. (1997). Seabird community structure along a productivity gradient: importance of competition and energetic constraint. *Ecology*, 78(5), 1502–1518. <https://doi.org/10.1890/0012-9658>
- Ballance, L.T., Pitman, R.L., & Fiedler, P.C. (2006). Oceanographic influences on seabirds and cetaceans of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*. 69, 360–390. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.013>
- Barbraud, C., Bertrand, A., Bouchón, M., Chaigneau, A., Delord, K., Demarcq, H., Gimenez, O., Gutiérrez, M., Gutiérrez, D., Oliveros-Ramos, R., Passuni, C., Tremblay, Y., & Bertrand, S. (2018). Density dependence, prey accessibility and prey depletion by fisheries drive Peruvian seabird population dynamics. *Ecography* 1–10. <https://doi.org/10.1111/ecog.02485>
- Barham, E.G. (1970). Deep sea fishes: lethargy and vertical orientation. In: Farquahar GB (Ed.), *Biological sound scattering in the ocean*, (pp. 110-118). Government Printing Office. Maury Center for Ocean Science, Washington, DC.
- Barlow, J., Kahru, M., & Mitchell, B.G. (2008). Cetacean biomass, prey consumption, and primary production requirements in the California Current ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 371:285-295. <https://doi.org/10.3354/meps07695>
- Bearzi, M. (2005). Dolphin sympatric ecology. *Marine Biology Research*. 1 (3), 165–175. <https://doi.org/10.1080/17451000510019132>
- Benoit-Bird, K. J., Battaile, B. C., Heppell, S. A., Hoover, B., Irons, D., Jones, N., Kuletz, K.J., Nordstrom, C.A., Paredes, R., Suryan, R., Waluk C.M., & Trites, A. W. (2013). Prey Patch Patterns Predict Habitat Use by Top Marine Predators with Diverse Foraging Strategies. *PLOS ONE*, 8(1), e53348. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053348>
- Bertrand, A., Segura, M., Gutiérrez, M., & Vásquez, L. (2004). From small-scale habitat loopholes to decadal cycles: a habitat-based hypothesis explaining fluctuation in pelagic fish populations off Peru. *Fish and Fisheries*. 5, 296–316. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2679.2004.00165.x>

- Bertrand, A., Barbieri, M., Gerlotto, F., Leiva, & F., Córdova, J. (2006). Determinism and plasticity of fish schooling behavior as exemplified by the South Pacific jack mackerel *Trachurus murphyi*. *Marine Ecology Progress Series* 311, 145–156. <https://doi.org/10.3354/meps311145>
- Bertrand, S., Joo, R., Arbulu Smet, C., Tremblay, Y., Barbraud, C., & Weimerskirch, H. (2012). Local depletion by a fishery can affect seabird foraging. *Journal of Applied Ecology*, 49(5), 1168–1177. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02190.x>
- Bertrand, A., Gerlotto, F., Bertrand, S., Gutiérrez, M., Alza, L., et al. (2008). Schooling behavior and environmental forcing in relation to anchoveta distribution: An analysis across multiple spatial scales. *Progress in Oceanography* 79: 264–277. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.018>
- Bjørge, A. (2002). How Persistent are Marine Mammal Habitats in an Ocean of Variability? *Marine Mammals*, 63–91. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-0529-7_2
- Bertrand, A., Chaigneau, A., Peraltilla, S., Ledesma, J., Graco, M., Monetti, F., & Chavez, F.P. (2011). Oxygen: a fundamental property regulating pelagic ecosystem structure in the coastal southeastern tropical Pacific. *PlosOne* 6, (12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029558>
- Bertrand, A., Grados, D., Colas, F., Bertrand, S., Capet, X., Chaigneau, A., Vargas, G., Mousseigne, A., & Fablet, R. (2014). Broad impacts of fine-scale dynamics on seascape structure from zooplankton to seabirds. *Nature Communications* 5, 5239. <https://doi.org/10.1038/ncomms6239>
- Boyd, C., Castillo, R., Hunt, G.L. Jr, Punt, A.E., VanBlaricom, G.R., Weimerskirch, H., & Bertrand, S. (2015). Predictive modelling of habitat selection by marine predators with respect to the abundance and depth distribution of pelagic prey. *Journal of Animal Ecology*, 84, 1575– 1588. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12409>
- Breitburg, D., Levin, L. A., Oschlies, A., Grégoire, M., Chavez, F. P., Conley, D. J., et al. (2018). Declining oxygen in the global ocean and coastal waters. *Science* 359:eaam7240. <https://doi.org/10.1126/science.aam7240>
- Cañadas, A., Sagarminaga, R., & García-Tiscar, S. (2002). Cetacean distribution related with depth and slope in the Mediterranean waters off southern Spain. *Deep Sea Research I* 49(11): 2053-2073. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(02\)00123-1](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(02)00123-1)
- Carr, M.E. (2001). Estimation of potential productivity in eastern boundary currents using remote sensing. *Deep-Sea Research II: Topical Studies in Oceanography*. 49, 59–80. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(01\)00094-7](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(01)00094-7)
- Castillo, P.R., Peña, C., Grados, D., La Cruz, L., Valdez, C., Pozada-Herrera, M., & Cornejo, R. 2022. Characteristics of anchoveta (*Engraulis ringens*) schools in the optimum zone and the physiological stress zone of its distribution between 2011 and 2021. *Fisheries Oceanography* 31(5): 510-523. <https://doi.org/10.1111/fog.12601>
- Chaigneau, A., Gizolme, A., & Grados, C. (2008). Mesoscale eddies off Peru in altimeter records: Identification algorithms and eddy spatio-temporal patterns. *Progress in Oceanography*. 79 (2–4), 106. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.013>.

- Chávez, F.P., Bertrand, A., Guevara, R., Soler, P., & Csirke, J. 2008. The northern Humboldt Current System: brief history, present status and a view towards the future. *Progress in Oceanography* 79, 95–105. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.012>
- Chavez, F.P., & Messié, M. 2009. A comparison of eastern boundary upwelling ecosystems. *Progress in Oceanography*. 83(1-4): 80-96. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.07.032>
- Cheung, W. W. L., Bruggeman, J., & Butenschön, J. (2018). Projected changes in global and national potential marine fisheries catch under climate change scenarios in the twenty-first century. In M. Barange, T. Bahri, C.M. Beveridge, L.K. Cochrane, S. Funge-Smith & F. Poulain (Eds.), *Impacts of climate change on fisheries and aquaculture: Synthesis of current knowledge, adaptation and mitigation options* (pp. 63-85). Food and Agriculture Organization of United Nation. <http://www.fao.org/3/I9705EN/i9705en.pdf>
- Cipriano, F.W. (1992). Behavior and occurrence patterns, feeding ecology, and life history of dusky dolphins (*Lagenorhynchus obscurus*) off Kaikoura, New Zealand. [Doctoral thesis]. University of Arizona, Tucson, USA. <https://repository.arizona.edu/handle/10150/186097>
- Clark, B.L., Irigoien-Lovera, C., Gonzales-Del Carpio, .DD., Diaz-Santibañez, I., Votier, S.C., & Zavalaga, C.B. (2022). Interactions between anchovy fisheries and Peruvian boobies revealed by bird-borne cameras and movement loggers. *Marine Ecology Progress Series* 701:145-157. <https://doi.org/10.3354/meps14195>
- Cury, P., Roy, C., & Faure, V. (1998). Environmental constraints and pelagic fisheries in upwelling areas: the Peruvian puzzle. *South African Journal of Marine Science*, 19(1), 159–167. <https://doi.org/10.2989/025776198784126999>
- Cushing, D.A., Kuletz, K.J., Sousa, L., Day, R.H., Danielson, S.L., Labunski, E.A., & Hopcroft, R.R. (2023). Differential response of seabird species to warm- and cold-water events in a heterogeneous cross-shelf environment in the Gulf of Alaska. *Marine Ecology Progress Series: HEATav2*. <https://doi.org/10.3354/meps14239>
- Danil, K., & Chivers, S.J. (2007). Growth and reproduction of female short-beaked common dolphins, *Delphinus delphis*, in the eastern tropical Pacific. *Canadian Journal of Zoology* 85:1. <https://doi.org/10.1139/z06-188>
- Duffy, D.C. (1983). The foraging ecology of Peruvian seabirds. *Auk* 100: 800–810. <https://doi.org/10.1093/auk/100.4.800>
- Duffy, D.C. (1994). The guano islands of Peru: the once and future management of a renewable resource. *BirdLife Conservation Series* 1, 68-86. https://manoa.hawaii.edu/hpicesu/papers/1994_the_guano_islands.pdf
- Echevin, V., Colas, F., Espinoza-Morriberón, D., Vasquez, L., Anculle, T., & Gutiérrez, D. (2018). Forcings and Evolution of the 2017 Coastal El Niño Off Northern Peru and Ecuador. *Frontiers in Marine Science*, 5. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00367>
- Echevin, V., Gévaudan, M., Espinoza-Morriberon, D., Tam, J., Aumont, O., Gutierrez, D., & Colas F. (2020). Physical and biogeochemical impacts of RCP8.5 scenario in the Peru upwelling system. *Biogeosciences* 17,3317–3341. <https://doi.org/10.5194/bg-17-3317-2020>

- Ekau, W., Auel, H., Pörtner H.O., & Gilbert, D. (2010). Impacts of hypoxia on the structure and processes in pelagic communities (zooplankton, macro-invertebrates and fish). *Biogeosciences* 7: 1669–1699. <https://doi.org/10.5194/bg-7-1669-2010>
- Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009). Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. 40(1), 677–697. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
- Enstipp, M.R., Daunt, F., Wanless, S., Humphreys, E.M., Hamer, K.C., Benvenuti, S., Grémillet, D. (2006) Foraging energetics of North Sea birds confronted with fluctuating prey availability. In I.L. Boyd, S. Wanless, C.J. Camphuysen. (Eds.), *Top predators in marine ecosystems: their role in monitoring and management* (pp. 191–210). Cambridge University Press, Cambridge.
- Espinoza, P. and Bertrand, A. (2008). Revisiting Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) trophodynamics provides a new vision of the Humboldt Current system. *Progress in Oceanography*. 79(2-4): 215–227. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.022>
- Espinoza-Morriberón, D., Echevin, V., Colas, F., Tam, J., Gutierrez, D., Graco, M., et al. (2019). Oxygen Variability during ENSO in the Tropical South Eastern Pacific. *Frontiers in Marine Science*. 5, 526. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00526>
- Fauchald, P. (2009). Spatial interaction between seabirds and prey: review and synthesis. *Marine Ecology Progress Series* 391:139-151. <https://doi.org/10.3354/meps07818>
- Fernández-Alamo, M.A., & Färber-Lorda, J. (2006). Zooplankton and the oceanography of the eastern tropical Pacific: a review. *Progress in Oceanography* 69, 318–359. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.003>
- Fiedler, P.C., Redfern, J.V., Forney, K.A., Palacios, D.M., Sheredy, C., Rasmussen, K., García-Godos, I., Santillán, L., Tetley, M.J., Félix, F., & Ballance, L.T. (2018) Prediction of Large Whale Distributions: A Comparison of Presence–Absence and Presence-Only Modeling Techniques. *Frontiers in Marine Science*. 5:419. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00419>
- Forney, K.A., Ferguson, M.C., Becker, E.A., Fiedler, P.C., Redfern, J.V., Barlow, J., Vilchis, I.L., & Ballance, L.T. (2012). Habitat-based spatial models of cetacean density in the eastern Pacific Ocean. *Endangered Spec. Res.* 16, 113–133. <https://doi.org/10.3354/esr00393>
- Forney, K.A. (2000). Environmental models of cetacean abundance: reducing uncertainty in population trends. *Conservation Biology* 14:1271–1286. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.99412.x>
- Frederiksen, M., Moe, B., Daunt, F., Phillips, R.A., Barrett, R.T., Bogdanova, M.I., Boulinier, T., Chardine, J.W., Chastel, O., Chivers, L.S., Christensen-Dalsgaard, S., Clément-Chastel, C., Colhoun, K., Freeman, R., Gaston, A.J., González-Solís, J., Goutte, A., Grémillet, D., Guilford, T., Jensen, G.H., Krasnov, Y., Lorentsen, S.H., Mallory, M.L., Newell, M., Olsen, B., Shaw, D., Steen, H., Strøm, H., Systad, G.H., Thórarinnsson, T.L., & Anker-Nilssen, T. (2012) Multicolony tracking reveals the winter distribution of a pelagic seabird on an ocean basin scale. *Diversity and Distributions* 18:530–542. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00864.x>
- Friedlaender, A.S., Joyce, T., Johnston, D.W., Read, A.J., Nowacek, D.P., Goldbogen, J.A., Gales, N., & Durban, J.W. (2021). Sympatry and resource partitioning between the largest krill consumers

- around the Antarctic Peninsula. *Marine Ecology Progress Series* 669:1-16. <https://doi.org/10.3354/meps13771>
- Fuenzalida, R., Schneider, W., Garcés-Vargas, J., Bravo, L., & Lange, C. (2009). Vertical and horizontal extension of the oxygen minimum zone in the eastern South Pacific Ocean, *Deep Sea Research Part II*, 56, 1027–1038. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.11.001>
- Fuller, A.K., Harrison, D.J., & Vashon, J.H. (2007). Winter habitat selection by Canada Lynx in Maine: Prey abundance or accessibility? *Journal of wildlife management*, 71(6): 1980-1986. <https://doi.org/10.2193/2006-288>
- García, H.E., Locarnini, R.A., Boyer, T.P., Antonov, J., Baranova, O.K., et al. (2010). Dissolved Oxygen, Apparent Oxygen Utilization, and Oxygen Saturation. *World Ocean Atlas 2009, Volume 3*. NOAA Atlas NESDIS 70, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C. <http://www.nodc.noaa.gov/OC5/indprod.html>
- García-Godos, I., Van Waerebeek, K., Reyes, J., Alfaro-Shigueto, J., & Arias-Schreiber, M. (2007). Prey occurrence in the stomach contents of four small cetacean species in Peru. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 6(2). <https://doi.org/10.5597/lajam00122>
- Gilbert, L., Rouby, E., Tew-Kai, E., Spitz, J., Peltier, H., Quilfen, V., & Authier, M. (2021). Spatiotemporal models highlight influence of oceanographic conditions on common dolphin bycatch risk in the Bay of Biscay. *Marine Ecology Progress Series* 679:195-212. <https://doi.org/10.3354/meps13894>
- Gilly, W. F., Beman, J. M., Litvin, S. Y., & Robison, B. H. (2013). Oceanographic and Biological Effects of Shoaling of the Oxygen Minimum Zone. *Annual Review of Marine Science* 5(1), 393–420. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120710-100849>
- Gómez-Rubio, V. (2020). *Bayesian Inference with INLA*. Chapman & Hall/CRC Press. Boca Raton, Florida. <https://becarioprecario.bitbucket.io/inla-gitbook/>
- Gonzales-Pestana, A., Alfaro-Shigueto, J., & Mangel, J.C. (2022). A review of high trophic predator-prey relationships in the pelagic Northern Humboldt system, with a focus on anchovetas. *Fisheries Research* 253 (106386). <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2022.106386>
- Graco, M., Ledesma, J., Flores, G., & Girón, M. (2007). Nutrientes, oxígeno y procesos biogeoquímicos en el sistema de surgencias de la corriente de Humboldt frente a Perú. *Revista Peruana de Biología* 14, 117–128. <https://doi.org/10.15381/rpb.v14i1.2165>
- Graco, M.I., Purca, S., Dewitte, B., Castro, C.G., Morón, O., Ledesma, J. et al., (2017). The OMZ and nutrient features as a signature of interannual and low-frequency variability in the Peruvian upwelling system. *Biogeosciences*, 14(20), 4601–4617. <https://doi.org/10.5194/bg-14-4601-2017>
- Green, J.A., White, C.R., Bunce, A., Frappell, P.B., & Butler, P.J. (2009). Energetic consequences of plunge diving in gannets. *Endangered Species Research* 10:269-279. <https://doi.org/10.3354/esr00223>
- Grémillet, D., Argentin, G., Schulte, B., & Culik, B. (1998). Flexible foraging techniques in breeding cormorants *Phalacrocorax carbo* and shags *Phalacrocorax aristotelis*: benthic or pelagic feeding? *Ibis* 140: 113–119. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1998.tb04547.x>

- Guidino, C., Cortez-Casamayor, S., Campbell, E., Cajaleón, M., Peña-Cutimbo, N., Delgado, M., Moran-Valverde, J., Arbulu-Vercauteren, Y., & Pacheco, A.S. (2023). Public knowledge and awareness of the conservation of the common bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) along the central coast of Peru. *Aquatic conservation* 33(4): 397-408. <https://doi.org/10.1002/aqc.3925>
- Guisan, A., & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8(9), 993–1009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- Gutiérrez, M. (2001). Efectos del evento El Niño 1997–98 sobre la distribución y abundancia de anchoveta (*Engraulis ringens*). In J. Tarazona, W.E. Arnts & E. Castillo de Maruenda (Eds.), *El Niño en América Latina: impactos biológicos y sociales* (pp. 55–72). Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Lima, Perú.
- Gutiérrez, D., Enríquez, E., Purca, S., Quipúzcoa, L., Marquina, R., Flores, G., & Graco, M. (2008). Oxygenation episodes on the continental shelf of central Peru: Remote forcing and benthic ecosystem response. *Progress in Oceanography*, 79(2-4), 177–189. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.025>
- Gutiérrez, D., Akester, M., & Naranjo, L. (2016). Productivity and Sustainable Management of the Humboldt Current Large Marine Ecosystem under climate change. *Environmental Development*, 17, 126–144. <https://doi.org/10.1016/j.envdev.2015.11.004>
- Hamann, M., Grémillet, D., Ryan, P., Bonadonna, F., van der Lingen, C., & Pichegru, L. (2012). A hard-knock life: the foraging ecology of Cape cormorants amidst shifting prey resources and industrial fishing pressure. *African Journal of Marine Science*, 34(2), 233–240. <https://doi.org/10.2989/1814232x.2012.709960>
- Hamer, K., Phillips, R., Wanless, S., Harris, M., & Wood, A. (2000). Foraging ranges, diets and feeding locations of gannets *Morus bassanus* in the North Sea: evidence from satellite telemetry. *Marine Ecology Progress Series* 200, 257–264. <https://doi.org/10.3354/meps200257>
- Hamer, K.C., Schreiber, E.A., & Burger, J. (2002) Breeding biology, life histories, and life history environment interactions in seabirds. In E.A. Schreiber & J. Burger. (Eds.), *Biology of marine birds* (pp. 217–261). CRC Press, Boca Raton. <https://doi.org/10.1201/9781420036305>
- Hastings, W.K. (1970). Monte Carlo sampling methods using Markov chains and their applications. *Biometrika* 57: 97–109. <https://doi.org/10.1093/biomet/57.1.97>
- Hatzilacou, D. (1996). Feeding Ecology of the Great White Pelican (*Pelecanus onocrotalus*) Nesting at Lake Mikri Prespa (Northwestern Greece). *Colonial Waterbirds*, 19, 190. <https://doi.org/10.2307/1521963>
- Helly, J. J., & Levin, L. A. (2004). Global distribution of naturally occurring marine hypoxia on continental margins. *Deep Sea Research I: Oceanographic Research Papers*. 51, 1159–1168. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2004.03.009>
- Hopcraft, J.G.C., Sinclair, A.R.E., & Packer, C. (2005). Planning for success: Serengeti lions seek prey accessibility rather than abundance. *Journal of Animal Ecology*, 74: 559-566. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.00955.x>

- Huang, R.X. (2015). Heaving modes in the world oceans. *Climate Dynamics* 45:3563–3591. <https://doi.org/10.1007/s00382-015-2557-6>
- Huang, R. X. (2020). Heaving, stretching and spicing modes, climate variability in the ocean. Springer Nature. ISBN 978-981-15-2940-5. <https://doi.org/10.1007/978-981-15-2941-2>
- Hutchinson, G.E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* 93: 145–159. <https://doi.org/10.1086/282070>
- Ibanez-Erquiaga, B., Pacheco, A.S., Rivadeneira, M.M., & Tejada, C.L. (2018). Biogeographical zonation of rocky intertidal communities along the coast of Peru (3.5–13.5° S Southeast Pacific). *PLoS ONE* 13(11):e0208244. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0208244>
- Jahncke, J., & Goya, E. (1997). Variación latitudinal y estacional en la dieta del Guanay (*Leucocarbo bougainvillii*) y el Piquero peruano (*Sula variegata*) en la costa peruana [Boletín Instituto Mar del Perú. 16(1): 23-41]. Instituto del Mar del Perú. <https://repositorio.imarpe.gob.pe/bitstream/20.500.12958/953/1/BOL%2016%281%29.2.pdf>
- Jahncke, J., & Goya, E. (1998). Diets of the Guanay cormorant and Peruvian booby as indicators of the abundance and distribution of anchovy. [Boletín Instituto Mar del Perú 17: 15–33]. Instituto del Mar del Perú.
- Jahncke, J., Checkley, D. M., & Hunt, G. L. (2004). Trends in carbon flux to seabirds in the Peruvian upwelling system: effects of wind and fisheries on population regulation. *Fisheries Oceanography*, 13(3), 208–223. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2004.00283.x>
- Jefferson, T.A., Fertl, D., Bolaños-Jiménez, J., & Zerbini, A. (2009). Distribution of common dolphins (*Delphinus* spp.) in the western Atlantic Ocean, a critical re-examination. *Marine Biology* 156, 1109–1124. <https://doi.org/10.1007/s00227-009-1152-y>
- Jefferson, T.A., Webber, M.A., & Pitman, R.L. (2008). *Marine mammals of the world, comprehensive guide to their identification*. Academic Press, Elsevier, San Diego
- Jefferson, T.A., Fertl, D., Bolaños-Jiménez, J., & Zerbini, A. (2009). Distribution of common dolphins (*Delphinus* spp.) in the western Atlantic Ocean, a critical re-examination. *Marine Biology* 156, 1109–1124. <https://doi.org/10.1007/s00227-009-1152-y>
- Jessopp, M., Arneill, G. E., Nykänen, M., Bennison, A., & Rogan, E. (2020). Central place foraging drives niche partitioning in seabirds. *Oikos*. <https://doi.org/10.1111/oik.07509>
- Jones, D.R. (1971). The effect of hypoxia and anaemia on the swimming performance of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Journal of Experimental Biology*, 55:541–551
- Jordan, R. (1967). The predation of guano birds on the Peruvian anchovy (*Engraulis ringens* Jenyns). [CalCOFI Reports 11: 105–109]. The California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations.
- Kelley, D., Richards, C., & WG127 SCOR/IAPSO. (2017). gsw: Gibbs Sea Water Functions. R package version 1.0-5. [url:https://CRAN.R-project.org/package=gsw](https://CRAN.R-project.org/package=gsw)
- Kéry, M. (2010). Introduction to WinBUGS for ecologists: A Bayesian approach to regression, ANOVA, mixed models and related analyses. Burlington: Academic Press. , London, United Kingdom. <https://doi.org/10.1016/C2009-0-30639-X>

- Kéry, M. & Royle, J. A. (2016). Applied hierarchical modeling in ecology: analysis of distribution, abundance and species richness in R and BUGS. Vol. 1 Prelude and static models. Academic Press, London, United Kingdom. <https://doi.org/10.1016/C2015-0-04070-9>
- Kokubun, N., Takahashi, A., Ito, M., Matsumoto, K., Kitaysky, A., & Watanuki, Y. (2010). Annual variation in the foraging behavior of thick-billed murrelets in relation to upper-ocean thermal structure around St. George Island, Bering Sea (2010). *Aquatic Biology*, Vol. 8: 289–298. <https://doi.org/10.3354/ab00243>
- Kramer, D.L. (1987). Dissolved oxygen and fish behavior. *Environmental Biology of Fishes*, 18:81–92
- Legendre, P. (1993). Spatial Autocorrelation: Trouble or New Paradigm? *Ecology*, 74(6), 1659–1673. <https://doi.org/10.2307/1939924>
- Lerma, M., Serratos, J., Luna-Jorquera, G., & Garthe, S. (2020). Foraging ecology of masked boobies (*Sula dactylatra*) in the world's largest "oceanic desert." *Marine Biology*, 167(6). <https://doi.org/10.1007/s00227-020-03700-2>
- Levin, S.A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73, 1943–1967. <https://doi.org/10.2307/1941447>
- Levin, L. A. (2003). Oxygen minimum zone benthos: adaptation and community response to hypoxia. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 41, 1–45.
- Limburg, K. E., Breitburg, D., Swaney, D. P., & Jacinto, G. (2020). Ocean Deoxygenation: A Primer. *One Earth*, 2(1), 24–29. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2020.01.001>
- Linnebjerg, J.F., Fort, J., Guilford, T., Reuleaux, A., Mosbech, A., & Frederiksen, M. (2013). Sympatric breeding auks shift between dietary and spatial resource partitioning across the annual cycle. *PLoS One* 8: e72987. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0072987>
- Llapasca, M. A., Pacheco, A. S., Fiedler, P., Goya, E., Ledesma, J., Peña, C., & Vásquez, L. (2018). Modeling the potential habitats of dusky, commons, and bottlenose dolphins in the Humboldt Current System off Peru: The influence of non-El Niño vs. El Niño 1997-98 conditions and potential prey availability. *Progress in Oceanography* 168, 169-181. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.09.003>
- MacArthur, R.H., & Pianka, E.R. (1966). On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*. 100: 603–609. <https://doi.org/10.1086/282454>
- Mangel, J., Alfaro-Shigueto, J., Van Waerebeek, K., Cáceres, C., Bearhop, S., Witt, M., & Godley, B. (2010). Small cetacean captures in Peruvian artisanal fisheries: High despite protective legislation. *Biological Conservation*. 143, 136–143. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.09.017>
- Manocci, L., Laran, S., Monestiez, P., Dorémus, G., Van Canneyt, O., Watremez P, & Ridoux V. (2014). Predicting top predators habitats in the Southwest Indian Ocean. *Ecography* 37: 261-278. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00317.x>
- Martínez-Minaya, J., Cameletti, M., Conesa, D., & Pennino, M. G. (2018). Species distribution modeling: a statistical review with focus in spatio-temporal issues. *Stochastic Environmental Research and Risk Assessment*. <https://doi.org/10.1007/s00477-018-1548-7>

- Martino, S., Pace, D.S., Moro, S., Casoli, E., Ventura, D., Frachea, A., Silvestri, M., Arcangeli, A., Giacomini, G., Ardizzone, G., & Jona Lasinio, G. (2021), Integration of presence-only data from several sources: a case study on dolphins' spatial distribution. *Ecography*, 44: 1533-1543. <https://doi.org/10.1111/ecog.05843>
- Mckinnon, J. (1994). Feeding habits of the dusky dolphin *Lagenorhynchus obscurus*, in the coastal waters of central Peru. *Fishery Bulletin*, 92(3): 569-578. <https://spo.nmfs.noaa.gov/sites/default/files/pdf-content/1994/923/mckinnon.pdf>
- Meyer, X., MacIntosh, A. J. J., Chiaradia, A., Kato, A., Ramírez, F., Sueur, C., & Ropert-Coudert, Y. (2020). Oceanic thermal structure mediates dive sequences in a foraging seabird. *Ecology and Evolution*, 10(13), 6610–6622. <https://doi.org/10.1002/ece3.6393>
- Mogollón, R., & Calil, P. H. R. (2017). On the effects of ENSO on ocean biogeochemistry in the Northern Humboldt Current System (NHCS): A modeling study. *Journal of Marine Systems*, 172, 137–159. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2017.03.011>
- Muñoz, F., Pennino, M. G., Conesa, D., López-Quílez, A., & Bellido, J. M. (2013). Estimation and prediction of the spatial occurrence of fish species using bayesian latent gaussian models. *Stochastic Environmental Research and Risk Assessment*. 27, 1171–1180. <https://doi.org/10.1007/s00477-012-0652-3>
- Murphy, R.C. (1936). *Oceanic birds of South America: a study of species of the related coasts and seas, including the American quadrant of Antarctica, based upon the Brewster-Sanford collection in the American Museum of Natural History (Vol. 2)*. MacMillan Company, American Museum of Natural History, New York. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/12267468>
- Murphy, R. (1954). *El guano y la pesca de anchoveta*, American Museum of Natural History, New York
- Naimi, B., Hamm, N.A.S., Groen, T.A., Skidmore, A.K., & Toxopeus, A.G. (2014). Where is positional uncertainty a problem for species distribution modelling? *Ecography* 37 (2): 191-203. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>
- Naito, Y., Costa, D. P., Adachi, T., Robinson, P. W., Peterson, S. H., Mitani, Y., & Takahashi, A. (2017). Oxygen minimum zone: An important oceanographic habitat for deep-diving northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. *Ecology and Evolution*, 7(16), 6259–6270. <https://doi.org/10.1002/ece3.3202>
- Navarro, J., Votier, S.C., Aguzzi, J., Chiesa, J.J., Forero, M.G., & Phillips, R.A. (2013). Ecological segregation in space, time and trophic niche of sympatric planktivorous petrels. *PLoS One* 8: e62897. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062897>
- Nelson, B. (2006). *Pelicans, cormorants, and their relatives*. Oxford University Press.
- Neumann, D.R. (2001). Seasonal movements of short-beaked common dolphins (*Delphinus delphis*) in the north-western Bay of Plenty, New Zealand, Influence of sea surface temperature and El Niño/La Niña. *New Zealand J. Marine Freshwater Res.* 35 (2), 371–374. <https://doi.org/10.1080/00288330.2001.9517007>
- Ñiquen, M., & Bouchon, M. (2004). Impact of El Niño events on pelagic fisheries in Peruvian waters. *Deep Sea Research II* 51, 563–574. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2004.03.001>

- Oschlies, A., Brandt, P., Stramma, L., & Schmidtko, S. (2018). Drivers and mechanisms of ocean deoxygenation. *Nature Geoscience*, 11(7), 467–473. <https://doi.org/10.1038/s41561-018-0152-2>
- Oviedo, L., Fernández, M., Herra-Miranda, B., Pacheco-Polanco, J. D., Hernández-Camacho, C., & Aurióles-Gamboa, D. (2018). Habitat partitioning mediates the coexistence of sympatric dolphins in a tropical fjord-like embayment. *Journal of Mammalogy*, 99(3), 554–564. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyy021>
- Passuni, G., Barbraud, C., Chaigneau, A., Demarcq, H., Ledesma, J., Bertrand, A., Castillo, R., Perea, A., Mori, J., Viblanc, V.A., Torres-Maita J. and Bertrand, S. (2016). Seasonality in marine ecosystems: Peruvian seabirds, anchovy, and oceanographic conditions. *Ecology*, 97(1), 182–193. <https://doi.org/10.1890/14-1134.1>
- Pacheco, A.S., Silva, S., Alcorta, B., Gubbins, S., Guidino, C., Sanchez-Salazar, F., Petit, A., Llapapasca, M.A., Balducci, N., et al. (2019). Cetacean Diversity Revealed from Whale-Watching Observations in Northern Peru. *Aquatic Mammals* 45(1):116-122. <https://doi.org/10.1578/AM.45.1.2019.116>
- Pardo, M. A., Gerrodette, T., Beier, E., Gendron, D., Forney, K. A., Chivers, S. J., Barlow, J., & Palacios, D. M. (2015). Inferring Cetacean Population Densities from the Absolute Dynamic Topography of the Ocean in a Hierarchical Bayesian Framework. *PLOS ONE*, 10(3), e0120727. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120727>
- Passuni, G., Barbraud, C., Chaigneau, A., Demarcq, H., Ledesma, J., Bertrand, A., Castillo, R., Perea, A., Mori, J., Viblanc, V.A., Torres-Maita J., & Bertrand, S. (2016). Seasonality in marine ecosystems: Peruvian seabirds, anchovy, and oceanographic conditions. *Ecology*, 97(1), 182–193. <https://doi.org/10.1890/14-1134.1>
- Passuni, G., Barbraud, C., Chaigneau, A., Bertrand, A., Oliveros-Ramos, R., Ledesma, J., Castillo, R., Bouchon, M., & Bertrand, S. (2018). Long-term changes in the breeding seasonality of Peruvian seabirds and regime shifts in the Northern Humboldt Current System. *Marine Ecology Progress Series* 597:231-242. <https://doi.org/10.3354/meps12590>
- Paulmier, A., & Ruiz-Pino, D. (2009). Oxygen minimum zones (OMZs) in the modern ocean. *Progress in Oceanography*, 80(3-4), 113–128. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.08.001>
- Pennino, M.G., Vilela, R., Bellido, J. M., & Mendoza M. (2017). Comparing methodological approaches to model occurrence patterns of marine species. In K. Norton (Ed.), *Research Advances in Marine Resources* (pp. 3-43). Publisher Nova.
- Perrin, W. F. (2018). Common Dolphin. In *Encyclopedia of Marine Mammals* (pp. 205–209). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-804327-1.00095-9>
- Perryman, W. L., & Lynn, M. S. (1993). Identification of geographic forms of common dolphin (*Delphinus delphis*) from aerial photogrammetry. *Marine Mammal Science*, 9(2), 119–137. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1993.tb00438.x>
- Peterson, B.G., & Carl, P. (2020). PerformanceAnalytics: Econometric Tools for Performance and Risk Analysis. R package version 2.0.4. <https://CRAN.R-project.org/package=PerformanceAnalytics>

- Plummer, M. (2003). JAGS: A Program for Analysis of Bayesian Graphical Models Using Gibbs Sampling. *Proceedings of the 3rd International Workshop on Distributed Statistical Computing*, 1–10. <https://www.r-project.org/conferences/DSC-2003/>
- Prince, E. D., & Goodyear, C. P. (2006). Hypoxia-based habitat compression of tropical pelagic fishes. *Fisheries Oceanography*. 15, 451 – 464. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2005.00393.x>
- R Core Team. (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Read, A.J., Van Waerebeek, K., Reyes, J.C., Mckinnon, J.S., & Lehman, L.C., 1988. The exploitation of small cetaceans in coastal Peru. *Biological Conservation*. 46, 53–70. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(88\)90108-5](https://doi.org/10.1016/0006-3207(88)90108-5)
- Redfern J.V., Ferguson, M.C., Becker E.A., Hyrenbach K.D. et. al. (2006). Techniques for cetacean–habitat modeling: a review. *Marine Ecology Progress Series* 310: 271–295. <https://doi.org/10.3354/meps310271>
- Reilly, S.B. (1990). Seasonal changes in distribution and habitat differences among dolphins in the eastern tropical Pacific. *Marine Ecology Progress Series* 66, 1–11. <https://www.int-res.com/articles/meps/66/m066p001.pdf>
- Ricklefs, R.E., & Travis, J. (1980). A morphological approach to the study of avian community organization. *Auk* 97(2): 321-338.
- Roberts, J.J., Best, B.D., Mannocci, L., Fujioka, E., Halpin, P.N., Palka, D.L., Garrison, L.P., Mullin, K.D., Cole, T.V.N., Khan, C.B., McLellan, W.M., Pabst, D.A., & Lockhart, G.G. (2016). Habitat-based cetacean density models for the U.S. Atlantic and Gulf of Mexico. *Scientific Reports*. 6, 22615. <https://doi.org/10.1038/srep22615>
- Robinson, C., Steinberg, D.K., Anderson, T.R., Arístegui, J., Carlson, C.A., et al. (2010). Mesopelagic zone ecology and biogeochemistry—a synthesis. *Deep-Sea Research II: Topical Studies in Oceanography* 57:1504–18. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.02.018>
- Ropert-Coudert, Y., Kato, A., & Chiaradia, A. (2009). Impact of small-scale environmental perturbations on local marine food resources: a case study of a predator, the little penguin. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1676), 4105–4109. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1399>
- Rue, H., Martino, S., & Chopin, N. (2009). Approximate Bayesian inference for latent Gaussian models by using integrated nested Laplace approximations. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B*: 71, 319–392. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9868.2008.00700.x>
- Russell, R.W., Hunt, G.L., Coyle, K.O., & Cooney, R.T. (1992). Foraging in a fractal environment: Spatial patterns in a marine predator-prey system. *Landscape Ecology* 7: 195–209. <https://doi.org/10.1007/BF00133310>
- Sabarros, P., Durant, J.M., Gremillet, D., Crawford, R.J.M., & Stenseth, N.C. (2012). Differential responses of three sympatric seabirds to spatial-temporal variability in shared resources. *Marine Ecology Progress Series* 468 : 291 – 301. <https://doi.org/10.3354/meps09972>

- Saha, K., Zhao, X., Zhang, H., Casey, K.S., Zhang, D., Baker-Yeboah, S., Kilpatrick, K.A., Evans, R.H., Ryan, T., & Relph, J.M. (2018). AVHRR Pathfinder version 5.3 level 3 collated (L3C) global 4km sea surface temperature for 1981-Present. NOAA National Centers for Environmental Information. Dataset. <https://doi.org/10.7289/v52j68xx>
- Salvatteci, R., Schneider, R. R., Galbraith, E., Field, D. B., Blanz, T., Bauersachs, T., Crosta, X., Martinez, P., Echevin, V., Scholz, F., & Bertrand, A. (2022). Smaller fish species in a warm and oxygen-poor Humboldt current system. *Science*, 375, 101–104. <https://doi.org/10.1126/science.abi0270>
- Scott, M.D., Chivers, S.J., Olson, R.J., Fiedler, P.C., & Holland, K. (2012). Pelagic predator associations: tuna and dolphins in the eastern tropical Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 458:283-302. <https://doi.org/10.3354/meps09740>
- Seibel, B.A. (2011). Critical oxygen levels and metabolic suppression in oceanic oxygen minimum zones. *Journal of Experimental Biology*. 214:326–36. <https://doi.org/10.1242/jeb.049171>
- Sih, A., & Christensen, B. (2001). Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? *Animal Behavior* 61, 379-390. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1592>
- Sillero, N., Arenas-Castro, S., Enriquez-Urzelai, U., Vale, C. G., Sousa-Guedes, D., Martínez-Freiría, F., Real, R., & Barbosa, A. M. (2021). Want to model a species niche? A step-by-step guideline on correlative ecological niche modelling. *Ecological Modelling*, 456, 109671. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109671>
- Soto, K. H., Trites, A. W., & Arias-Schreiber, M. (2006). Changes in diet and maternal attendance of South American sea lions indicate changes in the marine environment and prey abundance. *Marine Ecology Progress Series* 312, 277–290. <https://doi.org/10.3354/meps312277>
- Spear, L.B., Ballance, L.T., & Ainley, D.G. (2001). Response of seabirds to thermal boundaries in the tropical Pacific: the thermocline versus the Equatorial Front. *Marine Ecology Progress Series* 219, 275–289. <https://doi.org/10.3354/meps219275>
- Spitz, J., Mourocq, E., Leauté, J-P., Quérou J-C., & Ridoux, V. (2010). Prey selection by the common dolphin: Fulfilling high energy requirements with high quality food. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 390: 73–77. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.05.010>
- Spitz, J., Trites, A.W., Becquet, V., Brind'Amour, A., Cherel Y, et al., (2012). Cost of Living Dictates what Whales, Dolphins and Porpoises Eat: The Importance of Prey Quality on Predator Foraging Strategies. *PLoS ONE* 7: e50096. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0050096>
- Stephens, D. W. (2008). Decision ecology: Foraging and the ecology of animal decision making. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 8(4), 475–484. <https://doi.org/10.3758/cabn.8.4.475>
- Stewart, J. S., Field, J. C., Markaida, U., & Gilly, W. F. (2013). Behavioral ecology of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in relation to oxygen minimum zones. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 95, 197–208. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.06.005>
- Stramma, L., Johnson, G. C., Sprintall, J., & Mohrholz, V. (2008). Expanding oxygen-minimum zones in the tropical oceans. *Science* 320, 655–658. <https://doi.org/10.1126/science.1153847>

- Stramma, L., Schmidtko, S., Levin, L. A., & Johnson, G. C. (2010). Ocean oxygen minima expansions and their biological impacts. *Deep Sea Research Part I* 57, 587–595. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2010.01.005>
- Stramma L, Prince ED, Schmidtko S, Luo J, Hoolihan JP, et al. (2012). Expansion of oxygen minimum zones may reduce available habitat for tropical pelagic fishes. *Nature Climate Change*, 2:33–37. <https://doi.org/10.1038/nclimate1304>
- Swartzman, G., Bertrand, A., Gutiérrez, M., Bertrand, S., & Vasquez, L. (2008). The relationship of anchovy and sardine to water masses in the Peruvian Humboldt Current System from 1983–2005. *Progress in Oceanography* 79, 228–237. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.021>
- Takahashi, K., Mosquera, K., & Reupo, J. (2014). El Índice Costero El Niño (ICEN): historia y actualización. [Boletín técnico: Generación de modelos climáticos para el pronóstico de la ocurrencia del Fenómeno El Niño, 1 (2), 8-9]. Instituto Geofísico del Perú. <http://hdl.handle.net/20.500.12816/4639>
- Takahashi, K., & Martínez, A. G. (2017). The very strong coastal El Niño in 1925 in the far-eastern Pacific. *Climate Dynamic*. 1–27. <https://doi.org/10.1007/s00382-017-3702-1>
- Tasker, M.L, Jones, P.H., Dixon, T.I.M., & Blake, B.F. (1984). Counting seabirds at sea from ships: a review of methods employed and a suggestion for a standardized approach. *The Auk*. 101(3): 567-577
- Taylor, H.M., & Wolff, M. (2007). Trophic modeling of Eastern Boundary Current Systems: a review and prospectus for solving the “Peruvian Puzzle”. *Revista Peruana de Biología* 14 (1), 1–14.
- Thiebot, J.B., Lescroël, A., Pinaud, D., Trathan, P. N., & Bost, C.A. (2011). Larger foraging range but similar habitat selection in non-breeding versus breeding sub-Antarctic penguins. *Antarctic Science*, 23(02), 117–126. <https://doi.org/10.1017/s0954102010000957>
- Thiers, L., Delord, K., Barbraud, C., Phillips, R.A., Pinaud, D., & Weimerskirch, H. (2014) Foraging zones of the two sibling species of giant petrels in the Indian Ocean throughout the annual cycle: implication for their conservation. *Marine Ecology Progress Series* 499:233–248. <https://doi.org/10.3354/meps10620>
- Van Waerebeek, K., Reyes, J.C., Read, A.J., & Mckinnon, J.S. (1990) Preliminary observations of bottlenose dolphins from the Pacific coast of South America. In S. Leatherwood & R.R. Reeves (Eds.), *The Bottlenose Dolphin* (pp. 143-154). Academic Press, San Diego.
- Van Waerebeek, K., & Reyes, J.C. (1990). Catch of small cetaceans at Pucusana port central Peru during 1987. *Biological Conservation*. 51 (1), 15–22. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(90\)90028-N](https://doi.org/10.1016/0006-3207(90)90028-N)
- Van Waerebeek K., & Read, A.J. (1994). Reproduction of dusky dolphins *Lagenorhynchus obscurus* from coastal Peru. *Journal of Mammalogy* 75:1054-1062. <https://doi.org/10.2307/1382489>
- Van Waerebeek, K., & Reyes, J.C. (1994). Post-ban small cetacean takes off Peru: a review. [Report of the International Whaling Commission, special issue 15]. International Whaling Commission.
- Van Waerebeek, K., & Würsig, B. (2018). Dusky Dolphin. In *Encyclopedia of Marine Mammals* (pp. 277–280). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-804327-1.00111-4>

- Vaquer-Sunyer, R., & Duarte, C.M. (2008). Thresholds of hypoxia for marine biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 15452–15457. <https://doi.org/10.1073/pnas.0803833105>
- Vergara, O., Dewitte, B., Montes, I., Garçon, V., Ramos, M., Paulmier, A., & Pizarro, O. (2016). Seasonal variability of the oxygen minimum zone off Peru in a high-resolution regional coupled model. *Biogeosciences*, 13(15), 4389–4410. <https://doi.org/10.5194/bg-13-4389-2016>
- Vilchis L.I., Ballance, L.T., & Fiedler, P.C. (2006). Pelagic habitat of seabirds in the eastern tropical Pacific: effects of foraging ecology on habitat selection. *Marine Ecology Progress Series* 315:279-292. <https://doi.org/10.3354/meps315279>
- Vogt, W. (1942). Aves guaneras [Bulletin Company Administrative Guano, 18, 3–132].Compañía Administradora del Guano.
- Wang, C., & Fiedler, P.C. (2006). ENSO variability in the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* 69 (2–4), 239–266. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.004>
- Wanless, S., Harris, M. P., & Morris, J. A. (2008). Foraging range and feeding locations of Shags *Phalacrocorax aristotelis* during chick rearing. *Ibis*, 133(1), 30–36. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919x.1991.tb04806.x>
- Watanuki, Y., & Thiebot, J.B. (2018). Factors affecting the importance of myctophids in the diet of the world’s seabirds. *Marine Biology*, 165(4). <https://doi.org/10.1007/s00227-018-3334-y>
- Weimerskirch, H., & Wilson, R. P. (2000). Oceanic respite for wandering albatrosses. *Nature*, 406(6799), 955–956. <https://doi.org/10.1038/35023068>
- Weimerskirch, H., Bertrand, S., Silva, J., Marques, J.C., Goya, E. (2010). Use of Social Information in Seabirds: Compass Rafts Indicate the Heading of Food Patches. *Plosone* 5(3): e9928. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009928>
- Weimerskirch, H., Bertrand, S., Silva, J., Bost, C., & Peraltilla, S. (2012). Foraging in Guanay cormorant and Peruvian booby, the major guano-producing seabirds in the Humboldt Current System. *Marine Ecology Progress Series* 458:231-245. <https://doi.org/10.3354/meps09752>
- Xue, T., Frenger, I., Prowe, A. E. F., José, Y. S., & Oschlies, A. (2022). Mixed layer depth dominates over upwelling in regulating the seasonality of ecosystem functioning in the Peruvian upwelling system. *Biogeosciences*, 19, 455–475. <https://doi.org/10.5194/bg-19-455-2022>
- Zavalaga, C.B., Halls, J.N., Mori, G.P., Taylor, S.A., & Dell’Omo, G. (2010). At-sea movement patterns and diving behavior of Peruvian boobies *Sula variegata* in northern Peru. *Marine Ecology Progress Series*. 404: 259-274. <https://doi.org/10.3354/meps08490>
- Zavalaga, C.B., Dell’Omo, G., Becciu, P., & Yoda, K. (2011). Patterns of GPS tracks suggest nocturnal foraging by incubating Peruvian pelicans (*Pelecanus thagus*). *PloSone*, 6(5), e19966. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019966>
- Zavalaga, C.B., Diaz-Santibañez, I., & Clark, B. (2023). Guanay Cormorant (*Leucocarbo bougainvilliorum*) Pellets as an Indicator of Marine Plastic Pollution Along the Peruvian Coast. Available at SSRN: <https://doi.org/10.2139/ssrn.4384911>

- Zuta, S., & Guillén, O. (1970). Oceanografía de las aguas costeras del Perú [Boletín Instituto del Mar del Perú (2): 157-324]. Instituto del Mar del Perú. <http://biblioimarpe.imarpe.gob.pe/handle/123456789/949>
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., & Saveliev A.A. (2017). Beginner's Guide to Spatial, Temporal and Spatial-Temporal Ecological Data Analysis with R-INLA. E-book ed., Highland Statistics Ltd. url: <https://www.highstat.com/index.php/beginner-s-guide-to-regression-models-with-spatial-and-temporal-correlation>

Anexos

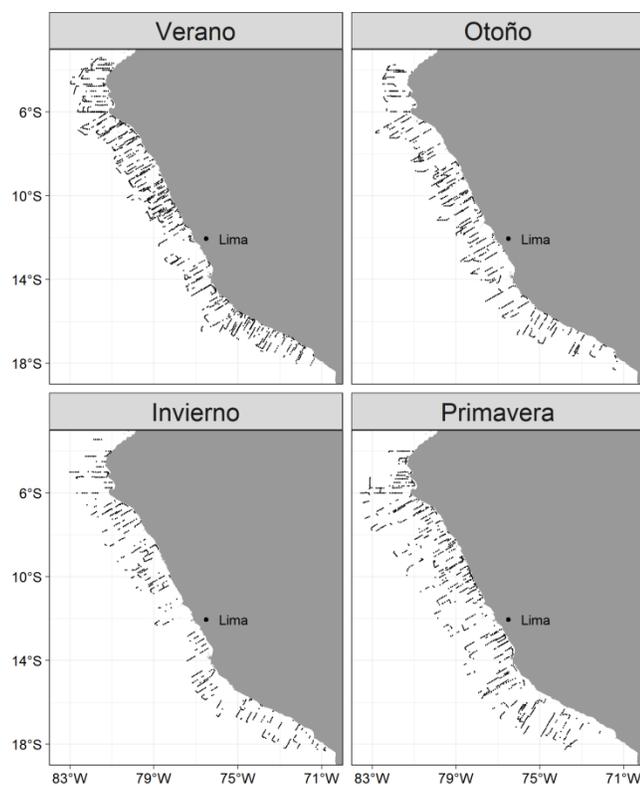


Figura 16. Recorridos estacionales de los barcos mostrando el área cubierta durante los cruceros 2001-2019.

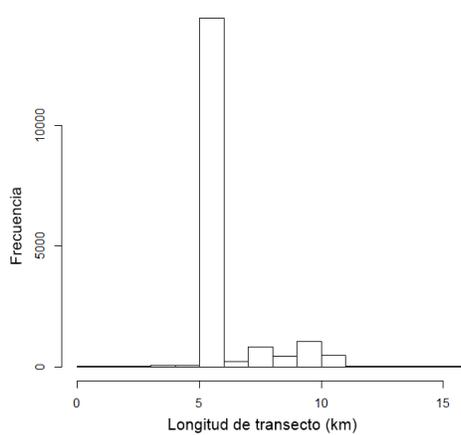


Figura 17. Histograma de las longitudes de los transectos de esfuerzo de muestreo. La mayoría de transectos midieron entre 7 y 8 km.

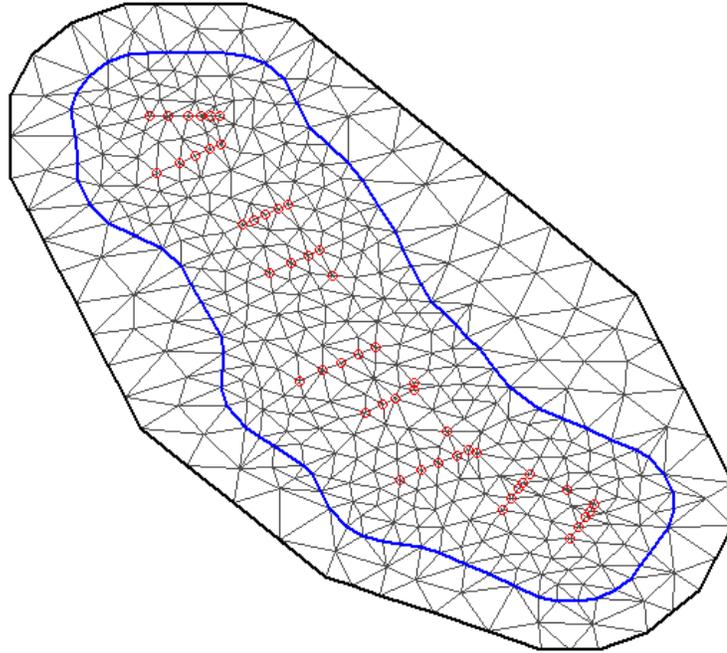


Figura 18. Ejemplo de 'triangulación de Delaunay' en el área de estudio. Los círculos rojos representan los lances oceanográficos a lo largo del recorrido en el crucero febrero-abril 2007.

Con la finalidad de encontrar la mejor predicción para la capa de OMZD, se probaron diferentes tipos de suavizado. La inclusión del efecto espacial (W_i) mejoró el rendimiento de todos los modelos.

Suavizado con polinomio de tercer grado

$$OMZD_i \sim (\text{Dist. costa}) + I(\text{Dist. costa})^2 + I(\text{Dist. costa})^3 + W_i$$

Suavizado con splines cúbicos

$$OMZD_i \sim \text{ns}(\text{Dist. costa}) + W_i$$

Suavizado con 'random walk' de segundo orden

$$OMZD_i \sim \text{rw2}(\text{Dist. costa}) + W_i$$

El suavizado polinomial presentó el mejor rendimiento del modelo (WAIC=5348,740), seguido del spline cúbico (WAIC=5353,8) y el 'random walk' de segundo orden (WAIC=5354,639). Posteriormente, se calcularon las anomalías espaciales de OMZD para los tres casos con el fin de ser representados gráficamente. La capa pronosticada usando el último suavizador mostró la distribución espacial más coherente para OMZDA. En efecto, una OMZD somera en las zonas costeras y más profundas en las zonas oceánicas. El patrón de distribución espacial estacional estuvo de acuerdo con lo informado

anteriormente: OMZ menos profunda lejos de la costa en verano, mientras que una OMZ muy profunda en invierno (Graco et al., 2017). En consecuencia, el tercer modelo fue seleccionado.

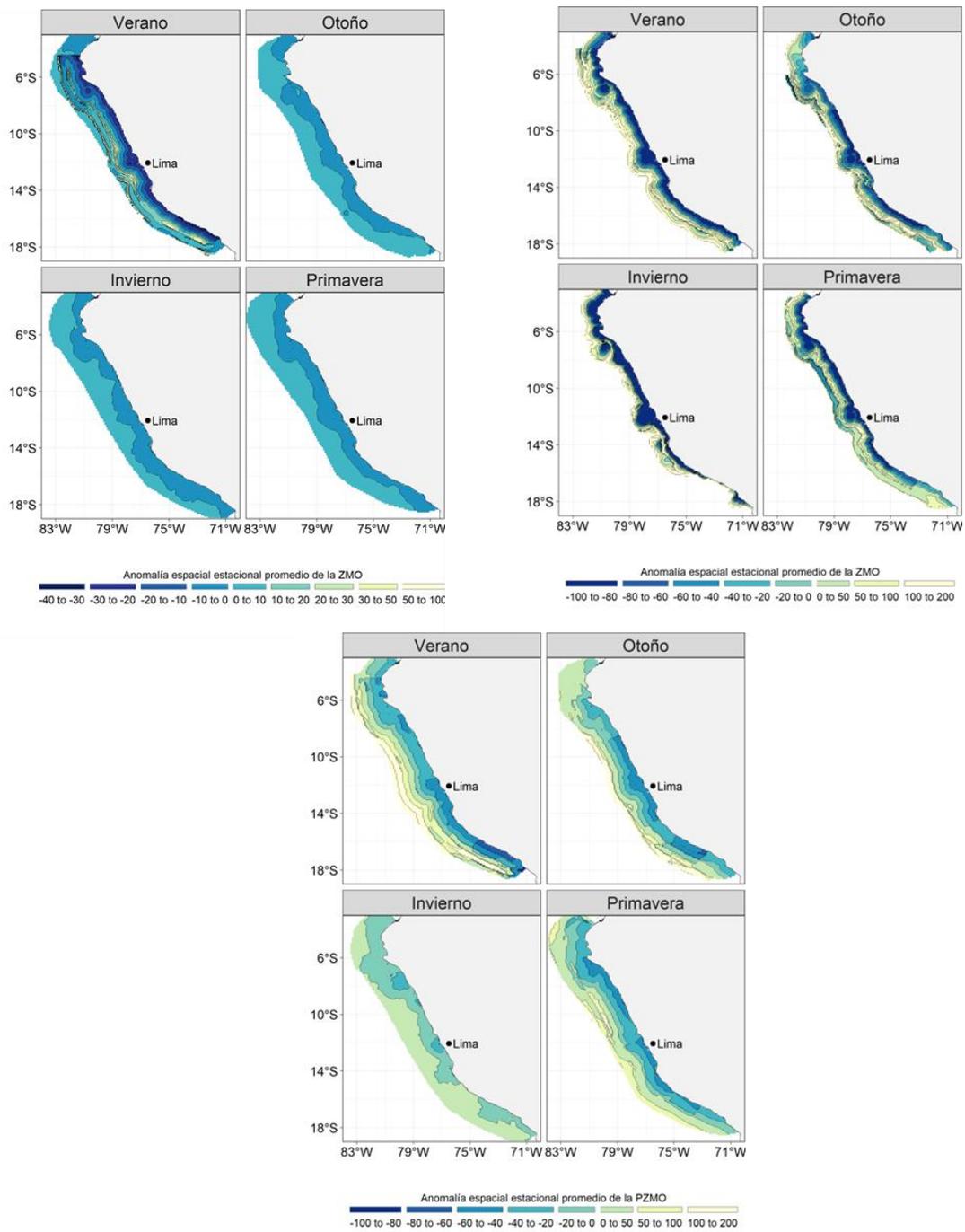


Figura 19. Comparación de la capa PZMOA usando diferentes tipos de suavizado: Arriba-izquierda: polinomio de tercer grado, arriba-derecha: spline cúbico, abajo: 'random walk' de segundo grado.

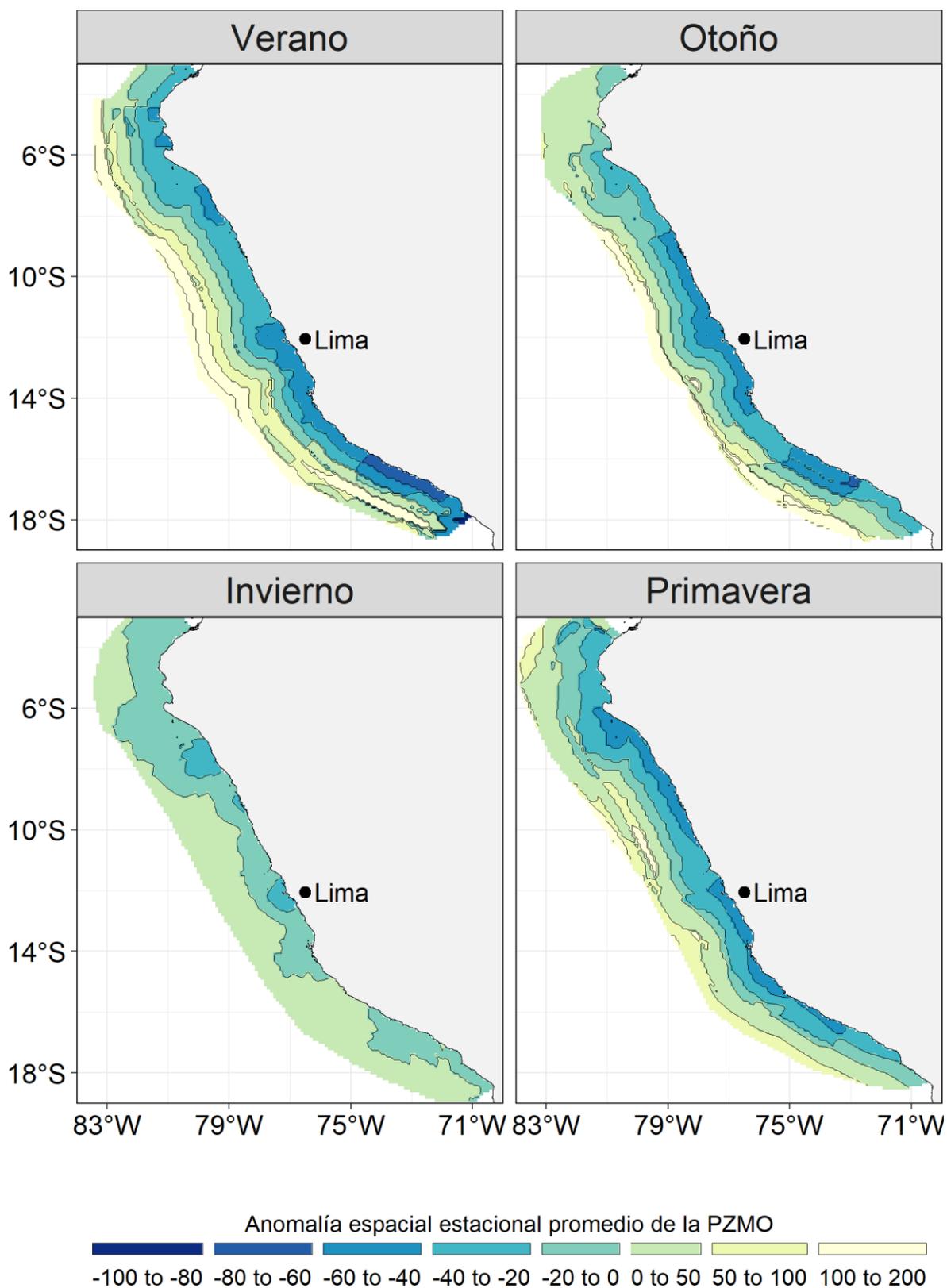


Figura 20. Distribución espacial de la PZMOA a nivel estacional en el norte del Sistema de la Corriente de Humboldt.

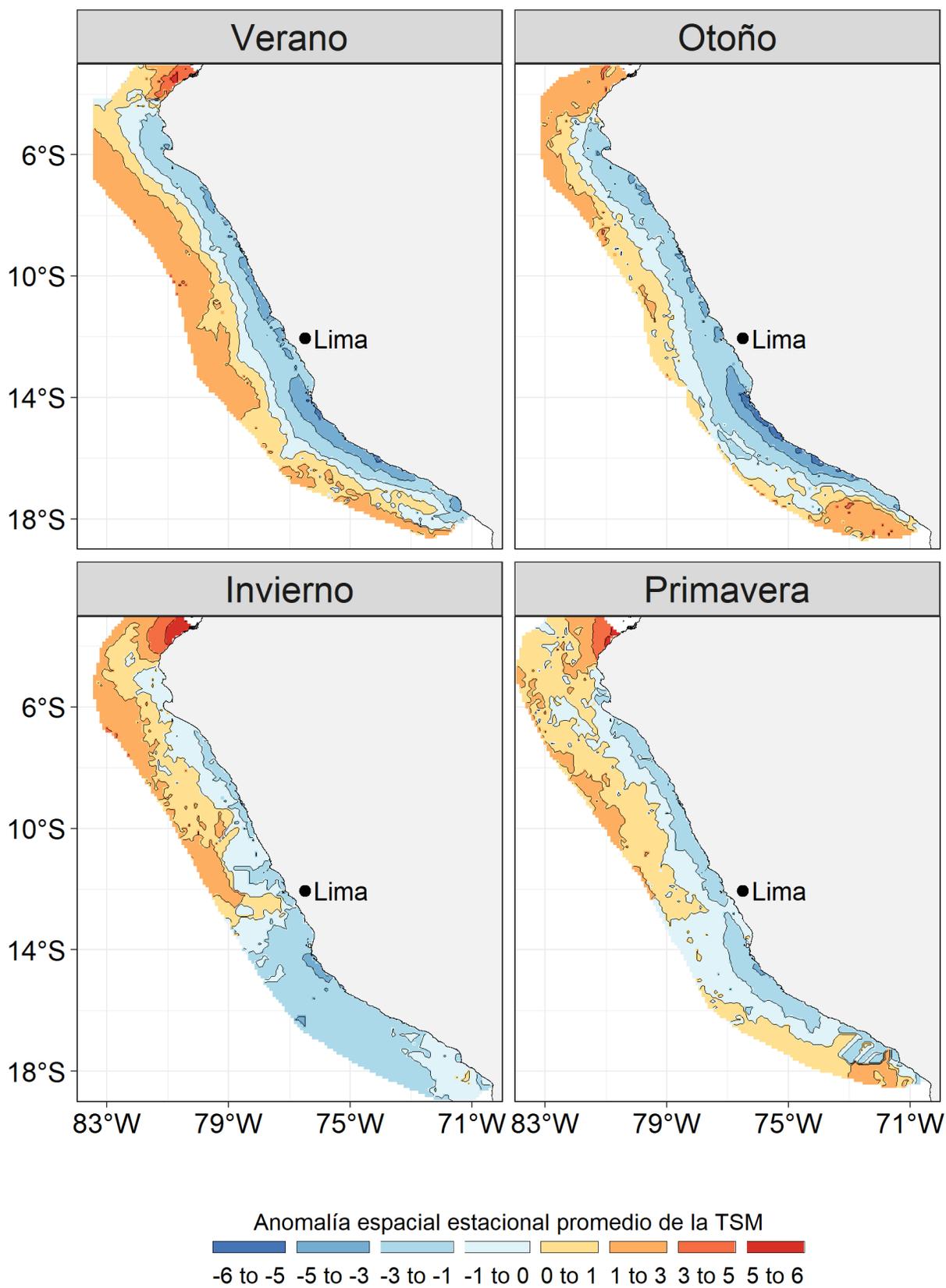


Figura 21. Distribución espacial de la TSM a nivel estacional en el norte del Sistema de la Corriente de Humboldt

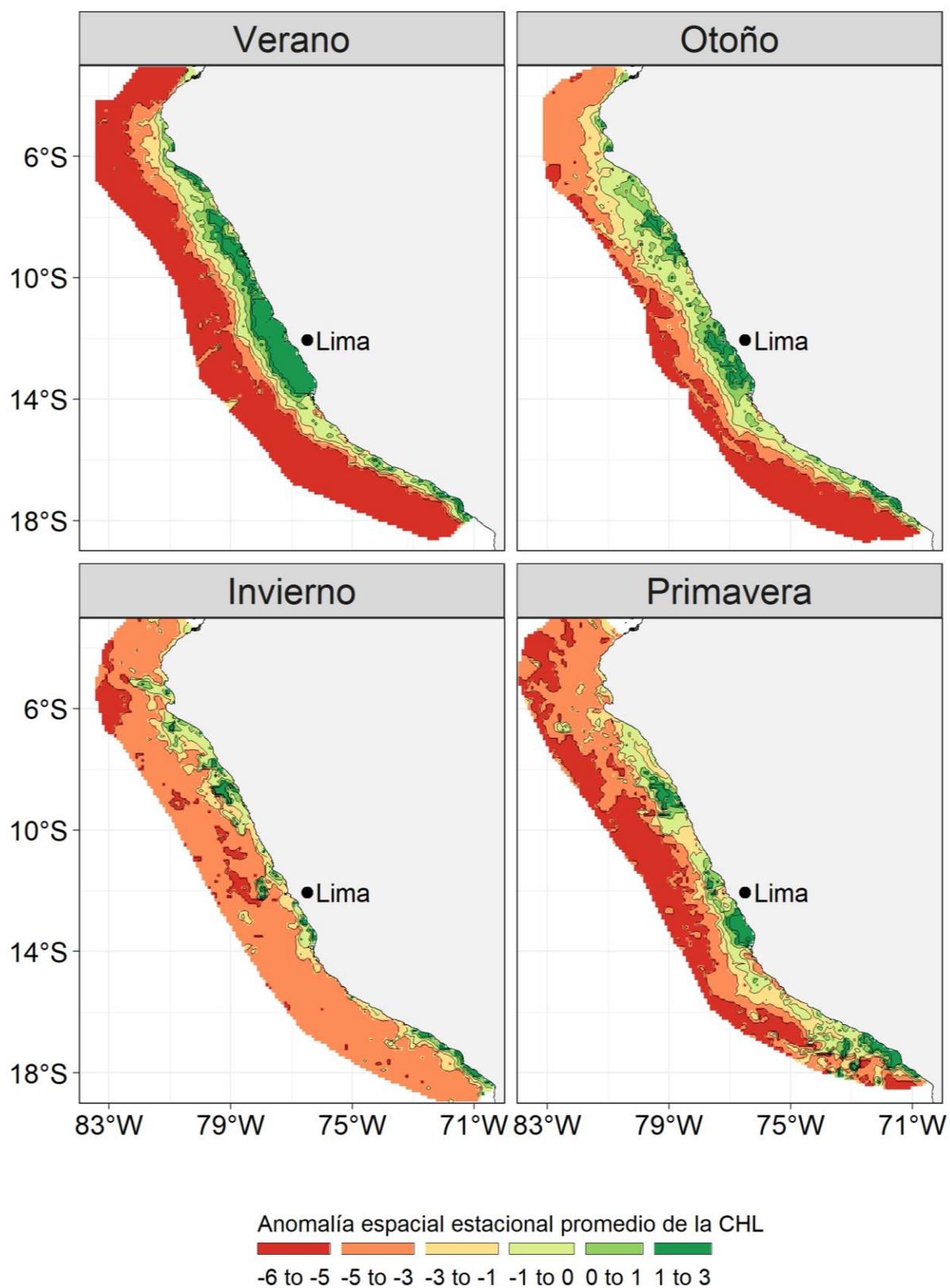


Figura 22. Distribución espacial de la CHLA a nivel estacional en el norte del Sistema de la Corriente de Humboldt

Tabla 5. Modelación para delfinidos. Factor de inflación de la varianza (VIF) para detectar colinealidad. Predictores no colineales: VIF < 5.

Variables	VIF
TSM _A	1.649
CHL _A	1.457
PZMO _A	2.15
PP _A	1.758

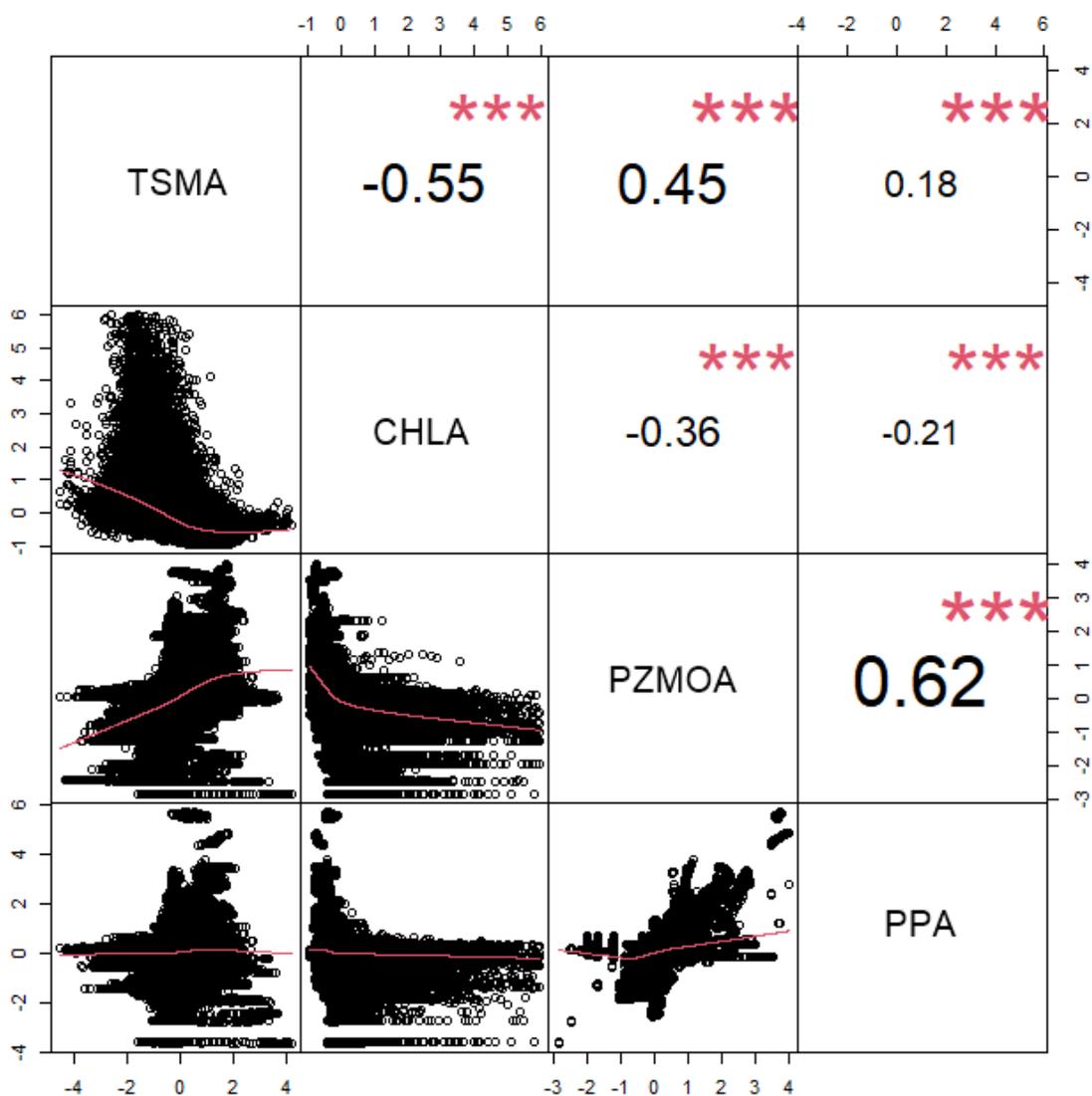


Figura 23. Valores de correlación entre todas las variables predictoras para los delfines. Variables no correlacionadas: $r < 0.5$.

Tabla 6. Modelación para aves marinas. Factor de inflación de la varianza (VIF) para detectar colinealidad. Predictores no colineales: VIF < 5.

Variables	VIF
TSM _A	1.794
CHL _A	1.295
PZMO _A	1.467
DC	1.981

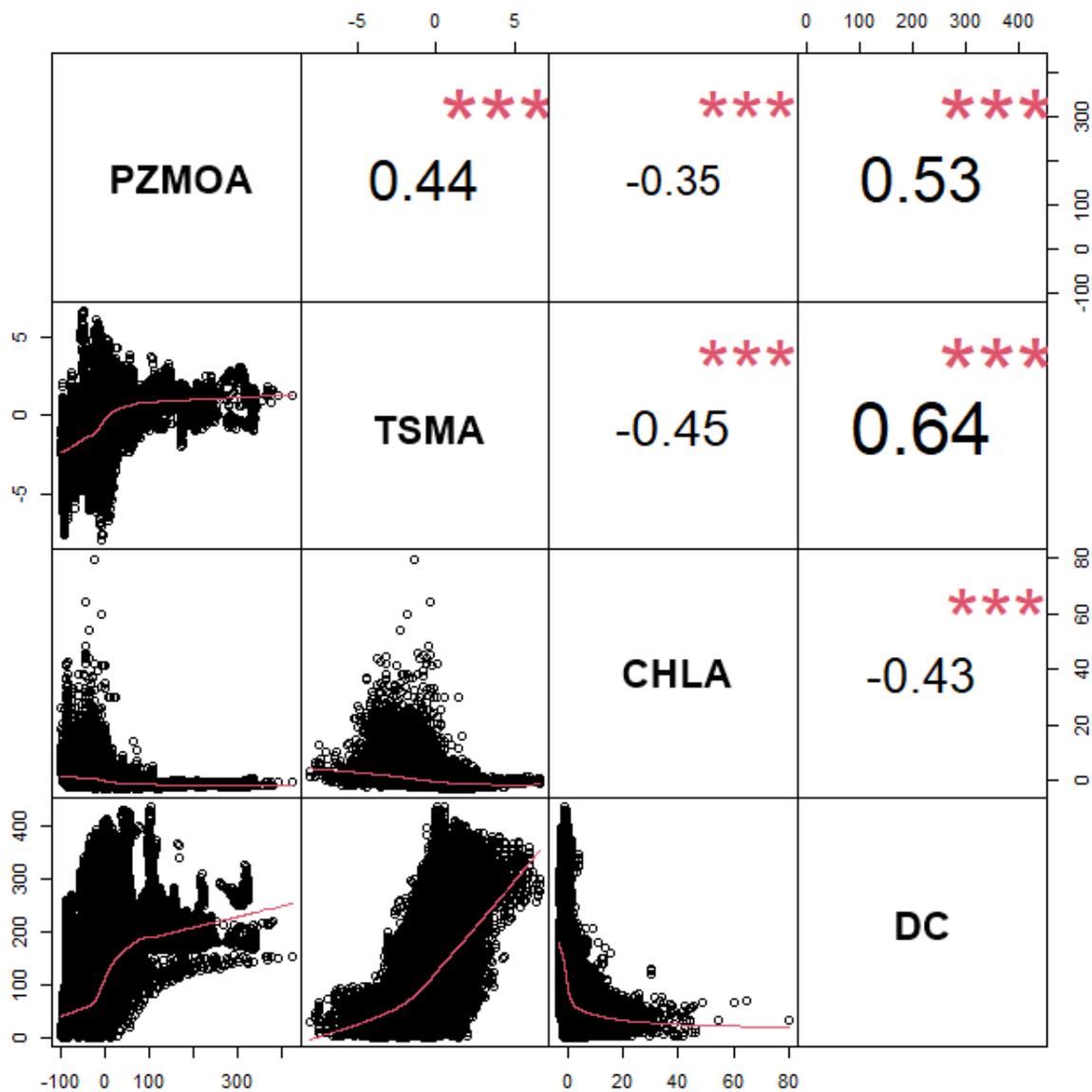


Figura 24. Valores de correlación entre todas las variables predictores para las aves marinas. Variables no correlacionadas: $r < 0.5$.

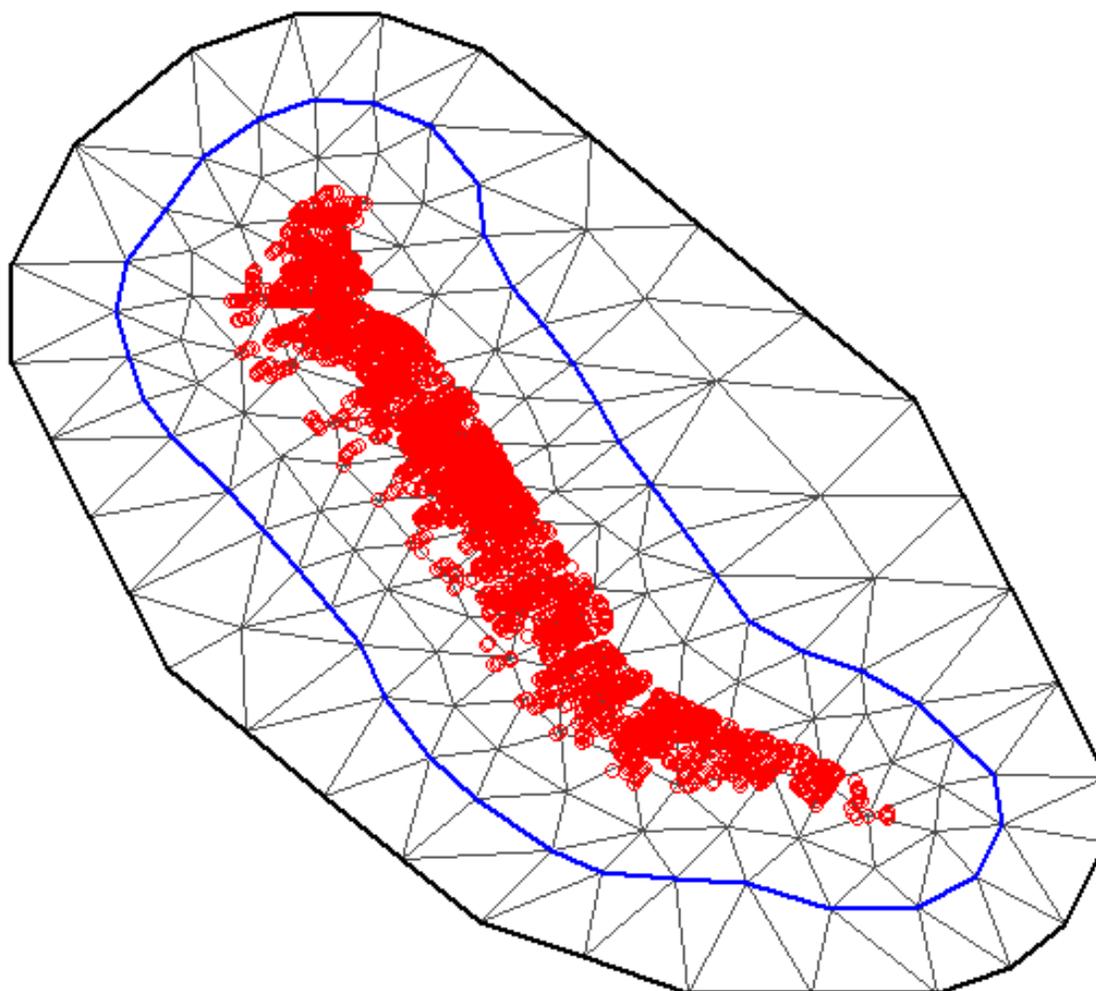


Figura 25. Triangulación de Delaunay en el área de estudio. Los círculos rojos representan las unidades de muestreo (transectos de ~ 7 km) para todos los cruceros.

Delfín oscuro

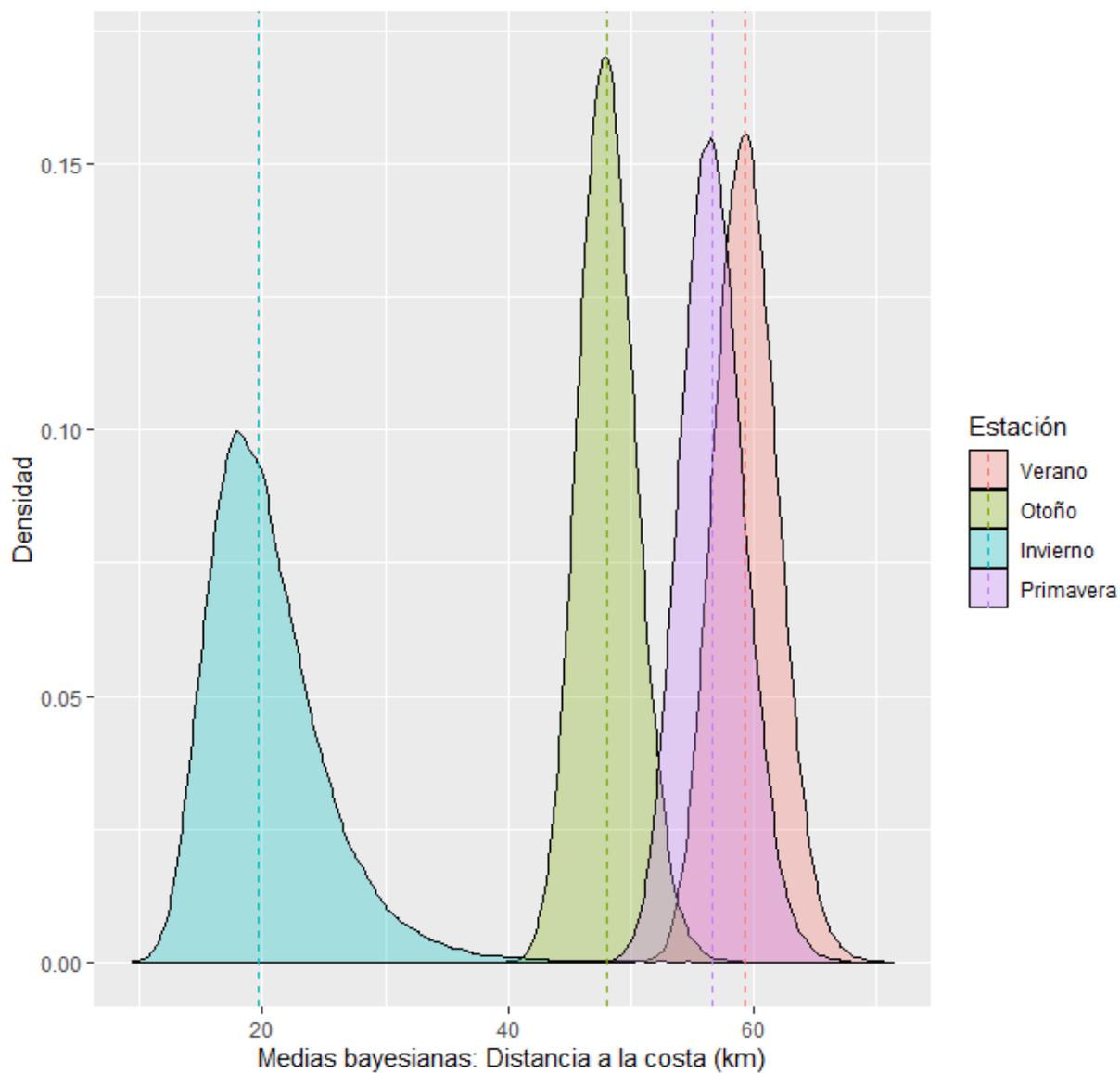


Figura 26. Delfín oscuro. Comparación estacional de medias bayesianas de la distancia a la costa (km). Distancias calculadas de píxeles con alto índice de idoneidad de hábitat (0.7 a 1).

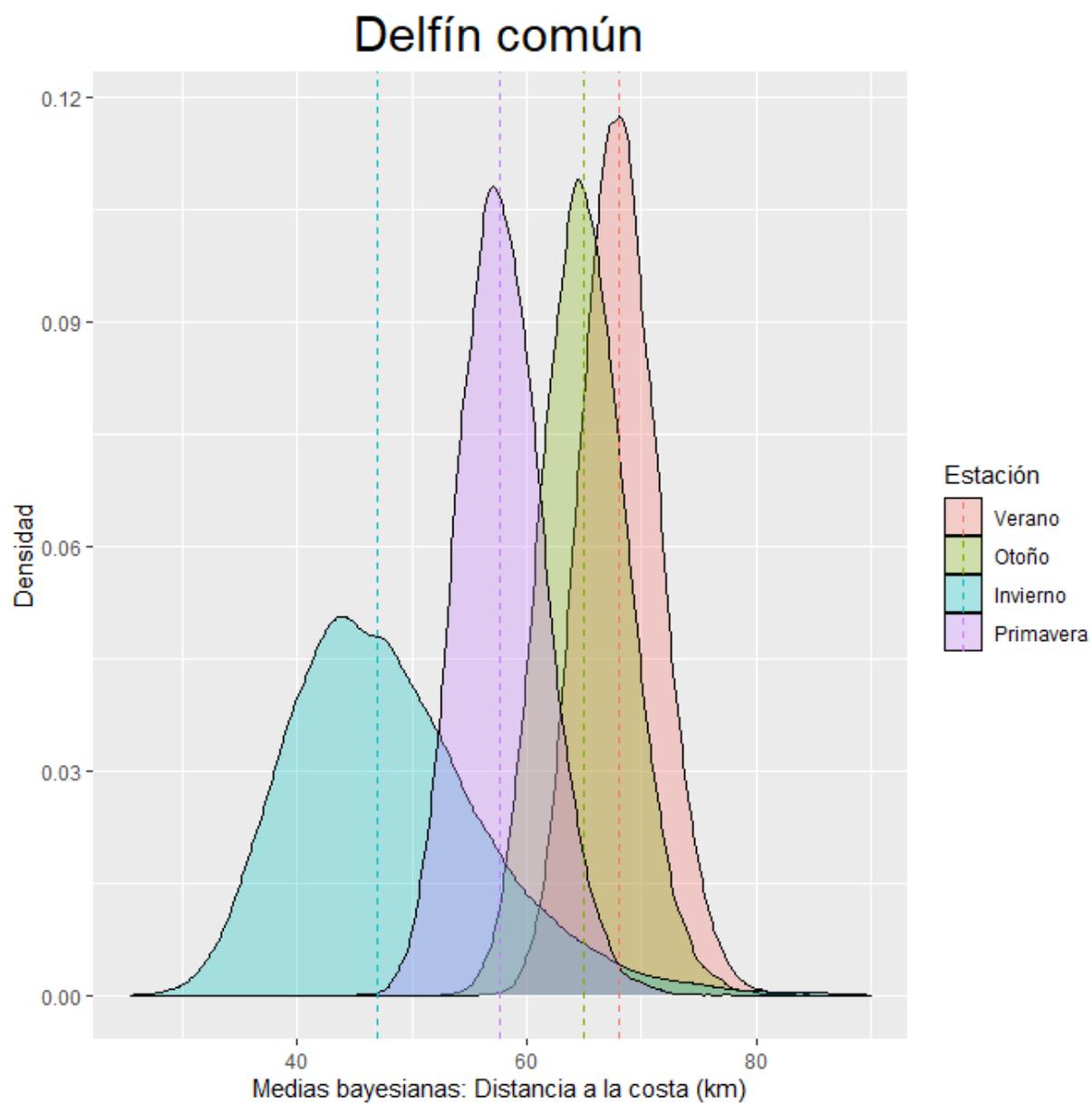


Figura 27. Delfín común. Comparación estacional de medias bayesianas de la distancia a la costa (km). Distancias calculadas de píxeles con alto índice de idoneidad de hábitat (0.7 a 1).

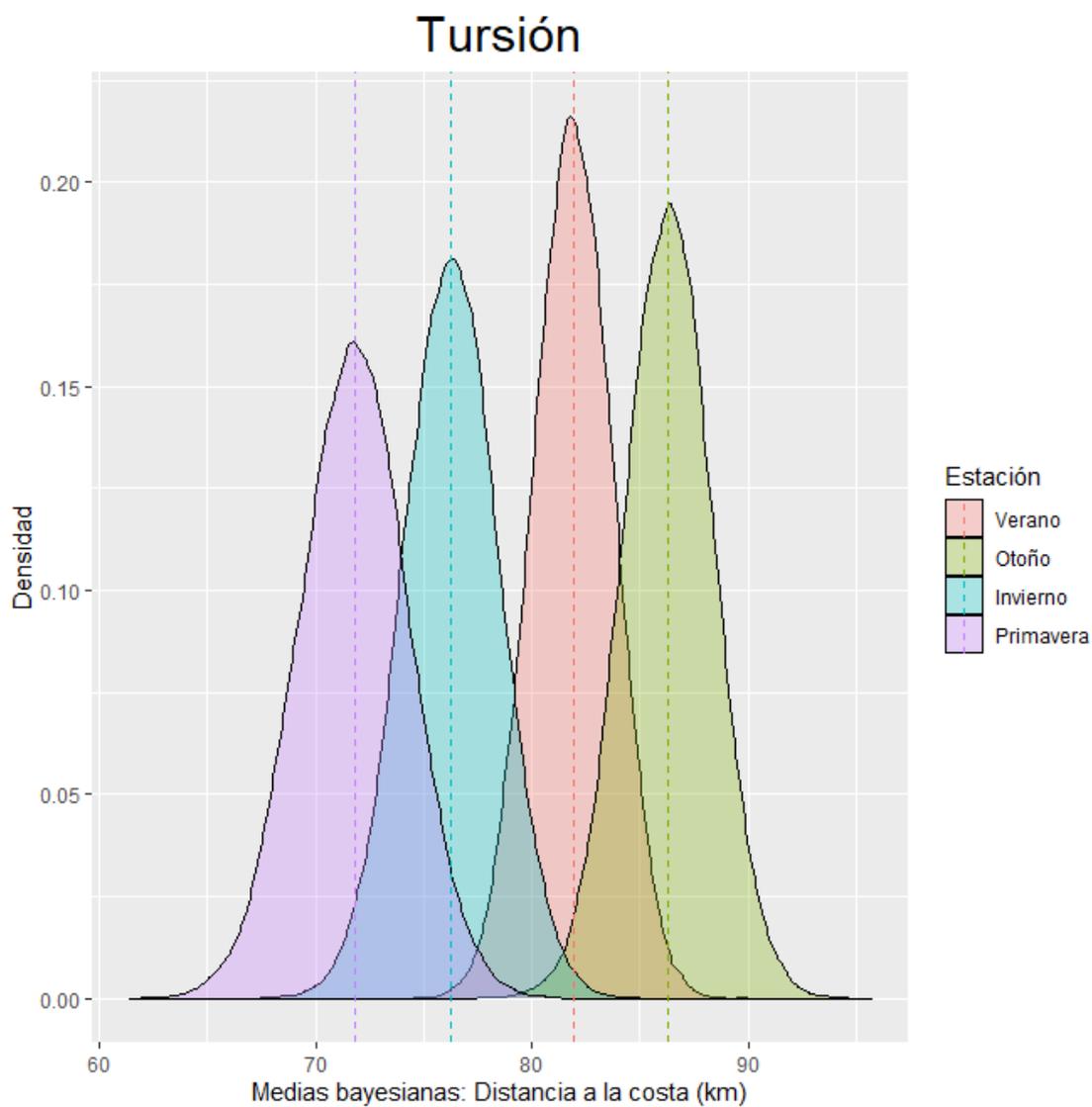


Figura 28. Tursión. Comparación estacional de medias bayesianas de la distancia a la costa (km). Distancias calculadas de píxeles con alto índice de idoneidad de hábitat (0.7 a 1).

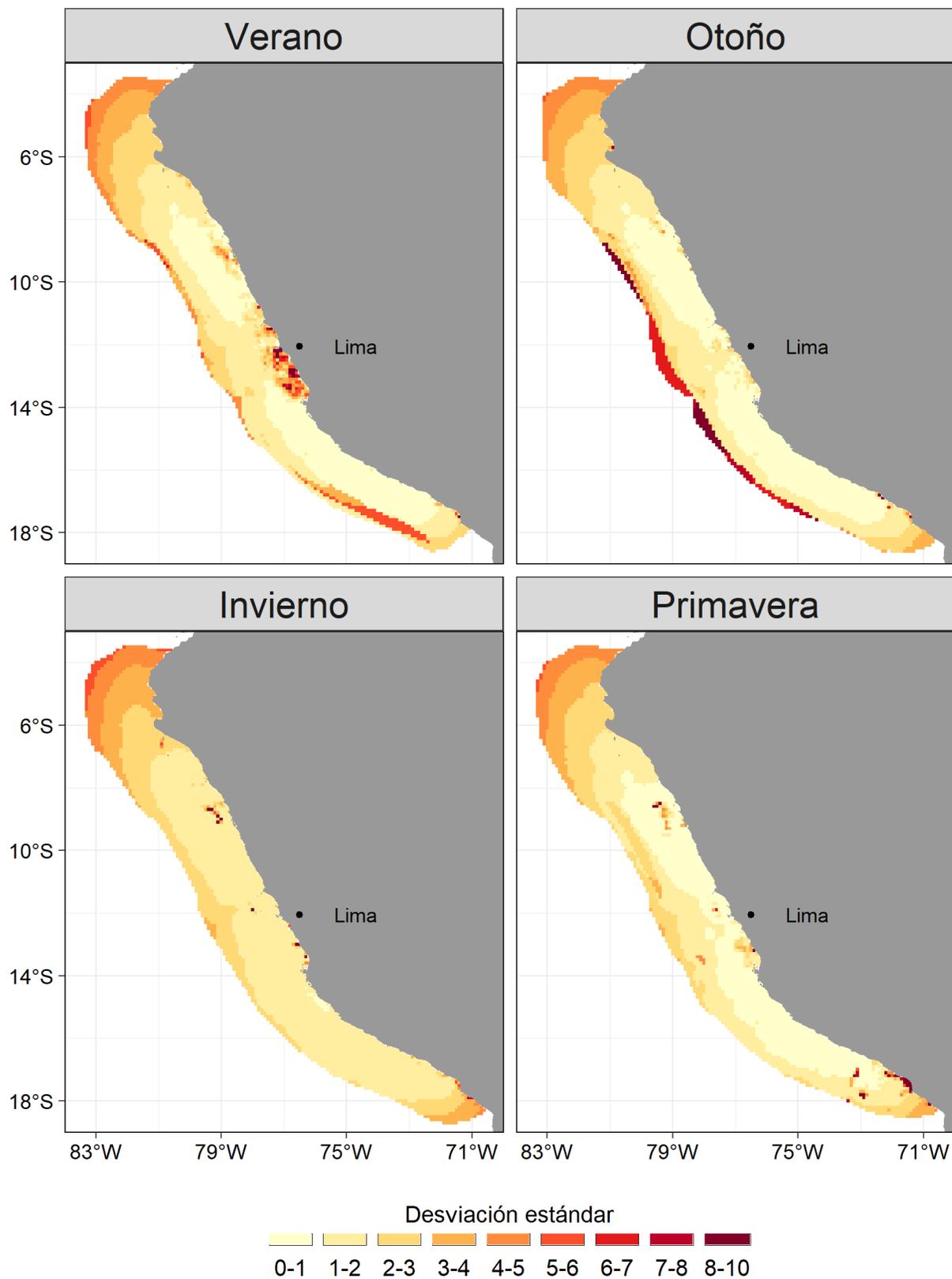


Figura 29. Desviación estándar asociada a la idoneidad de hábitat del delfín oscuro (*Lagenorhynchus obscurus*) para el espacio geográfico. Se observan valores ligeramente superiores durante el invierno

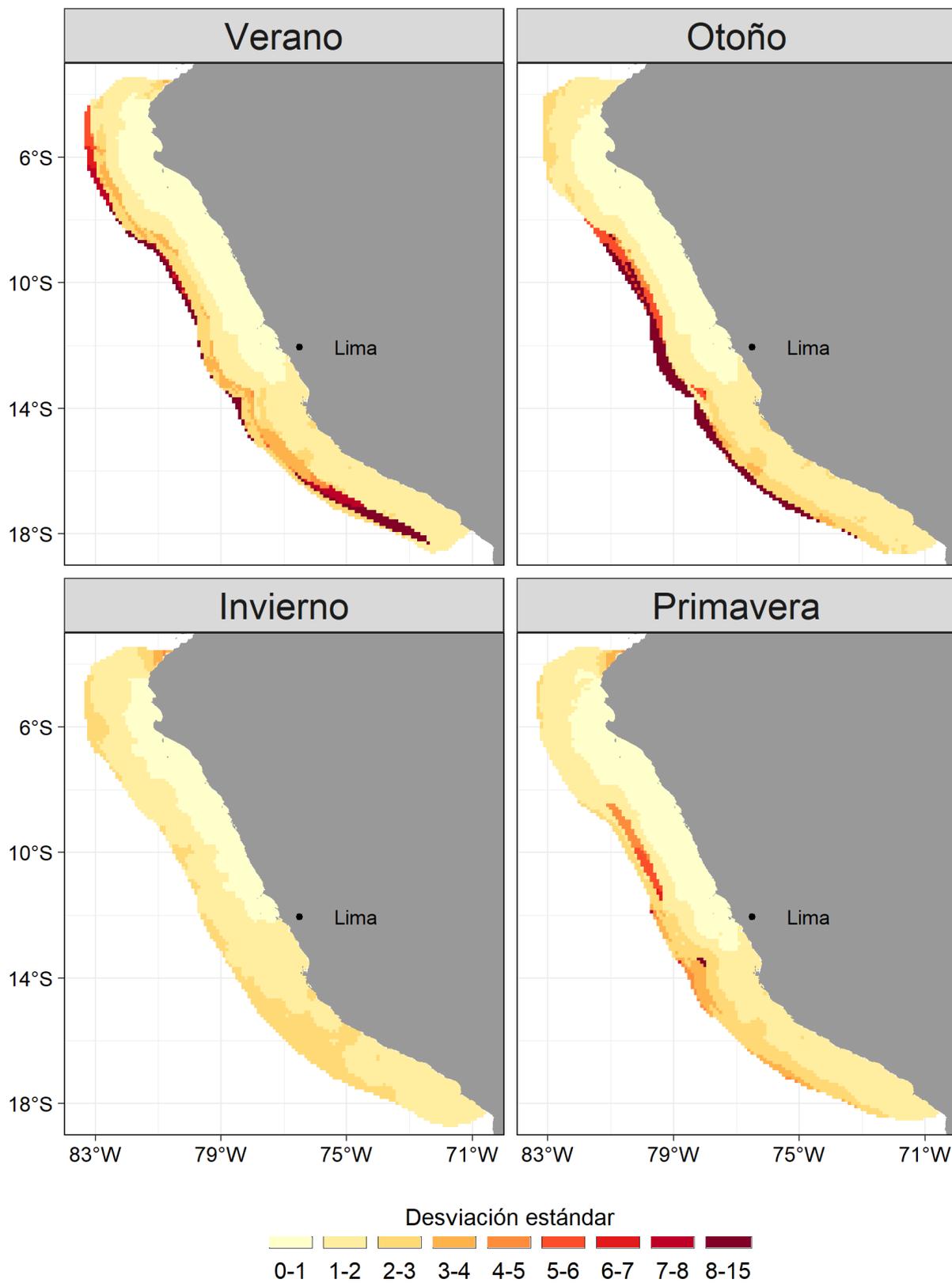


Figura 30. Desviación estándar asociada a la idoneidad de hábitat del delfín común (*Delphinus delphis* spp.) para el espacio geográfico. Se observan valores ligeramente superiores durante el invierno.

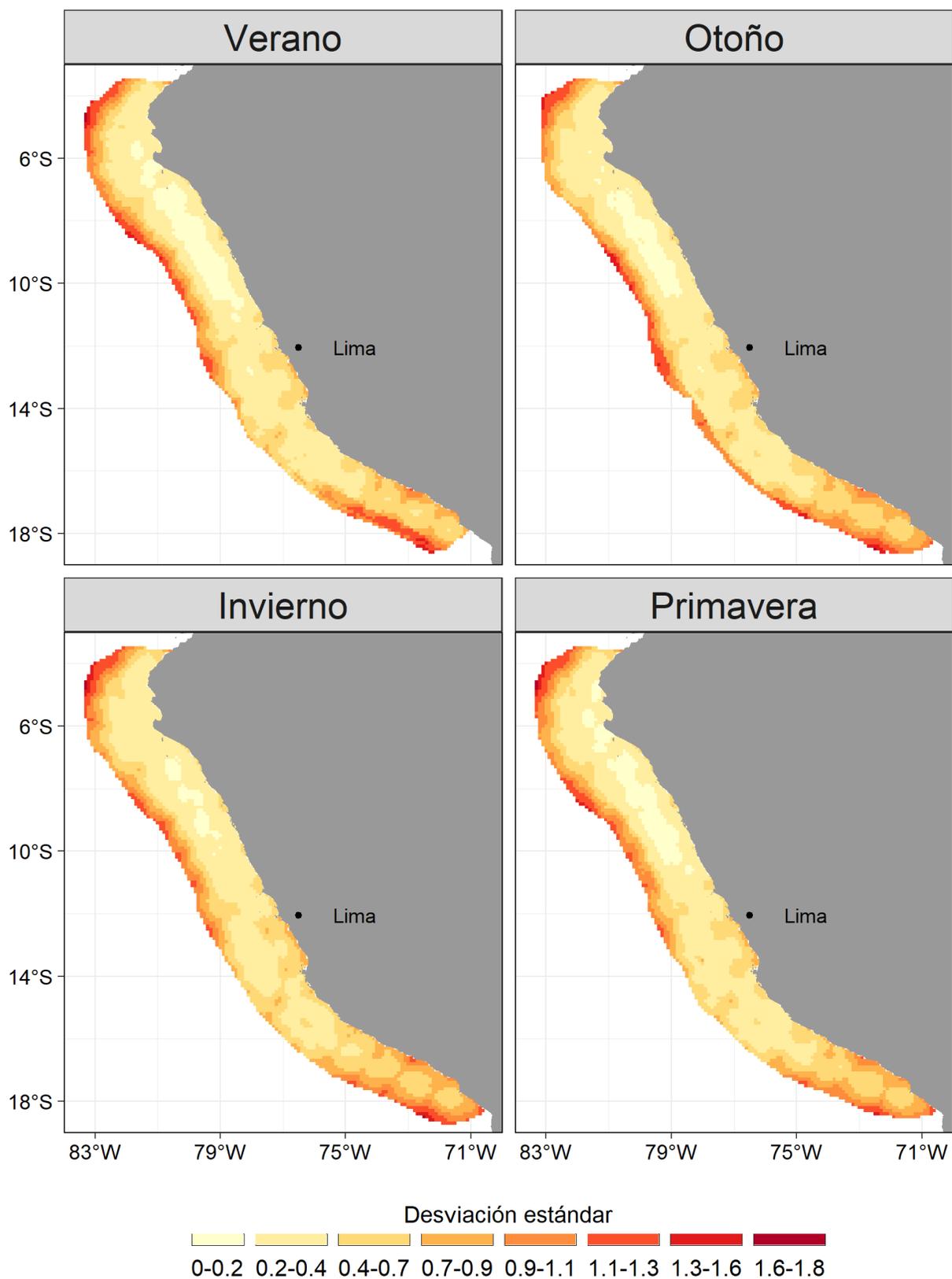


Figura 31. Desviación estándar asociada a la idoneidad de hábitat del tursión (*Tursiops truncatus*) para el espacio geográfico. Se observan valores ligeramente superiores durante el invierno.

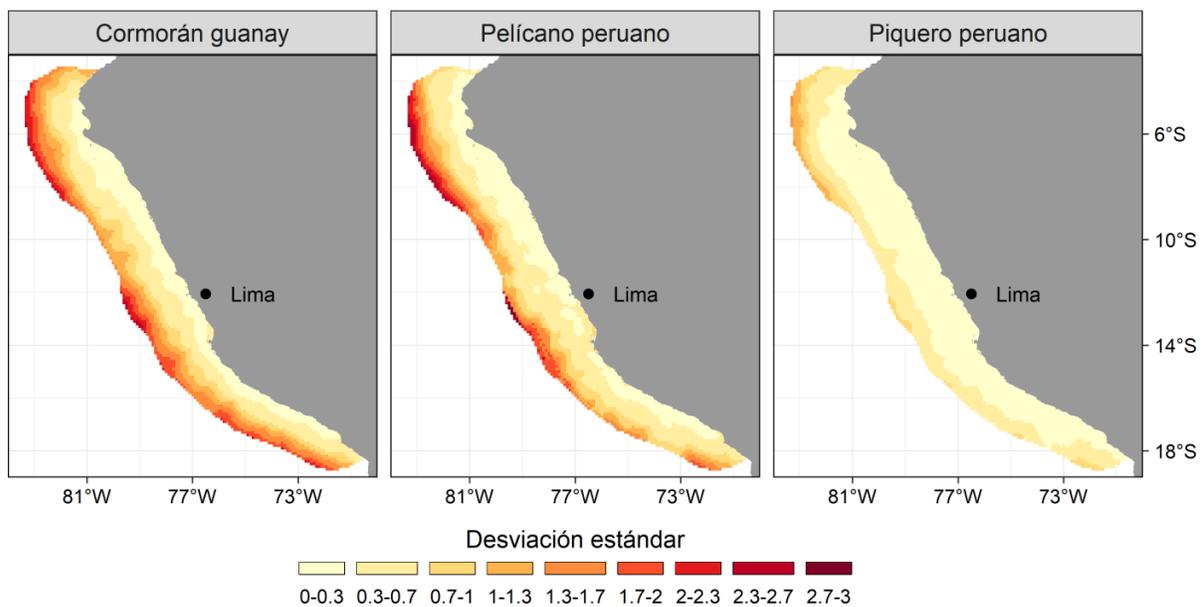


Figura 32. Desviación estándar asociada a la idoneidad de hábitat de las tres especies de aves: Cormorán guanay, pelícano peruano y piquero peruano, para el espacio geográfico. Sólo se observan valores altos en las zonas más oceánicas del cormorán guanay y el pelícano.

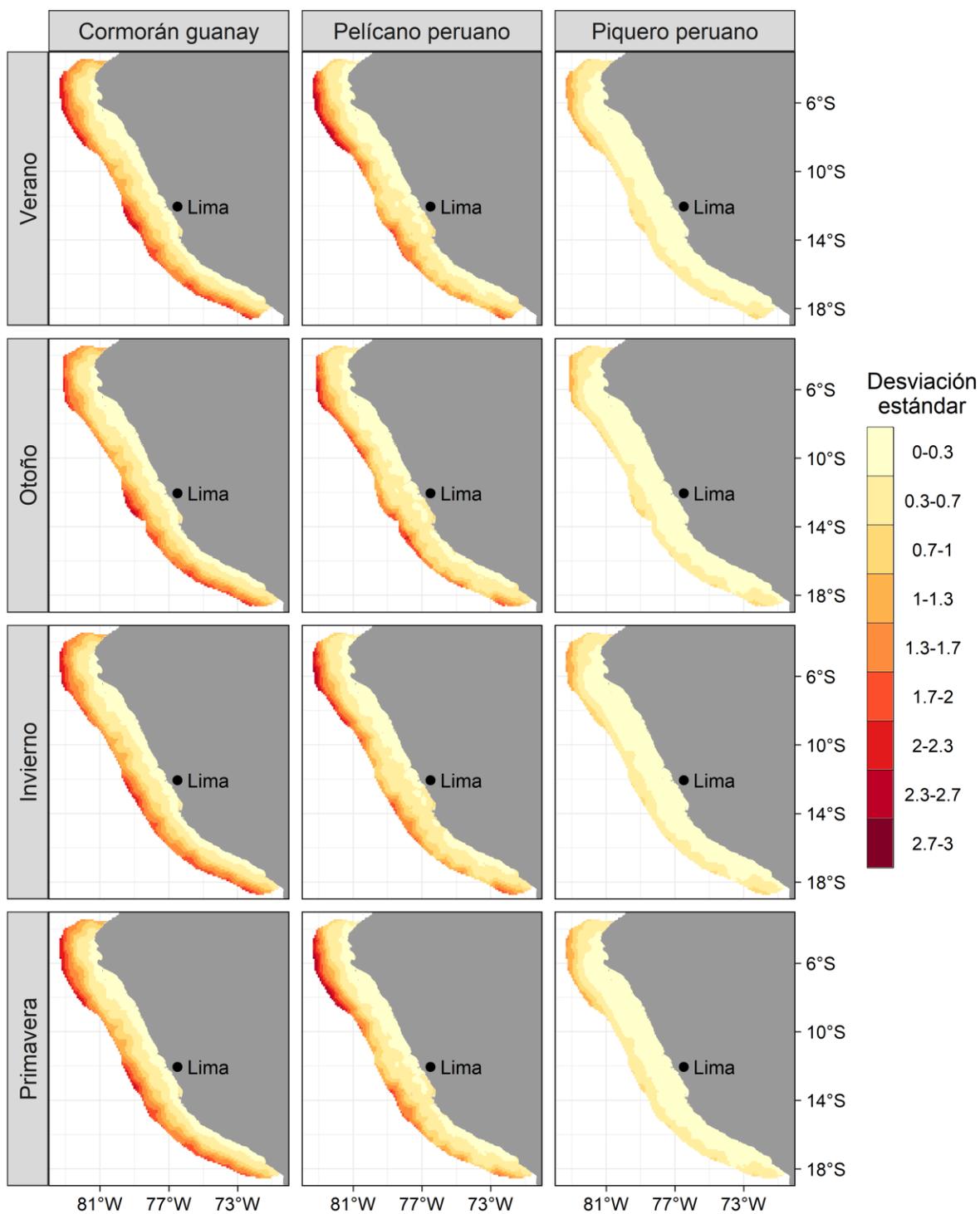


Figura 33. Desviación estándar asociada a la idoneidad de hábitat de las tres especies de aves: Cormorán guanay, pelicano peruano y piquero peruano, para el espacio geográfico a nivel estacional. Sólo se observan valores altos en las zonas más oceánicas del cormorán guanay y el pelicano

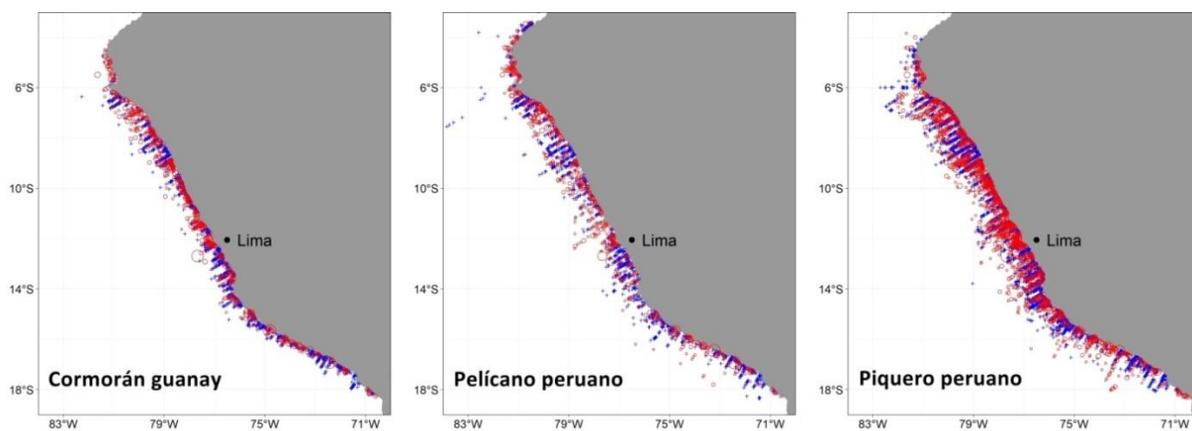


Figura 34. Datos observados de las tres especies de aves: Cormorán guanay, pelícano peruano y piquero peruano. Los tamaños de los círculos rojos representan los conteos de grupos observados en cada unidad de muestreo (i.e., transecto). Las cruces azules representan datos de validación, no incluidos en el ajuste de los modelos.