



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología

**MODELOS PREDICTIVOS PARA EL USO DEL HÁBITAT DEL
TURSIÓN (*TURSIOPS TRUNCATUS*) EN LA ENSENADA DE LA
PAZ, B.C.S., MÉXICO.**

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS
PRESENTA:
BIÓL. JOSÉ ERNESTO MORENO ZÚÑIGA

TUTORES PRINCIPALES:
DRA. TANIA ESCALANTE ESPINOSA (FACULTAD DE CIENCIAS – UNAM)
DRA. MARÍA DEL ROCÍO MARCÍN MEDINA (AICMMARH A. C.)

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR
DRA. DIANE GENDRON (CICIMAR – IPN)
DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER (INSTITUTO DE BIOLOGÍA – UNAM)
DR. CARLOS MARTORELL (FACULTAD DE CIENCIAS – UNAM)
DRA. GABRIELA CRUZ PIÑÓN (UABCS)
DR. JORGE URBÁN (UABCS)

MÉXICO, D.F.,

MARZO 2013



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Dedicatoria

Quiero dedicar esta tesis a mis padres José y Maribel; y hermanos Marisol, Selene y Luis por ser el pilar y el apoyo principal para que yo haya podido cubrir una meta más en mi vida.

A mi padrino Luis Ignacio por siempre estar ahí para mí y siempre apoyarme.

A mis amigos por estar siempre apoyándome en las buenas y en las malas.

A mis abuelos por animarme siempre y estar al pendiente de mis movimientos.

A mis niños: Yael, Tania, Elian, Axel y Emiliano, deseando que en un futuro ustedes también tengan esa inspiración y motivación para cumplir las metas que se propongan.

A ese sentimiento que es el único que puede hacerte parar o seguir, motivarte o desanimarte a hacer o dejar de hacer cosas para uno o por uno, para o por alguien más, pero siempre para bien: EL AMOR.



Agradecimientos

Quiero agradecer al Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología por haberme aceptado en su programa académico y el apoyo económico para las estancias que tuve que realizar.

A las personas que laboran en la coordinación Chantal, Lupita, Gaby, Diana y la Dra. Vilaclara por el apoyo y soportarme con mis dudas que siempre me aclaraban.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada para la realización de mis estudios.

A la Dra. Tania Escalante por la dirección de ésta tesis, por aceptarme como su alumno y formar parte de su equipo de trabajo, por su apoyo, ánimos, por enseñarme el principio y uso de los modelos de distribución potencial y el uso de maxent, y por los momentos de relajación compartidos, Gracias Tania!

A los miembros de mi comité tutor: Dra. Diana Gendron, Dr. Enrique Martínez, Dra. Gabriela Cruz y Dr. Jorge Urbán por sus acertados comentarios en éste trabajo. Un especial agradecimiento al Dr. Carlos Martorell por las observaciones, críticas y comentarios que realizó a ésta tesis con el fin de mejorarla y por el tiempo brindado para explicarme los GLM y ayudarme a realizar las primeras pruebas con ellos.

Un sincero, especial y gran agradecimiento a mi asesora externa, codirectora de tesis y amiga Dra. Rocío-Marcín, principalmente por facilitarme las bases de datos para la realización de éste trabajo, por sus comentarios, críticas, regaños y por la revisión que le dio a ésta tesis con lupa para pulirla. También por los ánimos dados, por la confianza que siempre ha depositado en mí, por su amistad, por las explicaciones y enseñanzas que me ha dado sobre los tursiones en la Ensenada de La Paz y por soportar mis locuras durante las estancias en La Paz, a ti y tu familia mil gracias!

Quiero agradecer al M. en C. Gerardo Rodríguez por el valioso tiempo que se tomó para enseñarme las bases del uso de los SIG en la primera etapa de la tesis, para la exploración de la distribución espacial de los datos y las correcciones que estos llegaran a necesitar.

Al Dr. Alexander Correa-Metrio por la valiosa ayuda y el tiempo dedicado para elaborar los GLM definitivos y las curvas ROC en R, y explicarme paso a paso cada script desarrollado.

Al borre y su esposa Jacko por permitirme hospedarme en su casa durante mis estancias en La Paz, por su amistad y los momentos de relajó.

A mis compañeros del museo de zoología de la Facultad de Ciencias, por su amistad, enseñanzas y momentos de convivencia, Gracias Niza, Nacho, Elkin.

A mis amigos de aaaaaaños que han estado conmigo durante este proceso, apoyándome, animándome, regañándome, echándome porras y siendo muchos de ustedes piezas clave para no tirar la toalla en estos últimos meses! Gracias: Jorge, Raúl, Orlando, mis cuñaditos Flor y Alejandro, Lety, Yessica, la Honorable familia Limantour's!!!, Pau, Mau, Arturo, Omar, Edgar.

Mi eterno agradecimiento a mi familia por apoyarme, por su paciencia y por alentarme a seguir adelante a pesar de las adversidades. Por los momentos y circunstancias vividas durante éste proceso de mi vida que nos han acercado un poco más, la comprensión, consejos y aliento que me dieron en estos últimos meses y ser las personas principales que me ayudaron a no quitar el dedo del renglón de las cosas que deseo y quiero hacer. Gracias mamá, gracias papá, gracias Mary, gracias Sele, gracias Luis.

Por último quiero agradecer de nuevo a Dios y a la vida por permitirme seguir adelante para continuar aprendiendo y disfrutando de las cosas que me hacen feliz. Pero sobre todo por haberme permitido tener nuevamente, en éste último año, la dicha de un sentimiento que fue un apoyo y motivo crítico que me impulsó a hacer y dejar de hacer cosas que me ayudaron a crecer más y poder terminar una etapa más en mi vida! Gracias Amor!



*“No need to run and hide, it's a wonderful, wonderful life
No need to laugh and cry, it's a wonderful, wonderful life....
... 'Cause I can hear the soft bells ring through a thousand years
They call out to me...
They say it's only once in a life we love....*

.... Now I've had the honor too...”

~AOB~

ÍNDICE

RELACIÓN DE FIGURAS Y CUADROS.....	II
RESUMEN.....	IV
ABSTRACT.....	V
GLOSARIO.....	VI
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES.....	4
3. JUSTIFICACIÓN.....	8
4. ÁREA DE ESTUDIO.....	9
OBJETIVO GENERAL.....	12
OBJETIVOS PARTICULARES.....	12
5. MATERIALES Y MÉTODOS.....	13
5.1. OBTENCIÓN DE DATOS.....	13
5.2. PROCESAMIENTO DE DATOS.....	16
5.3. ANÁLISIS DE MODELOS DEL HÁBITAT.....	16
5.4. EVALUACIÓN DE LOS MODELOS DEL USO DEL HÁBITAT.....	19
5.5. MODELOS PREDICTIVOS DEL USO DEL HÁBITAT PARA EL CICLO ANUAL 2005-2006.....	21
6. RESULTADOS.....	22
6.1. MODELOS LINEALES GENERALIZADOS PARA EL COMPORTAMIENTO DE LOS TURSIONES DURANTE EL CICLO ANUAL 1995-1996.....	22
6.2. MODELOS DE MAXENT PARA EL COMPORTAMIENTO DE LOS TURSIONES DURANTE EL CICLO ANUAL 1995-1996.....	28
6.3. EVALUACIÓN DE LOS MÉTODOS DE MODELACIÓN POR MEDIO DE LA CURVA ROC Y CON BASE EN LA INFORMACIÓN CONOCIDA DE LOS TURSIONES EN LA ENSENADA DE LA PAZ DURANTE EL CICLO ANUAL 1995-1996.....	34
6.4. MODELOS PREDICTIVOS DE MAXENT DEL USO DEL HÁBITAT DE LOS TURSIONES PARA EL CICLO ANUAL 2005-2006.....	37
7. DISCUSIÓN.....	39
7.1. DESEMPEÑO DE LOS MODELOS LINEALES GENERALIZADOS Y MAXENT.....	39
7.2. MODELOS DE MAXENT PARA EL CICLO ANUAL 1995-1996.....	44
7.3. MODELOS PREDICTIVOS DE MAXENT PARA EL CICLO ANUAL 2005-2006.....	46
8. RECOMENDACIONES.....	52
9. CONCLUSIONES.....	54
10. REFERENCIAS.....	55

RELACIÓN DE FIGURAS Y CUADROS

Figuras

FIGURA 1. UBICACIÓN DE LA ENSENADA DE LA PAZ, B.C.S., MÉXICO	11
FIGURA 2. LA ENSENADA DE LA PAZ DIVIDIDA EN CUATRO ZONAS: DOS CUENCAS INTERNAS (ZONA 1 Y 2), UN CANAL (ZONA 3) Y LA BOCA DE LA ENSENADA (ZONA 4). LAS LÍNEAS PUNTEADAS INDICAN LOS RECORRIDOS PARA BUSCAR TURSIONES (MARCÍN-MEDINA, 1997, 2010).	14
FIGURA 3. MODELOS LINEALES GENERALIZADOS QUE ILUSTRAN LA RELACIÓN DE LA PROBABILIDAD DE OCURRENCIA DEL DESPLAZAMIENTO DE LOS TURSIONES A LAS VARIABLES DE TEMPERATURA (A), PROFUNDIDAD (B), Y LAS ZONAS (C) DURANTE EL CICLO ANUAL 1995-1996 . LOS VALORES MÁS ALTOS CORRESPONDEN A UNA PROBABILIDAD MÁS ALTA DE LA OCURRENCIA. LOS GRÁFICOS MUESTRAN CÓMO LA FORMA DE LA RESPUESTA CAMBIA PARA UNA VARIABLE PARTICULAR MIENTRAS QUE EL RESTO DE LAS VARIABLES SE LLEVAN A CABO EN SU VALOR MEDIO DE LA MUESTRA. EN EL CASO DE LA ZONA LAS LÍNEAS SÓLO UNEN LOS PUNTOS DE CADA ESTACIÓN DEL AÑO.....	24
FIGURA 4. MODELOS LINEALES GENERALIZADOS QUE ILUSTRAN LA RELACIÓN DE LA PROBABILIDAD DE OCURRENCIA DE LA ALIMENTACIÓN DE LOS TURSIONES A LAS VARIABLES DE TEMPERATURA (A), PROFUNDIDAD (B), Y LAS ZONAS (C) DURANTE EL CICLO ANUAL 1995-1996 . LOS VALORES MÁS ALTOS CORRESPONDEN A UNA PROBABILIDAD MÁS ALTA DE LA OCURRENCIA. LOS GRÁFICOS MUESTRAN CÓMO LA FORMA DE LA RESPUESTA CAMBIA PARA UNA VARIABLE PARTICULAR MIENTRAS QUE EL RESTO DE LAS VARIABLES SE LLEVAN A CABO EN SU VALOR MEDIO DE LA MUESTRA. EN EL CASO DE LA ZONA LAS LÍNEAS SÓLO UNEN LOS PUNTOS DE CADA ESTACIÓN DEL AÑO.....	25
FIGURA 5. MODELOS LINEALES GENERALIZADOS QUE ILUSTRAN LA RELACIÓN DE LA PROBABILIDAD DE OCURRENCIA DE LA SOCIALIZACIÓN DE LOS TURSIONES A LAS VARIABLES DE TEMPERATURA (A), PROFUNDIDAD (B), Y LAS ZONAS (C) DURANTE EL CICLO ANUAL 1995-1996 . LOS VALORES MÁS ALTOS CORRESPONDEN A UNA PROBABILIDAD MÁS ALTA DE LA OCURRENCIA. LOS GRÁFICOS MUESTRAN CÓMO LA FORMA DE LA RESPUESTA CAMBIA PARA UNA VARIABLE PARTICULAR MIENTRAS QUE EL RESTO DE LAS VARIABLES SE LLEVAN A CABO EN SU VALOR MEDIO DE LA MUESTRA. EN EL CASO DE LA ZONA LAS LÍNEAS SÓLO UNEN LOS PUNTOS DE CADA ESTACIÓN DEL AÑO.....	26
FIGURA 6. MODELOS LINEALES GENERALIZADOS QUE ILUSTRAN LA RELACIÓN DE LA PROBABILIDAD DE OCURRENCIA DEL DESCANSO DE LOS TURSIONES A LAS VARIABLES DE TEMPERATURA (A), PROFUNDIDAD (B), LAS ZONAS (C) DURANTE EL CICLO ANUAL 1995-1996 . LOS VALORES MÁS ALTOS CORRESPONDEN A UNA PROBABILIDAD MÁS ALTA DE LA OCURRENCIA. LOS GRÁFICOS MUESTRAN CÓMO LA FORMA DE LA RESPUESTA CAMBIA PARA UNA VARIABLE PARTICULAR MIENTRAS QUE EL RESTO DE LAS VARIABLES SE LLEVAN A CABO EN SU VALOR MEDIO DE LA MUESTRA. EN EL CASO DE LA ZONA LAS LÍNEAS SÓLO UNEN LOS PUNTOS DE CADA ESTACIÓN DEL AÑO.	27
FIGURA 7. MODELOS DE MAXENT QUE ILUSTRAN LAS ÁREAS QUE PRESENTAN LAS CONDICIONES IDÓNEAS PREDICHAS (GRIS CLARO) DENTRO DE LA ENSENADA DE LA PAZ PARA LA ACTIVIDAD DE DESPLAZAMIENTO DE LOS TURSIONES DURANTE PRIMAVERA (A), VERANO (B), OTOÑO (C) E INVIERNO (D) DEL CICLO ANUAL 1995-1996 . LOS PUNTOS NEGROS REPRESENTAN LOS REGISTROS DE LOS DELFINES MIENTRAS REALIZAN ESTA ACTIVIDAD.....	30
FIGURA 8. MODELOS DE MAXENT QUE ILUSTRAN LAS ÁREAS QUE PRESENTAN LAS CONDICIONES IDÓNEAS PREDICHAS (GRIS CLARO) DENTRO DE LA ENSENADA DE LA PAZ PARA LA ACTIVIDAD DE ALIMENTACIÓN DE LOS TURSIONES DURANTE PRIMAVERA (A), VERANO (B), OTOÑO (C) E INVIERNO (D) DEL CICLO ANUAL 1995-1996 . LOS PUNTOS NEGROS REPRESENTAN LOS REGISTROS DE LOS DELFINES MIENTRAS REALIZAN ESTA ACTIVIDAD.	31
FIGURA 9. MODELOS DE MAXENT QUE ILUSTRAN LAS ÁREAS QUE PRESENTAN LAS CONDICIONES IDÓNEAS PREDICHAS (GRIS CLARO) DENTRO DE LA ENSENADA DE LA PAZ PARA LA ACTIVIDAD DE SOCIALIZACIÓN DE LOS TURSIONES DURANTE PRIMAVERA (A), VERANO (B), OTOÑO (C) E INVIERNO (D) DEL CICLO ANUAL 1995-1996 . LOS PUNTOS NEGROS REPRESENTAN LOS REGISTROS DE LOS DELFINES MIENTRAS REALIZAN ESTA ACTIVIDAD.	32
FIGURA 10. MODELOS DE MAXENT QUE ILUSTRAN LAS ÁREAS QUE PRESENTAN LAS CONDICIONES IDÓNEAS PREDICHAS (GRIS CLARO) DENTRO DE LA ENSENADA DE LA PAZ PARA LA ACTIVIDAD DE DESCANSO DE LOS TURSIONES DURANTE VERANO (A), OTOÑO (B) E INVIERNO (C) DEL CICLO ANUAL 1995-1996 . NO SE REGISTRÓ ÉSTA ACTIVIDAD EN PRIMAVERA. LOS PUNTOS NEGROS REPRESENTAN LOS REGISTROS DE LOS DELFINES MIENTRAS REALIZAN ESTA ACTIVIDAD.....	33

FIGURA 11. MODELOS DE MAXENT QUE ILUSTRAN LAS ÁREAS QUE PRESENTAN LAS CONDICIONES IDÓNEAS PREDICHAS (GRIS CLARO) DENTRO DE LA ENSENADA DE LA PAZ PARA LA ACTIVIDAD DE ALIMENTACIÓN DE LOS TURSIONES PARA LA PRIMAVERA (A), EL VERANO (B), EL OTOÑO (C) Y EL INVIERNO (D) DEL CICLO ANUAL 2005-2006. LOS PUNTOS NEGROS REPRESENTAN LOS REGISTROS DE LOS DELFINES MIENTRAS REALIZAN ESTA ACTIVIDAD..... 38

Cuadros

CUADRO 1. MATRIZ DE CONFUSIÓN, DONDE LAS PRESENCIAS Y AUSENCIAS PREDICHAS ESTÁN RELACIONADAS CON SU CONDICIÓN CONOCIDA COMO PRESENCIA O AUSENCIA OBSERVADA. DONDE A = PRESENCIA PREDICHA Y OBSERVADA, B = PRESENCIA PREDICHA PERO SE OBSERVA AUSENCIA, C = AUSENCIA PREDICHA PERO SE OBSERVA PRESENCIA Y D = AUSENCIA PREDICHA Y OBSERVADA. CON BASE EN ÉSTA MATRIZ LA CURVA ROC CALCULA LA PROPORCIÓN DE VERDADEROS POSITIVOS $[A / (A + C)]$ Y LA PROPORCIÓN DE FALSOS POSITIVOS $[B / (B + D)]$ (PETERSON <i>ET AL.</i> 2008).....	21
CUADRO 2. VALORES DEL ÁREA BAJO LA CURVA (AUC) DADAS POR EL ANÁLISIS ROC, PARA LOS 15 MODELOS DE MAXENT Y LOS 15 MODELOS LINEALES GENERALIZADOS DEL COMPORTAMIENTO DE LOS TURSIONES EN EL CICLO 1995-1996 EN LA ENSENADA DE LA PAZ.	35
CUADRO 3. RESUMEN DE LA INFORMACIÓN PROPORCIONADA POR LOS MODELOS DE MAXENT Y LOS MODELOS LINEALES GENERALIZADOS DEL COMPORTAMIENTO DE LOS TURSIONES CON RESPECTO A LA PROFUNDIDAD EN EL CICLO 1995-1996 EN LA ENSENADA DE LA PAZ. SE MUESTRA LA PROFUNDIDAD QUE LOS DELFINES PREFIEREN PARA REALIZAR SUS ACTIVIDADES EN CADA ESTACIÓN DEL AÑO.	36
CUADROS 4. RESUMEN DE LA INFORMACIÓN PROPORCIONADA POR LOS MODELOS DE MAXENT Y LOS MODELOS LINEALES GENERALIZADOS DEL COMPORTAMIENTO DE LOS TURSIONES CON RESPECTO AL USO DE LAS ZONAS EN EL CICLO 1995-1996 EN LA ENSENADA DE LA PAZ (1 = CUENCA SO, 2 = CUENCA NO, 3 = CANAL, 4 = BOCA). LAS ZONAS SE MUESTRAN EN ORDEN DE PREFERENCIA (DE MAYOR A MENOR DE IZQUIERDA A DERECHA) EN DONDE LOS DELFINES REALIZAN SUS ACTIVIDADES EN CADA ESTACIÓN DEL AÑO.	36

RESUMEN

Se utilizaron maxent y modelos lineales generalizados (GLM) para modelar el uso del hábitat de los tursiones en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México, con el objetivo de generar un modelo predictivo a partir de datos de dos ciclos anuales (1995-1996 y 2005-2006), en relación a algunos parámetros ambientales. El modelado se realizó con base en los registros puntuales de patrones de comportamiento de los delfines en relación a la temperatura, profundidad y las cuatro zonas en las que se dividió el área de estudio para el ciclo anual 1995–1996 por cada temporada (primavera, verano, otoño e invierno). Con el fin de escoger el método más representativo, los resultados de ambos métodos de modelación se evaluaron con base en un análisis ROC y la información conocida sobre la especie en La Ensenada. Se obtuvieron un total de 30 modelos (15 GLM y 15 maxent). Debido a que los modelos de maxent obtuvieron mayores valores de AUC con relación a los GLM (relación de 11:4) así como un mejor ajuste a la información biológica de los tursiones, se utilizó éste método para realizar los modelos predictivos para diez años después en la Ensenada de La Paz. La predicción se realizó para la actividad de alimentación de los delfines para el ciclo anual 2005–2006, las capas ambientales de éste ciclo se introdujeron como escenarios sobre los cuales maxent hizo las predicciones. Se obtuvieron cuatro modelos predictivos, uno por estación del año, los cuales fueron validados y corroborados con las observaciones de distribución y conducta de los delfines durante el mismo periodo. Los modelos para primavera, otoño e invierno produjeron una predicción mejor que el azar ($p < 0.05$), con más del 85% de los puntos de registro de presencia dentro de las áreas de predicción (95% invierno, 94% primavera y 88% otoño), pero no para el verano ($p > 0.05$, 0%). Es importante resaltar que los modelos predictivos mostraron que las áreas idóneas para que los tursiones se alimenten han disminuido en las cuatro zonas con respecto al periodo 1995–1996. Ésta disminución puede deberse al cambio que ha sufrido la profundidad a través de los años en la Ensenada de La Paz por azolve, tormentas tropicales, huracanes y dragados, por lo que llegó a ser un factor que determinó el cambio de uso de hábitat de los tursiones. Sin embargo, el uso de las áreas predichas también ésta condicionada por otros factores que determinan la distribución de la especie dentro del área de estudio como la disponibilidad de alimento, corrientes de marea y el tráfico de embarcaciones por lo que su inclusión en el modelado podría mejorar el desempeño de los modelos. Éste estudio representa el primer intento por utilizar maxent para modelar el uso del hábitat del tursión en México y se demostró que puede ser utilizado para futuros estudios de comportamiento y uso del hábitat de los tursiones en la Ensenada de La Paz debido a que en general sus resultados concordaron con la información que se conoce al respecto sobre éstos delfines en el área de estudio. Éste tipo de modelos pueden servir en la implementación de planes para la conservación del hábitat de los tursiones debido a que se pueden localizar zonas potenciales dentro y fuera de La Ensenada donde los delfines puedan alimentarse, socializar y descansar.

ABSTRACT

Habitat use for bottlenose dolphins in the Ensenada de La Paz, BCS, Mexico, was modelled using Maxent and generalized linear models (GLM) with the aim of generating a predictive model using data from two annual cycles (1995-1996 and 2005-2006), in relation to some environmental parameters. The modeling was carried out based on the records of specific behavior patterns of dolphins in relation to temperature, depth and the zones in which was divided the study area for the 1995-1996 annual cycle for each season (spring, summer, autumn and winter). With the aim of choose the most representative, the results of both modelling techniques were evaluated based on ROC analysis and the information known about the species in La Ensenada. Obtained a total of 30 models (15 and 15 maxent GLM). Due to maxent models obtained higher AUC values in relation to GLM (11:4 ratio) and better adjustment to the biological information of bottlenose dolphins, was used this method to carried out the predictive models for ten years later in the Ensenada de La Paz. The prediction was obtained for feeding activity of the dolphins to the 2005-2006 annual cycle, environmental layers of this cycle were introduced as scenarios on where maxent carried out predictions. Four predictive models were obtained, one per season, which were validated and corroborated with observations of distribution and behavior of dolphins during the same period. The models for spring, autumn and winter produced a prediction better than randomly ($p < 0.05$), with more than 85% of the registration points of presence within the areas of prediction (95% winter, 94% spring and 88% fall), but not for the summer ($p > 0.05$, 0%). Importantly, the predictive models showed that areas suitable for feeding bottlenose dolphins have decreased in the four areas regarding the period 1995-1996. This decrease may be due to the change that the depth has suffered across the years in the Ensenada de La Paz by sedimentation, tropical storms, hurricanes and dredging, so that became a factor that determined the change of habitat use for bottlenose dolphins. However, the predicted areas use is also conditioned by other factors that determine the species distribution within the study area as food availability, tidal currents and boat traffic so its inclusion in the modeling could improve models performance. This research represents the first attempt to use maxent modeling habitat use for bottlenose dolphin in Mexico and demonstrated that it can be used for future studies of behavior and habitat use for bottlenose dolphins in la Ensenada de La Paz due to in general their results were consistent with the information that is known about these dolphins in the study area. This type of models can be used in the implementation of plans for habitat conservation of bottlenose dolphins due to they may locate potential areas inside and outside of La Ensenada where dolphins can eat, socialize and rest.

GLOSARIO

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

Conservación: La protección, cuidado, manejo y mantenimiento de los ecosistemas, hábitats, especies y poblaciones de la vida silvestre, dentro o fuera de sus entornos naturales, de manera que se salvaguarden las condiciones naturales para su permanencia a largo plazo.

Error de comisión: Cuando un modelo predice o clasifica una presencia en un pixel o punto donde se observó o registró ausencia.

Error de omisión: Cuando un modelo predice o clasifica una ausencia en un pixel o punto donde existe una presencia observada o registrada.

Extrapolación: En los modelos de distribución potencial, se refiere a la búsqueda y localización de las mismas condiciones presentes en una zona en el resto del área de estudio o en una proyección hacia otro lugar o tiempo.

Hábitat: El sitio específico en un medio ambiente físico, ocupado por un organismo, población, especie o comunidades de especies en un tiempo determinado.

Hábitat crítico: Es el área utilizada regularmente por un grupo, población o especie, que reúne los atributos ambientales que deben estar presentes y funcionales que aseguren la existencia y permanencia de las actividades esenciales para la supervivencia, y una exitosa tasa de crecimiento de la población.

Manejo: Aplicación de métodos y técnicas para la conservación y aprovechamiento sostenible de la vida silvestre y su hábitat.

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

1. INTRODUCCIÓN

Los estudios con respecto al movimiento y la distribución de una especie son necesarios para determinar sus poblaciones; y pueden ayudar para definir las condiciones ambientales (abióticas y bióticas) que se requieren para mantener un estado de conservación favorable de sus hábitats, preferentemente con capacidad predictiva (Cañadas *et al.*, 2005). Particularmente el hábitat de los delfines se determina mediante la relación de la distribución espacial de sus poblaciones y factores ambientales como la batimetría, topografía del fondo, distancia de la costa, velocidad de la corriente, profundidad de la termoclina, temperatura, claridad del agua, sólidos disueltos y suspendidos, concentración de clorofila, disponibilidad de alimento y salinidad (Bräger *et al.*, 2003; Hastie *et al.*, 2003; Danil y Chivers, 2006). En cuanto a los tursiones (*Tursiops truncatus*), se ha observado que la topografía del fondo, salinidad, productividad, temperatura, disponibilidad de presas, el ciclo de mareas, la hora del día y el tráfico de embarcaciones influyen en su distribución espacio temporal y comportamiento (Norris y Dohl, 1980; Wells *et al.*, 1980; Irvine *et al.*, 1981; Shane *et al.*, 1986; Acevedo-Gutiérrez, 1989; Cockcroft y Ross, 1990; Marcín-Medina, 1997, 2010; Lusseau, 2003; Natoli *et al.*, 2005; Christiansen *et al.*, 2010; Manna *et al.*, 2010).

El estudio de las agrupaciones del tursión puede reflejar las condiciones de su hábitat y ser un indicador indirecto de la productividad (Wells *et al.*, 2004). Debido a esto, la adecuada identificación del hábitat de la especie se vuelve importante cuando no se cuenta con información disponible en un área geográfica específica o es necesario corroborarla para tener una mayor comprensión de la relación especie-hábitat. Una herramienta muy útil, para la identificación del hábitat, son las técnicas aplicadas a la generación de modelos de distribución de especies (MDE) y el desarrollo de Sistemas de Información Geográfica (SIG) (De Pando y Peñas de Giles, 2007).

Los MDE han sido útiles como herramienta para establecer planes de conservación (Hooker *et al.*, 1999; Gregr y Trites, 2001; Ferrier, 2002; Cañadas *et al.*, 2005; Guisan *et al.*, 2006; De Pando y Peñas de Giles, 2007; Rodríguez-Soto, 2010), buscar nuevas presencias de especies raras y amenazadas (Guisan *et al.*, 2006), avanzar en la comprensión de los patrones espaciales de

la biodiversidad (Graham *et al.*, 2006) o evaluar el impacto del cambio global sobre la distribución de los organismos (Lawler *et al.*, 2006). Los MDE indican la idoneidad del hábitat para el desarrollo de poblaciones de una especie o de una comunidad (Ferrier y Guisan, 2006), calculada a partir de observaciones de campo y una serie de variables ambientales que actúan como predictores. Los modelos predictivos de hábitat son una herramienta utilizada para animales terrestres (Hill, 1999; Gibson *et al.*, 2004; Jeganathan *et al.*, 2004; Rushton *et al.*, 2004), que se ha aplicado recientemente a cetáceos y han sido necesarias para las decisiones de la administración con respecto a actividades antropogénicas que amenazan cada vez más estas poblaciones (Redfern *et al.*, 2006).

En la Ensenada de La Paz, Baja California Sur, México, se ha observado que una agrupación semi-residente de tursiones costeros presenta un cambio significativo del uso de su hábitat a través de los años (1995-2006) provocado por factores ambientales e impactos humanos. La Ensenada es de suma importancia como laguna de crianza y representa parte de su hábitat crítico donde estos cetáceos se alimentan, socializan y descansan. El mayor uso de la laguna lo realizan los grupos conformados por madres, crías y jóvenes representando la parte más vulnerable de ésta población, por lo tanto se deben establecer medidas de manejo para su conservación (Marcín-Medina, 1997, 2010).

Marcín-Medina (2010) utilizó por primera vez los modelos aditivos generalizados (GAM, por sus siglas en inglés) como modelos de hábitat de manera exploratoria en La Ensenada de La Paz. Los GAM fueron diseñados para el comportamiento espacio temporal del uso del hábitat de los tursiones en La Ensenada, permitiendo observar el efecto que tuvieron las variables ambientales y antropogénicas en la alimentación, socialización y descanso de los delfines. Marcín-Medina (2010) comprobó que la información aportada por los resultados obtenidos, por medio de los modelos aditivos generalizados, era similar a los encontrados con los análisis estadísticos (χ^2) realizados en el mismo estudio, por lo que recomienda el uso de modelos de hábitat en futuras investigaciones.

En el presente estudio se utilizó la base de datos de Marcín-Medina (1995-1996) y se generó un modelo predictivo para el uso del hábitat de los

fusiones. Con base en éste modelo se pudo obtener una predicción de cómo utilizan los delfines La Ensenada de La Paz diez años después, utilizando la base de datos de Marcín-Medina (2005–2006) como escenario ambiental a futuro y para validar el modelo predictivo. Con los resultados expuestos en éste trabajo se pretende seguir apoyando a la investigación y conservación de estos cetáceos.

2. ANTECEDENTES

La distribución de los delfines está relacionada con una amplia variedad de factores ambientales influenciados por la alta dinámica del sistema oceánico, por lo que a menudo se dificulta determinar el valor de sus diferentes hábitats. Además estos cetáceos son altamente activos, pueden viajar distancias relativamente grandes y pasan la mayor parte del tiempo bajo el agua, lo que provoca que su observación y seguimiento no sea muchas veces posible (Hastie *et al.*, 2004, 2005). Sin embargo en las últimas décadas, se han utilizado una gran variedad de técnicas de modelación para predecir la presencia de especies en amplias zonas geográficas lo que permite identificar sus hábitats.

En general, las técnicas de modelación emplean correlaciones de los datos donde se registra la presencia de especies y las variables predictoras de un sistema de información geográfica (SIG). De acuerdo con las características de los sitios donde se encuentra la especie a estudiar, los modelos localizan otras áreas en las que ésta se puede presentar (Brown *et al.*, 1995; Guisan y Thuiller, 2005). Aunque el rendimiento de los modelos de hábitat continúa evaluándose (Elith *et al.*, 2006; Pearson *et al.*, 2006; Tsoar *et al.*, 2007; Jiménez-Valverde *et al.*, 2012), actualmente se pueden utilizar como herramientas para planear la conservación de las especies y es notable el número de métodos disponibles para modelar patrones de distribución (Guisan y Zimmermann, 2000; Scott *et al.*, 2002; Guisan y Thuiller, 2005). Estos modelos tienen aplicaciones de gestión en el contexto de la biología de la conservación, biogeografía, ecología y el estudio del cambio climático (Guisan y Zimmermann, 2000; Guisan y Thuiller, 2005; Araújo y Rahbek, 2006). A pesar de las investigaciones realizadas, por lo general, se carece del conocimiento sobre los mecanismos que dominan la distribución de las especies (Gaston, 2003; Holt, 2003). No obstante, algunos modelos presentan ciertas facilidades, como requerir datos de presencia y proporcionar índices de probabilidad del uso de hábitat, además de que se ha reportado una precisión confiable en la predicción como: los modelos lineales generalizados (GLM) y máxima entropía (Maxent) (Clark *et al.*, 1993; Knick y Dyer, 1997; Corsi *et al.*, 1999; Lovallo,

2000; Podruzni *et al.*, 2002; Johnson y Gillingham, 2005; Redfern *et al.*, 2006; Rodríguez-Soto, 2010).

Los modelos de hábitat han sido recientemente utilizados en los estudios de cetáceos empleándolos para el establecimiento de áreas marinas protegidas (Cañadas *et al.*, 2005; Hooker *et al.*, 1999), para mejorar las estimaciones de abundancia (Forney, 2000; Reilly y Fiedler, 1994), comprensión de las interacciones pesca-cetáceos (Torres *et al.*, 2003; Kaschner, 2004), el estudio de segregaciones de hábitat de especies ecológicamente similares o diferentes ecotipos (Reilly, 1990; Waring *et al.*, 2001) y determinación del hábitat crítico de algunos cetáceos (Gregr y Trites, 2001; Marcín-Medina, 2010). También se han analizado, con base en estos modelos, la existencia de relaciones significativas entre las distribuciones de las poblaciones y las variables batimétricas como la profundidad, pendiente del fondo y la distancia a la costa (Carretta *et al.*, 2001). Y se ha modelado: la selección de hábitat para el delfín oscuro (*Lagenorhynchus obscurus*) en Golfo Nuevo, Argentina (Garaffo *et al.*, 2007, 2010), ecotipos de tursiones (*Tursiops truncatus*) en el noroeste del Atlántico (Torres *et al.*, 2003), y las marsopas (*Phocoena phocoena*) frente al norte de California (Carretta *et al.*, 2001).

Particularmente en México se ha propuesto recientemente a la Ensenada de La Paz, ubicada en Baja California Sur, como hábitat crítico para una población de tursiones semi-residentes (Marcín-Medina, 2010). Estos delfines han sido estudiados por más de veinte años permitiendo conocer aspectos sobre su distribución, población, (Sánchez y Urbán-Ramírez, 1991; Sánchez *et al.*, 1991; Sánchez *et al.*, 1992; Holt *et al.*, 1993; Díaz-Gamboa, 2001; Valadéz-Suárez, 2002), comportamiento y el uso del hábitat (Acevedo-Gutiérrez, 1989, 1991; Marcín-Medina, 1997, 2010). Marcín-Medina (2010) determinó el estado de conservación de los tursiones con base en una comparación de su comportamiento en dos temporadas (1995-1996 y 2005-2006). En dicho estudio se reporta que el tamaño de los grupos de delfines y el uso que realizan de La Ensenada han disminuido significativamente, lo que es causado por el efecto de los disturbios ambientales y antropogénicos. Además el incremento del tráfico de embarcaciones que pasan por la ruta principal de desplazamiento del grupo de las hembras, altera negativamente su conducta. También en la investigación realizada por Marcín-Medina (2010), se indica por

primera vez en México el hábitat crítico para delfines costeros, en el cual predominan sus conductas de alimentación, socialización y descanso. Ésta determinación la realizó mediante análisis estadísticos no paramétricos y modelos aditivos generalizados. En cuanto a los modelos de hábitat, Marcín-Medina (2010) sugiere que pueden utilizarse como una herramienta que permitan hacer análisis predictivos con las variables ambientales y antropogénicas que influyen en el comportamiento de los tursiones.

En el presente estudio se utilizaron dos métodos diferentes para modelar el uso de hábitat de los tursiones en La Ensenada de La Paz, con el fin de seleccionar aquel que presente la mejor predicción con base en la información conocida hasta el momento sobre estos delfines. Los métodos utilizados fueron: modelo lineal generalizado (GLM, por sus siglas en inglés) que utiliza datos de presencia y ausencia, y máxima entropía (Maxent; Phillips *et al.*, 2006) que usa sólo datos de presencia y se han aplicado para modelar hábitats de especies tanto de invertebrados como de vertebrados (De Pando y Peñas de Giles, 2007).

Los GLM han sido comúnmente usados en cetáceos, para investigar el hábitat de varias especies, como ballenas francas del Atlántico Norte (Moses y Finn, 1997; Baumgartner *et al.*, 2003) y jorobada (Yen *et al.*, 2004; Tynan *et al.*, 2005), zífidos (Waring *et al.*, 2001), cachalotes (Waring *et al.*, 2001; Davis *et al.*, 2002) y pequeños cetáceos (Davis *et al.*, 2002; Hamazaki, 2002; Yen *et al.*, 2004; Tynan *et al.*, 2005). Cañadas *et al.* (2002) los utilizó para relacionar las tasas de encuentro de los cetáceos a los hábitats fisiográficos definido por la profundidad y la pendiente. Mientras que Gregr y Trites (2001) predijeron el hábitat crítico frente a las costas de la Columbia Británica para cuatro especies de ballenas (de aleta, sei, jorobada y azul) y cachalote.

Maxent ha sido utilizado mayormente para animales terrestres, por ejemplo en osos, lobos, lince y jaguares, para predecir y modelar los cambios estacionales en su distribución, evaluar la calidad de la protección, amenazas, el esfuerzo de investigación directa y establecer prioridades de conservación, así como el uso de hábitat (Clark *et al.*, 1993; Knick y Dyer, 1997; Corsi *et al.*, 1999; Lovallo, 2000; Podruzni *et al.*, 2002; Johnson y Gillingham, 2005; Rodríguez-Soto, 2010). Máxima entropía fue usado por Edrén *et al.* (2010) como nuevo método para modelar la distribución de marsopas (*Phocoena*

phocoena) en las aguas interiores de Dinamarca. Los modelos de dicho estudio estuvieron basados en datos de telemetría por satélite y predijeron satisfactoriamente la distribución de la especie en esas aguas. Maxent ha sido recientemente aplicado para determinar las condiciones del hábitat de las ballenas Minke del Antártico (*Balaenoptera bonaerensis*), obteniendo mejores resultados que con otros métodos de modelación usados en ésta especie (Ainley *et al.*, 2012).

Cabe mencionar que se requiere de un conocimiento *a priori* de la ecología de la especie. Se debe determinar las variables que afectan el uso del hábitat y la distribución de los organismos. Así mismo conocer las características dominantes en el área de estudio, para un mejor entendimiento y explicación de los modelos de hábitat, debido a que conforman la herramienta estadística que gobierne la interpretación del uso y los resultados del modelo (Redfern *et al.*, 2006).

3. JUSTIFICACIÓN

Los modelos predictivos de hábitat son una herramienta recientemente utilizada en estudios sobre cetáceos y proporcionan información crítica que ha sido necesaria para la toma de decisiones con respecto a la conservación y manejo de su hábitat. Los tursiones de La Ensenada de La Paz son vulnerables al impacto producido por fenómenos naturales (como huracanes) y actividades antropogénicas como la pesquería ribereña y el tráfico de embarcaciones, que cada vez son más intensas. Por lo que Marcín-Medina (2010) sugiere utilizar los modelos de hábitat como herramienta para llevar a cabo análisis predictivos con las variables ambientales que influyan en la distribución de los tursiones. Éstos análisis podrán ayudar a establecer los impactos positivos o negativos a los que se enfrentan los delfines a través de los años. Y con la información generada por lo modelos poder sugerir medidas sobre la conservación de los delfines y proponer planes de manejo y monitoreo para trabajos futuros.

Por lo tanto, es una necesidad establecer un procedimiento adecuado para predecir el uso del hábitat de los tursiones en La Ensenada de La Paz y mejorar los planes y estrategias de su conservación mediante los modelos predictivos de hábitat. Por lo que se utilizaron dos métodos de modelación (modelo lineal generalizado y máxima entropía) ajustados a datos ambientales y de comportamiento de los delfines durante el ciclo anual 1995-1996. Obteniendo, con base en el método que presente los mejores resultados, una predicción del uso del hábitat de los tursiones para diez años después (2005-2006). El modelo predictivo obtenido ayudará a localizar áreas potenciales que estos cetáceos puedan utilizar y observar si éstas han tenido un cambio en su ubicación y/o extensión a través del tiempo. Ésta información servirá para dar prioridad a la conservación de estas áreas potenciales.

Cabe señalar que éste estudio representa el primer intento por utilizar maxent como método para modelar el uso del hábitat de los tursiones en la Ensenada de La Paz. Por lo que también se pretendió evaluar el desempeño de éste método para poder ser implementado en futuros trabajos o ayudar a dirigir el esfuerzo de investigación a un área definida. También dicho modelo, podría ser utilizado para encontrar sitios idóneos fuera de La Ensenada, donde los delfines pudieran llevar a cabo sus actividades.

4. ÁREA DE ESTUDIO

Al sur del Golfo de California se encuentra la Bahía de La Paz, en la cual se localiza, en la parte sureste, una laguna costera conocida como La Ensenada de La Paz entre las coordenadas geográficas 24°11' y 24°06' de latitud norte, y 110°19' y 110°25' de longitud oeste. La Ensenada tiene una superficie aproximada de 45 km² al nivel medio del mar, una longitud de 12 km y un ancho de 5 km (Fig. 1). La laguna costera se encuentra protegida de mar abierto por una barrera arenosa llamada “El Mogote”, que cuenta con unos 11 km de largo y 2.7 km de ancho. En La Ensenada desembocan los principales arroyos de la región; en su parte noreste tiene un par de canales paralelos de mareas de aproximadamente cuatro kilómetros de largo y uno de ancho. Los canales forman la boca de la laguna entre “El Mogote” y la costa sur de La Bahía, por los cuales se comunica con ésta, con profundidades de hasta 10 m. El canal principal se extiende por el centro de La Ensenada disminuyendo su profundidad a cuatro metros en la región más interna. En ésta zona, tanto al noroeste como al suroeste, hay dos cuencas relativamente profundas y el resto del cuerpo de agua es somero (Jiménez-Illescas, 1983; Sainz, 1984; Álvarez-Arellano *et al.*, 1997).

La Ensenada presenta pendientes poco pronunciadas y su litoral en su mayoría es arenoso, con zonas fangosas, de sustrato conchífero en el sureste, y con pequeños canales bordeados de manglares y vegetación de marismas (Espinoza, 1977). La laguna presenta un régimen de mareas de tipo semidiurna mixta con dos mareas altas y dos bajas a lo largo de un día típico, con una amplitud media de 1.02 m y velocidades de corrientes hasta 0.46 m/seg en la boca (Grivel y Grivel, 1991). Debido a esto, el tiempo necesario para que se renueve toda el agua es de seis ciclos de marea o aproximadamente tres días, de lo cual se desprende, que las aguas negras descargadas son rápidamente diluidas dado su reducido volumen y poco tiempo de permanencia (Félix Pico, 1976; Grivel y Grivel, 1991).

Éste cuerpo de agua es considerado de tipo antiestuarino, esto es, la salinidad aumenta hacia la cabeza de la laguna (hacia el interior). Lo anterior es debido a: 1) poca profundidad de sus aguas, 2) alta tasa de evaporación, 3) escurrimientos de agua dulce prácticamente nulos, salvo en ciclones tropicales

que tienen influencia en verano y ondas frías en invierno (Salinas-González *et al.*, 2003) u otros temporales y 4) escasa precipitación pluvial cuyo promedio fluctúa entre 180 y 250 mm anuales, ya que el régimen de lluvias es en verano con un máximo en septiembre (Yoshida y De Alba, 1977; De Alba *et al.*, 1982).

En la región se observa un máximo de radiación solar en verano y un mínimo a principios de invierno por lo que en primavera y verano, la temperatura aumenta regularmente hacia el interior del cuerpo de agua, con valores que van de 20° a 29°C, y de 26° a 30°C, respectivamente. Se observa, por lo general, una diferenciación de zonas con temperaturas mayores hacia el sur donde existen amplias áreas someras y menores al norte donde hay mayor profundidad (Espinoza, 1977).

Los vientos del sur-sureste dominan de abril a agosto y son conocidos como "coromueles", a partir de octubre y hasta marzo dominan vientos del norte denominados "collas" (García y Mosiño, 1968; Morales y Cabrera-Muro, 1982). Las corrientes de viento permiten que en verano, en el canal, se presenten aguas de surgencias que penetran hasta el fondo de La Ensenada y se mezclan con el agua del interior. Esto se debe a las fluctuaciones diurnas derivadas de los gradientes horizontales de la temperatura superficial de la Bahía de La Paz hacia el interior de La Ensenada y a las corrientes de marea. De igual manera, el agua somera del interior de la laguna tiende a calentarse con la alta irradiación solar, mientras que en la Bahía llega agua relativamente fría de los eventos de surgencia del Golfo de California (Granados-Guzmán y Álvarez-Borrego, 1983).

En la Ensenada se presenta la mayor abundancia de zooplancton durante la primavera y el otoño (Moreno, 1976), lo cual le da un alto valor como un ecosistema de alta productividad, hecho que se refleja en los registros de clorofila *a*, cuyo único factor limitante podría ser la turbidez (Lechuga, 1977).

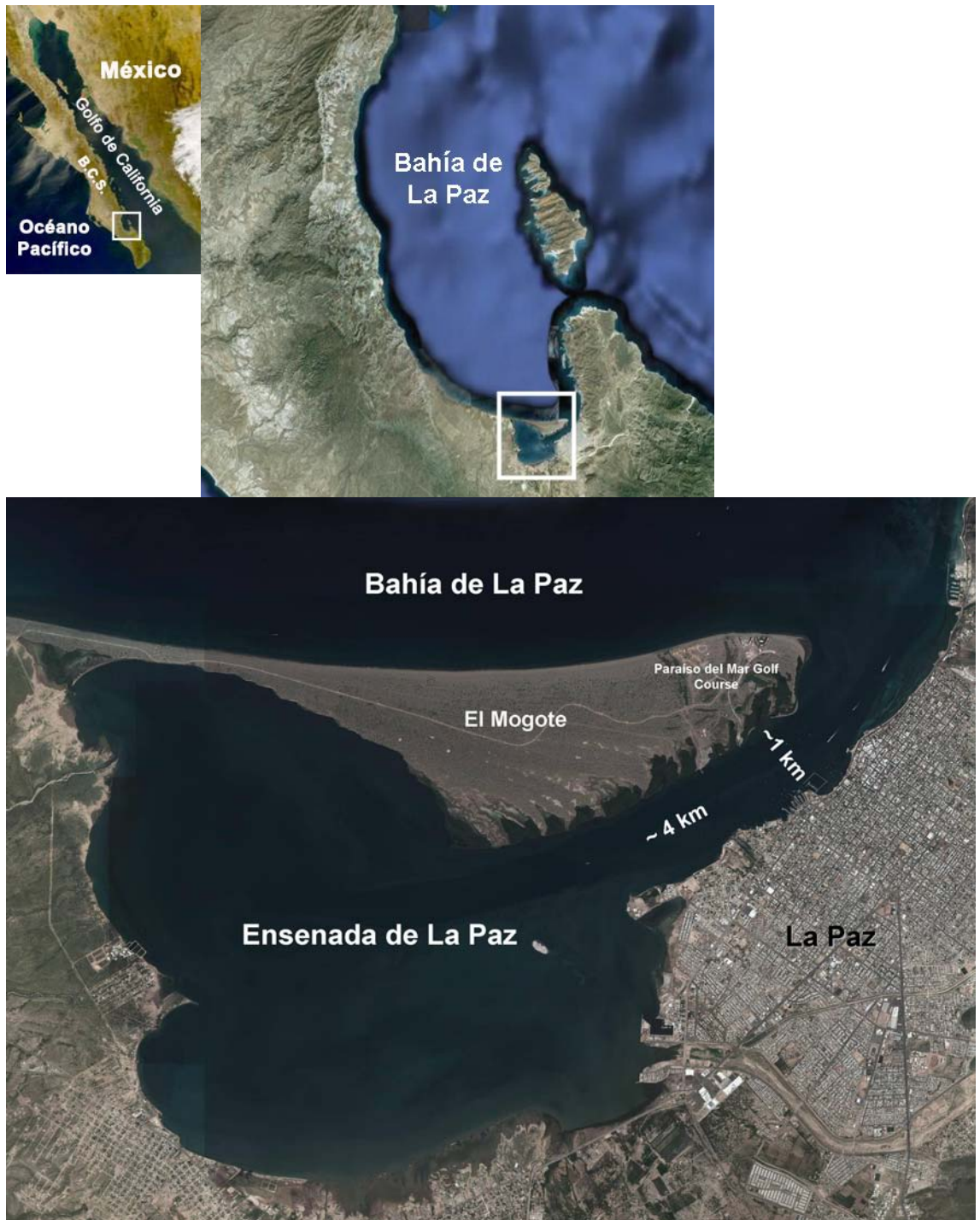


Figura 1. Ubicación de la Ensenada de La Paz, B.C.S., México

OBJETIVO GENERAL

Generar un modelo predictivo del uso del hábitat del tursión (*Tursiops truncatus*) en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México, a partir de datos de dos ciclos anuales (1995-1996 y 2005-2006), considerando algunos parámetros ambientales.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Modelar el uso del hábitat del tursión para el ciclo anual 1995-1996 en relación con parámetros ambientales, usando modelos lineales generalizados y el método de máxima entropía, distinguiendo el uso asociado a diferentes patrones de comportamiento.
2. Evaluar el poder predictivo de los modelos del uso del hábitat de ambos métodos y validarlos con base a la información conocida sobre ésta especie en el área de estudio durante el periodo 1995-1996.
3. Realizar, a partir del método más representativo, una predicción del uso del hábitat de los tursiones para el ciclo anual 2005-2006, considerando algunos parámetros ambientales, y validar el modelo con las observaciones de distribución y conducta de los delfines durante el mismo periodo.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Obtención de datos

Los datos del comportamiento de los tursiones en La Ensenada de La Paz que se utilizaron para éste trabajo fueron obtenidos durante dos periodos el primero de febrero 1995 a marzo 1996, con 314 horas de esfuerzo total, de las cuales 123 fueron de registro de comportamiento con 43 avistamientos (Marcín-Medina, 1997). El segundo periodo fue de julio 2005 a junio 2006, con 401 horas de esfuerzo total, de las cuales 184 fueron registro de comportamiento, observándose 56 avistamientos de tursiones (Marcín-Medina, 2010). Las bases de datos fueron proporcionadas por la Dra. Rocío Marcín Medina¹ y cabe mencionar que durante su estudio del 2005-2006 incluyó dos zonas adyacentes a La Ensenada. Dichas zonas pertenecen al sur-sureste de la Bahía de La Paz y no se utilizaron para el presente análisis debido a que durante el ciclo anual 1995-1996 se realizó poco esfuerzo en ellas, por lo que su comparación con el segundo periodo no sería posible.

Marcín-Medina (1997, 2010) realizó aproximadamente cuatro salidas mensuales, con un horario de 07:00 a 19:00, el cual dependió de las horas de luz y las condiciones climáticas. El área de estudio la dividió en cuatro zonas a las cuales denominó arbitrariamente como: Cuenca Suroeste (1), Cuenca Noroeste (2), Canal (3) y Boca (4) (Fig. 2). Los muestreos los realizó en forma de trayectoria cerrada con dirección variable en cada recorrido por salida (hacia el interior de La Ensenada o al canal) y cubriendo todas las zonas mencionadas (Fig. 2).

¹ Directora de AICMMARH, A.C. Asociación de Investigación y Conservación de Mamíferos Marinos y su Hábitat. La Paz, B.C.S., México aicmmarh@yahoo.com Facebook: aicmmarh

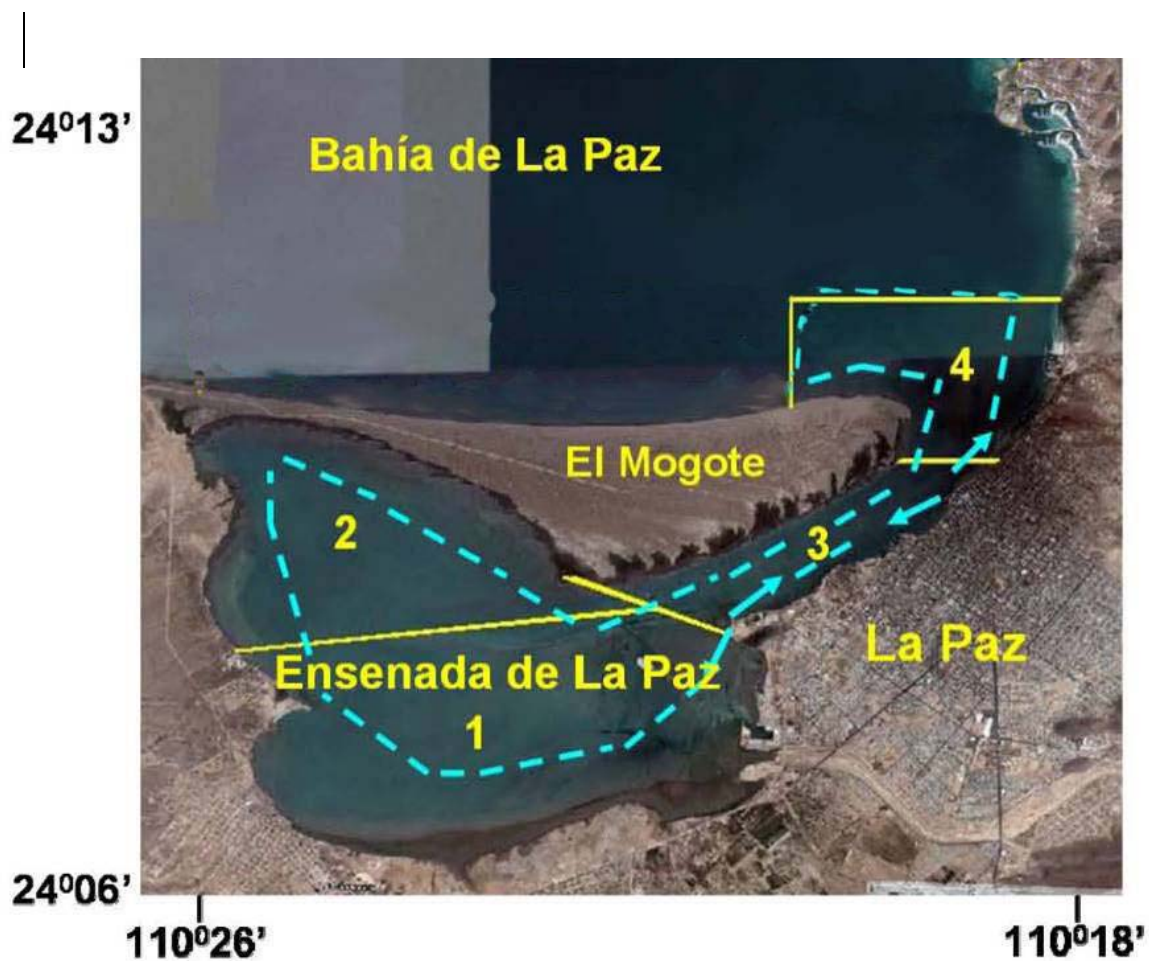


Figura 2. La Ensenada de La Paz dividida en cuatro zonas: dos cuencas internas (zona 1 y 2), un canal (zona 3) y la boca de la Ensenada (zona 4). Las líneas punteadas indican los recorridos para buscar tursiones (Marcín-Medina, 1997, 2010).

A continuación se enlistan los datos y variables registradas cada 15 minutos que fueron utilizadas en éste estudio, con una descripción breve de cómo se obtuvieron (los detalles pueden consultarse en Marcín-Medina 1997, 2010):

- **5.1.1. Fecha, hora y posición geográfica:** Registradas con ayuda de un GPS durante la búsqueda y observación de delfines.
- **5.1.2. Temperatura del mar:** Registrada durante la búsqueda u observación de delfines (puntual) en la temporada 1995-1996 con termómetro de cubeta. Con respecto a la base de datos del 2005-2006 se obtuvo la temperatura superficial del mar del área de estudio

mediante imágenes Aqua-MODIS con una resolución a 4 Km en formato HDF (SeaWiFS Project, NASA/Goddard Space Flight Center and GeoEye²).

- **5.1.3. Batimetría:** Realizada en junio del 2007 por el Dr. Ángel Jiménez Illescas³ y la Dra. Rocío Marcín Medina. Utilizando una embarcación de 7 m de eslora con motor fuera de borda. Un GPSMAP 178 C con transductor dual de 200 y 50 KHz y GPS integrado con corrección automática y con un sistema de grabación de hasta 5300 puntos. Con los datos de estos puntos se construyó una carta de navegación muy detallada y completa (4130 puntos) del área de estudio. Se digitalizaron las cartas batimétricas en el programa AutoCad 2008, haciendo polilíneas y transformando datos cuyas X y Y eran las coordenadas y Z la profundidad de la isolínea. Los datos de batimetría para el ciclo anual 1995-1996 fueron proporcionados por el Dr. Jiménez Illescas.
- **5.1.4. Comportamiento:** Dividido en cuatro conductas: desplazamiento, alimentación, socialización y descanso (Shane, 1990a, 1990b; Ballance, 1992; citados en Marcín-Medina, 1997, 2010), obtenidos mediante observación grupal directa hasta que los delfines dejaban el área de estudio o las condiciones climáticas lo permitían, deteniendo la embarcación a 20 metros, aproximadamente, de los delfines. Se registraron con el método de frecuencias. Estas observaciones fueron realizadas por el mismo observador cada 15 minutos.

Posteriormente ambas bases de datos (1995–1996 y 2005–2006) fueron divididas por estaciones del año (primavera, verano, otoño e invierno) obteniendo un conjunto de registros por temporada para cada periodo.

² <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>

³ Departamento de Oceanología del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN)

5.2. Procesamiento de datos

Con ayuda de un SIG (ArcView 3.2) y la valiosa colaboración del M. en C. Gerardo Rodríguez⁴ (quien también proporcionó la cartografía del área de estudio), se superpusieron los registros de cada base de datos (una por periodo) en un mapa de La Ensenada de La Paz para observar su distribución. Debido a que había algunos errores de georeferenciación, fue necesario revisar dato por dato de ambas bases para poder identificar donde era necesario completar, interpolar y corregir: 1) coordenadas faltantes o fuera de la ruta marina; 2) valores de profundidad con base en los datos de batimetría y 3) ubicación de la zona del área de estudio donde se llevó a cabo el registro. Una vez depuradas las bases de datos se procedió a realizar los modelos predictivos de hábitat.

5.3. Análisis de modelos del hábitat

Se generaron modelos del uso del hábitat del tursiÓN para el ciclo anual 1995-1996, usando los siguientes métodos: modelo lineal generalizado y máxima entropía, con base en sus patrones de comportamiento en relación con algunos parámetros ambientales.

5.3.1. Modelo lineal generalizado (GLM, por sus siglas en inglés).

Son una extensión de los modelos lineales que permiten utilizar distribuciones no normales de los errores (binomiales, Poisson, gamma, etc) y varianzas no constantes. Utilizan una función de enlace para inducir la linealidad entre las variables de respuesta y predictoras, incorporar las variaciones no constantes directamente en los análisis y restringir la respuesta dentro de un rango específico (por ejemplo, una respuesta positiva o una respuesta de 0 a 1). Suponen que la relación entre la variable de respuesta (o la variable de respuesta transformada con una función de enlace) y las predictoras es paramétrica (por ejemplo, una relación lineal o cuadrática), la cual puede ser una suposición poco realista en muchas relaciones de cetáceo-hábitat. (Araújo y Williams, 2000; Segurado y Araújo, 2004; Redfern *et al.*, 2006). Los GLM se

⁴ Instituto de Ecología - UNAM

han utilizado como herramienta en estudios sobre cetáceos y su hábitat, resultando ser potencialmente una técnica poderosa para predecir sus distribuciones y comprender los mecanismos que las determinan.

La estructura del modelo relaciona cada valor observado y con un valor predicho, que es obtenido por la transformación de un valor que emerge del predictor lineal, η (eta). Éste último es una función lineal de los efectos de una o mas variables explicatorias, X_j :

$$\eta_i = \sum_{j=1}^p x_{ij} \beta_j$$

Donde las X son los valores de las variables explicativas y las β son parámetros desconocidos que deben ser estimados a partir de los datos. El lado derecho de la ecuación es la llamada estructura lineal.

Para determinar el ajuste de un modelo dado, un GLM evalúa la predicción lineal de cada valor de la variable de respuesta, a continuación compara el valor predicho con un valor de y , dicho valor es obtenido por una función de enlace. El valor ajustado se calcula aplicando el inverso de la función de enlace, a fin de volver a obtener la escala original de medición de la variable de respuesta.

La función de enlace relaciona al valor de la media de y a su predictor lineal, es decir:

$$\eta = g(\mu)$$

El predictor lineal, η , emerge del modelo lineal como una suma de los términos de cada uno de las variables explicativas. El valor predicho de y se obtiene mediante la aplicación del inverso de la función de enlace a η (Crawley, 2007, Guisan *et al.*, 2002).

Los modelos del hábitat, fueron generados en R i386 ver. 2.15.0 (R Development Core Team, 2012) con la valiosa colaboración del Dr. Alexander Correa-Metrio⁵, se codificaron los registros de comportamiento en datos

⁵ Instituto de Geología-UNAM

binarios (0-1) y se consideraron modelos lineales generalizados de la familia binomial, utilizando la función de enlace *logit*.

El modelo empleado para establecer la relación del comportamiento de los delfines con las variables predictoras fue el siguiente:

$$\text{Logit} [P(Y = 1)] = \beta_0 + \beta_1 \text{Zo} + \beta_2 \text{Tem} + \beta_3 \text{Pro}$$

Donde la variable categórica es Zo (4 zonas del área de estudio), mientras que las variables continuas son Tem (temperatura) y Pro (profundidad). Se obtuvo un conjunto de datos por cada estación del año, ajustando dicha función para cada uno, permitiendo así observar la relación del comportamiento por temporada. Lo anterior se traduce en que en ciertas estaciones los delfines prefieren zonas, temperaturas y profundidades específicas para llevar a cabo sus actividades.

5.3.2. Máxima entropía (maxent). Es una aplicación que calcula la distribución más uniforme de los puntos de ocurrencia asumiendo que el valor esperado para cada variable predictora según ésta distribución coincida con su media empírica, obtenida a partir de la media de los puntos de presencia (Phillips *et al.*, 2004). El resultado del modelo expresa el valor de conveniencia de hábitat para la especie como una función de las variables ambientales (de 0 a 100 o de 0 a 1 dependiendo el formato de salida). Un valor alto de la función de distribución en una celda determinada indica que ésta presenta condiciones muy favorables para la presencia de la especie. Maxent puede utilizar variables cualitativas, otorgando a cada una un peso en función del número total de puntos de presencia que contiene (Phillips *et al.*, 2004; Phillips *et al.*, 2006). No requiere ni incorpora puntos de ausencia dentro del marco teórico. Algunas de las ventajas de máxima entropía son: 1) requiere sólo datos de presencia, en conjunto con variables ambientales; 2) puede usar tanto datos continuos como categóricos y puede incorporar interacciones entre distintas variables; 3) utiliza eficientes algoritmos que han sido desarrollados para garantizar convergencia en una óptima (entropía máxima) distribución probabilística; y 4) la distribución

probabilística de Maxent tiene una definición matemática concisa (Phillips *et al.*, 2006).

Los modelos de maxent para cada conducta por cada temporada del año fueron generados en Maxent ver. 3.3.3e con 10 corridas (Phillips *et al.*, 2006), con dos tipos de datos: los de presencia por comportamiento de los delfines y las capas de variables ambientales. Estas capas fueron creadas a partir de Grid generados en ArcView 3.2, con base en interpolaciones de los registros puntuales de las condiciones presentes durante la búsqueda de los delfines, con una resolución de 0.03 km. Las variables utilizadas para elaborar los modelos fueron: temperatura, batimetría (profundidad) y zonas (1 = Cuenca Suroeste, 2 = Cuenca Noroeste, 3 = Canal y 4 = Boca).

Maxent tiene tres formatos de salida para los valores del modelo: crudo, acumulativo y logístico. Se escogió éste último debido a que estima la probabilidad de presencia asumiendo que el diseño de muestreo es tal que las localidades típicas tienen una probabilidad alrededor de 0.5 de presencia, lo cual es más fácil de conceptualizar, proporcionando un estimado entre cero y uno de probabilidad.

5.4. Evaluación de los modelos del uso del hábitat

Con el fin de evaluar el poder predictivo de cada modelo se calculó el área bajo la curva (AUC por sus siglas en inglés) ROC (Receiver Operating Characteristic). Dicho análisis fue realizado en el programa *R* i386 ver. 2.15.0, con la librería “Dismo” (Crawley, 2007; R Development Core Team, 2012) en el caso de los GLM's, y en el caso de los modelos de maxent, éste análisis se realiza automáticamente por el software Maxent (Phillips *et al.*, 2006).

La curva ROC es la representación gráfica de la capacidad discriminativa de un modelo para todos sus posibles puntos de corte, y necesita que los datos que se evalúan sean de presencia/ausencia. Ésta curva consiste en graficar la sensibilidad (es decir, proporción de presencias conocidas predichas = 1- tasa de falsos negativos) frente a 1-especificidad (es decir, la proporción de ausencias conocidas predichas = tasa de falsos positivos) para todos los umbrales (puntos de corte de límite entre clases) de probabilidad

disponibles. El área bajo la curva ROC (AUC) se compara, probabilísticamente, contra la expectativa de un modelo aleatorio (el área bajo la línea que une el origen con la esquina superior derecha de la gráfica $(1,1)$, $= 0.5$) (Elith, 2002; Peterson *et al.* 2008), por lo que el AUC puede ser usado como una medida de la interpretación total de los modelos. Ésta medida tiene valores que usualmente van de 0.5 (azar) al 1.0 (discriminación perfecta), los valores por debajo de éste rango indican que un modelo es peor que el azar por lo que se considera un modelo realmente malo.

Para la asignación de los umbrales, el análisis ROC puede convertir los registros continuos en binarios, produciendo una tabla de contingencia llamada la "matriz de confusión" (Cuadro 1), donde la proporción de verdaderos positivos (equivalente a la sensibilidad) se presenta frente a la proporción de falsos positivos (equivalente a $1 - \text{especificidad}$). Así, la gráfica en el espacio ROC de sensibilidad contra $1 - \text{especificidad}$, muestra qué tan bien un algoritmo clasifica los cambios de umbral (Elith, 2002; Peterson *et al.* 2008).

Los sectores importantes de éste espacio ROC son el origen $(0,0)$, donde el algoritmo nunca identifica falsamente ausencias; la esquina superior derecha $(1,1)$, donde identifica cada presencia verdadera correctamente, pero identifica erróneamente todas ausencias como positivas. Por último, en la esquina superior izquierda $(0,1)$, el algoritmo identifica correctamente todos los verdaderos positivos y nunca clasifica una ausencia verdadera como una presencia. Por lo tanto, las regiones en el espacio ROC cerca de la esquina $(0,1)$ representan las predicciones del modelo que con éxito identifica las presencias reales y rara vez se identifican erróneamente las ausencias como presencias (Elith, 2002; Peterson *et al.* 2008).

Las principales ventajas del AUC son: 1) la posibilidad usarlo para comparar cualquier método, sea cual sea el tipo de valores de salida (probabilidad, idoneidad, puntuaciones, etc.), ya que no depende de supuestos paramétricos, y sólo necesita que las distribuciones de estos valores sean monotónicas; 2) sus resultados son independientes de la prevalencia; y 3) es una medida independiente del punto de corte, ya que su valor se genera utilizando todos los posibles puntos de cortes (Elith, 2002; Peterson *et al.* 2008).

A modo de guía para interpretar las curvas ROC se han establecido los siguientes intervalos para los valores de AUC: [0.5, 0.6): modelo malo, [0.6, 0.75): modelo regular, [0.75, 0.9): modelo bueno, [0.9, 0.97): modelo muy bueno, [0.97, 1): modelo excelente. (Elith, 2002).

Cuadro 1. Matriz de confusión, donde las presencias y ausencias predichas están relacionadas con su condición conocida como presencia o ausencia observada. Donde **a** = presencia predicha y observada, **b** = presencia predicha pero se observa ausencia, **c** = ausencia predicha pero se observa presencia y **d** = ausencia predicha y observada. Con base en ésta matriz la curva ROC calcula la proporción de verdaderos positivos [$a / (a + c)$] y la proporción de falsos positivos [$b / (b + d)$] (Peterson *et al.* 2008).

	Observada	
	Presencia	Ausencia
Predicha		
Presencia	a	b
Ausencia	c	d

5.5. Modelos predictivos del uso del hábitat para el ciclo anual 2005-2006

Se utilizó maxent para generar una predicción del uso del hábitat del tursión para el ciclo 2005-2006, con base en los modelos ajustados para los datos de 1995-1996 pero con las capas ambientales del periodo 2005-2006.

Las capas ambientales para el ciclo 2005-2006 fueron generadas para cada estación del año del mismo modo que para el ciclo anterior, y se introdujeron como escenarios sobre los cuales maxent haría las predicciones.

Para la evaluación de estos modelos se utilizaron los datos de presencia del 2005-2006, se realizó una prueba de χ^2 para determinar si existían diferencias significativas entre la proporción del área predicha y el área total. Esto se logra relacionando el número de presencias que están dentro de la predicción y el número que están fuera de ella con respecto al área total. Si existe esa diferencia quiere decir que los modelos predicen mejor que el azar y por lo tanto se consideran buenos modelos predictivos.

6. RESULTADOS

6.1. Modelos lineales generalizados para el comportamiento de los tursiones durante el ciclo anual 1995-1996

Se generó un modelo por cada estación del año y conducta de los delfines (excepto para el descanso en primavera). Se obtuvieron un total de 15 modelos generalizados (GLM). En algunos casos el eje “y” fue reescalado debido a que la probabilidad de presencia es tan baja que la respuesta a las variables no sería evidente.

Los delfines se desplazaron (Fig. 3) en profundidades mayores a 6 metros en las cuatro estaciones (Fig. 3B), de 20 a 30° C, con un aumento en la temperatura en la primavera y el invierno, mientras que en verano y otoño la actividad fue menor cuando la temperatura disminuía (Fig. 3A). Los tursiones prefirieron algunas zonas para desplazarse dependiendo de la estación del año: la boca, cuenca noroeste y canal de la Ensenada de La Paz (en orden de preferencia) (zonas 4, 2 y 3 respectivamente) en primavera e invierno; la boca canal en verano; y las cuencas suroeste y noroeste en otoño (zonas 1 y 2 respectivamente) (Fig. 3C).

En general a lo largo del año se alimentaron (Fig. 4) a temperaturas menores a 28 °C (Fig. 4A); en profundidades hasta de 10 metros en primavera, otoño e invierno, mientras que en el verano a menos de 6 metros de profundidad (Fig. 4B). Los sitios de alimentación preferidos fueron la boca y la cuenca noroeste en primavera (en orden de preferencia); el canal y la cuenca noroeste en verano; las cuencas suroeste y noroeste en otoño; y, principalmente, la cuenca noroeste en invierno (Fig. 4C).

Los tursiones socializaron (Fig. 5) principalmente a temperaturas relativamente mas bajas en otoño en comparación con las otras estaciones del año (Fig. 5A), generalmente a profundidades mayores a 6 metros en las cuatro temporadas (Fig.5B). La socialización fue más frecuente en las cuencas noroeste, suroeste y la boca (en orden de preferencia) en la primavera; en la boca y el canal en el verano; en la boca y ambas cuencas en el otoño; y en invierno, principalmente, en el canal y la boca (Fig.5D).

Los tursiones descansaron (Fig. 6) en condiciones de temperatura relativamente más bajas en otoño con respecto a las demás estaciones del año (Fig. 37A), en sitios menos profundos en verano comparados con el otoño e invierno cuando descansaron a mayor profundidad (Fig. 6B). La zona de la boca de La Ensenada de La Paz fue la preferida por los delfines para descansar, junto con alguna otra dependiendo la estación: la cuenca noroeste durante el verano; la cuenca suroeste en otoño; mientras que para el invierno la cuenca noroeste y el canal (Fig. 6C). No se registró la actividad de descanso en primavera en éste ciclo anual.

Desplazamiento

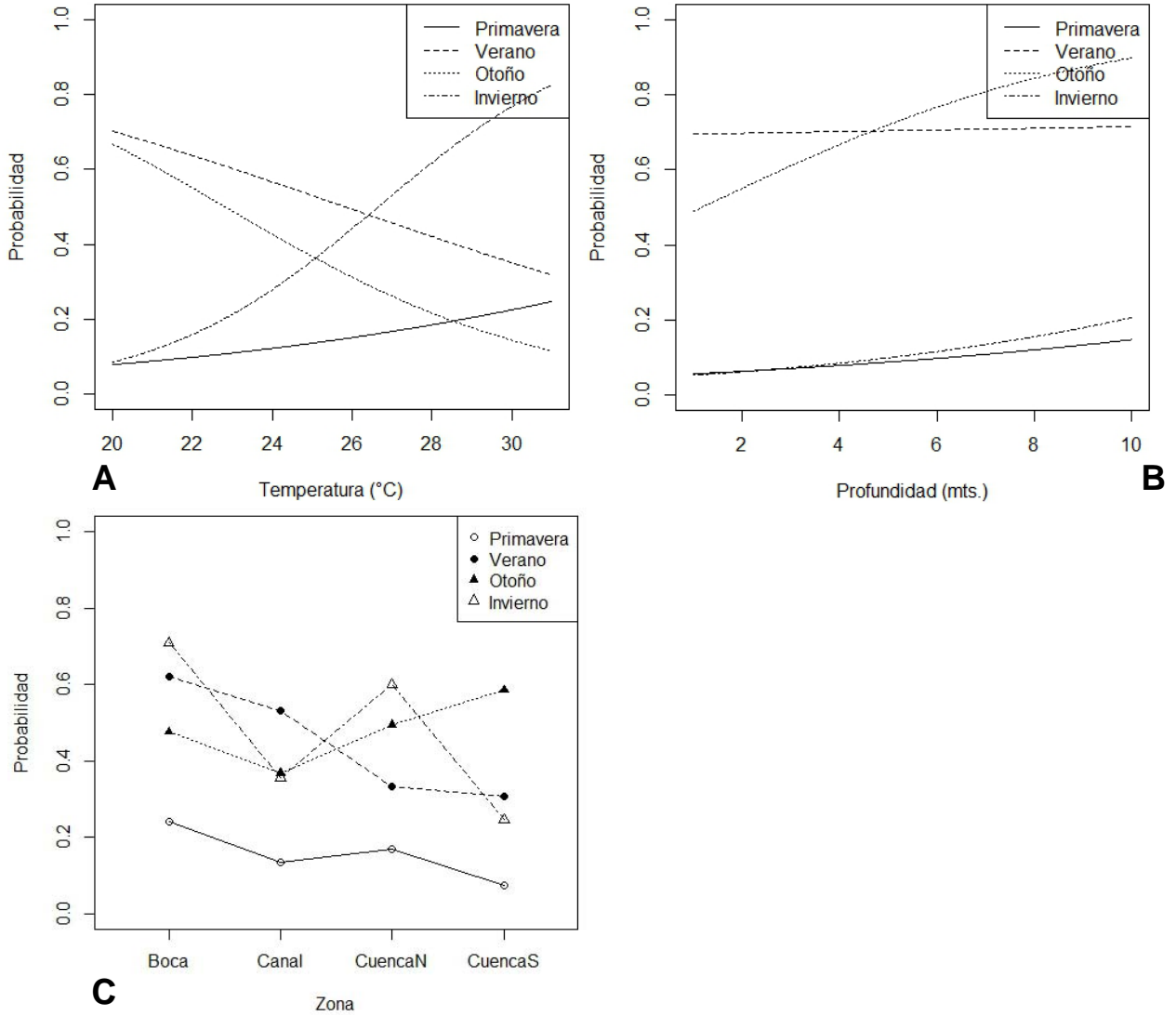


Figura 3. Modelos lineales generalizados que ilustran la relación de la probabilidad de ocurrencia del **desplazamiento** de los tursiones a las variables de temperatura (A), profundidad (B), y las zonas (C) durante el **ciclo anual 1995-1996**. Los valores más altos corresponden a una probabilidad más alta de la ocurrencia. Los gráficos muestran cómo la forma de la respuesta cambia para una variable particular mientras que el resto de las variables se llevan a cabo en su valor medio de la muestra. En el caso de la zona las líneas sólo unen los puntos de cada estación del año.

Alimentación

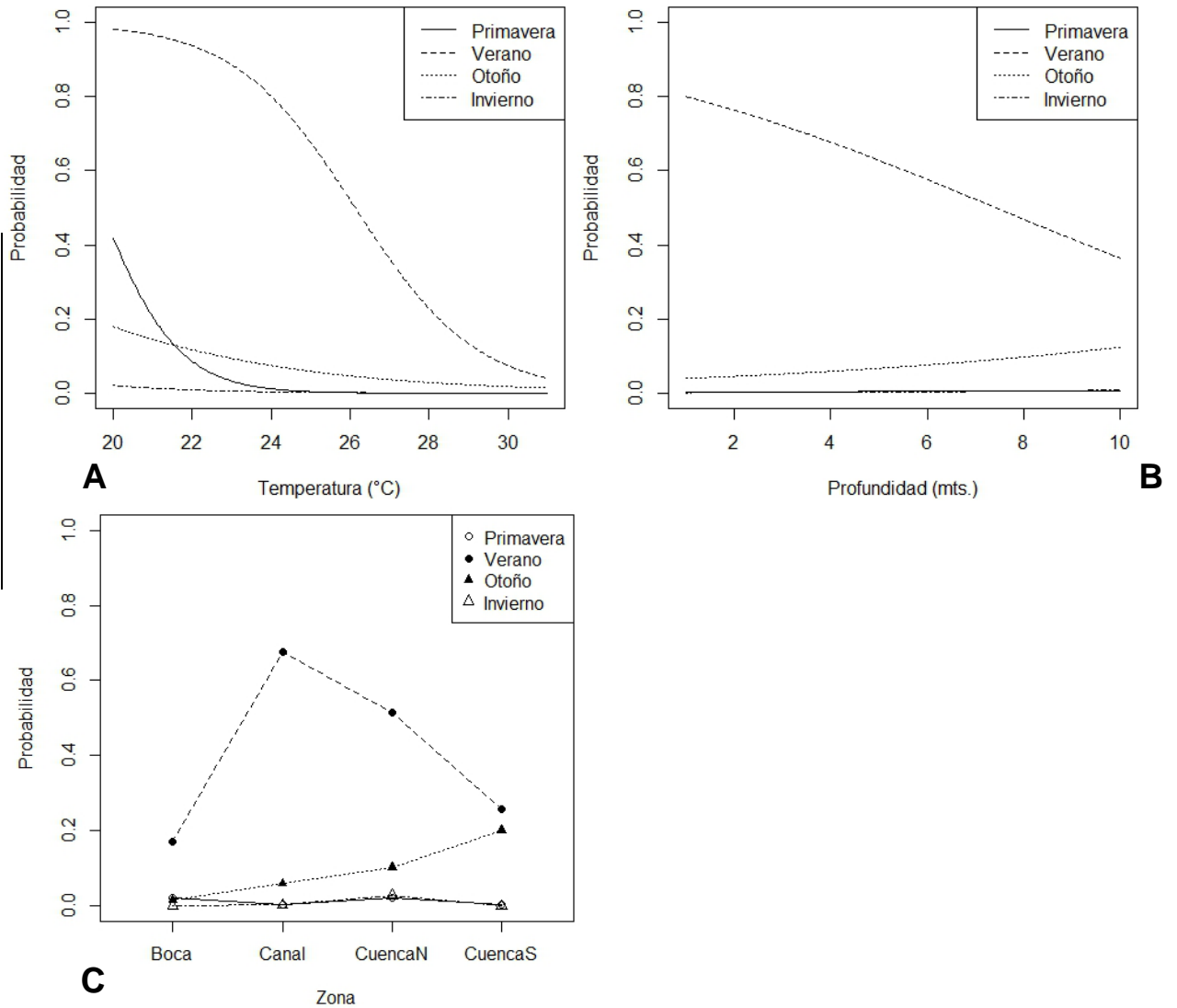


Figura 4. Modelos lineales generalizados que ilustran la relación de la probabilidad de ocurrencia de la **alimentación** de los tursiones a las variables de temperatura (A), profundidad (B), y las zonas (C) durante el **ciclo anual 1995-1996**. Los valores más altos corresponden a una probabilidad más alta de la ocurrencia. Los gráficos muestran cómo la forma de la respuesta cambia para una variable particular mientras que el resto de las variables se llevan a cabo en su valor medio de la muestra. En el caso de la zona las líneas sólo unen los puntos de cada estación del año.

Socialización

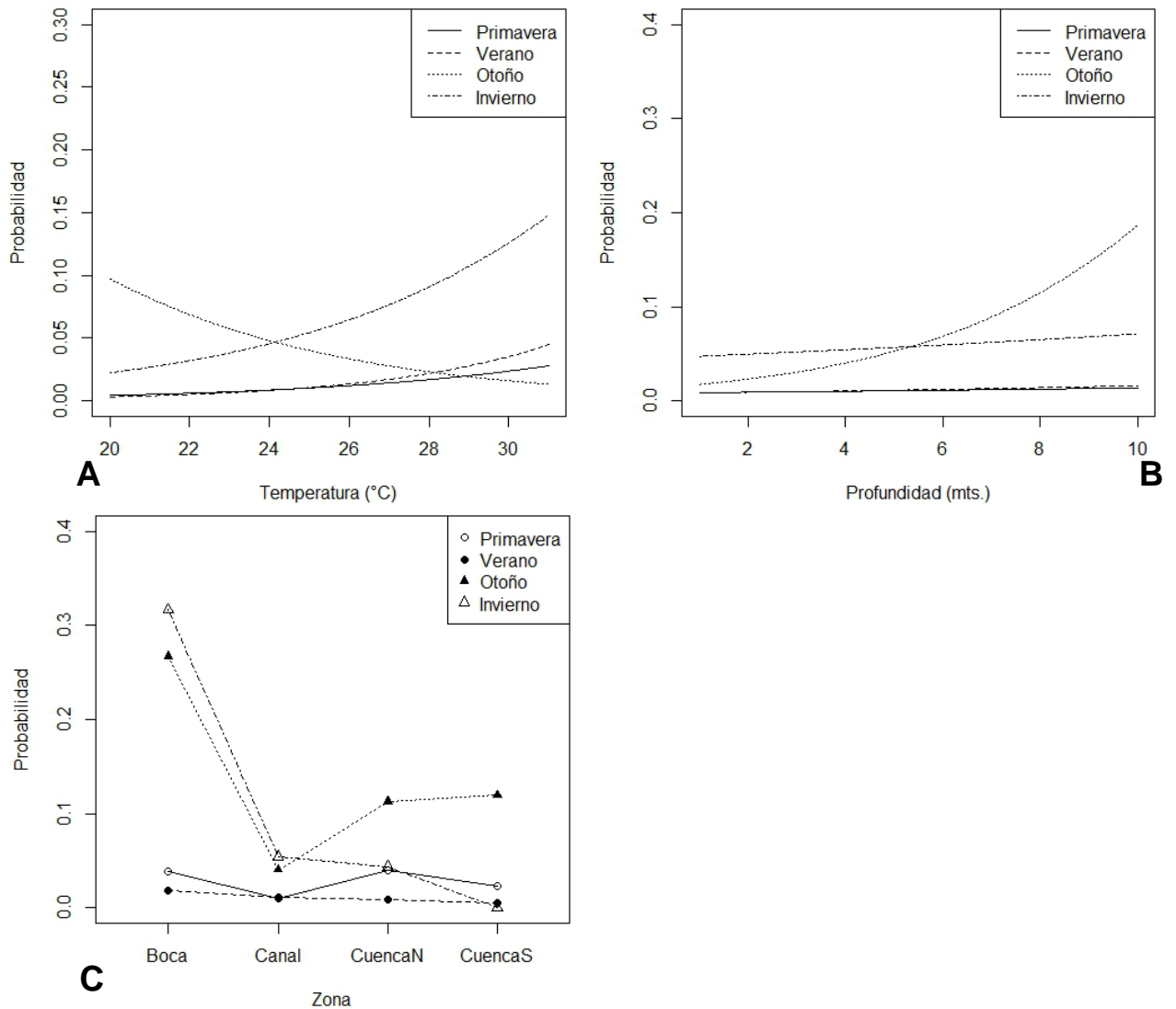


Figura 5. Modelos lineales generalizados que ilustran la relación de la probabilidad de ocurrencia de la **socialización** de los tursiones a las variables de temperatura (A), profundidad (B), y las zonas (C) durante el **ciclo anual 1995-1996**. Los valores más altos corresponden a una probabilidad más alta de la ocurrencia. Los gráficos muestran cómo la forma de la respuesta cambia para una variable particular mientras que el resto de las variables se llevan a cabo en su valor medio de la muestra. En el caso de la zona las líneas sólo unen los puntos de cada estación del año.

Descanso

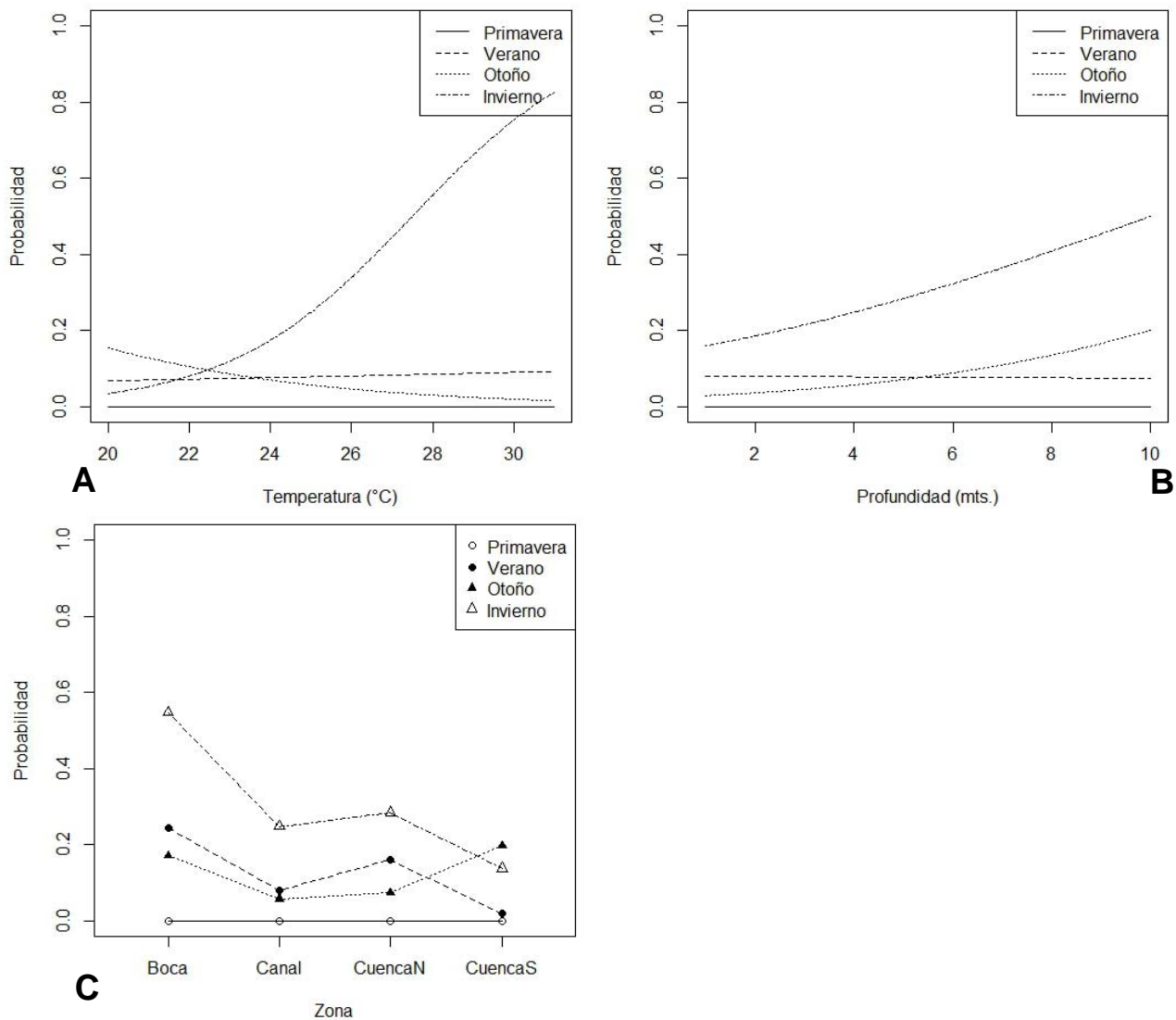


Figura 6. Modelos lineales generalizados que ilustran la relación de la probabilidad de ocurrencia del **descanso** de los tursiones a las variables de temperatura (A), profundidad (B), las zonas (C) durante el **ciclo anual 1995-1996**. Los valores más altos corresponden a una probabilidad más alta de la ocurrencia. Los gráficos muestran cómo la forma de la respuesta cambia para una variable particular mientras que el resto de las variables se llevan a cabo en su valor medio de la muestra. En el caso de la zona las líneas sólo unen los puntos de cada estación del año.

6.2. Modelos de maxent para el comportamiento de los tursiones durante el ciclo anual 1995-1996

Los mapas son las representaciones espaciales de los modelos de maxent, donde se muestran las áreas que presentan las condiciones para que los tursiones lleven a cabo sus actividades de desplazamiento (Fig. 7), alimentación (Fig. 8), socialización (Fig. 9) y descanso (Fig. 10). Estas áreas son predichas con base en las condiciones presentes al momento de registrar la actividad de los delfines y se generó un modelo por cada estación del año y conducta (excepto para el descanso en primavera). Se obtuvieron un total de 15 modelos.

Para visualizar los modelos como mapas binarios se aplicó como umbral de corte el mínimo de presencia de los datos de entrenamiento (“minimum training presence logistic threshold”) que indica el valor mínimo de probabilidad en el cual se presentó la especie (en éste caso la actividad).

En general, las condiciones ideales en la Ensenada de La Paz para que los tursiones realicen sus actividades estuvieron en temperaturas de 20 – 29 °C, en profundidades menores a los 6 metros. Éstas condiciones se presentaron mayormente en la boca y canal (zonas 4 y 3 respectivamente), que correspondieron, en su mayoría, a los lugares en donde se realizaron los registros. Sin embargo los modelos mostraron diferencias en las estaciones del año con respecto a las zonas que presentaban los sitios idóneos para que los delfines se desplacen, alimenten, socialicen y descansen.

Las áreas idóneas para que los delfines se desplacen estuvieron mayormente durante el otoño, de mayor a menor, en el canal, seguido de las cuencas noroeste (NO) y suroeste (SO), y boca (zonas 3, 2, 1 y 4 respectivamente) (Fig. 7C). En verano los sitios idóneos estuvieron en la boca, canal y las cuencas SO y NO (Fig. 7B). En primavera (Fig. 7A) e invierno (Fig. 7D) las condiciones ideales se presentaron en la boca, canal y en las cuencas NO y SO.

Las condiciones durante el otoño para que los delfines se alimenten estuvieron en las cuencas SO y NO, y canal (Fig. 8C). En primavera los sitios idóneos estuvieron mayormente en la boca y el canal, y en menor proporción en las cuencas (Fig. 8A). En verano, las áreas ideales se presentaron en el

canal, cuenca SO, boca y cuenca NO (Fig. 8B). Mientras que en invierno, las condiciones se encontraron principalmente en la cuenca NO, canal, algunas zonas de la boca y cuenca SO (Fig. 8D).

Los tursiones socializaron durante el otoño con las condiciones presentes en la boca, canal y ambas cuencas internas (Fig. 9C). Para el verano los sitios idóneos estuvieron en el canal, boca y las cuencas NO y SO (Fig. 9B). En primavera las áreas ideales se presentaron en la boca, canal y las cuencas SO y NO (Fig. 9A). Y en invierno, las condiciones estuvieron en la boca, canal, cuenca NO y en una pequeña porción de la cuenca SO (Fig. 9D).

En el otoño los sitios ideales para que los tursiones descansen estuvieron principalmente en la boca, canal y, en menor proporción, en las cuencas internas (Fig. 10B). En invierno (Fig. 10C) las condiciones se presentaron mayormente en la boca, cuenca NO y canal, y algunas zonas de la cuenca SO. Mientras que en verano, las áreas idóneas estuvieron presentes principalmente en la boca, canal, y porciones de ambas cuencas (Fig. 10A). No se registró ésta actividad en la primavera.

Desplazamiento

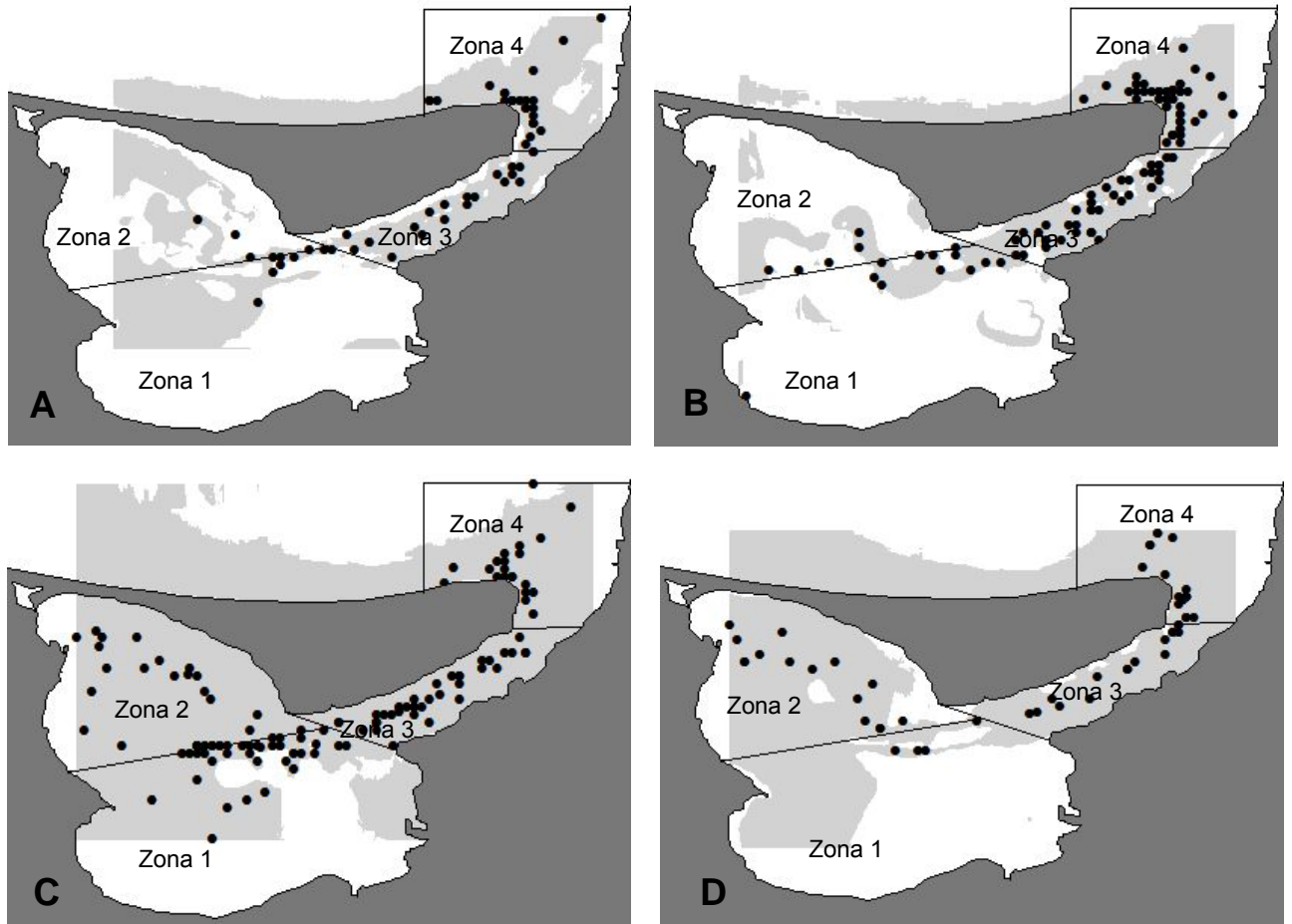


Figura 7. Modelos de maxent que ilustran las áreas que presentan las condiciones idóneas predichas (gris claro) dentro de La Ensenada de La Paz para la actividad de **desplazamiento** de los tursiones durante primavera (A), verano (B), otoño (C) e invierno (D) **del ciclo anual 1995-1996**. Los puntos negros representan los registros de los delfines mientras realizan esta actividad.

Alimentación

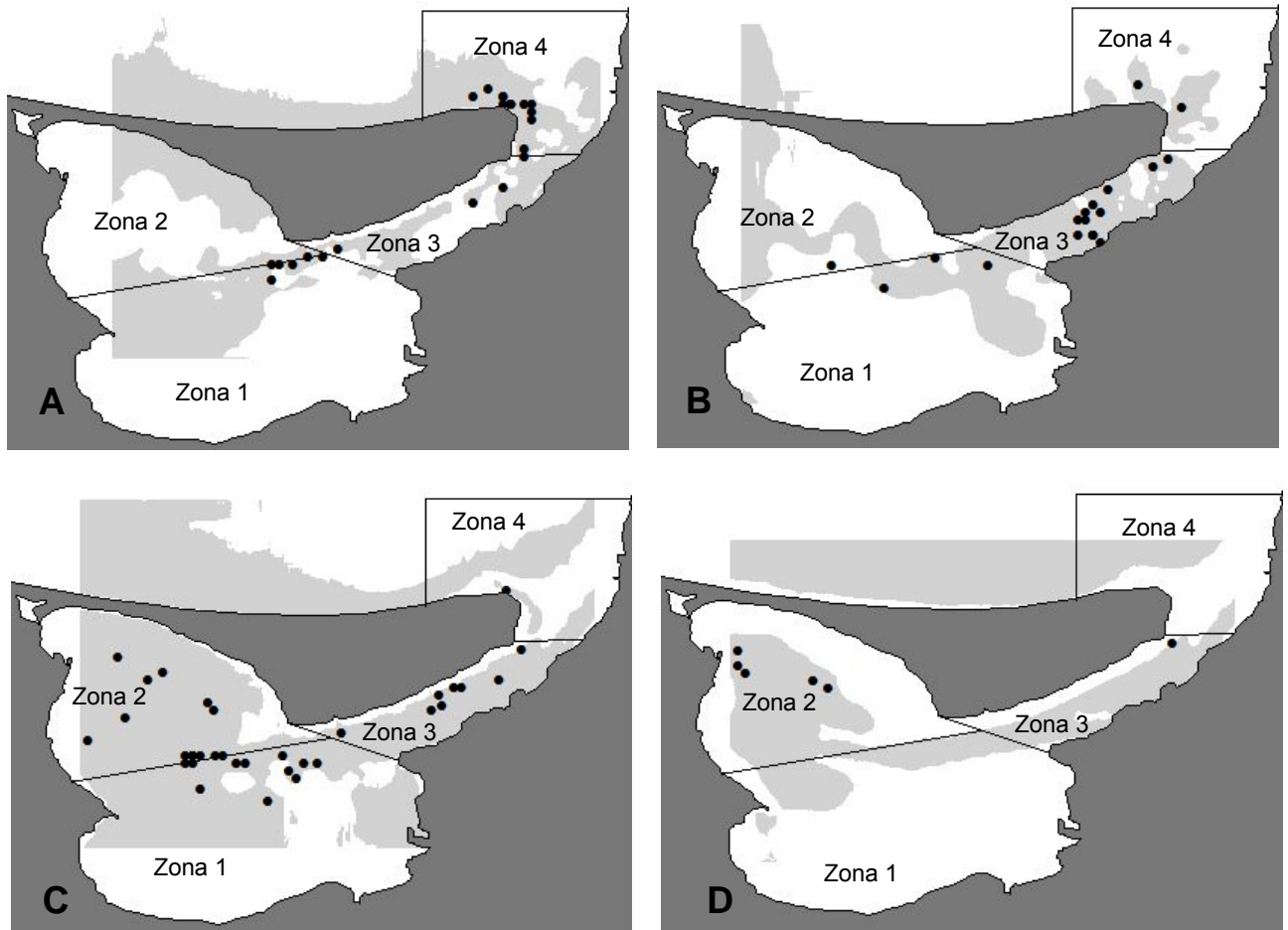


Figura 8. Modelos de maxent que ilustran las áreas que presentan las condiciones idóneas predichas (gris claro) dentro de La Ensenada de La Paz para la actividad de **alimentación** de los tursiones durante primavera (A), verano (B), otoño (C) e invierno (D) **del ciclo anual 1995-1996**. Los puntos negros representan los registros de los delfines mientras realizan esta actividad.

Socialización

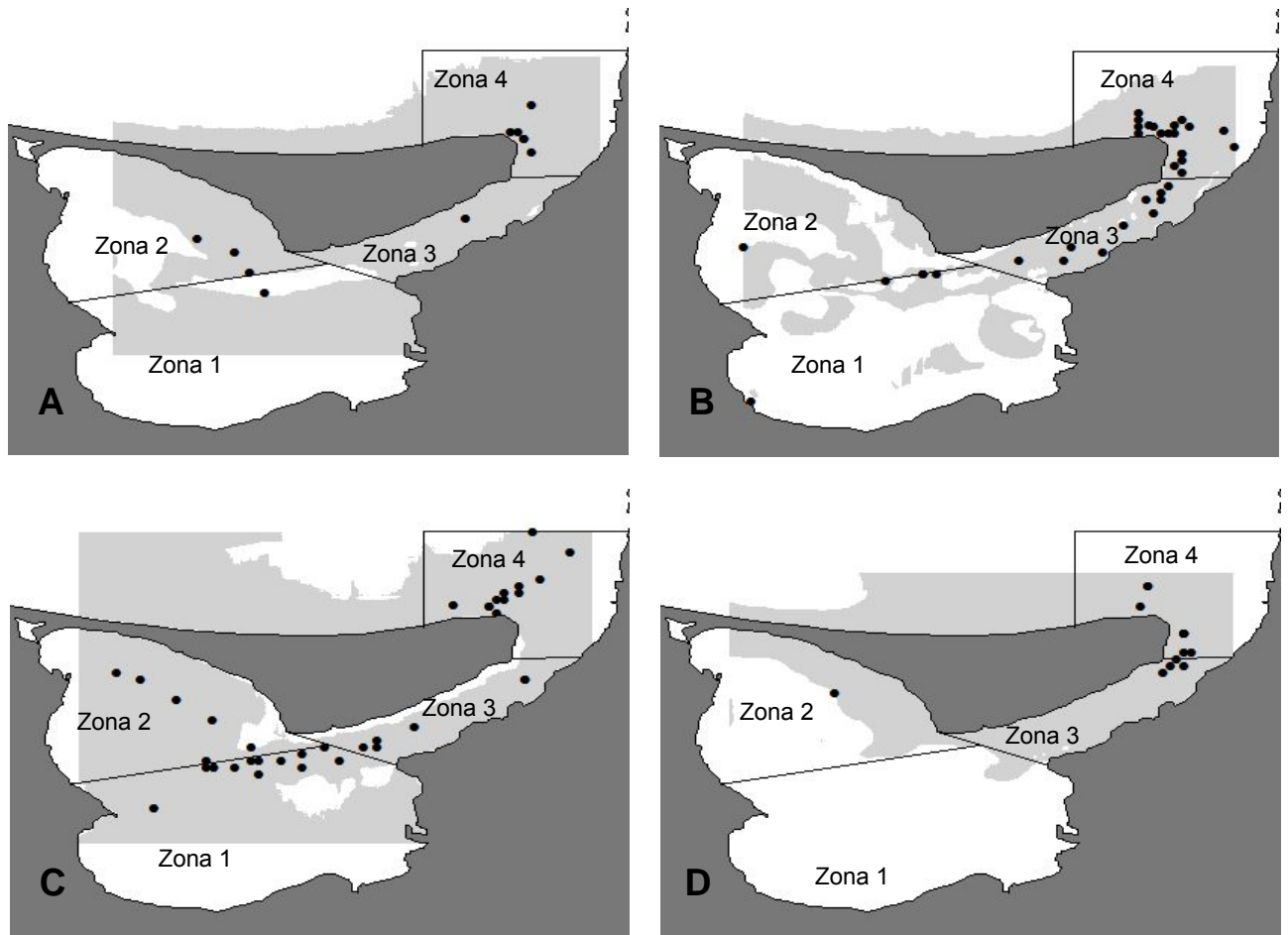


Figura 9. Modelos de maxent que ilustran las áreas que presentan las condiciones idóneas predichas (gris claro) dentro de La Ensenada de La Paz para la actividad de **socialización** de los tursiones durante primavera (A), verano (B), otoño (C) e invierno (D) **del ciclo anual 1995-1996**. Los puntos negros representan los registros de los delfines mientras realizan esta actividad.

Descanso

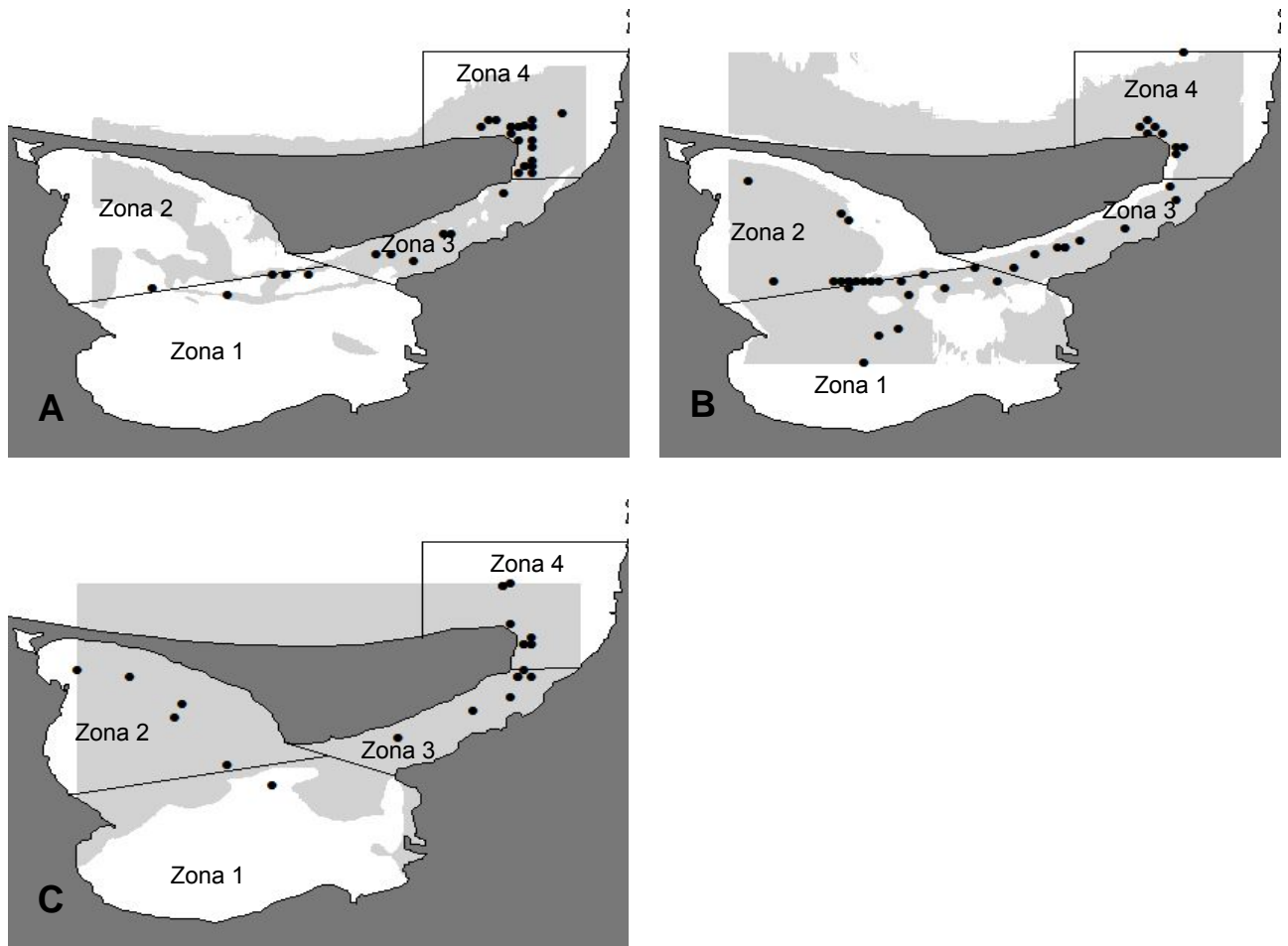


Figura 10. Modelos de maxent que ilustran las áreas que presentan las condiciones idóneas predichas (gris claro) dentro de La Ensenada de La Paz para la actividad de **descanso** de los tursiones durante verano (A), otoño (B) e invierno (C) **del ciclo anual 1995-1996**. No se registró ésta actividad en primavera. Los puntos negros representan los registros de los delfines mientras realizan esta actividad.

6.3. Evaluación de los métodos de modelación por medio de la curva ROC y con base en la información conocida de los tursiones en La Ensenada de La Paz durante el ciclo anual 1995-1996.

En general, el análisis ROC (por sus siglas en inglés) mostró valores de área bajo la curva (AUC, por sus siglas en inglés) que son considerados de regulares a muy buenos (en relación a la predicción) en ambos métodos (maxent y GLM). Sin embargo al comparar los 15 GLM con los 15 modelos de maxent, se observa que la mayoría de éstos (relación de 11:4) tienen valores de AUC más altos con respecto a los modelos lineales generalizados (Cuadro 2), esto indica que maxent tiene un mejor desempeño en sus predicciones que los GLM. Por mencionar un ejemplo, se puede notar que los AUC de los modelos de maxent para la alimentación en tres de las cuatro estaciones (verano = 0.916, primavera = 0.845, , otoño = 0.784) son mejores que los AUC de los GLM (verano = 0.834, primavera = 0.789, otoño = 0.770). A pesar de que el modelo de maxent para la socialización en primavera obtuvo un AUC extremadamente bajo (0.462) los registros están predichos en el mapa pero con alta sobrepredicción, esto no es necesariamente un error y se discute más adelante.

En los cuadros 3 y 4, a manera de resumen, se muestra la información proporcionada por las dos técnicas de modelado, con base en las figuras presentadas anteriormente, para la profundidad y las zonas. Estas variables mostraron más aproximación a lo observado en campo y es más evidente el cambio de uso del hábitat de los tursiones (Fig. 3 – 10). Se observan diferencias entre los resultados de ambos métodos con respecto a la profundidad, notándose que el 80% de los GLM indican que los delfines realizan sus actividades a profundidades mayores a 6 metros, mientras que el 87% de los modelos obtenidos con maxent muestran lo contrario (Cuadro 3). Con base en la información conocida con respecto a ésta variable, maxent está dando una información más acertada debido a que estos cetáceos en La Ensenada de La Paz, realizan sus actividades preferentemente a profundidades <7 metros.

Con respecto a las zonas, se muestran sólo las que presentaron una evidente alta probabilidad o mayor área predicha. Ambos métodos muestran información similar, denotando una mayor preferencia de los delfines por la boca y el canal de La Ensenada (zonas 4 y 3 respectivamente) lo que es congruente con la información conocida al respecto (Cuadro 4).

Al considerar que los resultados de maxent concuerdan con el comportamiento biológico de los delfines con respecto a la profundidad, y a que mostraron valores de AUC mayores a los GLM (relación 11:4), se decidió utilizar el algoritmo de máxima entropía para la generación de los modelos predictivos para el ciclo 2005-2006.

Cuadro 2. Valores del área bajo la curva (AUC) dadas por el análisis ROC, para los 15 modelos de maxent y los 15 modelos lineales generalizados del comportamiento de los tursiones en el ciclo 1995-1996 en La Ensenada de La Paz.

Estación del año- método/Comportamiento	Valores de AUC							
	Primavera		Verano		Otoño		Invierno	
	Maxent	GLM	Maxent	GLM	Maxent	GLM	Maxent	GLM
Desplazamiento	0.829	0.628	0.922	0.654	0.785	0.709	0.753	0.761
Alimentación	0.845	0.789	0.916	0.834	0.784	0.770	0.663	0.909
Socialización	0.462	0.733	0.909	0.735	0.779	0.739	0.884	0.856
Descanso	–	–	0.883	0.738	0.815	0.727	0.695	0.792

Cuadro 3. Resumen de la información proporcionada por los modelos de maxent y los modelos lineales generalizados del comportamiento de los tursiones con respecto a la profundidad en el ciclo 1995-1996 en La Ensenada de La Paz. Se muestra la profundidad que los delfines prefieren para realizar sus actividades en cada estación del año.

Estación del año- método/Comportamiento	Profundidad (metros)							
	Primavera		Verano		Otoño		Invierno	
	Maxent	GLM	Maxent	GLM	Maxent	GLM	Maxent	GLM
Desplazamiento	2 – 6	>6	2 – 6	2 – 8	2 – 6	>6	2 – 6	>6
Alimentación	2 – 5	>6	<7	<6	4 – 6	<8	>6	>6
Socialización	<6	>6	2 – 6	>6	6	>6	<6	>6
Descanso	–	–	2 – 4	<6	2 – 6	>6	>6	>6

Cuadros 4. Resumen de la información proporcionada por los modelos de maxent y los modelos lineales generalizados del comportamiento de los tursiones con respecto al uso de las zonas en el ciclo 1995-1996 en La Ensenada de La Paz (1 = Cuenca SO, 2 = Cuenca NO, 3 = Canal, 4 = Boca). Las zonas se muestran en orden de preferencia (de mayor a menor de izquierda a derecha) en donde los delfines realizan sus actividades en cada estación del año.

Estación del año- método/Comportamiento	Zonas de la Ensenada de La Paz							
	Primavera		Verano		Otoño		Invierno	
	Maxent	GLM	Maxent	GLM	Maxent	GLM	Maxent	GLM
Desplazamiento	4, 3, 2	4, 2, 3	4, 3, 1	4, 3	3, 1, 2	1, 2, 4	4, 3, 2	4, 2, 3
Alimentación	4, 2, 3	2, 4, 3	3, 1, 4	3, 2, 1	1, 2, 3	1, 2, 3	2, 3	2, 4, 3
Socialización	4, 3, 2	2, 1, 4	4, 3, 2	4, 3, 2	4, 2, 1	4, 1, 2	4, 3	4, 3, 2
Descanso	–	–	4, 3, 2	4, 2, 3	4, 3	1, 4, 2	4, 2, 3	4, 2, 3

6.4. Modelos predictivos de maxent del uso del hábitat de los tursiones para el ciclo anual 2005-2006

Los mapas de la figura 11 son las representaciones espaciales de los modelos de maxent para la temporada 2005-2006, donde se muestran las áreas que presentan las condiciones para la alimentación. Estas áreas son predichas con base en las condiciones presentes al momento de registrar la actividad de los tursiones en el ciclo 1995-1996 y proyectadas para ciclo 2005-2006.

Se generó un modelo por cada estación del año para la alimentación debido a la importancia que tiene ésta actividad en el área de estudio. Se obtuvieron un total de cuatro modelos. Para visualizar los modelos como mapas binarios se aplicó como umbral de corte el mínimo de presencia de los puntos de entrenamiento.

Los modelos para la primavera (Fig. 11A), otoño (Fig. 11C) e invierno (Fig.11D) produjeron una predicción mejor que al azar ($p < 0.05$), pero no para el verano ($p > 0.05$) (Fig. 11B). Esto puede notarse al observar que, en el mapa de verano ninguno de los puntos de registro donde los delfines se alimentan se encuentran dentro de las áreas de predicción, mientras que, el 94% de los datos de primavera, el 88% de otoño y el 95% de invierno sí están dentro de las áreas predichas. Cabe destacar que en las cuencas internas, en especial la SO (zona 1), las áreas que presentan las condiciones para que los tursiones se alimenten disminuyen en comparación al ciclo 1995-1996.

Los modelos mostraron diferencias en las estaciones del año con respecto a las zonas que presentaban condiciones predichas para que los tursiones se alimentaran. En el otoño las zonas favorables fueron principalmente la cuencas NO y SO seguidas del canal y boca (Fig. 11C). En invierno las zonas ideales se presentaron en la cuenca NO, canal, boca y, en menor proporción, en la cuenca SO, a pesar de que ésta última los delfines no la usaron para alimentarse en ésta temporada (Fig. 11D). En primavera las áreas idóneas se observaron principalmente en la boca y el canal (Fig. 11A). Para el verano, según el modelo, las condiciones estuvieron presentes

mayormente en el canal, boca, y cuenca NO, mientras que la cuenca SO aparentemente no las presenta (Fig. 11B).

Alimentación

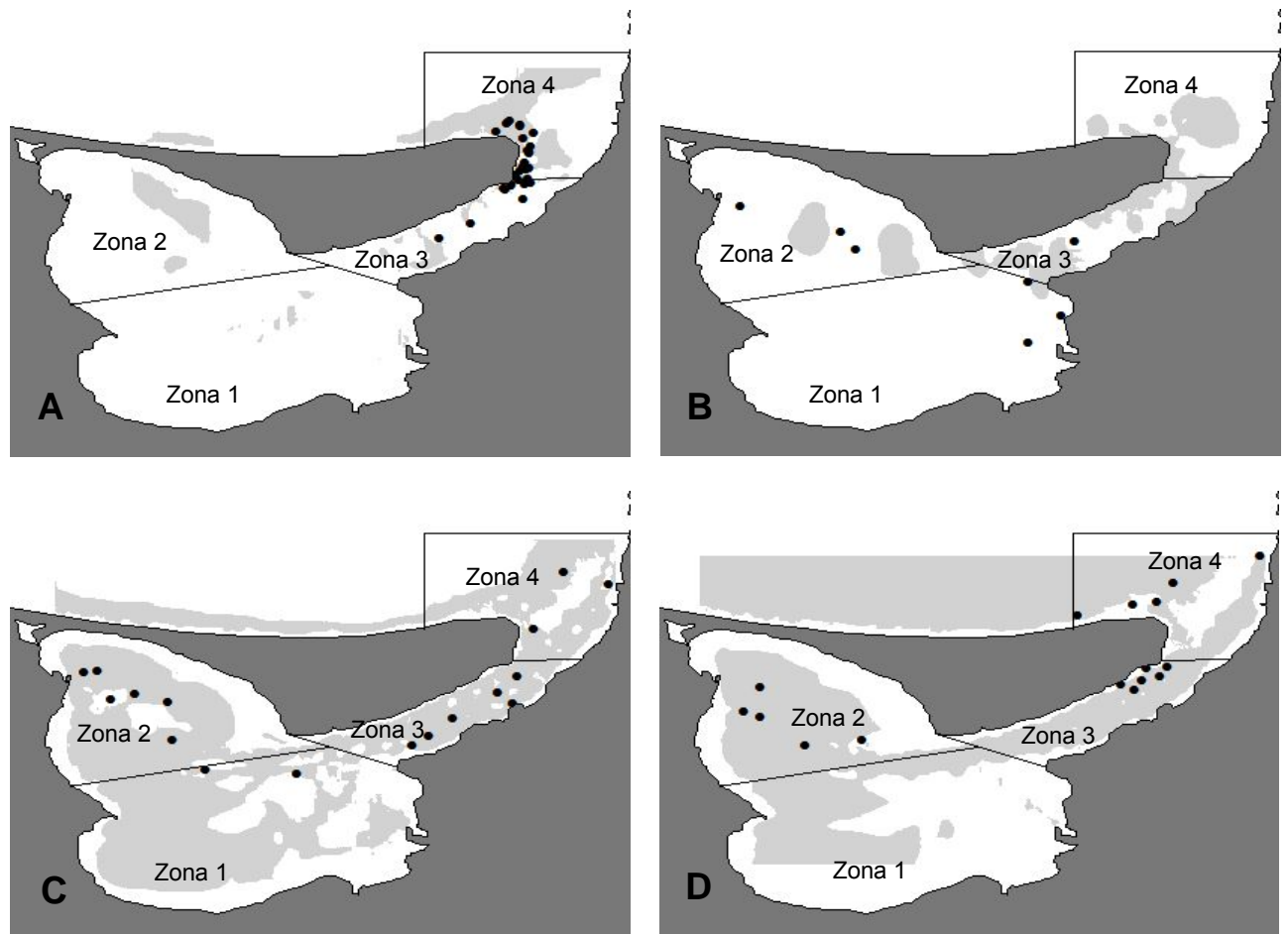


Figura 11. Modelos de maxent que ilustran las áreas que presentan las condiciones idóneas predichas (gris claro) dentro de La Ensenada de La Paz para la actividad de **alimentación** de los tursiones para la primavera (A), el verano (B), el otoño (C) y el invierno (D) **del ciclo anual 2005-2006**. Los puntos negros representan los registros de los delfines mientras realizan esta actividad.

7. DISCUSIÓN

7.1. Desempeño de los modelos lineales generalizados y maxent.

De los treinta modelos predictivos obtenidos en éste estudio para el ciclo 1995–1996 (15 GLM y 15 maxent), se observó que los maxent tuvieron un mejor rendimiento y ajuste a los datos y a la información sobre el comportamiento y uso del hábitat de los delfines en la Ensenada de La Paz. Ambos métodos en esencia extrapolan asociaciones entre los puntos de ocurrencia y los datos ambientales para identificar áreas de presencias predichas. Aunque los resultados pueden ser similares, como por ejemplo en el caso de las zonas (Cuadro 4), los métodos de modelación ofrecen resultados generalmente muy diferentes entre sí, incluso en ocasiones contradictorios (caso de la profundidad, Cuadro 3). Estas contradicciones pueden deberse a sesgos no considerados en el análisis, debido a que resulta difícil conocer si un modelo de distribución potencial es fiable (Hirzel y Guisan, 2002; Vaughan y Ormerod, 2003; Segurado y Araújo, 2004; Austin, 2007).

Entre los principales problemas en relación a la fiabilidad de un modelo se puede destacar, en primer lugar, que el muestreo esté mal diseñado o sea inadecuado, y genere una información insuficiente o irregular (Hirzel y Guisan, 2002; Vaughan y Ormerod, 2003; Austin, 2007), que da lugar a modelos sesgados en los que en general es imposible cuantificar el sesgo. Otra fuente de errores que a menudo no se toma en cuenta es la falta de precisión o fiabilidad de los datos de entrada (ya sea geográfica o taxonómica), así como la precisión en su localización (Menke *et al.*, 2009). También se pueden presentar, errores de identificación de especie o un tamaño de muestra insuficiente (Stockwell y Peterson, 2002; Hernández *et al.*, 2006; Papes y Gaubert, 2007; Pearson *et al.*, 2007; Wisz *et al.*, 2008). Al utilizar datos de presencia/ausencia, además de los problemas anteriores, se debe añadir la posibilidad de trabajar con una proporción de presencias menores a las ausencias en la muestra total (prevalencia desequilibrada). Esto muchas veces ocurre al identificar o considerar, erróneamente, una ausencia en un lugar en el

que sí vive la especie a modelar. Algunos métodos, sobre todo los que se basan en la regresión, son especialmente sensibles (p. e. GLM, GAM, etc.) a la prevalencia desequilibrada de los datos (Mcpherson *et al.*, 2004). Éste desequilibrio y la falta de superposición completa en los datos (p. e. la diferencia en la proporción de registros para los valores de una misma variable es muy grande), son el motivo por el cual muchas veces se obliga a depender en mayor medida de las especificaciones del modelo y menos en el apoyo directo de los datos (Gelman y Hill, 2007).

Cabe mencionar que de los problemas antes mencionados, la prevalencia desequilibrada y el tamaño de muestra podrían ser los que gobiernen los resultados en éste trabajo. Esto debido principalmente a la reducción que sufrió la muestra al momento de separar los conjuntos de datos por estación del año, afectando el número de registros disponibles por conducta para su modelación. Lo que pudo haber provocado que los GLM mostraran que los delfines llevan a cabo sus actividades a profundidades mayores a 6 m, lo cual representa un error debido a que la profundidad a la que los tursiones realizan sus actividades son <6m (Marcín-Medina, 1997, 2010). Por otro lado al tener pocos datos en las cuencas NO y SO, y como las demás actividades son también menores, hace que se sobrestime la socialización en las cuencas internas en primavera, provocando que éstas tengan prevalencia sobre el canal que es la zona preferente de los delfines para socializar esa temporada (Marcín-Medina, 1997). Puede que realizar otro tipo de análisis como dividir los datos en solo dos temporadas (p. e. temporada de lluvias y temporada seca o con respecto a vientos dominantes del sur o del norte) o hacer una investigación conjunta o complementaria para buscar en él área de estudio a todos los grupos que se encuentran en la zona durante el día, aportaría más datos al modelo (Marcín-Medina y Martínez-Meyer⁶ *com. pers.*).

Sin embargo maxent ha demostrado tener buen rendimiento con muestras pequeñas (con un mínimo de 7 registros de presencia), superando en términos de poder predictivo, a las herramientas más establecidas tales como GLM, GAM, modelos ambientales y métricas de disimilitud (Elith *et al.*, 2006; Guisan *et al.*, 2007; Meynard y Quinn, 2007; Graham *et al.*, 2008; Wisz *et al.*,

⁶ Instituto de Biología-UNAM

2008, éste estudio). Posiblemente éste buen rendimiento se deba a que el método de máxima entropía tiene un enfoque generativo (el modelado de la distribución de especies es directo), mientras que los métodos basados en la regresión son discriminativos. En un estudio realizado por Ng y Jordan (2001), maxent mostró mejor desempeño en muestras pequeñas, lo que coincide con estudios anteriores que indican que los métodos generativos dan mejores predicciones que los métodos discriminatorios cuando la cantidad de datos es pequeña.

Por otro lado, la medida de la bondad o ajuste de un método está normalmente fundamentada en una evaluación del error, que en modelación se mide como la proporción de casos clasificados incorrectamente por el modelo (error de comisión y error de omisión). El AUC es una medida válida de rendimiento relativo entre métodos en la misma área de estudio (Lobo *et al.*, 2008). Sin embargo, a pesar de ser independiente de la prevalencia y facilitar las comparaciones entre diferentes algoritmos y bases de datos, la curva ROC tiene sus limitaciones y no es una medida absoluta de la calidad del modelo, debido a que elige el umbral arbitrariamente con el valor 0.50. En éste valor se equilibran los errores de falsos positivos y falsos negativos, lo cual representa un problema debido a que son valorados de igual manera. Debido a esto, en los conjuntos de datos de presencia, es muy fácil de obtener altos valores de AUC si las ausencias se seleccionan de un área muy grande (Wisn *et al.*, 2008) como lo hizo maxent en el análisis ROC, con valores de AUC mayores a los GLM (con una proporción de 11:4) (Cuadro 2).

Sin embargo, en algunas ocasiones la validación del modelo puede resultar difícil, especialmente cuando se cuenta con pocas presencias y cada una de ellas es importante para definir el nicho del organismo modelado, ya que aporta información no incluida en ninguna otra presencia (Araújo y Guisan, 2006). Debido a esto algunos autores valoran muy positivamente la información proporcionada por el modelo al momento de elegir una determinada técnica, por lo que es recomendable que también se evalúen los resultados críticamente en cuanto a su coherencia espacial y a lo que se conoce de la historia natural de la especie (Guisan y Thuiller, 2005). Al realizar la inspección visual de los resultados de maxent del periodo 1995-1996 con los datos de localización y el mapeo, se pudo observar que los modelos no sobre ajustaban

los avistamientos (es decir, la predicción no se ajustó sólo a los registros de presencia con una predicción local), y predijeron una alta probabilidad de hábitat de los delfines en varias áreas donde no hay avistamientos. A diferencia de lo que ocurre con los GLM, si maxent predice “ausencia” donde existe la especie se trata de un error, sin embargo, predecir que un lugar es adecuado donde la especie está “aparentemente” ausente, no es necesariamente un error sino que ese lugar es zona potencial (Lobo *et al.*, 2007; Peterson *et al.*, 2008).

Si bien los GLM han sido las herramientas más utilizadas en estudios relacionados con delfines, en algunos de ellos se ha demostrado que éste tipo de modelos muestran algunas limitaciones en sus predicciones. Éstas limitaciones se atribuyen al reducido número de datos y es más probable que, en esos casos, los modelos que utilizan sólo registros de presencia presenten mejores predicciones que los GLM (Garaffo *et al.*, 2010). Sin embargo los modelos lineales generalizados siguen utilizándose para caracterizar o determinar el uso del hábitat de delfines y son una herramienta eficaz para determinar los factores que dominan su distribución cuando el tamaño de la muestra es considerable (Garaffo *et al.*, 2011; Santora, 2012.). Por el contrario maxent, que recientemente se ha utilizado en éste campo, ha obtenido buen desempeño con muestras relativamente pequeñas, no sólo en delfines si no también en otros cetáceos. Sin embargo, se ha reportado que maxent también tiene implicaciones negativas en su desempeño, dependiendo del tipo de datos (presencia, presencia-ausencia) y el tamaño de muestra. Obteniendo un mejor rendimiento del modelo cuando se utilizan datos de un ciclo anual completo, que cuando los datos son divididos por meses (Moura *et al.*, 2012; Pendleton *et al.*, 2012.; Thorne *et al.*, 2012).

Como éstos modelos se basan generalmente en diferentes supuestos sobre cómo los factores ambientales impulsan la distribución de especies y comunidades (Guisan y Zimmermann, 2000) no se puede garantizar que un método concreto sea el mejor para todas las situaciones (Segurado y Araújo, 2004; Johnson y Gillingham, 2005). Algunos métodos generalmente realizan predicciones mejores, debido a que tienen una mayor capacidad de resumir las relaciones útiles entre las variables de respuesta y las predictoras. Sin embargo, como el rendimiento de los modelos varía con el número de registros, supuestos y objetivos, escoger el apropiado depende del ejercicio a realizar

(Manel *et al.*, 2001; Segurado y Araújo, 2004). Y debido a que ningún método es superior en todas las circunstancias, se sugiere, siempre que sea posible, realizar los análisis aplicando diferentes técnicas (Hirzel y Lay, 2008). Posteriormente escoger la técnica más representativa y continuar con la misma durante el todo el proceso de modelación, evitará entrar en confusiones, incertidumbres y errores, sobre todo cuando se utilizan técnicas de diferentes familias (Peterson *et al.*, 2011). Debido a esto, una vez que se comprobó en éste estudio que los modelos de maxent presentaron mejores resultados que los GLM, se escogió máxima entropía para continuar con el proceso de modelación.

Los modelos explicativos o discriminativos buscan proporcionar una visión de los procesos ecológicos que producen patrones. Estos patrones se observan a partir de métodos estadísticos que determinan la relación entre una variable de respuesta y un conjunto de una o más variables explicativas. En contraste, los modelos predictivos buscan proporcionar una relación entre la variable de respuesta y una variable de serie o predictor (predictores), para su uso en la predicción de la probabilidad de presencia de la especie o estimar el número de un organismo en lugares nuevos, previamente no muestreados. Los modelos predictivos suelen utilizar técnicas de reducción de variables en la fase analítica y tienen como objetivo un modelo que predice el atributo ecológico(s) de interés a partir de un número limitado de predictores. El concepto de parsimonia (que la explicación más simple es lo mejor), es inherente a tales esfuerzos de modelado (Guisan *et al.*, 2002; Elith *et al.*, 2006; Hernández *et al.*, 2006). Debido a lo anterior, se puede esperar que el poder predictivo de los modelos del presente estudio podría también aumentar con el desarrollo y la inclusión de las variables ambientales que ofrecen un mayor vínculo con la presencia de los turiones.

7.2. Modelos de maxent para el ciclo anual 1995–1996.

Éste estudio representa el primer esfuerzo por usar maxent para modelar el uso del hábitat de los tursiones en La Ensenada de La Paz. Los modelos indican que las condiciones idóneas para que los delfines realicen sus diferentes actividades en el ciclo anual 1995–1996 (Fig. 7 – 10) se presentaron principalmente en el canal y la boca (zona 3 y 4 respectivamente), aunque en el otoño dichas condiciones también estuvieron presentes en las cuencas internas.

Maxent mostró que las áreas predichas para cada conducta variaron durante las temporadas del año, lo que permitió observar el orden de preferencia de zonas para cada actividad. Así por ejemplo, se pudo notar que para el otoño y el invierno las cuencas internas fueron idóneas para que los delfines se alimentaran, mientras que en primavera fue la boca (zona 4) y en el verano el canal (zona 3). Por otra parte al superponer los registros de presencia sobre los mapas de las predicciones, se notó: 1) que la información proporcionada por los modelos era correcta en la mayoría de los casos; y 2) que en ciertas zonas, las áreas idóneas eran predichas con base en pocos o un solo registro. Un ejemplo de esto último son los modelos para la alimentación en el invierno (Fig. 8D) y para la socialización en primavera (Fig. 9A), donde la zona 3 (canal) presentó las condiciones favorables para estas actividades en esas temporadas, predichas a partir de un solo registro. Los sitios idóneos predichos basados en escasos registros, no implica que sea un error predecir un lugar donde la especie está ausente, ya que esa área es potencialmente favorable al tener las mismas condiciones que otros lugares donde la especie sí está presente. Sin embargo, el uso de las áreas predichas también ésta condicionada por otros factores que determinan la distribución de la especie (Lobo *et al.*, 2007; Peterson *et al.* 2008). Debido a esto, otros factores (además de la temperatura y la profundidad) como la disponibilidad de alimento, corrientes de marea y régimen de vientos en La Ensenada de La Paz, son los que pudieron haber determinado el uso que le dan los tursiones a las áreas predichas (Marcín-Medina, 1997).

Los resultados del presente trabajo concuerdan con lo reportado por Marcín-Medina (1997), donde muestra que los delfines hacen un uso diferencial de la Ensenada de La Paz respecto a las estaciones del año. El desplazamiento la conducta predominante en las cuatro zonas. La socialización más frecuente en la boca (zona 4) en la primavera, verano e invierno. Y el descanso, principalmente, en la boca en verano e invierno; mientras que en el otoño en la cuenca SO (zona 1) (aunque en éste último caso el modelo de maxent del presente estudio no lo mostró así). Basándose en estudios realizados en diferentes partes del mundo, Marcín-Medina (1997) planteó: 1) que el predominio del desplazamiento se debe a que los delfines deben trasladarse para buscar sus presas, o desarrollar diferentes actividades; 2) que en otoño e invierno, los delfines se alimentan en las cuencas internas debido a una mayor disponibilidad de peces y sitios idóneos para la alimentación dentro de La Ensenada durante esas temporadas; y 3) que los tursiones se alimentaran en la boca y el canal en primavera y verano respectivamente, debido a que la disponibilidad del alimento era mayor en esas zonas y a que las corrientes eran menos intensas, lo que representa un menor gasto energético para la cobertura de áreas en busca de presas.

En los modelos de maxent se puede observar que muchos los sitios idóneos para que los delfines llevaran a cabo sus actividades, abarcan la línea costera. Esto se puede relacionar con la búsqueda de presas y alimentación individual de los tursiones, debido a que cerca de la costa las profundidades son menores (Marcín-Medina, 1997).

Cabe resaltar, que los modelos de maxent fueron los que mejor mostraron que las profundidades a la que los delfines llevaban a cabo sus actividades eran menores a 7 m y fue la variable más informativa para explicar la distribución de los tursiones. Éste análisis no se había realizado con anterioridad para 1995–1996, y es importante saber la profundidad preferente de estos cetáceos, ya que ésta fue uno de los factores que determinaron el uso de La Ensenada de La Paz en los años posteriores como se discute más adelante.

7.3. Modelos predictivos de maxent para el ciclo anual 2005–2006.

Al generar los modelos predictivos para el periodo 2005 - 2006, se pudo observar que estos muestran que las áreas con condiciones favorables para que los delfines se alimenten disminuyeron con respecto al primer ciclo. Lo anterior se traduce en la diferencia de usos de zonas entre un periodo y otro, notándose que en el ciclo 1995–1996 hay un uso mayor de las cuencas internas (zonas 1 y 2), principalmente de la cuenca suroeste (zona 1), que en el ciclo 2005–2006. Sin embargo las condiciones se siguen presentando mayormente en el canal y en la boca (Fig. 11). Al validar los modelos con los datos de presencia para el 2005 - 2006, se pudo constatar que en tres de ellos más del 85% los registros de presencia quedaban dentro del área predicha, por lo que se consideran buenos modelos predictivos (Fig. 11 A, C y D).

Es importante mencionar que la información predicha por los modelos predictivos de maxent, es similar a la encontrada por Marcín-Medina (2010) en su estudio realizado en La Ensenada de La Paz para el ciclo anual 2005–2006. En éste estudio se reporta: 1) que los tursiones llevan a cabo un uso diferencial de las zonas siendo el canal (zona 3) la más importante, después la boca (zona 4) y la cuenca noroeste (zona 2); 2) la ruta de desplazamiento preferencial de los delfines es cercana a la línea de costa (\leq a 5 m), en aguas poco profundas (\leq a 6 m) (como también se observa de nuevo en los resultados de maxent para éste ciclo anual); 3) que en diez años (1995 al 2006), los tursiones han disminuido el uso que realizan de La Ensenada; 4) que hay un decremento, no sólo de su actividad de alimentación, si no también en su socialización y descanso; y 5) un aumento en el desplazamiento de los delfines durante el verano y la disminución de su actividad de alimentación, atribuida a la necesidad de desplazarse más en busca de alimento, debido a una menor disponibilidad de sus presas dentro de La Ensenada.

Por otro lado, los modelos predicen o sobrepredicen sitios idóneos para la alimentación de los delfines en lugares en donde no hay registros de ésta actividad para el 2005–2006 (p. e. en la cuenca suroeste (zona 1) en otoño). Es posible que éstos sitios no hayan sido utilizados por otros factores (a parte de

la profundidad y la temperatura) biológicos, físicos y/o antropogénicos, que intervienen en la distribución de los tursiones, los cuales también provocaron los cambios de su comportamiento y la disminución del uso del hábitat a través de los años.

Los modelos de maxent nuevamente indicaron que la profundidad fue la variable más informativa, determinando la disminución de condiciones idóneas para los delfines en La Ensenada de La Paz. Lo anterior puede deberse a que la profundidad en el área de estudio ha sufrido cambios inducidos por azolve, tormentas tropicales, huracanes y dragados, llegando a ser un factor que determinó el cambio de uso de hábitat de los tursiones. Debido a éstos cambios en la profundidad la cuenca SO (zona 1) ya no es utilizada por los delfines para alimentarse por los dragados que ahí se realizan, mientras que, a la mitad de la boca (zona 4) hay un bajo que aflora cuando hay marea baja e impide el paso de los delfines por dicha área (Marcín-Medina, 2010; Jiménez-Illescas y Marcín-Medina *com. pers.*, 2011; Jiménez-Illescas y Marcín-Medina, *en prep.*)

Por otra parte, el ruido producido por las maquinas de dragado es otro factor que influye en la distribución de los tursiones. Esto probablemente ha sido otro motivo por el cual los delfines no hacen uso de la cuenca SO (zona 1), y el uso del canal (zona 3) ha disminuido, debido a que el disturbio por ruido tiene un alto impacto en su comportamiento. Lo anterior provoca que cambien su ruta de desplazamiento (lo cual los pone en otro tipo de riesgo) o abandonen la zona (Marcín-Medina, 2010; Marcín-Medina *com. pers.*, 2011).

Por último, otro factor muy importante que actualmente afecta la distribución de los tursiones son las embarcaciones que se presentan en La Ensenada de La Paz. Las embarcaciones han causado un gran impacto en el comportamiento y uso de La Ensenada de los tursiones, debido a que muchas de ellas les cortan el paso, navegan cerca de los delfines a altas velocidades y en algunas ocasiones les pasan por encima, sin nombrar también el impacto acústico que estas les provocan, sobre todo las motos acuáticas. El tráfico marino predomina en las rutas de los tursiones, principalmente en el canal (zona 3) y la boca (zona 4). Éste tráfico provoca, entre otras reacciones, que los delfines realicen buceos prolongados o se alejen de la zona, lo que con lleva a un cambio en el uso del hábitat, alejándose de sus áreas preferidas de

alimentación o reproducción, o salgan de La Ensenada (Marcín-Medina y Moreno-Zúñiga observaciones personales 2006; Marcín-Medina, 2010). Por otro lado, el uso de la cuenca noroeste (zona 2) para que los delfines se alimenten, ha disminuido como consecuencia del acoso que sufren por parte de los pescadores y al incremento del tráfico de embarcaciones. El acoso consiste en acercarse a alta velocidad a los delfines cuando se alimentan para lanzar sus redes, ya que los tursiones son usados como indicadores para asegurar la extracción del recurso con un menor esfuerzo. Lo anterior provoca que los delfines alteren su conducta y se alejen de la zona (Marcín-Medina, 2010; Marcín-Medina *com. pers.*, 2011).

Por otro lado, en el estudio realizado por Marcín-Medina (2010) para el ciclo 2005–2006, se utilizaron GAM de manera exploratoria, encontrando que estos modelos mostraban, de manera general, la misma información que los métodos estadísticos (χ^2) utilizados en el mismo estudio para describir el uso del hábitat de los tursiones. En dicho estudio los modelos se realizaron con todos los datos del ciclo anual (no se dividieron por estaciones como en el presente estudio), sin embargo el ajuste no fue del todo satisfactorio, debido a que el tamaño de muestra tal vez no era suficiente (Marcín-Medina *com. pers.*, 2011). Los GAM también han sido utilizados en estudios sobre cetáceos y se ha demostrado que la calidad y cantidad de datos es importante para que su desempeño sea bueno. Esto debido a que los modelos aditivos generalizados requieren una gran cantidad de datos, aunado a que los resultados estadísticos y modelos espaciales en la mayoría de los casos han tenido problemas para describir las verdaderas asociaciones de hábitat (Crawley, 2007; Beekmans *et al.*, 2010; Soberón *com. pers.*, 2012). Las técnicas como los GAM manejan autocorrelación espacial mediante la búsqueda de patrones no lineales en los datos primarios, por lo que si la muestra no es suficientemente grande los modelos se convierten inherentemente menos útiles (Corkeron *et al.*, 2011). Los resultados expuestos en el presente estudio son comparables y similares a los del trabajo de Marcín-Medina (2010) en lo que respecta a su análisis estadístico realizado por temporadas para la conducta de alimentación. Esto indica el buen rendimiento de maxent al predecir espacio-temporalmente, en el ciclo 2005–2006. Los resultados ilustran que la selección de los modelos depende del contexto, es decir, se da información sobre el rendimiento de un

algoritmo determinado en una población de datos. Y se valida tanto la estabilidad como la fiabilidad de los modelos de distribución al observar que tanto es afectado por el número de presencias empleadas para generarlo. Sin embargo, los modelos realizados con un bajo número de presencias, pueden ser útiles para diseñar campañas dirigidas a zonas de poco muestreo o donde no se ha realizado (Mateo *et al.*, 2011; Jiménez-Valverde *et al.*, 2012).

En el modelado de distribución de especies, la capacidad de discriminación de un modelo sólo tiene sentido para una especie particular en un área geográfica determinada (Miller, 2010). Esto se debe a la representatividad de los cambios del medio ambiente con el contexto geográfico y temporal, lo que inevitablemente implica cambios en la distribución de la probabilidad de la presencia. Los estudios comparativos que tengan la intención de generalizar sus resultados sólo sobre la base de la capacidad de discriminación de los modelos, no pueden ser extrapolados. Debido a lo anterior, la evaluación de calibración se recomienda especialmente cuando los modelos están destinados a ser transferidos en el tiempo o el espacio. Después las predicciones se generan combinando el modelo ajustado con los valores de datos de prueba y los valores predichos se comparan con los valores observados (Miller, 2010; Jiménez-Valverde *et al.*, 2012). Por lo anterior los modelos para la actividad de alimentación fueron ajustados primero para el ciclo 1995–1996 y posteriormente su predicción para el 2005–2006 fue evaluada con los registros de la actividad de alimentación para éste ciclo anual. Los contrastes entre los sitios ocupados y desocupados en el área de estudio son el enfoque del modelo, también es probable que sea la elección más ecológicamente realista, por lo que su veracidad se complementa con la información conocida sobre la especie (Peterson *et al.*, 2000; Elith *et al.*, 2011).

Es importante mencionar que hay casos en donde un buen rendimiento en los datos de presencia-ausencia de la distribución actual no implica necesariamente una predicción efectiva de la distribución potencial (Phillips y Dudik, 2008). Esto ha quedado demostrado cuando los modelos pueden hacer predicciones muy diferentes del área bajo el cambio de condiciones ambientales (Pearson *et al.*, 2006; Jiménez-Valverde *et al.*, 2008; Elith y Graham, 2009; Miller, 2010). Esto puede deberse a que los modelos no

incorporan las dinámicas de los procesos ecológicos, por lo cual han sido criticados (Pearson *et al.*, 2006).

Por otra parte, el incremento de la complejidad del modelo no está necesariamente asociado con un mejor poder predictivo (Pearce y Ferrier, 2000). Sin embargo, a menudo las variables pueden ser insuficientes o demasiadas para modelar y la falta o exceso de variables que contribuyan positiva o negativamente al patrón de distribución espacial observado (variables independientes con escaso poder predictivo), puede derivar en una relativa predicción pobre en los modelos (Hernández *et al.*, 2006). Por lo anterior, es posible que el desempeño de los modelos utilizados en el presente estudio haya sido también limitado por la naturaleza de la disposición de los conjuntos de datos ambientales de la cual se derivaron las covariables.

Puede ser que incorporar otras variables que determinan el uso del hábitat de los tursiones en La Ensenada de La Paz dé a los presentes modelos una eficiencia más alta. Como por ejemplo, la marea ha sido documentada como una variable que también influye en la distribución de estos cetáceos en estudios recientes (Bailey y Thompon, 2010; Fury y Harrison, 2011). Particularmente en La Ensenada se ha reportado que la marea es un factor importante para que los delfines hagan un uso diferencial de las zonas debido a que sus actividades las realizan, mayormente, durante las fases de flujo y reflujos de la marea. Durante éstas fases los tursiones pueden entrar a sitios menos profundos, y tener un menor gasto energético, ya que les permite tener mayor eficiencia en la captura de presas y mantener una posición estacionaria durante el descanso (Marcín-Medina, 1997 y 2010). Otra variable podría ser el tráfico marino ya que se ha demostrado también que puede limitar el número de delfines y su distribución en el área de estudio. Aunado al impacto acústico que también llegan a representar (Marcín-Medina, 2010), esto también se ha documentado recientemente en otros estudios (Lusseau y Higham, 2004; Higham *et al.*, 2008; Manna *et al.*, 2010), por lo que incluirla podría ser útil en futuras mejoras de estos modelos.

Los resultados del presente estudio indican la importancia de utilizar técnicas de modelado para observar el uso del hábitat de los delfines, cuando los datos disponibles son limitados o cuando las ausencias no están disponibles o bien no existe un muestreo en algún área. Los resultados de los

modelos obtenidos con maxent, pueden ser utilizados para hacer frente a la gestión de preocupaciones. Particularmente en las zonas donde las condiciones disminuyen para que los delfines lleven a cabo sus actividades, debido a que maxent es especialmente informativo al respecto, ya que presentaron un mejor desempeño en comparación con los GLM y los GAM.

La naturaleza es compleja y heterogénea, por lo que no es razonable esperar que los modelos nos reflejen con precisión los mecanismos inherentes a un proceso espacio-temporal tan complejo como es la distribución de las especies (Mateo *et al.*, 2011). Y aunque no existe un consenso acerca de cómo estos tipos de modelos pueden realizarse para predecir la distribución de los cetáceos en el mundo real, las predicciones de los modelos espaciales ofrecen una divisa responsable para dar prioridad a la conservación y gestión de áreas importantes dentro de La Ensenada de La Paz, donde ésta población de delfines lleva a cabo sus actividades de alimentación, socialización y descanso.

8. RECOMENDACIONES

Se ha demostrado que los modelos maxent superan constantemente a los métodos más establecidos usados en estudios sobre cetáceos como los GAM y GLM especialmente cuando los tamaños de las muestras son pequeños. Por ello se recomienda su uso para futuros trabajos en La Ensenada de La Paz, cuidando siempre la cantidad y calidad de datos para no caer en errores de interpretación.

Los modelos de distribución de especies representan una información que sintetiza relaciones entre especies y variables ambientales que serían difíciles de interpretar o incluso de apreciar por otros medios. Es una técnica en evolución donde aún queda mucho trabajo por hacer desde el punto de vista metodológico, especialmente a la hora de incluir los factores espacial, temporal y biótico. La capacidad de construir modelos más realistas está limitada por nuestra comprensión de los sistemas ecológicos y por los datos disponibles, a veces insuficientes. A pesar de estas limitaciones, un elevado número de estudios han demostrado su utilidad en campos en los que pocas técnicas nos pueden brindar ayuda para entenderlos, como predecir zonas potenciales de uso de los organismos. Debido a lo anterior, se recomienda tener los suficientes antecedentes biológicos, monitoreos sobre el comportamiento de los delfines e impactos a los que se ven sujetos, con el objeto de contar con suficiente información que complemente, justifique o contraponga los resultados del o los modelos.

En un futuro es recomendable incluir tanto las fases de marea como el impacto antropogénico, en especial las embarcaciones presentes en La Ensenada de La Paz, como variables a los modelos de maxent. Esto tiene la finalidad de mejorarlos y obtener resultados óptimos y representativos, ya que sería de suma importancia poder explicar que sucedería con ésta población de delfines si el número de embarcaciones sigue aumentando y no se regulara su tránsito en el área de estudio.

Estos modelos pueden ser utilizados también para encontrar otras zonas potenciales para que los delfines lleven a cabo sus actividades de alimentación, socialización y descanso fuera de La Ensenada de La Paz, lo que permitirá

tener una predicción de los sitios donde podrían estar presentes los tursiones cuando no entran o no se encuentran dentro de La Ensenada.

9. CONCLUSIONES

- ✎ Maxent representó mejor la información biológica conocida sobre los tursiones en La Ensenada de La Paz para el ciclo 1995–1996, mientras que los GLM seleccionan una respuesta monótona.
- ✎ El rendimiento de los modelos predictivos depende de la cantidad de datos y el número de variables utilizadas
- ✎ La profundidad fue la variable que mejor explicó la distribución y el uso del hábitat de los tursiones en ambos ciclos anuales. Debido al cambio que ésta ha sufrido a través de los años
- ✎ Maxent mostró que las áreas idóneas en el ciclo 2005–2006 para la alimentación de los delfines en La Ensenada, disminuyen con respecto al ciclo 1995–1996.
- ✎ Maxent demostró ser útil para el modelado espacial de la distribución, comportamiento y uso del hábitat del tursión en La Ensenada de La Paz.

10. REFERENCIAS

- Acevedo-Gutiérrez, A. 1989. Uso del área por el tursión (*Tursiops truncatus*) en la Ensenada de La Paz, durante el verano de 1987. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California Sur, 115 p.
- Acevedo-Gutiérrez, G. A. 1991. Behaviour and movements of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in the entrance to Ensenada de La Paz, Mexico. *Aquatic Mammals*, 17(3): 137-147.
- Ainley, D. G., D. Jongsomjit, G. Ballard, D. Thiele, W. R. Fraser y C. T. Tynan. 2012. Modeling the relationship of Antarctic minke whales to major ocean boundaries. *Polar Biology* 35:281–290
- Álvarez-Arellano, A. D.; H. Rojas-Soriano y J. J. Prieto-Mendoza. 1997. Geología de la Bahía de La Paz y áreas adyacentes. 13-29. En: Urbán-Ramírez, J. y M. Ramírez-Rodríguez (Eds.). La Bahía de La Paz. Investigación y Conservación. Universidad Autónoma de Baja California Sur-Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-SCRIPPS, México, 345 pp.
- Araújo, M. B. y A. Guisan. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 33: 1677-1688.
- Araújo, M. B. y C. Rahbek. 2006. How does climate change affect biodiversity? *Science*, 313, 1396–1397.
- Araújo, M. B. y P.H. Williams. 2000. Selecting areas for species persistence using occurrence data. *Biological Conservation*, 96: 331–345.
- Austin, M. 2007. Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling* 200: 1-19.
- Ballance, L. 1992, Habitat use patterns and ranges of the bottlenose dolphin in the Gulf of California, Mexico. *Marine Mammal Science* 8(3): 262-274.
- Baumgartner, M. F., TVN Cole, P. J. Clapham y B. R. Mate. 2003. North Atlantic right whale habitat in the lower Bay of Fundy and on the SW Scotian Shelf during 1999–2001. *Marine Ecology Progress Series*, 264:137–154.
- Beekmans, B.P.M., J. Forcada, E. J. Murphy, H. J.W. De Baar, U. V. Bathmann y Andrew H. Fleming. 2010. Generalised additive models to investigate

- environmental drivers of Antarctic minke whale (*Balaenoptera bonaerensis*) spatial density in austral summer. *Journal of Cetacean Research and Management*, 11(2): 115–129.
- Brown, J. H., D.W. Mehlman y G.C. Stevens. 1995. Spatial variation in abundance. *Ecology* 76, 2028–2043.
- Cañadas, A., R. Sagarminaga, R. De Stephanis, E. Urquiola y P.S. Hammond. 2005. Habitat preference modelling as a conservation tool: proposals for marine protected areas for cetaceans in southern Spanish waters. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 15: 495–521
- Cañadas, A., R. Sagarminaga, S. García-Tiscar. 2002. Cetacean distribution related with depth and slope in the Mediterranean waters off southern Spain. *Deep-Sea Res I* 49:2053–2073
- Carretta, J. V., B. L. Taylor y S. J. Chivers. 2001. Abundance and depth distribution of harbor porpoise (*Phocoena phocoena*) in northern California determined from a 1995 ship survey. *Fishery Bulletin* 99:29–39.
- Christiansen, F., D. Lusseau, E. Stensland y P. Berggren. 2010. Effects of tourist boats on the behaviour of Indo-Pacific bottlenose dolphins off the south coast of Zanzibar. *Endangered Species Research*, 11: 91–99.
- Clark, J. D., J. E. Dunn y K. G. Smith. 1993. A multivariate model of female black bear habitat use for a geographic information system. *Journal of wildlife management*, 57(3):519-526.
- Corkeron, P. J., G. Minton, T. C. K. Findlay, A. Willson y R. Baldwin. 2011. Spatial models of sparse data to inform cetacean conservation planning: an example from Oman. *Endangered Species Research* 15: 39-52
- Corsi, F., E. Dupré y L. Boitani. 1999. A large-scale model of wolf distribution in Italy for conservation planning. *Conservation Biology*, 13(1): 150-159.
- Crawley, M. J. 2007. *The R Book*. John Wiley & Sons Ltd, The Atrium, Southern Gate, Chichester, West Sussex, England, 972 pp.
- Danil, K. y S. J. Chivers. 2006. Habitat based spatial and temporal variability in life history characteristics of female common dolphins (*Delphinus delphis*) in the eastern Tropical pacific. *Marine Ecology Progress Series* 318: 277- 286.
- Davis, R. W., J. G. Ortega-Ortiza, Ch. A. Ribicb, W. E. Evansa, D. C. Biggsc, P. H. Resslerc, R. B. Cadyc, R. R. Lebed, K. D. Mulline y B. Würsig. 2002.

Cetacean habitat in the northern oceanic Gulf of Mexico. *Deep-Sea Res I* 49:121–142

- De Alba, R., M. K. Yoshida y R. Morero. 1982. Estudio hidrobiológico de La Ensenada de La Paz. *Biol. Inf. C. I. DI – Universidad Autónoma de Baja California Sur*, 1:5-7
- De Pando, B. y J. Peñas de Giles. 2007. Aplicación de modelos de distribución de especies a la conservación de la biodiversidad en el sureste de la Península Ibérica. *GeoFocus (Artículos)*, 7: 100-119, ISSN: 1578-5157.
- Díaz-Gamboa, R. 2001. Tamaño poblacional y residencia de las toninas (*Tursiops truncatus*) en la Ensenada de La Paz, B.C.S. 1998-1999. Tesis profesional, Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, Yucatán, 77 p.
- Edrén, S. M. C., M. S. Wisz, J. Teilmann, R. Dietz y J. Söderkvist. 2010. Modelling spatial patterns in harbour porpoise satellite telemetry data using maximum entropy. *Ecography* 33: 698-708.
- Elith, J. 2002. Quantitative methods for modeling species habitat: comparative performance and an application to Australian plants. En: Ferson S, Burgman M (eds) *Quantitative methods for conservation biology*. Springer, Berlin, 39–58 pp.
- Elith, J. y C. H. Graham. 2009. Do they? How do they? Why do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography*, 32: 66–77.
- Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L. G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. M. Overton, A. T. Peterson, S. J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberón, S. Williams, M. S. Wisz, y N. E. Zimmerman. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29:129-151.
- Elith, J., S. J. Phillips, T. Hastie, M. Dudík, Y. E. Chee y C. J. Yates. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17: 43–57.
- Espinoza, A.J. 1977. Los principales parámetros fisicoquímicos de las aguas de la Ensenada de La Paz, Baja California Sur. Informe de Labores, Centro de Investigaciones Biológicas, 5-29.

- Félix-Pico, E. 1976. Serie de cinco reportes de la residencia de acuicultura en el estado de Baja California Sur, Bahía Concepción, Estero San Lucas y Ensenada de La Paz. Secretaría de Pesca, Nov.1975 a Dic.1976.
- Ferrier, S. 2002. Mapping spatial pattern in biodiversity for regional conservation planning: where to from here?. *Systematic Biology*, 51: 331-363.
- Ferrier, S. y A. Guisan. 2006. Spatial modelling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology*, 43: 393-404.
- Forney, K. A. 2000. Environmental models of cetacean abundance: reducing uncertainty in population trends. *Conservation Biology* 14:1271–1286.
- Garaffo, G. V., S. L. Dans, E. A. Crespo, M. Degradi, P. Giudici y D. A. Gagliardini. 2010. Dusky dolphin: modeling habitat selection. *Journal of Mammalogy*, 91(1): 54–65.
- Garaffo, G. V., S. L. Dans, S. N. Pedraza, E. A. Crespo y M. Degradi. 2007. Habitat use by dusky dolphin in Patagonia: how predictable is their location? *Marine Biology* 152:165–177.
- Garaffo, G. V., S. L. Dans, S. N. Pedraza, M. Degradi, A. Schiavini, R. González y E. A. Crespo. 2011. Modeling habitat use for dusky dolphin and Commerson's dolphin in Patagonia. *Marine Ecology Progress Series*, 421:217-227.
- García, E. y P. Mosiño. 1968. Los climas de Baja California. Decenio Hidrológico Internacional, Memoria 1966-1967, Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 29-55.
- Gaston, K. 2003. *The structure and dynamics of geographic ranges*, 1st edn. Oxford University Press, Oxford.
- Gelman, A. y J. Hill. 2007. *Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical Models*. Cambridge University Press, New York, 625 pp.
- Gibson, L. A., B. A. Wilson, D.M. Cahill, y J. Hill. 2004. Spatial prediction of rufous bristlebird habitat in a coastal heathland: a GIS-based approach. *Journal of Applied Ecology*, 41: 213–223.
- Graham, C. H., J. Elith, R. J. Hijmans, A. Guisan, A. T. Peterson, B. A. Loiselle, y The Nceas Predicting Species Distributions Working Group. 2008. The influence of spatial errors in species occurrence data used in distribution models. *Journal of Applied Ecology*, 45: 239–247

- Graham, C.H., C. Moritz y S.E. Williams. 2006. Habitat history improves prediction of biodiversity in a rainforest fauna. *Proceedings of the National Academy of Science of USA*, 103: 632-636.
- Granados-Guzmán, A. y S. Álvarez-Borrego. 1983. Variabilidad de temperatura en la Ensenada de La Paz, B.C.S. *Ciencias Marinas*, 9(2):133-141.
- Gregr, E. J. y A. W. Trites. 2001. Predictions of critical habitat for five whale species in the waters of coastal British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58: 1265–1285
- Grivel, F. P. y F. V. Grivel (Eds.). 1991. Tablas de la predicción de mareas 1992, puertos del Océano Pacífico. Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México, 113-127 p.
- Guisan, A. y N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological modeling*. 135:147–186.
- Guisan, A. y W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8, 993–1009.
- Guisan, A., C. H. Graham, J. Elith, F. Huettmann and y the NCEAS Species Distribution Modelling Group. 2007. Sensitivity of predictive species distribution models to change in grain size. *Diversity and Distributions*, 13: 332–340.
- Guisan, A., Jr. T. C. Edwards y T. Hastie. 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling*, 157, 89-100.
- Guisan, A., O. Broennimann, R. Engler, M. Vust, N.G. Yoccoz, A. Lehmann y N.E. Zimmermann. 2006. Using niche-based models to improve the sampling of rare species. *Conservation Biology*, 20(2): 501-511.
- Hastie, G. D., B. Wilson y P. M. Thompson. 2003. Fine-scale habitat selection by coastal bottlenose dolphins: application of a new land-based videomontage technique. *Canadian Journal of Zoology* 81: 469-478.
- Hastie, G. D., B. Wilson, L. J. Wilson, K. M. Parsons y P. M. Thompson. 2004. Functional mechanisms underlying cetacean distribution patterns: hotspots for bottlenose dolphins are linked to foraging. *Marine Biology*, 144: 397–403
- Hastie, G. D., R. J. Swift, G. Slessor, P. M. Thompson y W. R. Turrell. 2005. Environmental models for predicting oceanic dolphin habitat in the Northeast Atlantic. *Journal of Marine Science*, 62: 760 – 770.

- Hernández, P. A., C. H. Graham, L. L. Master y D. L. Albert. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*, 29: 773–785.
- Higham, J. E. S., L. Bejder y D. Lusseau. 2008. An integrated and adaptive management model to address the longterm sustainability of tourist interactions with cetaceans. *Environmental Conservation*, 35 pp.
- Hill, J. K. 1999. Butterfly spatial distribution and habitat requirements in a tropical forest: impacts of selective logging. *Journal of Applied Ecology*. 36: 564–572.
- Hirzel, A. H. y G. L. Lay. 2008. Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology* 45: 1372-1381.
- Hirzel, A. y A. Guisan. 2002. Which is the optimal sampling strategy for habitat suitability modelling. *Ecological Modelling* 157: 331-341.
- Holt, R. D. 2003. On the evolutionary ecology of species' ranges. *Evolutionary Ecology Research*, 5, 159–178.
- Holt, J.; Miller, N.; Muscarella, M. and Sorenson, S. 1993. Population censusing of *Tursiops truncatus* in the Bay of La Paz B.C.S., Mexico, 1991-1993. School for Fields Studies. Summer 19 pp.
- Hooker, S. K., H. Whitehead, S. Gowans. 1999. Marine protected area design and the spatial and temporal distribution of cetaceans in a submarine canyon. *Conservation Biology* 13:592–602
- Jeganathan, P., R. Green, K. Norris, I. Vogiatzakis, A. Bartsch, S. Wotton, Ch. Bowden, G. Griffiths, D. Pain y A. Rahmani. 2004. Modelling habitat selection and distribution of the critically endangered Jerdon's courser *Rhiphtilus bitorquatus* in scrub jungle: an application of a new tracking method. *Journal of Applied Ecology*, 41:224–237.
- Jiménez-Illescas, A. 1983. Aplicación de un modelo hidrodinámico numérico a la Ensenada de La Paz, B.C.S. Tesis de Maestría, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, 109 pp.
- Jiménez-Illescas, A. y Marcín-Medina, R. (*en prep.*) Análisis temporal de la variación batimétrica de la Ensenada de La Paz, Baja California Sur, México (1978-2007).
- Jiménez-Valverde, A., P. Acevedo, A. M. Barbosa, J. M.Lobo, R. Real. 2012. Discrimination capacity in species distribution models depends on the

representativeness of the environmental domain. *Global Ecology and Biogeography*.

- Jiménez-Valverde, J. A. Lobo and J. Hortal. 2008. Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, 14 pp, 885–890.
- Johnson, C. G. y M. P. Gillingham. 2005. An evaluation of mapped species distribution models used for conservation planning. *Environmental Conservation* 2005: 117-128.
- Johnson, C. J. y M. P. Gillingham. 2005. An evaluation of mapped species distribution models used for conservation planning. *Environmental conservation*. 32(2): 117-128.
- Kaschner, K. 2004. Modelling and mapping of resource overlap between marine mammals and fisheries on a global scale. PhD dissertation, University of British Columbia, Vancouver.
- Knick, S. T. y D. L. Dyer. 1997. Distribution of black-tailed jackrabbit habitat determined by Gis in Southwestern Idaho. *Journal of wildlife management*, 61(1):75-85.
- Lawler, J.J., D. White, R.P. Neilson y A.R. Blaustein. 2006. Predicting climate-induced range shifts: model differences and model reliability. *Global Change Biology*, 12: 1568-1584.
- Lechuga, D. C. 1977. Informe de Labores 1977. La producción orgánica primaria en la Ensenada de La Paz, Baja California Sur. *Centro de Investigaciones Biológicas*, 47-69.
- Lobo, J.M., A. Jiménez-Valverde, R. Real. 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 17(2):145–151.
- Lovallo, M. J. 2000. Multivariate models of bobcat habitat selection for Pennsylvania Landscapes. PhD. Thesis. The Pennsylvania State University, University Park. 145 pp.
- Lusseau, D. 2003. Effects of tour boats on the behaviour of Bottlenose dolphins: using Markov chains to model anthropogenic impacts. *Conservation Biology* 17(6):1785-1793.
- Lusseau, D. y J. E. S. Higham. 2004. Managing the impacts of dolphin-based tourism through the definition of critical habitats: the case of bottlenose dolphin

- (*Tursiops spp.*) in Doubtful Sound, New Zealand. *Tourism Management* 25:657–667.
- Manel, S., Williams, H.C. y Ormerod, S.J. 2001. Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology*, 38: 921–931.
- Manna, G., S. Clò, E. Papale, G. Sarà y G. Sarà. 2010. Boat traffic in Lampedusa waters (Strait of Sicily, Mediterranean Sea) and its relation to the coastal distribution of common bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). *Ciencias Marinas*, 36, 71-81.
- Marcín-Medina, R. 1997. Comportamiento del tursión (*Tursiops truncatus* Montagu, 1821) en la Ensenada de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, B.C.S. 71 p.
- Marcín-Medina, R. 2010. Uso del hábitat del tursión (*Tursiops truncatus*) en relación a factores ambientales y antropogénicos en la Ensenada y sur de La Bahía de La Paz, B.C.S., México. Tesis de Doctorado, Universidad Autónoma de Baja California Sur, 140pp.
- Mateo, R.G., A.M. Felicísimo y J. Muñoz. 2011. Modelos de distribución de especies: una revisión sintética. *Revista Chilena de Historia Natural* 84: 217-240.
- Mcpherson, J. M., W. Jetz y D. J. Rogers. 2004. The effects of species' range sizes on the accuracy of distribution models: Ecological phenomenon or statistical artefact? *Journal of Applied Ecology* 41: 811-823.
- Menke, S. B., D. A. Holway, R. N. Fisher y W. Jetz. 2009. Characterizing and predicting species distributions across environments and scales: Argentine ant occurrences in the eye of the beholder. *Global Ecology and Biogeography* 18: 50 - 63.
- Meynard, C. N. y J. F. Quinn. 2007. Predicting species distributions: a critical comparison of the most common statistical models using artificial species. *Journal of Biogeography*, 34: 1455–1469.
- Miller, J. 2010. Species Distribution Modeling. *Geography Compass* 4(6): 490–509.
- Morales, E. R. y H. R. Cabrera-Muro. 1982. Aplicación de un numérico unidimensional a la Ensenada de La Paz, B.C.S. *Ciencias Marinas*, México, 8(2):69:89

- Moreno, F. 1976. Distribución y abundancia de plancton superficial en la Ensenada de La Paz. Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur, Informe de Labores, 90-101.
- Moses, E. y J. T. Finn. 1997. Using geographic information systems to predict North Atlantic right whale (*Eubalaena glacialis*) habitat. *Journal Northwest Atlantic Fishes Society* 22:37–46
- Moura, A. E., N. Sillero, A. Rodrigues. 2012. Common dolphin (*Delphinus delphis*) habitat preferences using data from two platforms of opportunity. *Acta Oecologica* 38: 24 – 32.
- Natoli, A., A. Birkun, A. Aguilar, A. López y A. Hoelze. 2005. Habitat structure and the dispersal of male and female bottlenose dolphins. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 272:1217-1226.
- Ng, A. Y. y M. I. Jordan. 2001. On discriminative vs. generative classifiers: a comparison of logistic regression and naive Bayes. *Advances in Neural Information Processing Systems*, 14: 605610.
- Papes, M. y P. Gaubert. 2007. Modelling ecological niches from low numbers of occurrences: Assessment of the conservation status of poorly known viverrids (Mammalia, Carnivora) across two continents. *Diversity and Distributions* 13: 890-902.
- Pearce, J. y Ferrier, S. 2000. Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecological Modelling*, 133: 225–245.
- Pearson, R. G., C. J. Raxworthy, M. Nakamura y A. T. Peterson. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: A test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34: 102-117.
- Pearson, R.G., W. Thuiller, M. B. Araujo, E. Martinez-Meyer, L. Brotons, C. McClean, L. Miles, P. Segurado, T. P. Dawson, y D.C. Lees. 2006. Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of biogeography*. 33, 1704–711.
- Pendleton, D. E., P. J. Sullivan, M. W. Brown, T. V. N Cole, C. P. Good, C. A. Mayo, B. C. Monger, S. Phillips, N. R. Record y A. J. Pershing. 2012. Weekly predictions of North Atlantic right whale *Eubalaena glacialis* habitat reveal influence of prey abundance and seasonality of habitat preferences. *Endangered Species Research*, 18:147-161.
- Peterson, A. T., D. R. B. Stockwell y D. A. Kluza. 2002. Distributional prediction based on ecological niche modeling of primary occurrence data. En: Scott, J. M., P. J.

- Heglund y M. L. Morrison (eds.). Predicting species occurrences: Issues of scale and accuracy. Island Press. Washington, D. C., 617-623.
- Peterson, A. T., J. Soberón, R. G. Pearson, R. Anderson, E. Martínez-Meyer, M. Nakamura y M. Araújo. 2011. Ecological Niches and Geographic Distributions. Princeton University Press, Princeton. 328 pp.
- Peterson, A. T., M. Papeş, J. Soberón. 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. Ecological Modelling 213: 63–72.
- Phillips, S. J., M. Dudík, R. F. Schapire. 2004. A maximum entropy approach to species distribution modelling. En: Proceedings of the Twenty-First Century International Conference on Machine Learning, Banff, Canada, 2004, ACM Press., 83 p.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson, R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modelling of species geographic distributions. Ecological Modelling 190: 231–259.
- Podruzni, S. R., S. Cherry, C. C. Schwartz y L. B. Landenburger. 2002. Grizzly bear denning and potential conflict areas. In the Greater Yellowstone Ecosystem. Ursus, 13:19-28.
- R Development Core Team (2012). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Redfern, J., M. Ferguson, E. Becker, K. Hyrenbach, C. Good, J. Barlow, K. Kaschner, M. Baumgartner, K. Forney, L. Ballance, P. Fauchald, P. Halpin, T. Hamazaki, A. Pershing, S. Qian, A. Read, S. Reilly, L. Torres, y F. Werner. 2006. Techniques for cetacean-habitat modeling. Marine Ecology Progress Series, 310:271-295.
- Reilly, S. B y P. C. Fiedler. 1994 Interannual variability of dolphin habitats in the eastern tropical Pacific. I. Research vessel surveys 1986–1990. Fish Bull (Wash DC) 92:434–450.
- 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
- Rodríguez-Soto, C. 2010. Distribución potencial de jaguar (*Panthera onca*) en México: identificación de zonas prioritarias para su conservación. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma de Baja California, 71 p.

- Rushton, S. P., S. J. Ormerod, y G. Kerby. 2004. New paradigms for modeling species distribution? *Journal of Applied Ecology*, 41:193–200.
- Sainz-Hernández, E. 1984. Transportes de agua en la Ensenada de La Paz, B.C.S., México. Tesis Profesional, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Salinas-González, F., O. Zaytsev y V. Makarov. 2003. Formación de la estructura termohalina del agua en la Bahía de La Paz de verano a otoño. *Ciencias Marinas* 29(1): 51-65
- Salinas-Zacarías, M. 2005. Ecología de los tursiones, *Tursiops truncatus*, en la Bahía de La Paz, B. C. S., México. Tesis de Doctorado, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, B.C.S., México 102 pp.
- Sánchez, A. J. C. y Urbán-Ramírez. 1991. Abundancia, residencia y estructura social del tursión, *Tursiops truncatus* en la Bahía de La Paz, B. C. S., México. I Jornadas Académica de Biología Marina, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, B.C.S.
- Sánchez, A. J., C. Álvarez y J. Urbán. 1991. Patrones de residencia de los tursiones (*Tursiops truncatus*) en la Bahía de La Paz, B. C. S., México. Resúmenes: XIX Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos, UABCS, La Paz, B. C. S.
- Sánchez, J., B. D. Smith y J. Urbán. 1992. Preliminary results of the population structure and ecology of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in La Paz Harbord B. C. S. Resúmenes: XVII Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos, UABCS, La Paz, B. C. S.
- Santora, J. A. 2012. Habitat use of hourglass dolphins near the South Shetland Islands, Antarctica. *Polar Biology*, 35:801–806.
- Scott, J. M., P. J. Heglund, M. L. Morrison, J. B. Haufler, M. G. Raphael, W. A. Wall y F.B. Samson (Eds.) 2000. Predicting species occurrences: issues of scale and accuracy. Island Press, Washington, DC.
- Segurado, P. y M. Araújo. 2004. An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography*, 31: 1555-1568.
- Shane, S. 1990a. Comparison of bottlenose dolphin behavior in Texas and Florida, with a critique of methods for studying dolphin behavior. 541-558. En: Leatherwood, S. and Reeves, R. (Eds) *The Bottlenose Dolphin*. Academic Press, USA, 653 p.

- Shane, S. 1990b. Behavior and ecology of bottlenose dolphin at Sanibel Island, Florida. 245-265. En: Leatherwood, S. and Reeves, R. (Eds) The Bottlenose Dolphin. Academic Press, San Diego.
- Stockwell, D. y A. T. Peterson. 2002. Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling* 148: 1-13.
- Thorne, L. H., D. W. Johnston, D. L. Urban, J. Tyne, L. Bejder, R. W. Baird, S. Yin, S. H. Rickards, M. H. Deakos, J. R. Mobley Jr., A. A. Pack, M. C. Hill. 2012. Predictive modeling of spinner dolphin (*Stenella longirostris*) resting habitat in the Main Hawaiian Islands. *Plos ONE* 7(8): e43167.
- Torres, L. G, P. E. Rosel, C. D'Agrosa, A. J. Read. 2003. Improving management of overlapping bottlenose dolphin ecotypes through spatial analysis and genetics. *Marine Mammals Science*, 19:502–514
- Tsoar A., O. Alloiche, O. Steinitz, D. Rotem y R. Kadmon. 2007. A comparative evolution of presence-only methods for modeling species distribution. *Biodiversity research*, 13:397-405.
- Tynan, C. T., D. G. Ainley, J. A. Barth, T. J. Cowles, S. D. Pierce y L. B. Spear. 2005. Cetacean distributions relative to ocean processes in the northern California Current System. *Deep-Sea Res II* 52:145–167
- Valadéz-Suárez, M. 2002. Abundancia y residencia del tursiión, *Tursiops truncatus* (Cetacea: Delphinidae) en la Ensenada de La Paz, B.C.S. 1998-1994. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, B.C.S., México 56 pp.
- Vaughan, I. P. y S. J. Ormerod. 2003. Improving the quality of distribution models for conservation by addressing shortcomings in the field collection of training data. *Conservation Biology* 17: 1601-1611.
- Waring, G. T., T. Hamazaki, D. Sheehan, G. Wood y S. Baker. 2001. Characterization of beaked whale (Ziphiidae) and sperm whale (*Physeter macrocephalus*) summer habitat in shelfedge and deeper waters off the northeast US. *Marine Mammals Science* 17:703–717.
- Wells, R., H. Rhinehart, L. Hansen, J. Sweeney, F. Townsend, R. Stone, D. Casper, M. Scott, A. Hohn y Rowles, T. 2004. Bottlenose Dolphins as Marine Ecosystem Sentinels: Developing a Health Monitoring System. *EcoHealth* 1, 246–254.

- Wisn, M. S., R. J. Hijmans, J. Li, A. T. Peterson, C. H. Graham y A. Guisan. 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions* 14: 763-773.
- Wisn, M. S., R. J. Hijmans, J. Li, A. T. Peterson, C. H. Graham, A. Guisan y NCEAS Predicting Species Distributions Working Group. 2008. Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, 14: 763–773.
- Yen, P. P. W., W. J. Sydeman y K. D. Hyrenbach. 2004. Marine bird and cetacean associations with bathymetric habitats and shallow-water topographies: implications for trophic transfer and conservation. *Journal Marine Systems* 50:79–99
- Yoshida, M. y de Alba, C. 1977. Estudio Preliminar de las Comunidades Bentónicas de la Ensenada de La Paz, B.C.S. CIBCASIO, III:17-30.