



UNIVERSIDAD DEL MAR

DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

IDONEIDAD DE HÁBITAT PARA CUATRO ESPECIES DE DELFÍNIDOS EN AGUAS
COSTERAS Y OCEÁNICAS DE CHIAPAS

TESIS

QUE COMO PARTE DE LOS REQUISITOS PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS: ECOLOGÍA MARINA

PRESENTA

Biól. José Luis Ovilla Hernández

DIRECTOR

M.A.I.A. Eduardo Ramírez Chávez

CO-DIRECTORA

Dra. Valentina Islas Villanueva

Puerto Ángel, Oaxaca; México

Noviembre, 2019



Contenido

Resumen.....	6
I. Introducción.....	7
II. Marco teórico	8
II.I. Mamíferos marinos	8
II.II. Modelación de Nicho Ecológico (MNE)	9
III. Antecedentes	13
IV. Justificación	15
V. Hipótesis	17
VI. Objetivos.....	17
VI.I Objetivo general	17
VI.II. Objetivos particulares.....	17
VII. Área de estudio.....	17
VIII. Materiales y métodos	22
VIII.I. Área de modelado: “M”	22
VIII.II. Datos de ocurrencia de especies	24
VIII.II.I. Procesamiento de datos de ocurrencia de especies	24
VIII.II.II. Registro de avistamientos de delfines en aguas costeras de Chiapas	25
VIII.III. Datos de variables ambientales	32
VIII.III.I. Ráster ambientales de acceso libre	33
VIII.III.II. Procesamiento de ráster ambientales	33
VIII.III.IV. Análisis de correlación de ráster ambientales.....	35
VIII.IV. Modelación de Nicho Ecológico (MNE)	36
VIII.V. Evaluación de Modelos de Nicho Ecológico (MNE).....	37
VIII.V.I. Evaluación independiente de umbral: Gráfico de funcionamiento de características receptoras (ROC) convencional (MaxEnt).	38
VIII.V.II. Evaluación independiente de umbral: Análisis del gráfico de funcionamiento de características receptoras parcial (ROC _P).	39
VIII.V.III. Evaluación dependiente de umbral: Análisis de la tasa de omisión	41
VIII.VI. Caracterización ambiental de <i>S. attenuata</i> , <i>S. longirostris</i> , <i>T. truncatus</i> y <i>D. delphis</i> en el litoral de Chiapas	41
IX. Resultados.....	43



IX.I. Modelación de nicho ecológico (MNE) para <i>Stenella attenuata</i>	43
IX.I.I. Evaluación independiente de umbral: Gráfico de funcionamiento de características receptoras (ROC) convencional (MaxEnt)	43
IX.I.II. Evaluación independiente de umbral: Análisis del gráfico de funcionamiento de características receptoras parcial (ROC _P).	43
IX.I.III. Evaluación dependiente de umbral: Análisis de la tasa de omisión.....	44
IX.I.IV. Idoneidad de hábitat para <i>Stenella attenuata</i> en las aguas costeras y oceánicas Chiapas.....	46
IX.II. Modelación de nicho ecológico (MNE) para <i>Stenella longirostris</i>	48
IX.II.I. Evaluación independiente de umbral: Gráfico de funcionamiento de características receptoras (ROC) convencional (MaxEnt).	48
IX.II.II. Evaluación independiente de umbral: Análisis del gráfico de funcionamiento de características receptoras parcial (ROC _P).	48
IX.II.III. Evaluación dependiente de umbral: Análisis de la tasa de omisión	49
IX.II.IV Idoneidad de hábitat para <i>Stenella longirostris</i> en las aguas costeras y oceánicas Chiapas	51
IX.III. Modelación de nicho ecológico (MNE) para <i>Tursiops truncatus</i>	53
IX.III.I. Evaluación independiente de umbral: Gráfico de funcionamiento de características receptoras (ROC) convencional (MaxEnt).	53
IX.III.II. Evaluación independiente de umbral: Análisis del gráfico de funcionamiento de características receptoras parcial (ROC _P).	53
X.III.III. Evaluación dependiente de umbral: Análisis de la tasa de omisión.	54
IX.III.IV. Idoneidad de hábitat para <i>Tursiops truncatus</i> en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas	56
IX.IV. Modelación de nicho ecológico (MNE) para <i>Delphinus delphis</i>	58
IX.IV.I. Evaluación independiente de umbral: Gráfico de funcionamiento de características receptoras (ROC) convencional (MaxEnt).	58
IX.IV.II. Evaluación independiente de umbral: Análisis del gráfico de funcionamiento de características receptoras parcial (ROC _P).	58
IX.IV.III. Evaluación dependiente de umbral: Análisis de la tasa de omisión.....	59
IX.IV.IV. Idoneidad de hábitat para <i>Delphinus delphis</i> en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas	61
IX.V. Caracterización ambiental de <i>S. attenuata</i> , <i>S. longirostris</i> , <i>T. truncatus</i> y <i>D. delphis</i> en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas	63
IX.V.I. Caracterización ambiental de las aguas costeras y oceánicas de Chiapas..	63



IX.V.II. Caracterización ambiental de <i>Stenella attenuata</i> en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas	65
IX.V.III. Caracterización ambiental de <i>Stenella longirostris</i> en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas	69
IX.V.IV. Caracterización ambiental de <i>Tursiops truncatus</i> en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas	73
IX.V.V. Caracterización ambiental de <i>Delphinus delphis</i> en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas	77
X. Discusión.....	82
X.I. Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.....	84
X.II. Idoneidad de hábitat para <i>Stenella attenuata</i> en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.....	85
X.III. Idoneidad de hábitat para <i>Stenella longirostris</i> en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.....	86
X.IV. Idoneidad de hábitat para <i>Tursiops truncatus</i> en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.....	87
X.V. Idoneidad de hábitat para <i>Delphinus delphis</i> en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.....	89
X.VI. Coexistencia de idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.....	91
XI. Conclusiones.....	94
XII. Referencias bibliográficas	96
XIII. Agradecimientos	107



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

Dedicatoria

*A la vida, a la mar, a los delfines, a mi familia y a Mónica...
Por tanto amor siempre.*





Resumen

El hábitat de una especie puede ser definido de manera general como una localidad en la cual un organismo puede desarrollar su capacidad de sobrevivir y/o reproducirse, esto se encuentra determinado por factores abióticos y bióticos. Las características de los requerimientos de hábitat son esenciales para el entendimiento del nicho de una especie, y a su vez de su distribución geográfica. Los cetáceos no se encuentran distribuidos de forma aleatoria en los océanos del planeta, muchas especies presentan afinidades particulares de hábitat, sin embargo, en zonas específicas y para muchos cetáceos son poco conocidos los factores que favorecen su presencia en determinada región. Para el análisis de la relación del hábitat y los cetáceos se han utilizado diversos métodos descriptivos, así como técnicas de modelado más sofisticadas analíticamente. En este sentido, los nichos pueden ser reconstruidos por medio del análisis correlativo de las combinaciones de variables ambientales más cercanamente asociadas con las observaciones de ocurrencia de las especies, proyectando sobre los paisajes de interés, las áreas ecológicamente similares (idóneas); dicho procedimiento se denomina como modelado de nicho ecológico (MNE). Las aguas costeras y oceánicas del estado de Chiapas se encuentran en una zona de alta productividad pesquera y ecológica, no obstante, en materia de mastozoología marina no existen estudios enfocados en la determinación de la diversidad, patrones de distribución de las especies, ni de la caracterización del uso de hábitat de este grupo en la zona, por lo que se requiere trabajar en el análisis de dichos patrones para aportar elementos relevantes en el contexto de la ecología y la conservación de las especies. Los MNE generados por el método de máxima entropía (MaxEnt) han probado ser útiles para la caracterización de los hábitats de algunas especies de cetáceos, por lo que su uso parece viable para la generación de conocimiento de los delfínidos en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas. En este trabajo, mediante MaxEnt se modeló y caracterizó el hábitat de las especies *Stenella attenuata*, *Stenella longirostris*, *Tursiops truncatus* y *Delphinus delphis*. Los modelos presentaron un buen desempeño en la predicción de idoneidad de hábitat: *S. attenuata* AUC= 0.72, *S. longirostris* AUC= 0.71, *T. truncatus* AUC= 0.75 y *D. delphis* AUC= 0.80, mostrando ser significativamente diferentes a una predicción aleatoria; a su vez, se observó una diferenciación interespecífica con respecto a la distribución espacial de la idoneidad de hábitat. La caracterización de las zonas clasificadas como hábitat idóneo proporciona información confiable para dirigir esfuerzos de investigaciones futuras, así como para destacar áreas con alto grado de conservación. Con este esfuerzo es posible ampliar el panorama sobre las características de idoneidad de hábitat específicos para los cuatro delfínidos de interés, en una región con carencia de información sobre la riqueza, diversidad y distribución general de cetáceos.



I. Introducción

El hábitat de una especie puede ser definido de manera general como una localidad en la cual un organismo particular es capaz de conducir actividades las cuales le contribuyan a sobrevivir y/o reproducirse; enfocándose en los factores abióticos y bióticos que afectan dichos aspectos en un área determinada. Las características de los requerimientos de hábitat de una especie son esenciales para el entendimiento del nicho de una especie, y a su vez, de su distribución geográfica (Jorgensen & Fath 2008). A lo largo de la historia del estudio de la ecología de las especies se han establecido diferentes conceptos de “nicho”, sin embargo, diversos investigadores coinciden en aplicar dicho termino para analizar las combinaciones de factores ambientales preponderantes para la ocurrencia de determinada especie o comunidad de organismos en regiones geográficas específicas (Peterson *et al.* 2011).

Hutchinson (1957) definió el nicho como “el conjunto, en un espacio multidimensional, de estados ambientales dentro de los cuales una especie es capaz de sobrevivir”; a su vez, definió dos subtipos de nichos multidimensionales: el “fundamental” que es el conjunto de todas las condiciones que permiten la existencia de una especie, y el “realizado”, que se refiere al subconjunto del nicho fundamental, correspondiente a las condiciones ambientales en las que la especie es un competidor superior y puede persistir en un entorno que interactúa. El ambiente marino es una entidad compleja, formada por la interacción de componentes bióticos que incluyen a otros organismos y especies con los cuales un organismo interactúa (p. ej. depredadores, parásitos, competidores, etc.) y componentes abióticos (físicos y químicos) como la temperatura y nutrientes (Perrin *et al.* 2008).

Las relaciones entre las especies de cetáceos y su hábitat sustentan las bases para definir su nicho ecológico en una región determinada (la identificación de sus requisitos básicos). Así mismo, el entendimiento de estas relaciones aporta conocimiento crítico para llevar a cabo una gestión y conservación efectiva (Perrin *et al.* 2008). Para el análisis de la relación del hábitat y los cetáceos se han utilizado diversos métodos descriptivos que incluyen superposiciones de datos de las especies en mapas de mediciones oceanográficas, análisis de correlación, mediciones de bondad de ajuste, análisis de varianza y de ordenación; de igual forma se han llevado a cabo técnicas de modelado más sofisticadas analíticamente, las cuales requieren la estimación de parámetros o variables, la selección de modelo y la evaluación del mismo (Redfern *et al.* 2006).

En este sentido, los nichos pueden ser reconstruidos por medio de la relación de los datos de ocurrencia de las especies en conjunto con datos que compendien diversas dimensiones ecológicas (climáticas, topográficas, edáficas, etc.) en forma de capas de sistemas de información geográfica (SIG), en donde las combinaciones de variables ambientales más cercanamente asociadas con las observaciones de presencia de las especies pueden ser reconocidas y proyectadas sobre los paisajes para identificar regiones adecuadas para ellas. Los pasos inferenciales en esta manifestación de modelado de nicho se han logrado utilizando diversos algoritmos, los cuales en esencia extrapolan las asociaciones antes mencionadas (datos de ocurrencia y datos de variables ambientales) para identificar áreas que son ecológicamente “similares” con las localidades en donde se sabe que la especie ocurre, este procedimiento puede



denominarse como el “enfoque correlativo” del modelado de nicho ecológico (MNE) (Soberón & Peterson 2005).

Este trabajo pretende establecer una aproximación respecto a la idoneidad de hábitat para las especies de los delfínidos *Stenella attenuata*, *Stenella longirostris*, *Tursiops truncatus* y *Delphinus delphis* en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas, mediante el MNE. Si bien esta región ha sido incluida en estudios referentes a la distribución de especies y preferencia de hábitat respecto a las influencias oceanográficas, así como a la modelación de hábitat de este grupo animal a escala espacial del Pacífico Oriental Tropical (Au & Perryman 1985; Ballance *et al.* 2006; Ferguson *et al.* 2006), a escala local se carece de dicha información, la cual es parte importante en la ecología de los cetáceos (relaciones entre las especies y su entorno físico, y biológico). A su vez, la comprensión de las relaciones entre las especies y sus hábitats podrían ofrecernos indicios sobre el desarrollo diferencial de adaptaciones que reflejan las presiones selectivas de los ambientes en los cuales las especies funcionan (Perrin *et al.* 2008).

II. Marco teórico

II.I. Mamíferos marinos

Los mamíferos marinos son un grupo polifilético constituido por taxones con diferentes orígenes evolutivos (Berta *et al.* 2006); uno de los grupos más conocidos es el de los cetáceos (Orden Cetartioactyla) el cual incluye a las ballenas, delfines y marsopas. Actualmente este orden está representado por alrededor de 84 especies, divididos en dos grupos: Odontoceti (organismos dentados) y Mysticeti (ballenas barbadas) (Reeves *et al.* 2002; Jefferson *et al.* 2015). Los odontocetos son cetáceos de tamaño pequeño a mediano, con excepción del cachalote (*Physeter macrocephalus*), especie que alcanza hasta los 18 m de longitud. Este orden se encuentra representado por 77 especies y 33 géneros, siendo la familia Delphinidae (delfines marinos) la más grande para el orden; ya que está representada por 38 especies pertenecientes a 17 géneros. Los delfines se caracterizan por presentar una extremadamente diversa forma corporal de sus integrantes; morfológicamente se caracterizan por su notable hocico, dientes cónicos, y una aleta dorsal larga y falcada. Generalmente, cuentan con una compleja organización social formando grandes grupos, así mismo capturan presas individuales que consisten en varias especies de peces y calamares (Jefferson *et al.* 2015).

La distribución de este grupo animal en los océanos no se presenta de forma aleatoria, es decir, algunas especies son encontradas exclusiva o primordialmente en aguas primarias, tanto de profundidades, como rangos de temperatura o regímenes oceanográficos particulares, y no así, en áreas que carecen de una o todas esas características (Jefferson *et al.* 1993; Jefferson *et al.* 2015). Para muchas especies son poco conocidos los factores que favorecen su presencia en una zona específica; cada especie cuenta con una preferencia particular de hábitat, la cual puede comprender desde aguas profundas o someras, regiones tropicales o polares, regiones estuarinas o marinas, o cualquier variación entre estas. Muchas especies ocurren únicamente en una parte distintiva del mundo, sin embargo, algunas son cosmopolitas. Aunado a esto, movimientos estacionales (migraciones) son conocidos para muchas especies (Jefferson *et al.* 1993; Jefferson *et al.* 2015).



Los delfines *S. attenuata*, *S. longirostris*, *T. truncatus* y *D. delphis* se caracterizan por tener un amplio rango de distribución en las aguas tropicales del planeta (Au & Perryman 1985; Torres *et al.* 1995; Reeves *et al.* 2002; Ferguson *et al.* 2006; Perrin *et al.* 2008; Jefferson *et al.* 2015), incluidas las aguas de Chiapas, Oaxaca (Salinas *et al.* 1993; Meraz & Sánchez-Díaz 2008; Castillejos-Moguel & Villegas-Zurita 2011; Bastida-Zavala *et al.* 2013) y Guatemala (Cabrera 2011; Cabrera *et al.* 2014; Ortiz-Wolford *et al.* 2012). En México, Ceballos y Arroyo (2012) refieren que estas cuatro especies se encuentran clasificadas como “Sujetas a protección especial” (Pr) en la Norma oficial mexicana para la protección ambiental de especies nativas de flora y fauna silvestres (NOM-059-SEMARNAT-2010). Con respecto a la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES), estas cuatro especies se encuentran incluidas en el Apéndice II (especies no necesariamente amenazadas, pero con riesgo; así como especies semejantes a las incluidas por motivos de conservación). Mientras que la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) tiene enlistadas a las especies *S. attenuata*, *T. truncatus* y *D. delphis* como con “Preocupación menor” (LC); y a *S. longirostris* en la categoría de “Datos insuficientes” (DD). Estas clasificaciones representan el estatus de conservación global de las cuatro especies, sin embargo, es de suma importancia realizar estudios que aborden el análisis de las relaciones de las especies y su hábitat, con el objetivo de contribuir con el aporte de dicha información especie específica en una región determinada, la cual pueda ser útil para diversos sectores, así como para complementar análisis poblacionales específicos enfocados a la implementación de acciones de manejo y conservación.

II.II. Modelación de Nicho Ecológico (MNE)

Hutchinson (1957) establece la hipótesis sobre la correspondencia entre el espacio geográfico y el espacio del nicho, abstracto y multidimensional. Esta correspondencia es factible de analizar operacionalmente, mediante procesos de sistemas de información geográfica, en el que cada sitio del “espacio geográfico” corresponde a un punto único del “espacio ambiental”, estableciéndose una relación 1:1 entre los puntos de cada “espacio” (Soberón *et al.* 2017). En este sentido, para efectos del procesamiento y análisis de dicho espacio ambiental mediante la modelación de nicho ecológico (MNE), los conceptos de nicho se adoptan en términos de combinaciones de condiciones que permiten que una población sobreviva y crezca en determinado lugar, así como de los impactos que la especie tiene sobre la comunidad ecológica (Soberón 2010).

El desarrollo del MNE reside básicamente en el diseño de un modelo de los requisitos ambientales de una especie, partiendo de un conjunto de localidades de ocurrencia de esta, en función de un conjunto de variables ambientales de la región, las cuales podrían describir factores que influyen potencialmente en la idoneidad del ambiente para la especie. Es así como un modelo basado en el nicho representa una aproximación del “nicho ecológico” de una especie, respecto a las dimensiones ambientales analizadas (Phillips *et al.* 2004; Phillips *et al.* 2006). El “nicho fundamental” de una especie está definido por el conjunto de las condiciones totales que le permiten supervivencia a largo plazo, en tanto, el “nicho realizado” es un subconjunto del nicho fundamental, y representa los hábitats en donde la especie ocurre actualmente (Hutchinson 1957). El nicho realizado puede ser de menor tamaño que el nicho fundamental, esto debido a factores antropogénicos, interacciones bióticas (p. ej. competencia



interespecífica, depredación), o por barreras geográficas, las cuales impiden la dispersión y colonización. Es así, que un modelo basado en el nicho representa una aproximación del nicho realizado de la especie en el área de estudio, respecto a las dimensiones ambientales consideradas (Phillips *et al.* 2004; Phillips *et al.* 2006).

Lo anterior puede ser simplificado a través del diagrama BAM (Figura 1), el cual idealiza el “espacio geográfico” (G) considerando que una especie tiene altas probabilidades de ser observada en aquellas regiones del planeta donde: I) existan condiciones abióticas necesarias (A), II) existan condiciones bióticas favorables (B) y III) que las regiones estén accesibles a la dispersión de la especie desde la región de su origen histórico o región definida en un momento relevante (M). La zona G_0 , o área ocupada, es la intersección de la favorabilidad biótica y abiótica, las variables ambientales constituyen el “nicho realizado” (N_R); en tanto G_I es una región con condiciones favorables, pero se ha mantenido fuera de las capacidades de dispersión de las especies. Es así como el MNE permite crear un objeto en el “espacio ambiental”, que es posteriormente proyectado al “espacio geográfico” (Barve *et al.* 2011; Soberón *et al.* 2017).

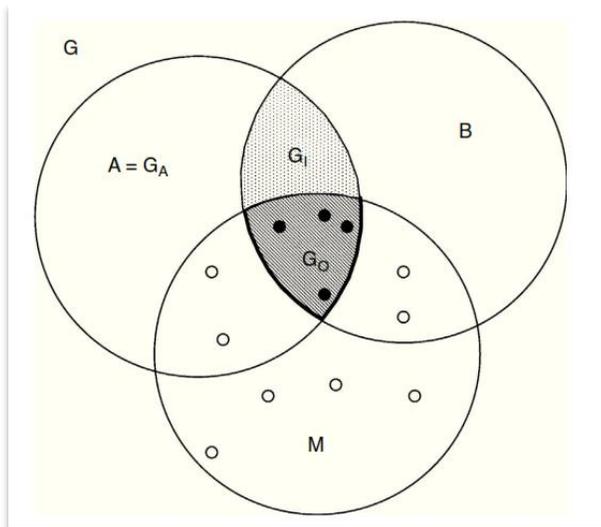


Figura 1. Diagrama BAM, representación idealizada del espacio geográfico G. Los círculos negros representan observaciones “fuente”, los puntos abiertos son poblaciones “sumidero” (Tomado de Soberón *et al.* 2017).

Los MNE son métodos correlativos entre los registros de presencia conocida y las variables ambientales presentes en el área de interés; uno de los algoritmos con mayor aplicación por su operatividad intuitiva y alto grado de confiabilidad es MaxEnt (Phillips *et al.* 2006), el cual se basa en el principio de máxima entropía. Shannon (1948) describe a la entropía como “una medida de cuanta opción está involucrada en la selección de un evento”, por lo que una distribución con alta entropía involucra más opciones (está menos limitada). MaxEnt estima la distribución de probabilidad objetivo, mediante la distribución de probabilidad de máxima entropía (lo más disperso, o lo más cercano a lo uniforme), sujeto a un conjunto de restricciones que representan a la información incompleta acerca de la distribución objetivo. La información disponible acerca de la distribución objetivo a menudo se presenta como un conjunto de variables con valores reales, llamadas “características”, y las restricciones son los valores



esperados de cada característica, que debe coincidir con su promedio empírico (el valor promedio de un conjunto de puntos de muestra tomados de la distribución objetivo). En este sentido, los píxeles o celdas del área de estudio constituyen el espacio en el cual la distribución de probabilidad de MaxEnt se define; es decir, píxeles con registros de ocurrencia conocida de especies constituyen los puntos de muestra, y las características son las variables climáticas o ambientales (Phillips *et al.* 2006).

Una de las partes fundamentales del diseño de un MNE es la selección de los datos para el procesamiento de modelación; estos datos representan a las variables ambientales del hábitat, así como a los datos de ocurrencia de la especie a modelar (Redfern *et al.* 2006). Idealmente se busca que las variables ambientales seleccionadas sean clave para la determinación del nicho de una especie; la selección de estas puede ser *a priori*, aunque esto también puede basarse en el conocimiento, o a las referencias de expertos, la idea es que esta información ambiental cuente con un razonamiento biológico que incluya variables conocidas o sospechosas de tener una función fisiológica respecto a la limitación de la distribución de las especies a modelar (Redfern *et al.* 2006; Hirzel & Le Lay 2008; Peterson *et al.* 2011). A pesar de que generalmente para muchas especies el conocimiento sobre el efecto de las variables sobre la fisiología de ellas sea desconocida, o se encuentre de manera parcial, puede ser útil explorar qué y cuantas variables podrían incluirse en la modelación durante el proceso de calibración.

Por ejemplo, el algoritmo de MaxEnt implementa una forma de regularización, la cual puede excluir variables del modelo final (aunque estas se consideran en el proceso de calibración), por lo que se puede eliminar el requerimiento previo de selección de variables (Phillips *et al.* 2006; Peterson *et al.* 2011). En el contexto del MNE de cetáceos, los datos ambientales pueden provenir de muestreos realizados durante las campañas de avistamiento y del monitoreo satelital de algunas especies, como parte de estudios realizados previamente; así mismo, los datos de variables ambientales pueden provenir de recursos ampliamente disponibles, incluyendo la información proveniente de sensores remotos y modelos de procesos oceanográficos, así como de la batimetría. Por otra parte, los datos de ocurrencia de cetáceos usados para la modelación, puede provenir de estudios que incluyen muestreos en barcos, aéreos y acústicos, así como estudios de monitoreo satelital (Redfern *et al.* 2006).

Durante el desarrollo de un MNE, otra parte fundamental es la selección de la resolución en el espacio y el tiempo, refiriéndose de forma general al tamaño de las subdivisiones (en el espacio o el tiempo) en el cual es aplicado bajo consideración a las bases de datos. En el caso de la resolución espacial (grano), puede ser referido al tamaño de las celdas o píxeles en los que se subdivide la extensión de los mapas ráster; la resolución espacial del análisis debe coincidir con la resolución espacial del fenómeno biológico objeto de estudio. Esto también incide en el tamaño de muestra de datos de ocurrencia de especies disponibles, ya que el número de registros únicos disponibles para el análisis de modelación debe de ser reducido sustancialmente a resoluciones gruesas, mientras que, para resoluciones más finas esto debe de maximizarse. La resolución temporal representa el lapso de cobertura de un parámetro ambiental en particular; algunas variables ambientales presentan una baja dinámica, las cuales pueden considerarse como “estáticas” a través de muchas décadas o más (P. ej. la topografía), en tanto, otras variables son mucho más dinámicas, influenciando la distribución de las especies a mediano y corto plazo (Peterson *et al.* 2011). Esto cobra gran importancia, ya que las relaciones de los cetáceos y su



hábitat son dependientes de la escala (Redfern *et al.* 2006); a meso escala (10 a 100's de km; Logerwell & Smith 2001) la abundancia de zooplancton o peces presa se encuentran fuertemente correlacionado con la abundancia de depredadores tope marinos como los mamíferos marinos (Schneider & Piatt 1986; Piatt & Methven 1992). De esta forma, mediante la modelación del hábitat de cetáceos que se desarrollan a dicha escala, se puede examinar la relación entre los cetáceos y datos de la superficie del mar (temperatura, salinidad, concentración de clorofila; Redfern *et al.* 2006).

Una vez definidos estos requerimientos, como parte del diseño y procesamiento del análisis, y caracterización del nicho ecológico de una especie, el siguiente paso es utilizar el algoritmo de modelado, el cual, como se mencionó previamente, tiene como objetivo identificar las condiciones ambientales asociadas a la ocurrencia de una especie (y quizás también con su ausencia); esta estimación es llamada función “ f ”, la cual asigna valores a puntos en el “espacio E”, y este a su vez, es expresado de forma geográfica en mapas que resumen la idoneidad ambiental en todo el paisaje (es decir, una estimación de G_A), que puede o no corresponder estrechamente al área de distribución ocupada de la especie (G_O), o ser más amplia (Peterson *et al.* 2011). Esta fase es llamada de “calibración” (algunas veces llamada “entrenamiento”), y tiene como objetivo estimar $f(X)$, basándose en un conjunto de datos de ocurrencias empíricas “ G_{data} ”, además de la disponibilidad de valores de v variables “ X_1, X_2, \dots, X_n ”, los cuales corresponden a cada una de las n celdas en G_{data} . En otras palabras, la calibración del modelo se refiere a los pasos internos del proceso que permite que un algoritmo de forma (y en muchos casos refine) de su estimación de f . El algoritmo usa los datos (ocurrencia de especies y ambientales) en un proceso iterativo (p. ej. reglas de desempeño, pruebas internas, y refinamiento de reglas o selección de pesos de variables) para formar un modelo de nicho de especie (Peterson *et al.* 2011).

Antes de que las predicciones del modelo se puedan interpretar o usar para cualquiera de las diversas aplicaciones se debe de evaluar el rendimiento predictivo y la significancia estadística del modelo (Peterson *et al.* 2011). Se han aplicado varias pruebas estadísticas alternativas para evaluar modelos de nicho, incluidas pruebas basadas en datos de evaluación de solo presencia o de presencia/ausencia, y pruebas basadas en predicciones binarias (es decir, presencia frente a ausencia) o de idoneidad de superficie continua (o probabilidad, en algunos casos; Fielding & Bell 1997 en Peterson *et al.* 2011).



III. Antecedentes

Se han realizado diversos estudios con el fin de establecer bases ecológicas de los cetáceos, en el Pacífico Oriental Tropical (POT) se han llevado a cabo análisis de las relaciones de las especies y su hábitat, mediante estudios empíricos basados en los registros de ocurrencia de especies y las características oceanográficas o ambientales presentes en dichas regiones. Au & Perryman (1985) reconocieron la división de dos grupos de cetáceos, centrados ampliamente alrededor de dos masas de agua separadas. El primer grupo fue el conjunto del delfín manchado *S. attenuata* y el delfín tornillo *S. longirostris*, con mayor frecuencia en aguas con una termoclina aguda ($>2^{\circ}\text{C}/10\text{ m}$), a profundidades generalmente menores a 50 m, con temperaturas superficiales superiores a 25°C y salinidades superficiales por debajo de 34 ups; la distribución de estas especies se presentó principalmente en aguas cálidas tropicales al norte del Ecuador, en el sur de México y extendiéndose al oeste a lo largo de los 10° N , comprendiendo el mayor hábitat para estas dos especies de delfín. El segundo grupo fue el conjunto de delfines listados *S. coeruleoalba* y delfines comunes *D. delphis*, parecieron preferir aguas con condiciones más variables, observando que el mayor hábitat para estas dos especies se centraba en una banda que se extendía a lo largo de Ecuador (masa de Agua Tropical Ecuatorial), caracterizado por presentar salinidades entre 34 y 35 ups, surgencias y una relativa débil termoclina; así mismo la distribución de estas dos especies se incluyó las masas de Agua Subtropicales (Baja California y Perú) caracterizadas por presentar cambios estacionales en la temperatura superficial del mar ($< 25^{\circ}\text{C}$), salinidad mayor a 35 ups y con una termoclina profunda (isoterma de $20^{\circ}\text{C} >60\text{ m}$), así como por surgencias estacionales. Debido a estas características variables Au y Perryman (1985) denominaron a estas regiones como “modificada por surgencia”.

Reilly & Fiedler (1994) realizaron un estudio sobre el uso de hábitat de las especies de delfines manchados *S. attenuata*, tornillos *S. longirostris*, listados *S. coeruleoalba* y comunes *D. delphis* en el POT; mediante un análisis de correspondencia canónica (ACC) analizaron la afinidad de estas especies respecto a seis variables: temperatura superficial, salinidad, densidad superficial del agua ($\sigma\text{-t}$), clorofila, profundidad y espesor de la termoclina. Los resultados del ACC indicaron que los delfines comunes *D. delphis* se encontraban asociados con temperaturas frías, una termoclina somera, poca densidad superficial del agua y alta clorofila, características de hábitat de “surgencias frías” encontrados en aguas superficiales de Ecuador, y la corriente de Perú y de California; por otra parte, para todos los grupos de delfines manchados *S. attenuata* y tornillos *S. longirostris* se observó una asociación con aguas de temperatura cálida, una fuerte y profunda termoclina, y baja clorofila, características de la masa de Agua Tropical Superficial (TSW); así mismo, el ACC asoció a la subespecie oriental de delfín tornillo *S. l. orientalis* y a los delfines manchados *S. attenuata* con una termoclina relativamente somera, alta clorofila, temperaturas cálidas y baja salinidad, características de hábitat “costero tropical”, encontrado a lo largo de la costa de América Central; por último los grupos de delfín tornillo de vientre blanco *S. l. centroamericana* y de delfín manchado *S. attenuata* resultaron asociados con hábitat con una termoclina profunda.

Respecto al análisis de patrones de uso de hábitat de delfines en regiones particulares, L. T. Ballance (1992) realizó el estudio del comportamiento y los patrones de rango de individuos de



T. truncatus en la región media-oriental del Golfo de California, México. Esta investigadora llevó a cabo navegaciones sobre una extensión de 200 km de línea de costa y aguas alrededor de islas presentes; registró los patrones de actividad de los grupos de delfines, así como condiciones ambientales presentes (profundidad, temperatura del agua, y profundidad del disco de secchi). Observó cuatro patrones de comportamiento: alimentación, viaje, descanso y socialización; así mismo, determinó que el patrón de uso de hábitat de *T. truncatus* en el área de estudio estaba en mayor proporción relacionado con condiciones de aguas someras, turbias y con fondos arenosos, y en menor grado con aguas claras y de composición costera rocosa. En este sentido, la tasa de avistamiento fue significativamente más alta en las áreas cercanas a las bocas de los estuarios, en donde los delfines usaron estas áreas estuarinas para alimentarse (61 % del comportamiento total observado), así mismo, observó que los delfines pueden alimentarse en estas áreas debido a la abundancia de presas potenciales que estos sistemas admiten, o bien, especializarse en presas marinas.

En el Océano Atlántico, en la costa noroeste (de Nueva York a la costa central de Florida, Estados Unidos de América), Torres *et al.* (2003) examinaron la hipótesis de que la distribución de los dos ecotipos de *T. truncatus* podría estar limitada por la profundidad y/o la distancia desde la costa. Mediante el análisis de ADN mitocondrial de 304 muestras de piel de delfines, así como por medio de un análisis estadístico de árbol de regresión y clasificación (CART por sus siglas en inglés), estos autores interpretaron la distribución espacial de ambos ecotipos de *T. truncatus*, encontrando una relación marcada entre la distribución de estos y límites batimétricos específicos, determinando regiones propias para el ecotipo costero y oceánico, así como una región con sobreposición entre ellos.

En tanto en regiones cercanas a Chiapas, Ortíz-Wolford *et al.* (2012) realizaron un análisis de la composición, distribución y selección de hábitat de las especies de cetáceos en el Pacífico de Guatemala. Los autores observaron que los delfínidos con mayor representación en la región fueron *T. truncatus*, *S. attenuata* y *S. longirostris*, en tanto que *D. delphis* fue una de las dos especies con menor presencia en la región de estudio. La preferencia de hábitat de cada especie fue determinada respecto a las características topográficas del fondo marino presentes en las localidades de registro, así como con respecto al comportamiento observado. De esta manera determinaron diferencias interespecíficas e intraespecíficas: *T. truncatus* presentó una distribución muy amplia, tanto en el área costera como en el área oceánica; en tanto que *S. attenuata* se observó en su mayoría en el área costera, con algunos registros en el área oceánica, los autores refieren dicha diferenciación respecto a las subespecies *S. a. graffmani* y *S. a. attenuata*; así mismo refieren la separación de dos grupos de *S. longirostris*, los ubicados en la zona del talud continental, representados por la subespecie *S. l. centroamericana*, y la localización de otros grupos mucho más oceánicos, superando las 100 millas náuticas (185 km) de distancia a la costa, que corresponden a *S. l. orientalis*.

Así mismo, se han llevado a cabo diversos estudios para analizar patrones espaciales y temporales de delfínidos, mediante el análisis de hábitat potenciales, o modelación de nicho ecológico, tal es el caso de Llapapsca *et al.* (2018), quienes realizaron modelos de máxima entropía (MaxEnt) de *Lagenorhynchus obscurus*, *Delphinus capensis*, *T. truncatus* y *D. delphis* en la costa de Perú. Dichos autores observaron una distribución segregada de las especies respecto a la fisiografía, en donde *D. delphis* presentó hábitats potenciales en su mayoría a través



de la zona nerítica (región oceánica); en tanto *T. truncatus* principalmente sobre el quiebre de la plataforma continental; así mismo, identificaron a la temperatura superficial del mar y la profundidad del fondo marino como las variables de mayor importancia respectivamente para ambas especies. Además, Llapapsca *et al.* (2018) sugieren que, respecto a las preferencias de hábitat observadas en otras regiones, para el caso de *T. truncatus*, los hábitats potenciales resultantes pueden corresponder al ecotipo oceánico.

IV. Justificación

Generar conocimiento sobre la biodiversidad y de sus atributos ecológicos en determinada región puede ayudar a tener una comprensión respecto a los elementos preponderantes para la presencia de dicha riqueza de biológica, así mismo, ofrece una aproximación de los posibles mecanismos ecológicos involucrados en la composición de las comunidades de especies y la interacción de estas con su ambiente. Dicha información es importante como referencia para posibles acciones de manejo y conservación de las especies y sus ecosistemas, y como referencia para investigaciones futuras.

Chiapas es uno de los estados de la república mexicana con mayor biodiversidad de vertebrados (Llorente-Bousquets & Ocegueda en CONABIO 2008), sin embargo, en materia de mamíferos marinos, específicamente para los cetáceos existe una carencia sustancial de información y conocimiento a nivel local, teniéndose únicamente referencias generales y regionales, sobre los patrones de distribución, diversidad, riqueza, grado de conservación y amenaza, así como aspectos ecológicos enfocados al análisis de las relaciones de las especies de cetáceos y sus hábitats a escala espacial global y del POT (Perrin 1975; Au & Perryman 1985; Reilly 1990; Wade & Gerrodette 1993; Dizon *et al.* 1994; Kinzey *et al.* 2001; Reilly *et al.* 2002; Jackson *et al.* 2004; Gerrodette & Forcada 2005; Ballance *et al.* 2006; Gerrodette & Forcada 2006; Schiper *et al.* 2008; Scott & Chivers 2009; Pompa *et al.* 2011; CPPS/PNUMA 2012). Así mismo, a escala espacial del Pacífico Mexicano se han realizado evaluaciones similares, incluyendo a Chiapas de manera general (Salinas & Ladrón de Guevara 1993; Torres *et al.* 1995; Medrano *et al.* 2008; Rosales-Nanduca *et al.* 2011).

A escala espacial más fina se han realizado estudios de cetáceos en localidades adyacentes a Chiapas, como es el caso de la costa de Oaxaca; avocados en su mayoría a la recopilación de listados de riqueza especies, registros de varamientos y avistamientos dirigidos y ocasionales (Meraz & Sánchez-Díaz 2008; Bastida-Zavala *et al.* 2013; Castillejos-Moguel y Villegas-Zurita 2011; Villegas-Zurita & Castillejos 2013; Villegas-Zurita 2015; Villegas-Zurita *et al.* 2018), así como en el país vecino de Guatemala (Cabrera-Arreola 2011; Ortíz-Wolford *et al.* 2012; Cabrera-Arreola *et al.* 2012; Cabrera-Arreola *et al.* 2014), resaltando la evaluación de la diversidad y algunos aspectos relacionados a la preferencia de hábitat de cetáceos en dicha localidad. En este sentido, la importancia de tener claridad respecto a los diferentes atributos ecológicos de las especies de cetáceos, como es el caso de las relaciones de las especies y su hábitat, reside en el hecho de que, al estar totalmente adaptados a los ambientes acuáticos dependen totalmente de ecosistemas saludables para su supervivencia, por lo que algunas especies se han considerado como representantes que reflejan la variabilidad y degradación de



los ecosistemas marinos (Moore 2008), lo cual nos puede ofrecer indicios sobre dichas condiciones, de manera local.

Si bien las relaciones físicas de los cetáceos y su hábitat pueden ser indirectas, estas están más bien mediadas por la respuesta de sus presas (y a su vez, a las presas de las presas) a las características físicas del hábitat (Ballance *et al.* 2006; Perrin *et al.* 2008; Jefferson *et al.* 2015), ya que al tener la capacidad de alimentarse de una variedad de presas de distintos niveles tróficos, la presencia de cetáceos en una región determinada se asocia a con una productividad primaria alta, es decir, zonas que soportan suficiente riqueza de recursos para su explotación (Reeves *et al.* 2002; Perrin *et al.* 2008; Jefferson *et al.* 2015). En general, se presume que las variables de fácil medición utilizadas en los análisis de las especies y su hábitat, como la profundidad o la temperatura superficial del mar, son elementos de aproximación que están indirectamente relacionados con la abundancia o disponibilidad de presas (Reilly 1990; Reilly y Fiedler 1994; Palacios 2003, Ballance *et al.* 2006), y por ende una aproximación respecto a la idoneidad de hábitat de los cetáceos.

Dada la importancia de contar con información referente a dichas relaciones, es necesario explorar y explotar alternativas para su estudio, mediante técnicas de análisis correlativos, como es el caso de los modelos de nicho ecológico (MNE); estos modelos ofrecen diversos ángulos para abordar las relaciones de las especies y su hábitat, que, si bien están lejos de ser simples y la comprensión de estas asociaciones está lejos de ser completa, la idea es presentar acercamientos que puedan direccionarse para cualquier aplicación posible, y así poder contribuir en el establecimiento de referencias sobre la ecología de los cetáceos en Chiapas. Por ello, el desarrollo de modelos de nicho ecológico (MNE) para los delfínidos: *Stenella attenuata*, *Stenella longirostris*, *Tursiops truncatus* y *Delphinus delphis* en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas, nos ofrece una aproximación sobre la descripción y comprensión de parte de las relaciones ambientales preponderantes respecto a la idoneidad de hábitat para dichas especies, en una región en donde existe una carencia sustancial respecto a estudios regionales sobre la ecología básica del taxón.



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

V. Hipótesis

- Los hábitats de las especies de delfínidos en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas (Zona Económica Exclusiva) estarán determinados por la heterogeneidad ambiental, por lo que estos serán distintos para las cuatro especies, en función de sus características ecológicas.

VI. Objetivos

VI.I Objetivo general

- Modelar la idoneidad de hábitat de las especies de delfines: *Stenella attenuata*, *Stenella longirostris*, *Tursiops truncatus* y *Delphinus delphis* en la ZEE de Chiapas y sus aguas adyacentes, a través del Modelo de Nicho Ecológico.

VI.II. Objetivos particulares

- Identificar las variables ambientales que tengan mayor contribución a los modelos de idoneidad de hábitat de las especies: *S. attenuata*, *S. longirostris*, *T. truncatus* y *D. delphis* en el área de estudio.
- Caracterizar el hábitat de las especies: *S. attenuata*, *S. longirostris*, *T. truncatus* y *D. delphis* en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.
- Analizar las diferencias o similitudes de la idoneidad de hábitat para las cuatro especies de delfines en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.

VII. Área de estudio

En un contexto biogeográfico, basado en la clasificación de Spalding *et al.* (2007) de ecorregiones marinas del mundo (MEOW, por sus siglas en inglés), en el continente americano se encuentran clasificados siete reinos biogeográficos (Figura 2), dentro de los cuales se localiza el reino del “Pacífico Oriental Tropical”, el cual está compuesto por las provincias “Galápagos” y “Pacífico Tropical Este”, esta última provincia se encuentra formada por ocho ecorregiones, dentro de las cuales las aguas costeras y oceánicas de Chiapas se forman parte de la ecorregión “Chiapas-Nicaragua”, la cual se extiende desde el municipio de San Miguel del Puerto, Oaxaca, hasta Nicaragua y una pequeña parte limítrofe con Costa Rica (Figura 3).



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

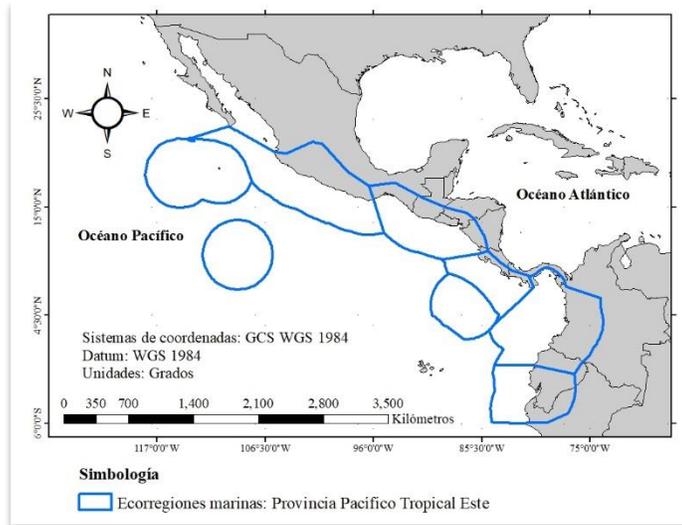


Figura 2. Ecorregiones marinas del mundo “Provincia Pacífico Tropical Este” (Basado en la clasificación de Spalding et al. 2007).

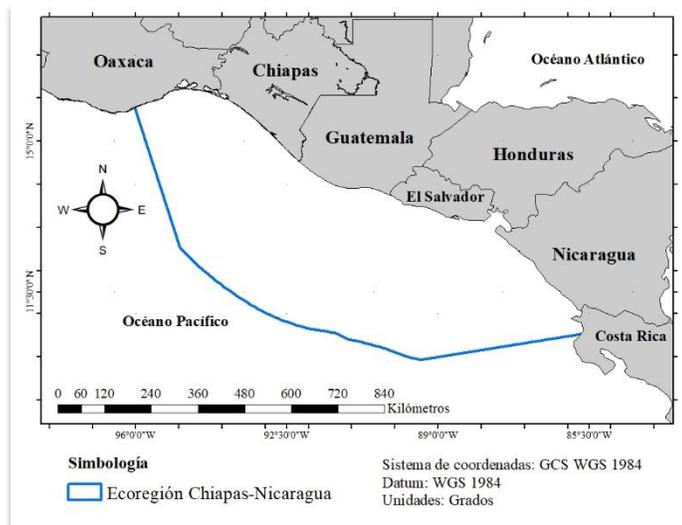


Figura 3. Ecoregión marina del mundo “Chiapas-Nicaragua” (Basado en la clasificación de Spalding et al. 2007).

De forma específica, en la clasificación de Ecosistemas Marinos de México (Lara-Lara *et al.* en CONABIO 2008), el litoral chiapaneco se encuentra dentro de la ecorregión Nivel I: Pacífico Centroamericano (Figura 4), el cual forma parte de la región marina Panámica del Océano Pacífico, y a su vez parte de la región oceánica Pacífico Sur.



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

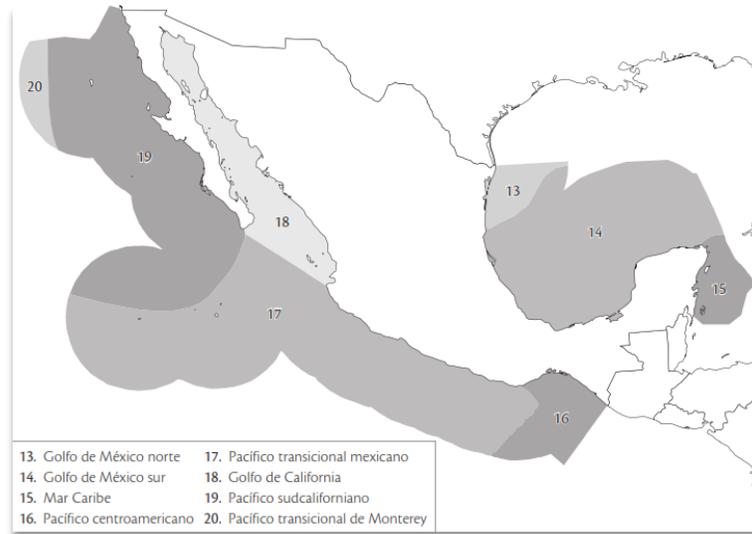


Figura 4. Ecorregiones marinas de México Nivel I (Tomado de: Ecosistemas marinos de México, Lara-Lara et al. 2008).

En el litoral de Chiapas, casi en el extremo sureste, se encuentra la Reserva de la Biósfera La Encrucijada; dicha área natural protegida forma parte de la región Frontera Sur, Istmo y Pacífico Sur, administrada por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). La Encrucijada se ubica geográficamente en los 14° 43' y 15° 40' latitud Norte y 92° 26' y 93° 20' longitud Oeste (Figura 5). Se extiende a través de los municipios: Pijijiapan, Mapastepec, Acapetahua, Villa Comaltitlán, Huixtla, Mazatán, Huehuetán, y cuenta con una superficie total de 144,868.15 ha, de las cuales 29,215.42 ha pertenecen a la superficie marina (<http://simec.conanp.gob.mx>; DOF 2000; <http://rsis.ramsar.org>); así mismo, en 1997 fue designada como sitio RAMSAR.

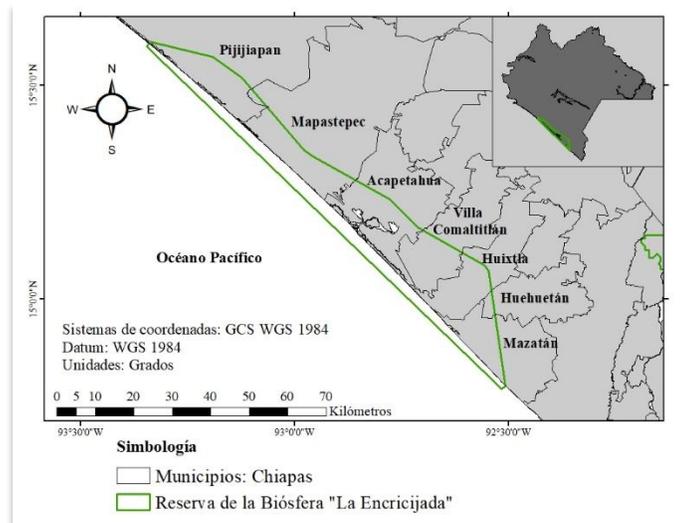


Figura 5. Polígono perteneciente al área de la Reserva de la Biósfera “La Encrucijada”, Chiapas.



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

Respecto a los aspectos oceanográficos generales, las aguas costeras y oceánicas de Chiapas se caracterizan por tener una plataforma continental amplia (entre 50 y 75 km), de fondos blandos, resaltando la presencia de una serie de fosas con más de 5000 m de profundidad (Trinchera Mesoamericana) orientadas en forma de arco y paralelas a la línea de costa, limitando a la plataforma continental (Álvarez & Gaitán 1994). Así mismo, están conformadas por la masa de Agua Tropical Superficial (TSW), ubicada dentro de la Piscina Cálida del Pacífico Oriental (Figura 6), esta masa de agua se encuentra centrada a lo largo de la costa sureste de México y Guatemala, resultado de un gran flujo de calor estacional y débil mezcla de viento (Fiedler & Talley 2006). Así mismo, a pequeña escala las aguas marinas de Chiapas se encuentran influenciadas por el Domo de Costa Rica (CRD) y el Tazón de Tehuantepec (TB; Figura 7; Kessler 2006; Fiedler & Talley 2006).

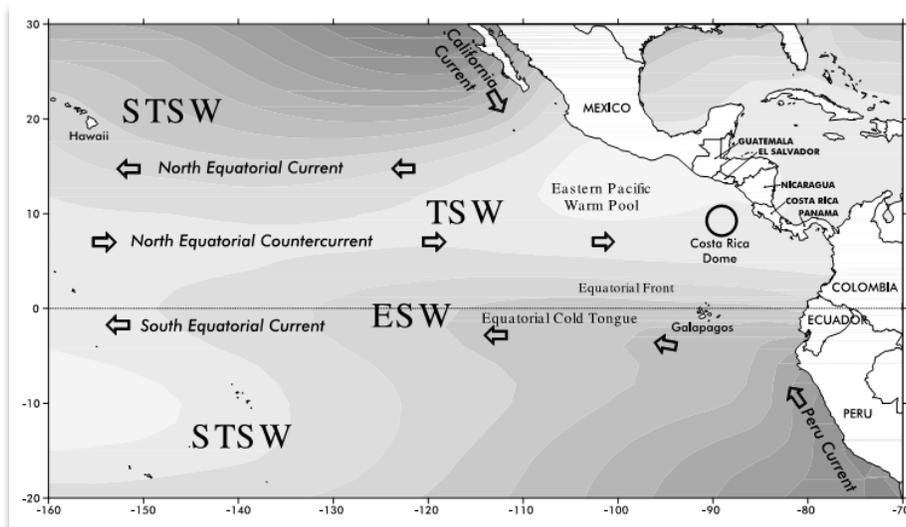


Figura 6. Masas de agua superficiales y corrientes en el POT; TSW: masa de Agua Tropical Superficial; STSW: masa de Agua Subtropical Superficial; EWS: masa de Agua Ecuatorial Superficial; Sombreado temperatura media superficial del mar: Fría (gris oscuro), cálida (gris claro) (tomado de Fiedler & Talley 2006).

En la región se puede observar la influencia de la Corriente Ecuatorial del Norte (NEC), la Contracorriente Ecuatorial del Norte (NECC); Contracorriente Subsuperficial del Norte (NSSCC), y la Corriente Mexicana del Oeste (WMC), o también llamada Corriente Costera Mexicana (MCC) (Figura 6; Kessler 2006; Fiedler & Talley 2006; Gómez-Valdivia 2015). La variabilidad en la temperatura superficial del mar es baja, aunque las temperaturas mínimas son asociadas con chorros de viento (wind jets); La “Piscina de agua cálida del Pacífico Oriental”, se caracteriza por tener temperatura media, mayor a 27.5 °C, extendiéndose desde el Sureste de México hasta Guatemala, de tal forma que en la región de las aguas marinas de Chiapas la temperatura oscila entre los 27 y 30 °C, con un promedio anual de 28 °C. Temporalmente, la temperatura superficial del agua se presenta de la siguiente manera: de enero a marzo hay una variación de -0.5 - -2 °C, de abril a junio se observa un aumento de 0.5 - 1 °C, de julio a septiembre hay un aumento de 1 - 2 °C, durante octubre a diciembre se da un descenso de -1 °C; mientras que durante año Niño tiende a aumentar hasta 0.5 °C (Fiedler & Talley 2006).

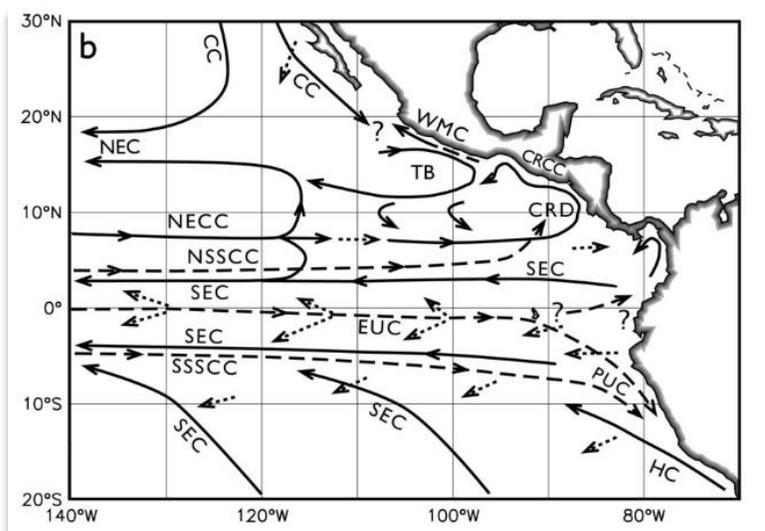


Figura 7. Circulación de corrientes en el Pacífico Tropical Oriental. Flechas continuas: corrientes geostróficas de la capa superior (CC: Corriente de California; NEC: Corriente Ecuatorial del Norte; NECC: Contracorriente Ecuatorial del Norte; SEC: Corriente Ecuatorial del Sur; CRCC: Corriente Costera de Costa Rica; HC: Corriente de Humboldt); flechas discontinuas: Corrientes Subsuperficiales (EUC: Corriente Inferior Ecuatorial; N/SSSCC: Contracorriente Subsuperficial del Norte/Sur; WMC: Corriente Mexicana del Oeste; PUC: Corriente Inferior Perú-Chile); TB: Tazón de Tehuantepec; CRD: Domo de Costa Rica (tomado y modificado de Kessler 2006).

La salinidad superficial de la región oscila entre los 30 y 34, observándose un promedio mayor de Salinidad de 34; la variabilidad estacional se da de la siguiente manera: de Enero a Marzo, se da un aumento de los 0.25, durante Abril a Junio se observa un aumento de 0.5, en tanto para el periodo de Julio a Septiembre se suscita una disminución de 0.25, y de Octubre a Diciembre se observa un aumento de 0.5. Respecto a la profundidad de la termoclina, esta se caracteriza por ser de amplitud pequeña ($< \pm 10$ m) a lo largo de la costa suroeste de México, teniendo una profundidad entre los 20 y 40 m. La profundidad de la capa de mezcla (profundidad de la capa isotérmica) oscila entre los 20 y 30 m; así mismo, la profundidad de la pinoquina es de 60 m. La variación estacional de la profundidad de la termoclina es la siguiente: de enero a marzo hay un aumento de entre los 5 y 10 m de profundidad, de abril a junio un aumento de 0 a 5 m, de julio a septiembre prácticamente hay un aumento de los 0 a 10 m y durante octubre a diciembre, una disminución de la profundidad de los 10 m, presentándose más superficial (Fiedler & Talley 2006).

El agua superficial subtropical del Pacífico Norte es subducida hacia el sur en la termoclina de los 20° N y forma un máximo de salinidad subsuperficial que se encuentra con la capa subsuperficial subtropical desde el Pacífico Sur, a aproximadamente los 10° N (Fiedler & Talley 2006). Respecto a los nutrientes en la parte superficial, el Fosfato (PO) se puede encontrar en concentraciones de $0.4 \mu\text{mol kg}^{-1}$, las concentraciones de Silicato (SiOH_4) de $2 \mu\text{mol kg}^{-1}$, y la concentración de Nitrato (NO_3) de $0.5 \mu\text{mol kg}^{-1}$. La capa de Oxígenos mínimo es de $5 \mu\text{mol/kg}$, encontrándose a una profundidad de los 300 y 350 m (Fiedler & Talley 2006).



VIII. Materiales y métodos

El análisis de la idoneidad de hábitat para las especies de los delfínidos: *S. attenuata*, *S. longirostris*, *T. truncatus* y *D. delphis* se llevó a cabo mediante el proceso de modelos de nicho ecológico (MNE); dicho método utiliza datos de ocurrencia de especies, en conjunto con datos ambientales, de esta forma realiza un análisis correlativo respecto a los requerimientos biológicos conocidos de las especies (Warren & Seifert 2011); en este sentido, se obtuvo una estimación de la idoneidad del hábitat en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas, así como en sus aguas adyacentes, por medio del algoritmo MaxEnt (Phillips *et al.* 2006) versión 3.4.1. Para el procesamiento del MNE mediante este algoritmo, se requirió diseñar el modelo respecto a las características biológicas y ecológicas de las especies de interés, lo que involucra de manera general: I) la determinación del área de modelado, II) la búsqueda y procesamiento de los registros de ocurrencia de las especies, III) la selección y procesamiento de las variables ambientales, IV) la calibración, V) la evaluación del desempeño, y VI) la interpretación y análisis de los MNE. A continuación, se describen dichos procesos:

VIII.I. Área de modelado: “M”

El diseño del área de modelado “M” se construyó en función del esquema heurístico, denominado “diagrama BAM” (Figura 8) (Soberón & Peterson 2005; Soberón, 2007). Este diagrama es esencialmente una simplificación idealizada de los factores preponderantes en la distribución de las especies, el cual describe básicamente los siguientes aspectos: I) que existan condiciones abióticas necesarias (A), II) que existan condiciones bióticas favorables (B) y III) que las regiones se encuentren accesibles a la dispersión de la especie desde la región de su origen histórico, o una región definida en un momento relevante (M) (Barve *et al.* 2011; Soberón *et al.* 2017).

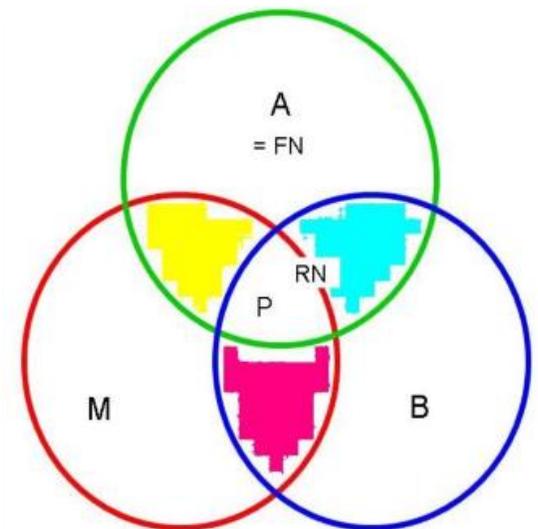


Figura 8. Diagrama BAM: el área verde “A” representa la región geográfica con un conjunto apropiado de factores abióticos para las especies, el “Nicho fundamental” (FN); el área “B” es la región en donde ocurre la combinación de interacción de especies correcta, la cual puede o no, sobreponerse extensivamente con “A”. $A \cap B$ representa a la extensión geográfica del “Nicho Realizado” (RN) de las especies. “M” está compuesto por todas esas regiones



“accesibles” del mundo, sin barreras para el movimiento y la colonización de especies. $A \cap B \cap M = P$, es la región en la cual hay un conjunto correcto de factores abióticos y bióticos, los cuales son accesibles a las especies y es equivalente a la distribución geográfica de las especies (Soberón y Peterson 2005).

Tomando en cuenta la ausencia de barreras geográficas obvias en el ambiente marino, aunado a la gran capacidad de dispersión de los delfines (Jefferson *et al* 2015), se establece el supuesto de que: “las aguas costeras y oceánicas de Chiapas presentan los componentes abióticos, bióticos y de acceso a las misma, adecuados para contar con la presencia de hábitat idóneos para los delfínidos: *Stenella attenuata*, *Stenella longirostris*, *Tursiops truncatus* y *Delphinus delphis*”. De tal forma que, habiendo establecido dicha hipótesis y con base en las consideraciones BAM, antes mencionadas, se consideró que el escenario más adecuado para operar el análisis de este proyecto es el denominado "sueño de Hutchinson" (HD por sus siglas en inglés). En dicho escenario se asume la situación en la que la oferta ambiental se encuentra totalmente accesible para la especie ($A \subset M$) (Figura 9), por lo tanto, la principal limitación para la ocupación de la especie es la falta de entornos favorables; un ejemplo de este escenario sería una especie distribuida en un paisaje continuo sin grandes barreras, como lo es el ambiente marino. En este escenario BAM HD se tienen áreas potenciales y ocupadas que son equivalentes (es decir $G=A$) (Saupe *et al.* 2012).



Figura 9. Escenario BAM con la configuración del “sueño de Hutchinson” (círculo naranja: A, círculo sombreado: M); diseño del MNE para cuatro delfínidos en el litoral de Chiapas (tomado y modificado de Saupe et al. 2012).

Estableciendo como base el escenario BAM HD, se consideró la extensión geográfica del área de “M”, el cual incluye al mar territorial y a la zona económica exclusiva de Chiapas, así como, la zona oceánica y costera de Oaxaca, en su extremo noroeste, y de Guatemala, en su extremo sureste; con el fin de representar la continuidad espacial del área de interés (Chiapas), respecto a la alta movilidad de los delfines. Así mismo, se pretendió que los MNE reflejaran la influencia de la variabilidad ambiental potencial aledaña a las aguas costeras y oceánicas de Chiapas. Mediante el software ArcGIS 10.2 se generó un polígono delimitando a “M” (Figura 10); dicho polígono tuvo un área de 534,059 km², y se dividió en celdas con una resolución espacial de 4



x 4 km (con excepción de las celdas contiguas a la parte continental, las cuales varían de tamaño y forma en función de la forma del borde), para efectos de procesamiento de registro de ocurrencia de especies a la resolución espacial elegida, así como para el procesamiento de calibración de los modelos.

El análisis de la idoneidad de hábitat para las cuatro especies de delfines se acotó a la región costera y oceánica correspondiente al estado de Chiapas, considerando una aproximación realizada a criterio, en función de la delimitación aproximada de la Zona Económica Exclusiva (ZEE) correspondiente al área de interés.

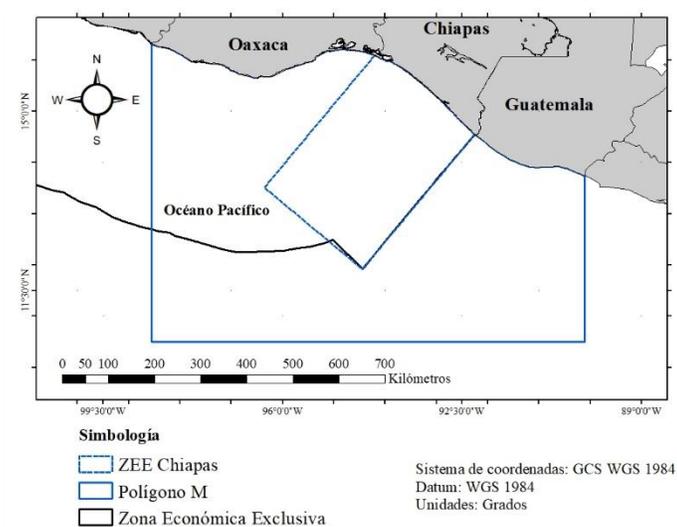


Figura 10. Delimitación área de modelación de nicho ecológico “M” para las cuatro especies de delfines, en aguas costeras y oceánicas de Chiapas (se indica la ZEE de Chiapas, los límites de la ZEE del Pacífico de México y el polígono M seleccionado).

VIII.II. Datos de ocurrencia de especies

Los datos de ocurrencia de las cuatro especies seleccionadas se obtuvieron de bases de datos de acceso libre, así mismo, para efectos de complementar o acrecentar la información máxima disponible sobre los requerimientos ambientales de las cuatro especies de delfines, se realizaron algunas salidas de campo para el registro de avistamiento de delfines en la zona costera de dos localidades de Chiapas, durante los meses de: marzo, abril, mayo y julio de 2017. Dichas navegaciones se llevaron a cabo en los municipios de Pijijiapan y Acapetahua, Chiapas.

VIII.II.I. Procesamiento de datos de ocurrencia de especies

Se realizó la consulta de los portales web con bases de datos libres: OBIS (<http://iobis.org>), GBIF (<https://www.gbif.org>) y OBIS SEAMAP (<http://seamap.env.duke.edu>); se descargaron y se procedió a la primera fase de control de calidad de los datos, la cual consistió en el filtrado de los registros de ocurrencia de especies presentes en “M”, eliminando los que se encontraron fuera de este. Posteriormente se procedió a la revisión y descarte de los registros duplicados



(con la misma georreferencia), así como de los registros con una georreferencia en la zona terrestre; y la tercera fase consistió en la depuración de datos duplicados en cada celda () con registro de ocurrencia, de la red de malla de resolución espacial de 4 x 4 km, generada para “M”; este procedimiento se realizó para cada base de datos obtenida, de cada especie de delfín. Cabe mencionar que, a los conjuntos de datos conformados se les adicionaron los registros de ocurrencia obtenidos mediante las navegaciones costeras realizadas en las dos localidades de Chiapas.

Posteriormente se realizó un muestreo aleatorio por medio de la herramienta “*Sub set features*” de ArcMap, para obtener dos conjuntos de datos para cada especie, los cuales están compuestos cada uno por un 25% del total de registros de presencia, obtenidos después de la primera fase de procesamiento de datos. Esto último con excepción del delfín de rostro corto *D. delphis*, ya que, debido a los registros limitados encontrados en las bases de datos de acceso libre, para esta especie se realizó un muestreo aleatorio del 50% del total de los datos obtenidos. De esta forma se obtuvieron los dos conjuntos de datos para cada especie de delfín: un set-entrenamiento y un set-evaluación (Tabla 1). Este procedimiento se realizó para disminuir en la medida de lo posible, los sesgos geográficos inherentes de los registros de ocurrencia, y de esta forma evitar el sobreajuste de los MNE, a su vez, de pretender un mejor desempeño de modelación (Boria *et al.* 2014).

Tabla 1. Número de registros de presencia en cada set de datos (entrenamiento y evaluación) para las cuatro especies de delfínidos.

Especie	Set-entrenamiento	Set-evaluación
<i>S. attenuata</i>	53	53
<i>S. longirostris</i>	85	85
<i>T. truncatus</i>	68	62
<i>D. delphis</i>	36	36

VIII.II.II. Registro de avistamientos de delfines en aguas costeras de Chiapas

En la búsqueda de completar la base de datos de ocurrencia de especies obtenidos en los portales de acceso libre en internet, se realizó trabajo en campo, que consistió en navegaciones en la zona costera de los sistemas lagunares-estuarinos Chocohuital, Pijijiapan (93.51°N, 15.73°W; 93.12°N, 15.40°W) y Chantuto-Panzacola, Acapetahua (92.93°N, 15.23°W; 92.73°N, 15.03°W) en el estado de Chiapas (Figura 11 - 19). Las navegaciones se realizaron entre los 2 y 10 km mar adentro, efectuando la búsqueda de delfines mediante trayectos paralelos a la línea de costa, por medio de una embarcación con motor fuera de borda (60 hp). En promedio, la duración de los recorridos fue de 4 a 5 horas, en condiciones de mar en calma (escala Beaufort 1 a 3). Se obtuvieron ocho registros, de los cuales dos fueron para *S. attenuata* y seis para *T. truncatus* (Tabla 2).



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”



Figura 11. Avistamiento de toninas (*Tursiops truncatus*) en aguas costeras de Chiapas.



Figura 12. Vista frontal de tres toninas *T. truncatus* en aguas costeras de Acapetahua, Chiapas



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”



Figura 13. Individuo de tonina *T. truncatus* en aguas costeras de Acapetahua, Chiapas



Figura 14. Delfín moteado pantrópico *S. attenuata* en aguas costeras de Acapetahua, Chiapas



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”



Figura 15. Individuo de delfín moteado pantrópico *S. attenuata* en aguas costeras de Acapetahua, Chiapas



Figura 16. Vista posterior de un par de toninas *T. truncatus* en aguas costeras de Pijijiapan, Chiapas.



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”



Figura 17. Tonina *T. truncatus* en aguas costeras de Pijijiapan, Chiapas. Se observan cicatrices prominentemente profundas en la parte dorsal, posterior a la aleta.



Figura 18. Individuo adulto y juvenil de delfín moteado pantrópico *S. attenuata* en aguas costeras de Pijijiapan, Chiapas.

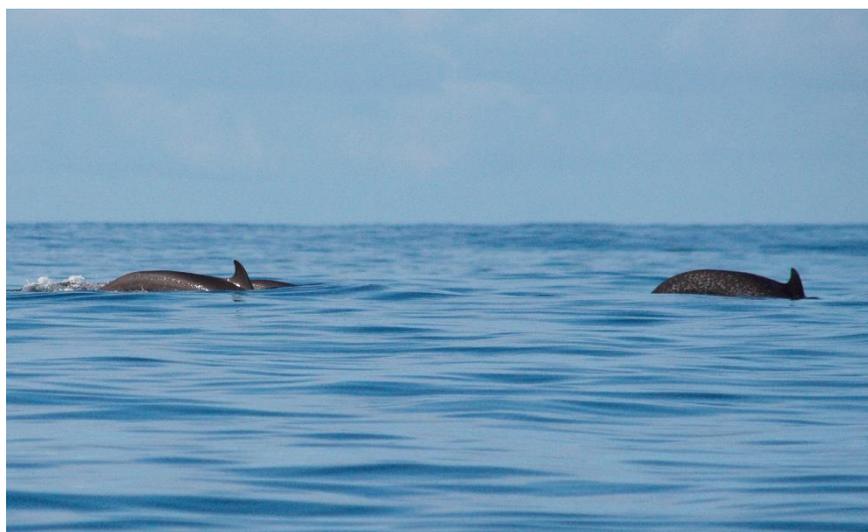


Figura 19. Grupo de delfín moteado pantrópico de *S. attenuata* en aguas costeras de Pijijiapan, Chiapas.

Tabla 2. Registros de ocurrencia de los delfínidos *S. attenuata* y *T. truncatus* en las aguas costeras de dos localidades del litoral de Chiapas.

ID	Fecha	Localidad	Especie	Mínimo de individuos	Máximo de individuos	Comportamiento	Distancia a la costa (km)
AC_01	16/03/2017	Acapetahua	<i>S. attenuata</i>	3	3	Tránsito	7.08
AC_02	12/04/2017	Acapetahua	<i>T. truncatus</i>	3	3	Tránsito	1.29
PJ_02	13/04/2017	Pijijiapan	<i>T. truncatus</i>	50	100	Tránsito/Forrajeo	1.81
PJ_03	18/05/2017	Pijijiapan	<i>S. attenuata</i>	50	100	Tránsito/Forrajeo	1.44
PJ_03	18/05/2017	Pijijiapan	<i>T. truncatus</i>	5	20	Tránsito/Forrajeo	1.54
PJ_04	26/07/2017	Pijijiapan	<i>T. truncatus</i>	2	2	Tránsito	0.32
PJ_04	26/07/2017	Pijijiapan	<i>T. truncatus</i>	2	2	Tránsito/Forrajeo	0.31
AC_04	27/07/2017	Acapetahua	<i>T. truncatus</i>	10	25	Tránsito/Forrajeo	1.17

A continuación, se muestra la disposición espacial de los registros de presencia de especies de delfínidos tanto del set-entrenamiento, como del set-evaluación de cada especie de delfín (Figuras 20 - 23); con los cuales se desarrolló la iteración de entrenamiento del algoritmo de MaxEnt (Philips *et al.* 2006), así como para la posterior evaluación de estos mediante la aplicación Niche Tool Box (Osorio-Olvera *et al.* 2018).



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

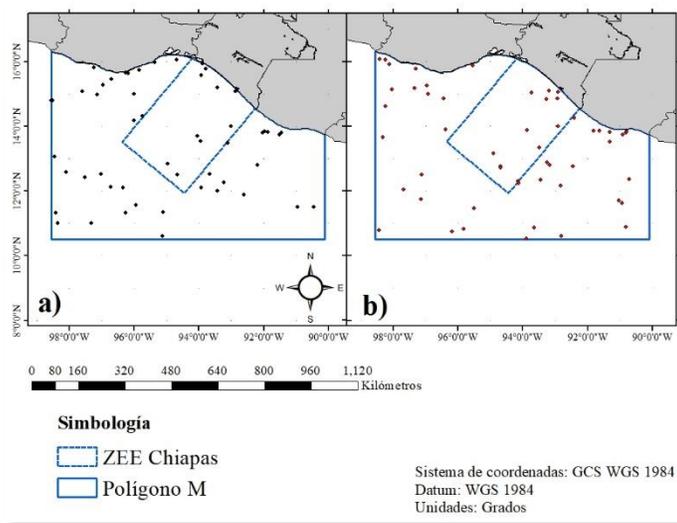


Figura 20. Distribución espacial de los registros de ocurrencia del delfín manchado pantropical *S. attenuata* pertenecientes a los conjuntos de a) entrenamiento y b) evaluación, modelación de nicho ecológico.

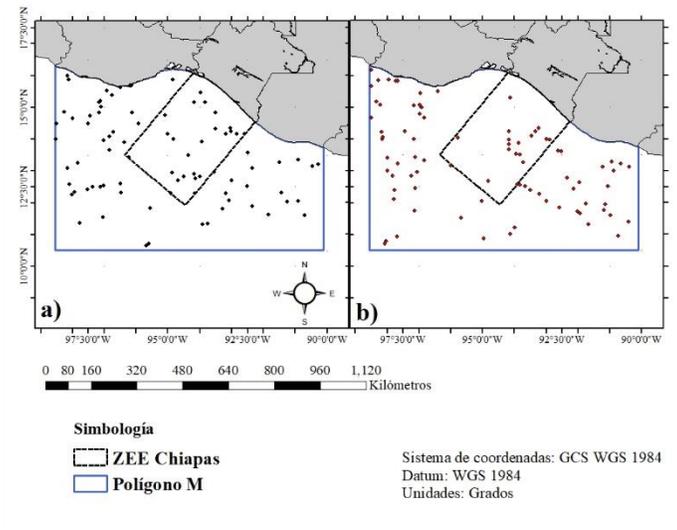


Figura 21. Distribución espacial de los registros de ocurrencia del delfín tornillo *S. longirostris* pertenecientes a los conjuntos de a) entrenamiento y b) evaluación modelación de nicho ecológico.

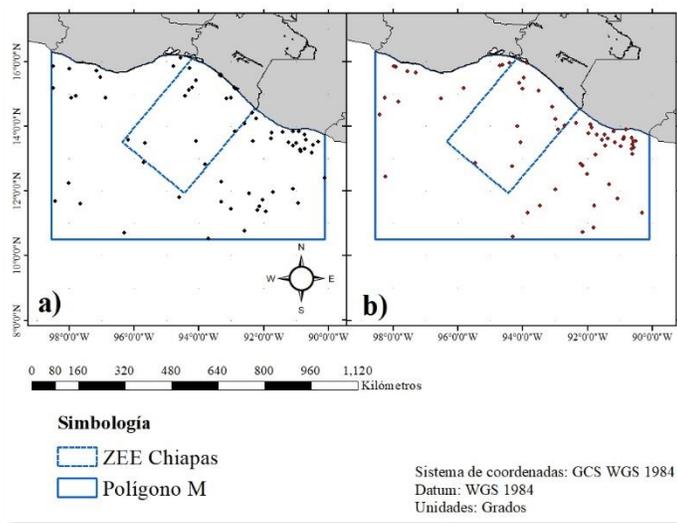


Figura 22. Distribución espacial de los registros de ocurrencia de la tonina *T. truncatus*, pertenecientes a los conjuntos de a) entrenamiento y b) evaluación, modelación de nicho ecológico.

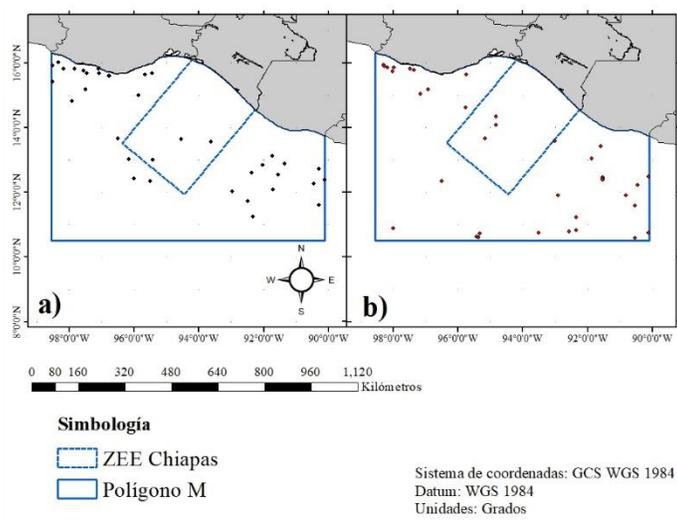


Figura 23. Distribución espacial de los registros de ocurrencia del delfín común de rostro corto *D. delphis* pertenecientes a los conjuntos de a) entrenamiento y b) evaluación, modelación de nicho ecológico.

VIII.III. Datos de variables ambientales

La identificación de las relaciones de las especies de cetáceos y su hábitat se han enfocado, en primera instancia, en correlaciones entre los patrones de distribución y abundancia de las especies y los patrones mayores de corrientes superficiales y la presencia de masas de agua (Ballance *et al.* 2006). Un número de variables potenciales de hábitat pueden ser medidas para describir las condiciones de la superficie del agua y las propiedades de la columna; las mediciones de las condiciones de la superficie del agua incluyen a la temperatura, la salinidad, fluorescencia, clorofila-a, contenido de oxígeno disuelto y color del agua; en tanto las propiedades de la columna del agua, incluyen a la profundidad y anchura de la termoclina,



profundidad de la capa de mezcla, profundidad de la zona eufótica y la concentración total de clorofila, o promedio en la zona eufótica. Sin embargo, cuando los datos oceanográficos *in situ* no se encuentran disponibles, las variables de hábitat son derivadas de datos batimétricos y de sensores remotos (Redfern *et al.* 2006).

Las variables oceanográficas más utilizadas en la caracterización de los hábitats de cetáceos incluyen mediciones de la temperatura del agua, la salinidad, la concentración de clorofila y la profundidad de la termoclina; estas características se relacionan con los eventos de surgencias, lo que se ha ligado con las diferencias respecto a la distribución de cetáceos (Perrin *et al.* 2008). Así mismo, la topografía y batimetría se ha relacionado con fenómenos oceanográficos, de escala local, influyendo en la distribución del hábitat de las especies (Redfern *et al.* 2006; Perrin *et al.* 2008). Para este estudio, las variables ambientales para el procesamiento correlativo de los MNE se seleccionaron considerando su influencia en la determinación del hábitat (Ballance *et al.* 2006; Redfern *et al.* 2006; Perrin *et al.* 2008), de tal forma que, se seleccionaron las siguientes variables: Temperatura superficial del mar (TSM), Clorofila-a (Chla), Atenuación difusa superficial (ADS) y Batimetría (BAT).

La información de las variables ambientales se basó en datos ráster, en formato “.asc” (Phillips *et al.* 2006). Los ráster constan de una matriz de celdas (o píxeles) organizadas en filas y columnas (o una cuadrícula), en la que cada celda contiene un valor perteneciente a determinada información, la cual representa a fenómenos del mundo real (<http://desktop.arcgis.com>), en el caso de este estudio, el de las variables ambientales seleccionadas, previamente mencionadas.

VIII.III.I. Ráster ambientales de acceso libre

La información de variables ambientales se obtuvo del portal digital GIOVANNI de la NASA (<https://giovanni.gsfc.nasa.gov>), de donde se descargaron compuestos mensuales de las variables de TSM, Chla y ADS, del periodo disponible hasta el momento (2002-2018). Estos ráster se obtuvieron en formato “TIIF”, con un nivel de procesamiento L3 y una resolución espacial de 4 x 4 km. Así mismo, se realizó la descarga de los niveles batimétricos disponibles en el National Geophysical Data Center (<https://ngdc.noaa.gov>) ETOPO 1, con resolución espacial de 1.8 x 1.8 km.

VIII.III.II. Procesamiento de ráster ambientales

Para cada ráster ambiental del portal GIOVANNI, se realizó un recorte mediante el empleo de la herramienta “*Extract by mask*” (Figura 24) incluida en el software ArcGIS 10.2, tomando como molde de recorte la capa “M”, generada previamente. Posteriormente se realizó la conversión de formato de archivo “.tif” a “.asc”, por medio de la herramienta “*Conversion tools*”.



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

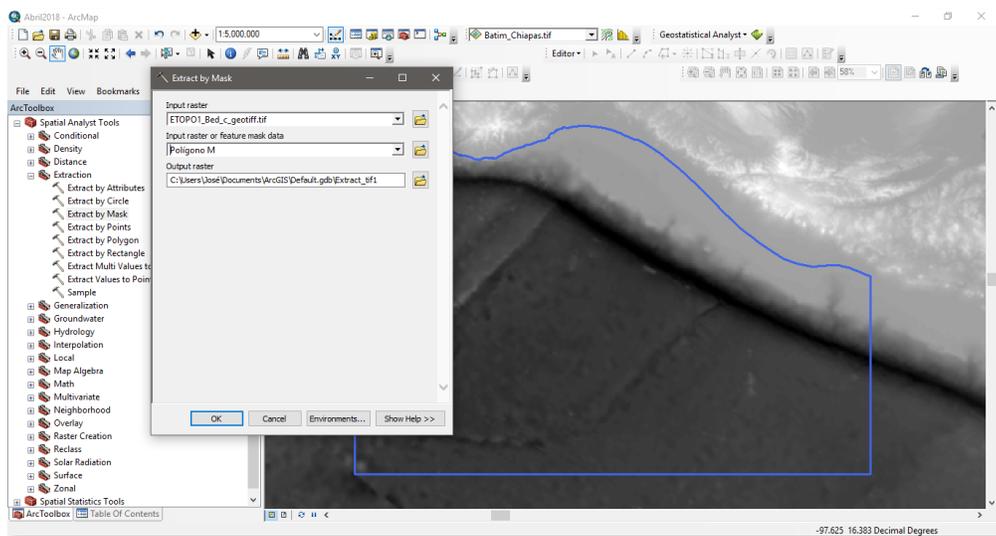


Figura 24. Proceso de recorte de raster ambiental, mediante ArcGIS 10.2.

En el caso del ráster de batimetría, el procesamiento consistió en lo siguiente: 1) se generó en ArcGIS 10.2, una capa de puntos centrados en cada celda de la capa “M”; 2) se realizó la extracción de los valores de cada celda del ráster, mediante la herramienta “*Extract values to points*” (Figura 25) ; 3) posteriormente se realizó una interpolación por medio de la herramienta “*Inverse distance weight*” (Figura 26), para homogenizar la resolución espacial de 4 x 4 km, considerada previamente. De igual forma se realizó la conversión de formato de archivo, antes mencionada (Figura 27).

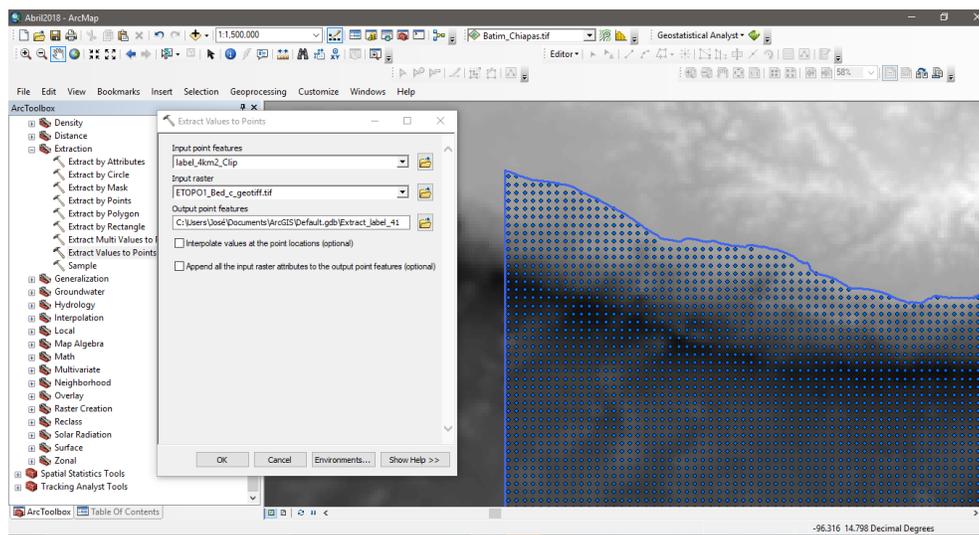


Figura 25. Proceso extracción de valores de raster ambiental, mediante ArcGIS 10.2. Cambio de resolución espacial de pixel 1.8 x 1.8 km a 4 x 4 km.



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

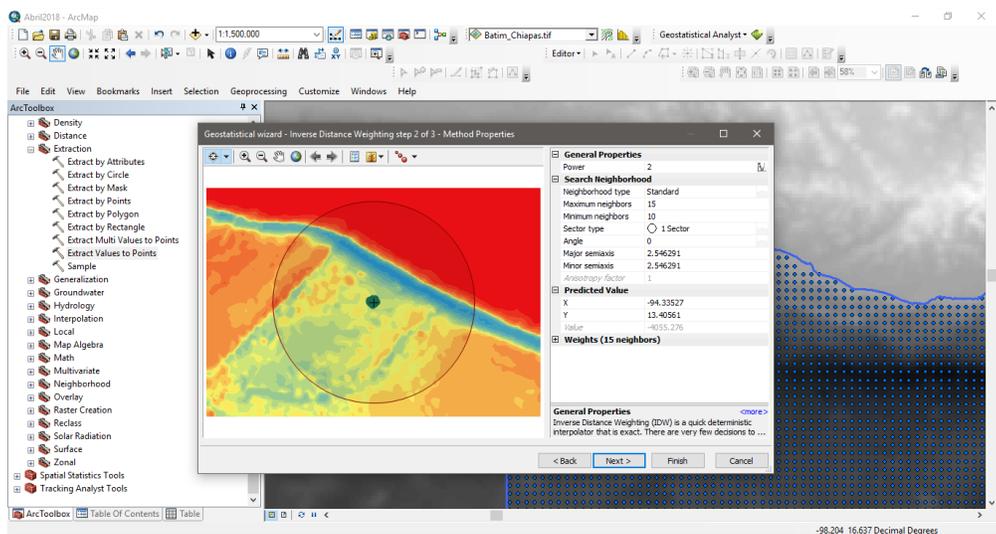


Figura 26. Proceso interpolación de valores de raster de batimetría, mediante ArcGIS 10.2. Resolución espacial de pixel de 1.8 x 1.8 km a 4 x 4 km.

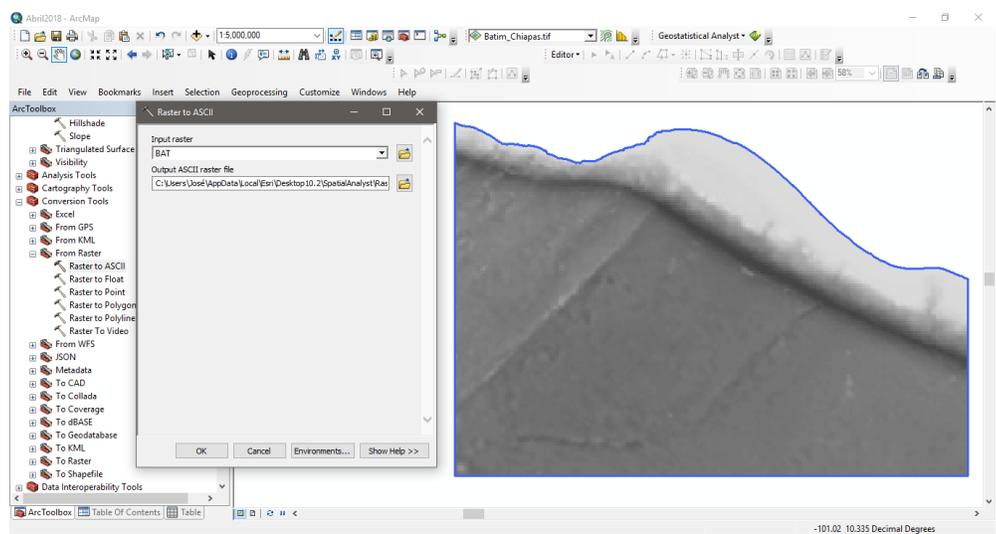


Figura 27. Proceso de cambio de formato raster “.tif” a “.asc”, mediante ArcGIS 10.2. Resolución espacial de pixel de 4 x 4 km.

VIII.III.IV. Análisis de correlación de ráster ambientales

Los conjuntos de variables ambientales correlacionados pueden ocasionar que los MNE producidos resulten ser altamente complejos (demasiado dimensionales en el espacio ambiental), esto puede llegar a confundir los esfuerzos para caracterizar los modelos en términos ecológicos (Peterson *et al.* 2011). Uno de los esquemas para reducir dicha dimensionalidad es el análisis de correlación, ya que se logra determinar el grado de colinealidad en el conjunto de variables ambientales seleccionadas para el modelado, detectar variables altamente redundantes y eliminar las repetitivas (Peterson *et al.* 2011); de tal forma que, se realizó dicho análisis mediante la extracción de los valores de cada celda en ArcGIS 10.2 (*Extract multivalued to*



points); una vez esto, toda la información se condensó en una base de datos, que posteriormente fue exportada y procesada para el análisis de correlación de Pearson, en el software STATISTICA 7 (StatSoft, Inc. 2004).

De manera general, se observó una baja correlación directa e indirectamente proporcional (según el caso) entre las variables ambientales seleccionadas, con excepción de la clorofila (Chla) y la atenuación difusa superficial (ADS), las cuales se observaron con una alta correlación directamente proporcional (Tabla 3), sin embargo, se decidió incluir ambas variables en el procesamiento iterativo de modelado, para aplicar otro de los esquemas utilizados para la inclusión de variables ambientales, la cual se basa en la “respuesta” del modelo para determinar qué variables contienen la información más predictiva para las especies de interés (Peterson *et al.* 2011).

Tabla 3. Matriz de correlación de Pearson, variables ambientales consideradas como explicativas para el MNE de cuatro especies de delfínidos en el litoral de Chiapas. BAT: batimetría (m), TSM: temperatura superficial del mar (°C), Chla: Clorofila-a (mg m³), ADS: atenuación difusa superficial (1/m).

Variable	TSM	ADS	Chla	BAT
TSM	1.00			
ADS	-0.05	1.00		
Chla	-0.01	1.00	1.00	
BAT	0.42	0.49	0.49	1.00

De esta forma, en algunos MNE de los delfínidos de interés, tuvieron el descarte de alguna de las variables seleccionadas para la modelación de nicho, las cuales no mostraban aportar información significativa en los modelos finales.

VIII.IV. Modelación de Nicho Ecológico (MNE)

El módulo del software MaxEnt 3.4.1 (Phillips *et al.* 2006) fue configurado según lo recomendado por Merrow *et al.* (2013), así como por Radosavljevic y Anderson (2013). Se consideró el 30% de datos de presencia de especies de para la iteración de “prueba” y el 70% restante para la iteración de “entrenamiento”, ejecutando a través de estos, los análisis de correlación con las variables ambientales. Estos análisis utilizan un umbral para realizar una predicción binaria, estando las condiciones adecuadas por arriba y las inadecuadas por debajo del umbral seleccionado (Merrow *et al.* 2013).

Así mismo, se activaron los siguientes parámetros: a) “*Random seed*” para que el algoritmo realice una selección aleatoria de los datos de prueba y entrenamiento, es decir que sean usados diferentes subconjuntos de datos de fondo (background) para cada réplica de modelo generado (10 para cada especie); b) “*Bootstrap*”, realiza réplicas de conjuntos de muestra eligiendo muestreos con remplazo; c) “*Jackknife*”, mide la importancia de cada variable ambiental para el modelo, por medio del entrenamiento con cada variable omitida primero, luego usándola de manera individual (Phillips *et al.* 2006).



El tipo de salida de los MNE fue “*Clog-log*”, la cual produce estimaciones de cero (ausencia) y uno (presencia) de probabilidad, según lo predicho por las covariables con la que se alimentó el modelo; de tal forma que, estima la probabilidad de presencia como: $1 - \exp(-\exp(H) p_{\lambda}(z))$. Este tipo de salida se basa en proceso de Poisson no homogéneo (IPP), el cual es un modelo ampliamente utilizado para un conjunto aleatorio de puntos Z (presencia conocida de la especie) que caen en algún dominio D (área geográfica específica) (Cressie 1993, Diggle 2003 en Phillips *et al.* 2017), asigna una intensidad λ no negativa de valores reales $\lambda(z)$ a cada punto Z en D . El modelo IPP proporciona una estimación de la intensidad $\lambda(z)$ de los registros de ocurrencia en el punto Z , o cerca del mismo. Esta es también una estimación de la abundancia relativa de la especie: es decir, es linealmente proporcional al número promedio de individuos por unidad de área en o cerca de Z (Phillips *et al.* 2017).

VIII.V. Evaluación de Modelos de Nicho Ecológico (MNE)

Uno de los aspectos fundamentales para el desarrollo de estudios de modelación de nicho ecológico es el de evaluarlos en dos sentidos: el desempeño predictivo y la significancia estadística. El desempeño predictivo caracteriza que tan buena o pobre es la clasificación de los MNE (Peterson *et al.* 2011), este proceso se llevó a cabo mediante dos tipos de evaluaciones: independiente de umbral y dependiente de umbral (Fielding & Bell 1997); para el primer tipo, se analizó mediante el gráfico de funcionamiento de características receptoras (ROC por sus siglas en inglés) convencional, generado de forma predeterminada mediante el módulo de MaxEnt (Phillips *et al.* 2006). Así mismo, se realizó el cálculo del área bajo la curva parcial (AUC_P), mediante el gráfico de funcionamiento de características receptoras parcial (ROC_P).

Los procesos de evaluación ROC_P y la dependiente de umbral, se generaron mediante la aplicación “Niche ToolBox” de CONABIO (Osorio *et al.* 2018), la cual es una herramienta web desarrollada para el modelado de nicho ecológico, así como para la evaluación de estos, siendo compatible con los productos de MaxEnt. Por lo que para este procesamiento se requiere: 1) el archivo de probabilidad continua de cada modelo, 2) un conjunto de datos de prueba independientes (set-evaluación), 3) el porcentaje del muestreo aleatorio y 4) el número de remuestreos (Bootstrap), así como 5) la proporción de error de omisión (E).

En tanto, la evaluación dependiente de umbral se realizó mediante el análisis de la tasa de omisión extrínseca, la cual representa a la fracción de las localidades de evaluación que corresponden a píxeles clasificados como no adecuados para la especie, y el área de predicción proporcional, la cual es la fracción de todos los píxeles que son categorizados como adecuados para esta (Phillips *et al.* 2006). La prueba de significancia determina si las predicciones observadas de los datos de evaluación difieren de las expectativas nulas con un nivel de confianza probabilística, de esta manera se evalúa si la predicción del modelo es mejor que lo aleatorio (Peterson *et al.* 2011); esta prueba se llevó a cabo mediante una prueba binomial de una cola para determinar si un modelo predice las localidades de evaluación significativamente mejor que lo aleatorio. Suponiendo que hay t localidades de evaluación, la tasa de omisión es r , y el área de predicción proporcional es a . Estableciendo la hipótesis nula que “el modelo no es mejor que uno seleccionado al azar, de un conjunto del total de modelos con un área de predicción proporcional a ”. De tal forma que, se determina la probabilidad de tener al menos t



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

éxitos de t ensayos, cada uno con probabilidad a (Anderson *et al.* 2003; Phillips *et al.* 2006; Radosavljevic & Anderson 2013).

Así mismo, esta aplicación evaluó la significancia estadística de las diferencias entre los AUC_P y AUC_{nula} , y de las réplicas realizadas en la evaluación dependiente de umbral ($P < 0.05$). Esta evaluación se realizó mediante una prueba binomial de una cola (Anderson *et al.* 2003). Dependiendo de la significancia estadística de las iteraciones, se acepta o rechaza una de las siguientes hipótesis: H_0 = la diferencia entre el AUC de la predicción del modelo y el AUC aleatorio es ≤ 0 ; H_a = la diferencia entre el AUC de la predicción del modelo y el AUC aleatorio es > 0 .

VIII.V.I. Evaluación independiente de umbral: Gráfico de funcionamiento de características receptoras (ROC) convencional (MaxEnt).

La evaluación del desempeño de los MNE producto de la plataforma de MaxEnt (Philips *et al.* 2006), se realizó mediante el análisis del gráfico ROC, el cual representa la capacidad discriminativa de un modelo para todos sus posibles puntos de corte de umbral. El eje de ordenadas (X) representa el error de omisión, ya que corresponde a la “sensibilidad” o casos positivos bien clasificados, y el eje de abscisas (Y) al error de comisión, ya que representa (1-especificidad) a los falsos positivos (Phillips *et al.* 2006; Mateo *et al.* 2011). En este sentido, el desempeño de los MNE es evaluado en primera instancia mediante el valor del AUC, trazada en el gráfico ROC; esta AUC se crea con todos los puntos de corte de umbral (sensibilidad y 1-especificidad). La sensibilidad representa qué tan bien predicen los datos correctamente una presencia, mientras que la especificidad proporciona una medida de ausencias predichas correctamente (Baldwin 2009). se interpreta como la probabilidad de que una ubicación de presencia elegida aleatoriamente tenga una clasificación más alta que un punto de fondo (background) elegido aleatoriamente (Merow *et al.* 2013).

El gráfico ROC nos ofrece un valor el cual determina qué tan bien clasifica un algoritmo a medida que el umbral va continuamente modificándose. Los sectores de mayor importancia en el gráfico ROC con respecto al tipo de clasificación que asigna el algoritmo son los siguientes: el origen (0,0), en esta región nunca se identifican falsamente las ausencias, pero no identifica cada presencia conocida (lo cual es inútil); en la esquina superior derecha (1,1), identifica cada presencia real correctamente, pero identifica erróneamente todas las ausencias como positivas; finalmente, en la esquina superior izquierda (0,1), se identifican correctamente todos los verdaderos positivos y nunca clasifica erróneamente una verdadera ausencia como presencia. Por lo tanto, las regiones en el espacio ROC cerca de la esquina (0,1) representan predicciones del modelo que identifican con éxito presencias verdaderas y rara vez identifican erróneamente las ausencias como presencias (Peterson *et al.* 2008). En síntesis, el AUC indica la utilidad del modelo para priorizar áreas en términos de importancia relativa como hábitat para la especie en particular, presentándose en un rango de 0 a 1; en donde valores de 1 indican una discriminación perfecta, 0.5 no mejor que lo aleatorio, y < 0.5 peor que lo aleatorio (Elith *et al.* 2006). Así mismo, para los conjuntos de datos de evaluación de “presencia/ausencia”, los valores de AUC > 0.5 se clasifican generalmente en: predicciones pobres de 0.5 a 0.7, predicciones razonables de 0.7 a 0.9, y muy buenas predicciones > 0.9 (Swets 1988).



VIII.V.II. Evaluación independiente de umbral: Análisis del gráfico de funcionamiento de características receptoras parcial (ROC_P).

Se realizó el cálculo de la proporción del área total predicha como “presencia”, la cual será la métrica que representará el eje X del gráfico ROC parcial (ROC_P), en lugar del error de comisión (1-especificidad). Esto toma importancia ya que se ha demostrado que las características de error de omisión son más importantes para distinguir los modelos buenos de los malos (Anderson *et al.* 2003; Lobo *et al.* 2008; Radosavljevic & Anderson 2013). Existe una mayor gravedad con respecto a la predicción fallida de localidades en donde existe una presencia conocida, que aquellos modelos que realizan predicciones en zonas en donde se desconoce si existe la presencia de la especie (Raxworthy *et al.* 2003).

A continuación se describirá de manera general el enfoque del análisis del ROC_P, según las consideraciones de Peterson *et al.* (2008): 1) el eje X no será calibrado en función de las localidades de ausencia verdadera, contra no verdadera, sino por la proporción de área total predicha como presencia; 2) el cálculo del área bajo la curva parcial (AUC_P) se encontrará restringida únicamente al dominio predictivo del algoritmo, ya que no se extenderá a los intervalos sobre el eje X en donde el algoritmo no realiza predicciones; y 3) el cálculo del AUC_P se restringirá al dominio dentro del cual el error de omisión es lo suficientemente bajo como para cumplir los requisitos de capacidad predictiva que se han definido (Pepe 2000).

Uno de los datos clave para realizar el análisis del ROC_P es la definición del parámetro E, el cual representa la estimación del error asociado a los datos de presencia con los que se ha calibrado el MNE (cantidad de error de omisión aceptable). El criterio de definición de E, se basó en la calidad de los datos de ocurrencia, mientras más certeza se tenga con respecto a estos datos, menor será el valor del E (p. ej. un E = 0, puede ser únicamente para datos obtenidos directamente por el investigador), y será mayor cuando se considere la cantidad de error asociado (p. ej. E= 5-20%, para datos de presencia “encontrados”; Peterson *et al.* 2008).

Una vez definido E, este se baja a la proporción de cero omisión en el eje Y (1-E) en el gráfico ROC_P, una vez obtenido 1-E, este se traza horizontalmente hasta interceptar la línea del AUC (Figura 28), de esta manera se considera únicamente la parte de la curva ROC que se encuentra dentro del rango tanto predictivo del algoritmo, y dentro del rango de modelos aceptables en términos de error de omisión (1-E a 1). Dado el cambio en la definición del eje X y el AUC, ahora variable para la expectativa nula, los resultados ROC se expresan como proporciones del área bajo la curva, observada en el área debajo del trapecoide definida por la línea aleatoria y el intervalo xA a 1. Este valor se aleja de la unidad a medida que mejora la curva ROC del modelo con respecto a las expectativas aleatorias (Peterson *et al.* 2008).

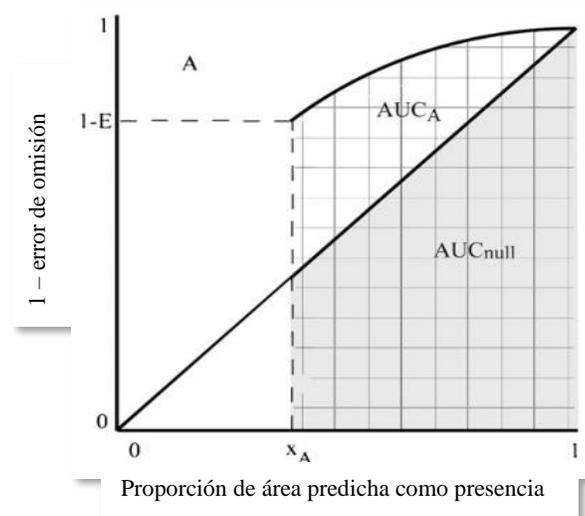


Figura 28. Identificación gráfica del umbral de área crítica mediante la localización de la tolerancia de error (E) en el AUC ROC convencional. Las zonas cuadrículadas indican la proporción del área correctamente predicha como presencia (Tomado y modificado de Peterson *et al.* 2008).

Para la generación del gráfico ROC_P es necesaria la aplicación de un algoritmo con Bootstrapping, para el cálculo de cada umbral predictivo del gráfico (0 – 1), por lo que se calcula la sensibilidad (1 - error de omisión) con base en los datos de prueba independientes. Posteriormente se calcula el AUC_P utilizando el método trapezoidal (Burden & Faires 2005) y se realiza el cálculo de la relación entre el $AUC_{observada}$ (producto del modelo) y la AUC_{nula} (expectativa nula o aleatoria), producto que es denominado como AUC_{ratio} (razón o relación de AUC). Para el procesamiento bootstrap que permite la validación de significancia estadística del AUC_P (comparando con las expectativas nulas o aleatorias), se llevó a cabo mediante el remuestreo de los datos de evaluación, considerando un 50% del total de ellos para el proceso de reemplazo, por 500 iteraciones. Así mismo, se evaluó la significancia estadística de las diferencias entre los AUC_P y AUC_{nula} de los modelos con una prueba binomial de una cola ($P < 0.05$; Anderson *et al.* 2003).

Se realizó el análisis del gráfico ROC_P mediante la aplicación “Niche ToolBox” de CONABIO (Osorio *et al.* 2018). La configuración e insumos generales para el desarrollo de la evaluación fue la siguiente: 1) archivos de formato “.asc” de probabilidad continua, generado en el modelo final de MaxEnt, 2) set-evaluación, 3) porcentaje de muestreo aleatorio= 50%, 4) Número de iteraciones Bootstrap = 500, y $E = 0.1$ (proporción de error de omisión= 10%). El resultado del procesamiento del algoritmo para generar el ROC_P indica la relación o razón entre el $AUC_{observada}$ y el AUC_{nula} , y se denominada AUC_{ratio} . El valor del AUC_{ratio} se aleja de 1 a medida que mejora la curva de ROC_P del modelo con respecto a las expectativas aleatorias (Peterson *et al.* 2008), dicho de otra forma, $AUC_{ratio} = 1$ es igual que lo aleatorio y > 1 es mejor que lo aleatorio. Así mismo, esta aplicación evaluó la significancia estadística de las diferencias entre los AUC_P y AUC_{nula} del total de las iteraciones realizadas ($P < 0.05$), mediante una prueba binomial de una cola.



VIII.V.III. Evaluación dependiente de umbral: Análisis de la tasa de omisión

El cálculo de la tasa de omisión presente en los MNE, nos indica la proporción de píxeles correctamente predichos, tanto de verdaderos positivos, como de verdaderos negativos (Phillips *et al.* 2006; Radosavljevic y Anderson 2013). Mediante la comparación de las tasas de omisión dependientes de umbral con los niveles de omisión teóricamente anticipados, se emplearon las siguientes reglas de umbral predeterminadas en la salida de MaxEnt: “presencia de entrenamiento mínimo”, este umbral asume que la presencia de las especies está restringida por sitios tan adecuados como en los que la especie ha sido observada; “presencia de entrenamiento del 10° percentil”, este umbral excluye el 10% de las localidades que tienen los valores de categorización de píxeles como adecuados más bajos, y el umbral de “máximo entrenamiento de sensibilidad más especificidad”, el cual toma en cuenta los valores más elevados de clasificación de píxeles como adecuados para la especie. Bajo cualquiera de las reglas de umbral, los píxeles con valores iguales o superiores al umbral se consideran idóneos, lo que arroja una predicción binaria (0-1, ausencia-presencia).

Se realizó el cálculo de la tasa de omisión para determinar la proporción de píxeles correctamente clasificados como “verdaderos positivos”, así como de píxeles clasificados como “verdaderos negativos” (Phillips *et al.* 2006; Radosavljevic & Anderson 2013), mediante la aplicación “Niche ToolBox” de CONABIO (Osorio *et al.* 2018). Las reglas de umbral predeterminadas en la salida de MaxEnt (Phillips *et al.* 2006) en las que se basó el cálculo, fueron las siguientes: “presencia de entrenamiento mínimo” (PEM), este umbral asume que la presencia de las especies está restringida por sitios tan adecuados como en los que la especie ha sido observada; umbral de “presencia de entrenamiento del 10° percentil” (PE10), en donde se excluye el 10% de las localidades que tienen los valores de categorización de píxeles como adecuados más bajos; y el umbral de “máximo entrenamiento de sensibilidad más especificidad” (MESE), el cual toma en cuenta los valores más elevados de clasificación de píxeles como adecuados para la especie.

El sometimiento de las tres reglas de umbral seleccionadas generó una predicción binaria (0 y 1), en donde los píxeles con valores iguales o superiores al umbral se consideran como adecuados (Radosavljevic & Anderson 2013) y los que se encuentran por debajo de este, como inadecuados. De tal forma que, esta predicción se proyecta en el espacio geográfico para ilustrar la proporción correcta de área clasificada como adecuada por el algoritmo.

VIII.VI. Caracterización ambiental de *S. attenuata*, *S. longirostris*, *T. truncatus* y *D. delphis* en el litoral de Chiapas

Las afinidades ambientales de cada especie de delfín en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas se definieron a partir de la información presente de las variables ambientales en las localidades de registros de ocurrencia. Mediante ArcMap (*Extract multivalued to points*) se extrajeron los valores de todas las variables seleccionadas, de cada celda con un registro de ocurrencia; de igual forma se extrajo información ambiental por medio de una capa de puntos, correspondiente a la totalidad de celdas que conforma a “M”. Dichos datos se exportaron como base de datos al software STATISTICA 7 (StatSoft, Inc. 2004), y se generaron cálculos



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

estadísticos descriptivos para cada delfín, respecto a la información ambiental presente en la localidad de registro, así como con respecto a la oferta ambiental del mar chiapaneco.



IX. Resultados

Como se mencionó en la sección de métodos, el procesamiento de modelación de nicho ecológico implicó una fase de evaluación de modelos, la cual dio la pauta para el análisis e interpretación de los modelos finales. Por lo que, a continuación, se incluyen por anticipado las evaluaciones independientes y dependiente de umbral para cada MNE.

IX.I. Modelación de nicho ecológico (MNE) para *Stenella attenuata*

IX.I.I. Evaluación independiente de umbral: Gráfico de funcionamiento de características receptoras (ROC) convencional (MaxEnt)

El gráfico ROC generado para el modelo de salida de MaxEnt (Philips *et al.* 2006) evaluó el desempeño del modelo final para el delfín moteado (Figura 29) y trazó el valor del área bajo la curva (AUC), el cual fue de 0.72 para esta especie.

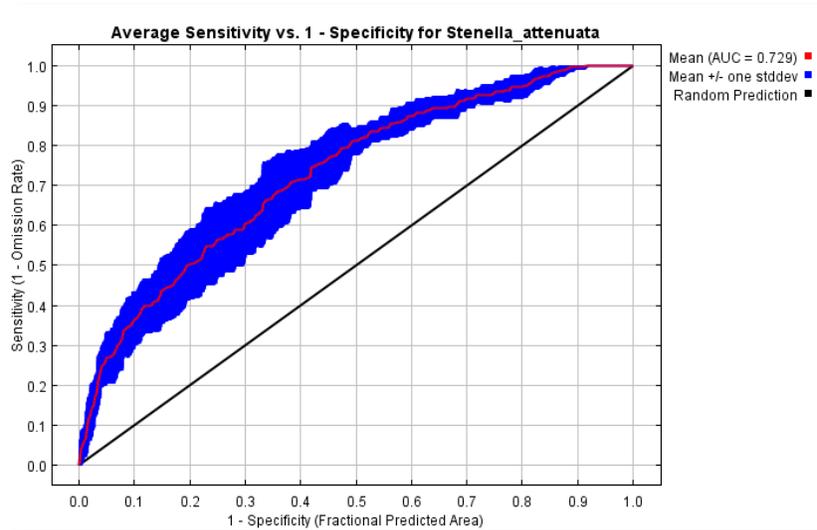


Figura 29. Gráfico ROC, MNE para *S. attenuata*; Validación del área bajo la curva (AUC), se indica: línea roja: “Training data” (iteración de datos de entrenamiento) = 0.72; sombreado azul “desviación estándar media” y línea negra: “Random prediction” (predicción aleatoria) = 0.50.

IX.I.II. Evaluación independiente de umbral: Análisis del gráfico de funcionamiento de características receptoras parcial (ROC_P).

La evaluación del ROC_P resultó con un valor promedio del $AUC_{ratio} = 1.31$, esto indica que la predicción del modelo fue mejor que lo aleatorio (Figura 30), en tanto el AUC_P resultó con un valor de 0.65, equivalente a la proporción del área que fue correctamente predicha. La evaluación de significancia estadística indicó que hay diferencias entre el AUC_P y el $AUC_{aleatoria}$ ($P < 0.05$).

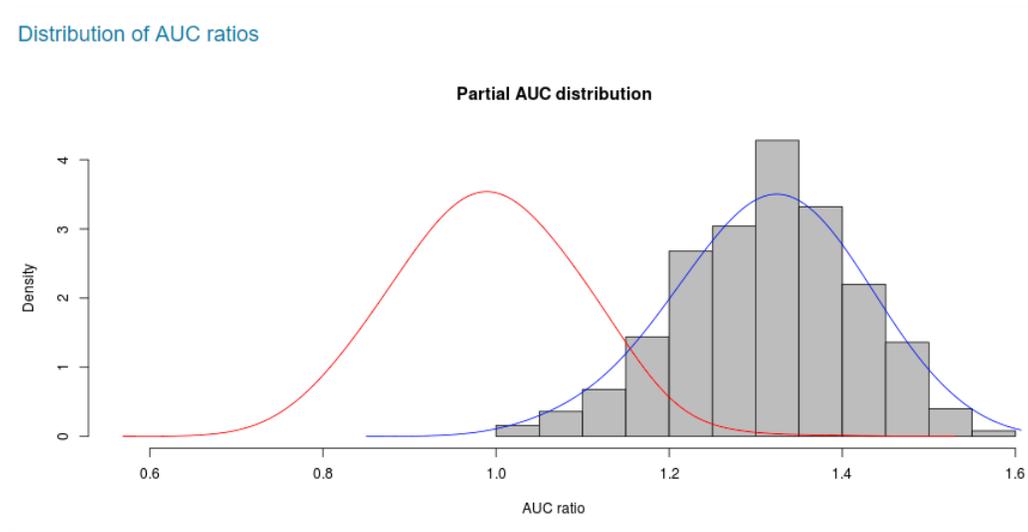


Figura 30. Gráfico ROC_p, MNE para *S. attenuata* en el litoral de Chiapas. AUC_P (línea azul) y AUC_{aleatoria} (línea roja); distribución del AUC_{ratio} > 1.

IX.I.III. Evaluación dependiente de umbral: Análisis de la tasa de omisión

La evaluación de la tasa de omisión para el MNE del delfín moteado fue baja para las tres reglas de umbral seleccionadas (Tabla 4); estos valores indicaron una baja proporción de localidades de presencia de evaluación que se encontraron fuera de las áreas clasificadas como idóneas por el algoritmo, así mismo, el desempeño predictivo del MNE para *S. attenuata* resultó ser significativamente diferente a una predicción aleatoria.

Tabla 4. Evaluación de la tasa de omisión presente en el MNE de *S. attenuata*. Significancia estadística $P < 0.05$, prueba binomial.

Regla de umbral	Valor umbral (MaxEnt)	Fracción de error de omisión	Valor P
Presencia de entrenamiento mínimo	0.33	0.05	5.52×10^{-12}
Presencia de entrenamiento del 10° percentil	0.44	0	3.55×10^{-15}
Máximo entrenamiento de sensibilidad más especificidad	0.55	0	4.77×10^{-7}

A continuación, se muestra la predicción binaria generada (Figura 31 – 33) por el análisis de la tasa de omisión del modelo, evaluando las tres reglas de umbral seleccionadas:



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

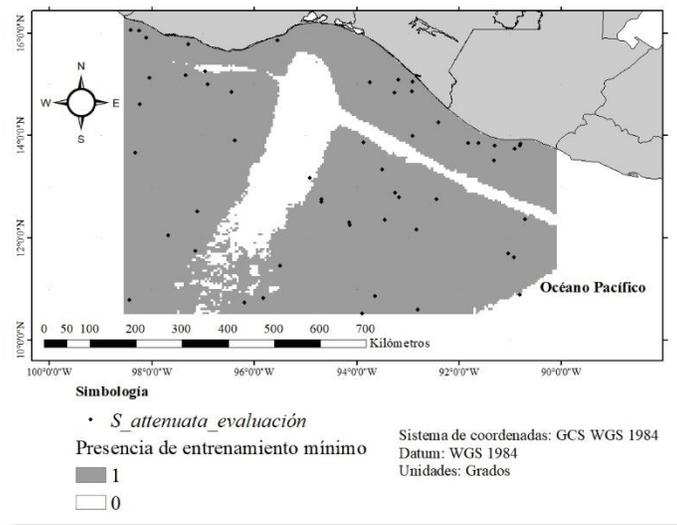


Figura 31. Mapa binario generado mediante el análisis de la tasa de omisión del MNE para *S. attenuata*. Regla de umbral de “presencia de entrenamiento mínimo” (PEM); categorización: gris oscuro (1) = ambientalmente adecuado, blanco (0) = ambientalmente no adecuado. Las localidades de presencia de la especie corresponden al set-evaluación.

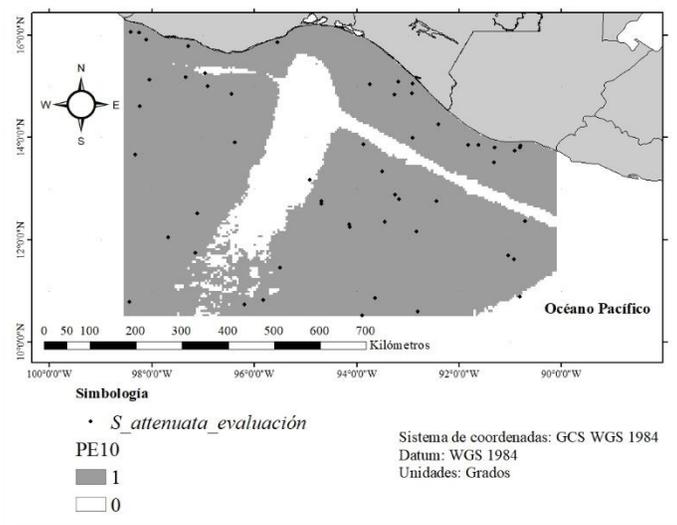


Figura 32. Mapa binario generado mediante el análisis de la tasa de omisión del MNE para *S. attenuata*. Regla de umbral de “presencia de entrenamiento del 10° percentil” (PE10); categorización: categorización: gris oscuro (1) = ambientalmente adecuado, blanco (0) = ambientalmente no adecuado. Las localidades de presencia de la especie corresponden al set-evaluación.



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

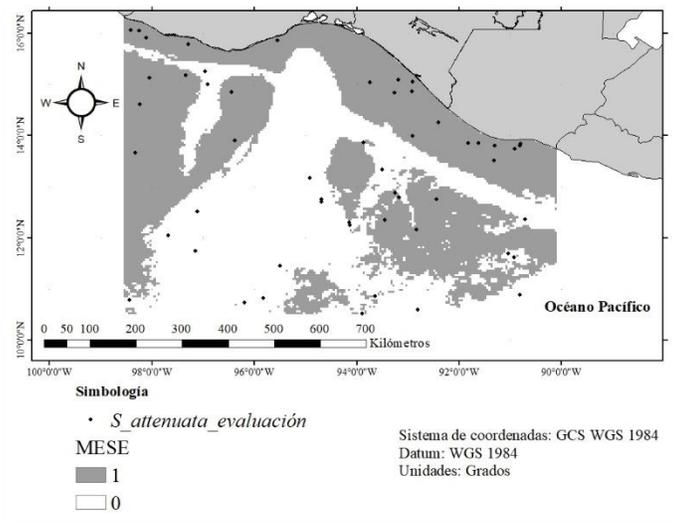


Figura 33. Mapa binario generado mediante el análisis de la tasa de omisión del MNE para *S. attenuata*. Regla de umbral de “máximo entrenamiento de sensibilidad más especificidad” (MESE); categorización: gris oscuro (1) = ambientalmente adecuado, blanco (0) = ambientalmente no adecuado. Las localidades de presencia de la especie corresponden al set-evaluación.

IX.I.IV. Idoneidad de hábitat para *Stenella attenuata* en las aguas costeras y oceánicas Chiapas

Las zonas de alta idoneidad para el delfín moteado abarcaron toda el área cercana a la costa de Chiapas y hasta 50 km mar adentro, sobre la extensión total del litoral (Figura 34). Las características de alta idoneidad de hábitat para esta especie de delfín fueron: BAT entre 10 - 100 m; aguas con TSM promedio de 30 °C; valores de Chla entre 0.3 - 5.01 mg*m³; y ADS de 0.04 - 0.5 1/m.

La región de media idoneidad se ubicó sobre la plataforma continental, posterior a la región de alta idoneidad, hasta el quiebre de ésta y continuando posterior a la Trincheras Mesoamericana (TM), en la región oceánica al extremo SE de la Zona Económica Exclusiva (ZEE) de Chiapas hasta 300 km mar adentro; las características de estas regiones fueron: BAT de 100 - 4000 m, TSM promedio de 28.4 - 30 °C, Chla entre 0.40 - 0.60 mg*m³; y ADS de 0.05 - 0.1 1/m.

Las zonas de baja idoneidad de hábitat se localizaron en la región de la TM y posterior a esta, en el extremo NW de la región oceánica de Chiapas; en estas áreas se observaron las características de BAT entre 200 - 6000 m, TSM de 28 - 29 °C, aguas con Chla de 0.30 - 0.90 mg*m³ y ADS entre 0.05 - 0.1 1/m.



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

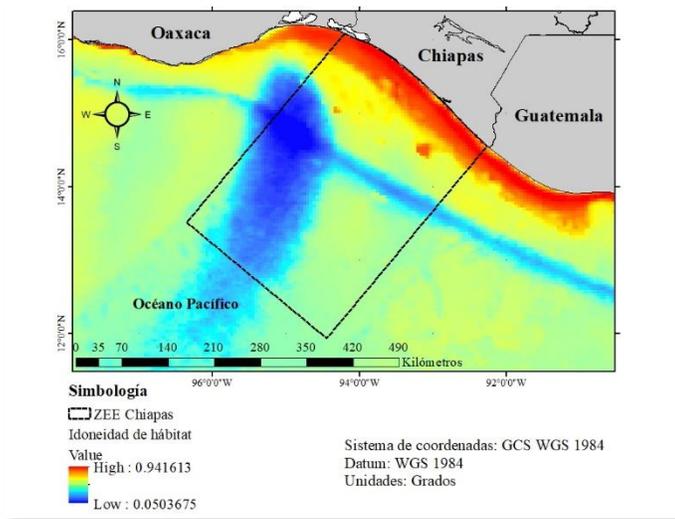


Figura 34. Proyección espacial de MNE para *S. attenuata* en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas. Idoneidad de hábitat: Alta (rojo- naranja), media (amarillo), baja (celeste-azul).

La calibración de este modelo fue realizada con las cuatro variables seleccionadas, sin embargo, durante este proceso la variable ADS mostró no aportar una contribución sustancial para el modelo final, por lo que se descartó para la modelación de nicho final. La contribución de las tres variables involucradas fue: BAT = 43.3 %, TSM = 36% y Chla = 20.7 %. La prueba de Jackknife mostró el desempeño de la modelación con la iteración individual de las variables involucradas, así como respecto a la ausencia de cada una de ellas (Figura 35); dicha prueba indicó que la BAT y la TSM fueron las variables que por sí solas aportaron una mayor proporción de información útil para el modelo, ya que, si este se genera con estas dos variables de forma única e independiente, la ganancia de entrenamiento se mostró alta para cada una de ellas, sin embargo, en el caso de que la TSM estuviese ausente en la modelación, la ganancia de entrenamiento disminuiría en mayor proporción que la BAT, afectando el desempeño del modelo final.

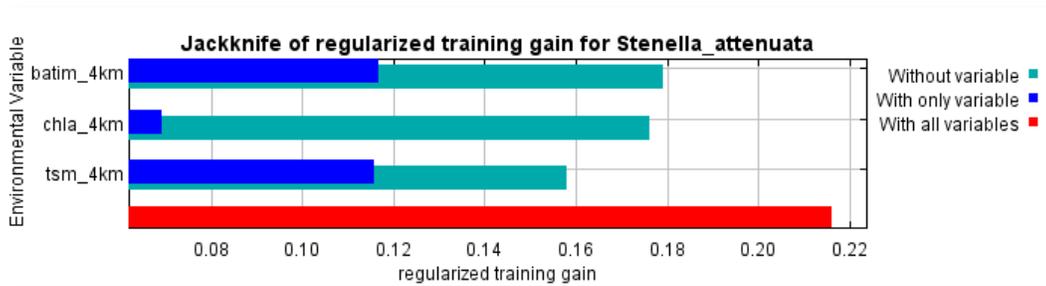


Figura 35. Gráfico de la prueba de Jackknife, porcentaje de contribución de variables del MNE para *S. attenuata*. Ganancia de entrenamiento del modelado, se indica el desempeño de la modelación: barras azules = únicamente esa variable; barras celestes = sin esa variable; y barra roja: todas las variables.



IX.II. Modelación de nicho ecológico (MNE) para *Stenella longirostris*

IX.II.I. Evaluación independiente de umbral: Gráfico de funcionamiento de características receptoras (ROC) convencional (MaxEnt).

El gráfico ROC generado para el modelo de salida de MaxEnt (Philips *et al.* 2006) evaluó el desempeño del modelo final para el delfín tornillo (Figura 36) y trazó el valor del área bajo la curva (AUC), el cual tuvo un valor de 0.71 para esta especie.

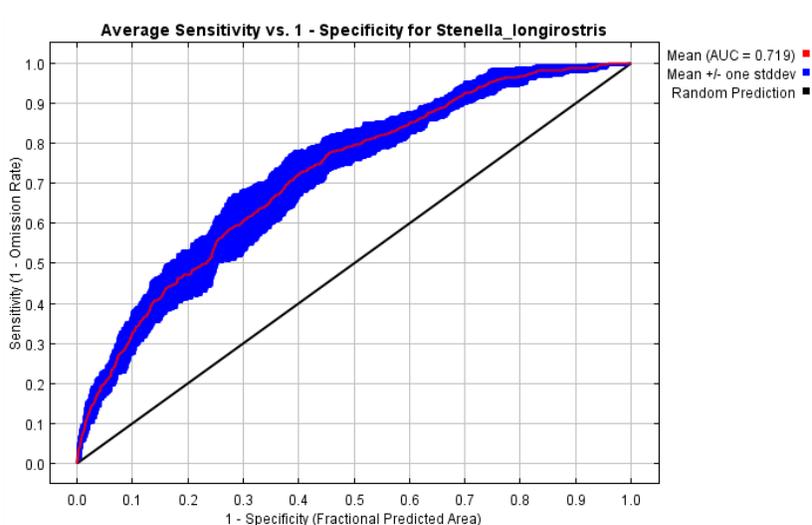


Figura 36. Gráfico ROC, MNE para *S. longirostris*; Validación del área bajo la curva (AUC), se indica: línea roja: “Training data” (iteración de datos de entrenamiento) = 0.71; sombreado azul “desviación estándar media” y línea negra: “Random prediction” (predicción aleatoria) = 0.50.

IX.II.II. Evaluación independiente de umbral: Análisis del gráfico de funcionamiento de características receptoras parcial (ROC_P).

La evaluación del ROC_P resultó con un valor promedio del $AUC_{ratio} = 1.33$, esto indicó que la predicción del modelo fue mejor que lo aleatorio (Figura 37); en tanto el AUC_P resultó con un valor de 0.66, equivalente a la proporción del área que fue correctamente predicha. La evaluación de significancia estadística indicó que hubo diferencias entre el AUC_P y el $AUC_{aleatoria}$ ($P < 0.05$).

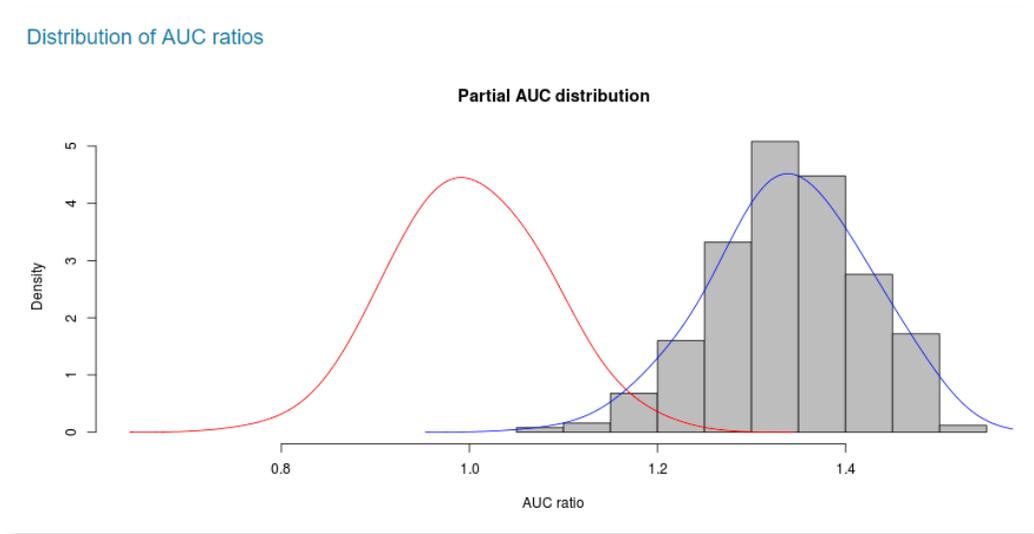


Figura 37. Gráfico ROC_p, MNE para *S. longirostris* en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas. AUC_P (línea azul) y AUC_{aleatoria} (línea roja); distribución del AUC_{ratio} > 1.

IX.II.III. Evaluación dependiente de umbral: Análisis de la tasa de omisión

La evaluación de la tasa de omisión para el MNE del delfín tornillo fue baja para las tres reglas de umbral seleccionadas (Tabla 5); estos valores indicaron una baja proporción de localidades de presencia de evaluación que se encontraron fuera de las áreas clasificadas como idóneas por el algoritmo; así mismo, el desempeño predictivo del MNE para *S. longirostris* resultó ser significativamente diferente a lo aleatorio.

Tabla 5. Evaluación de la tasa de omisión presente en el MNE de *S. longirostris*. Significancia estadística P < 0.05, prueba binomial.

Regla de umbral	Valor umbral (MaxEnt)	Fracción de error de omisión	Valor P
Presencia de entrenamiento mínimo	0.23	0	2.2×10 ⁻¹⁶
Presencia de entrenamiento del 10° percentil	0.42	0.12	1.35×10 ⁻¹¹
Máximo entrenamiento de sensibilidad más especificidad	0.62	0	2.84×10 ⁻¹⁴

A continuación, se muestra la predicción binaria (Figura 3 – 40) generada por el análisis de la tasa de omisión del modelo, evaluando las tres reglas de umbral seleccionadas:



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

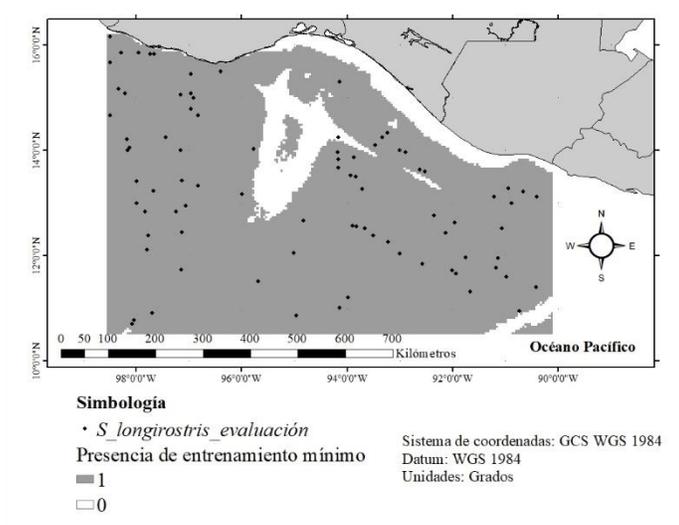


Figura 38. Mapa binario generado mediante el análisis de la tasa de omisión del MNE para *S. longirostris*. Regla de umbral de “presencia de entrenamiento mínimo” (PEM); categorización: gris oscuro (1) = ambientalmente adecuado, blanco (0) = ambientalmente no adecuado. Las localidades de presencia de la especie corresponden al set-evaluación.

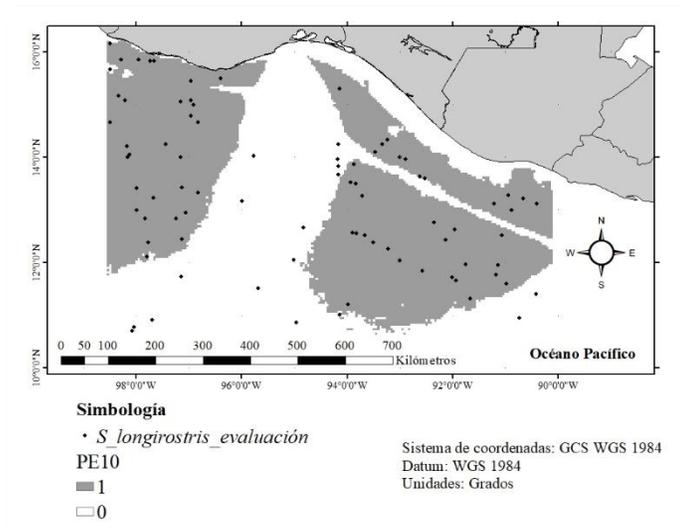


Figura 39. Mapa binario generado mediante el análisis de la tasa de omisión del MNE para *S. longirostris*. Regla de umbral de “presencia de entrenamiento del 10º percentil” (PE10); categorización: gris oscuro (1) = ambientalmente adecuado, blanco (0) = ambientalmente no adecuado. Las localidades de presencia de la especie corresponden al set-evaluación.



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

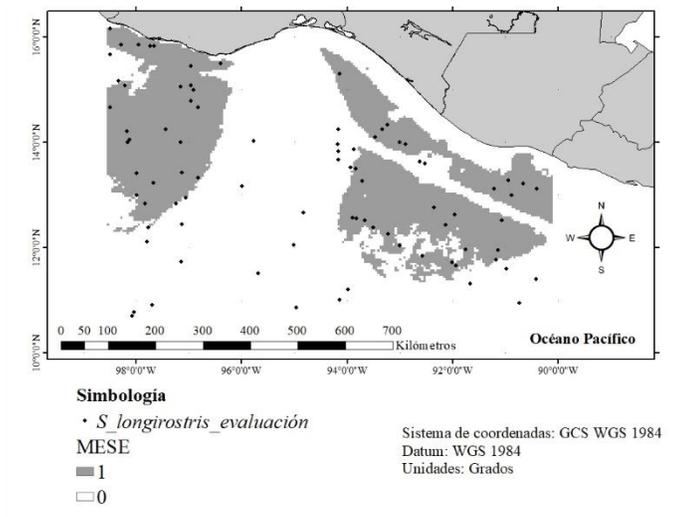


Figura 40. Mapa binario generado mediante el análisis de la tasa de omisión del MNE para *S. longirostris*. Regla de umbral de “máximo entrenamiento de sensibilidad más especificidad” (MESE); categorización: gris oscuro (1) = ambientalmente adecuado, blanco (0) = ambientalmente no adecuado. Las localidades de presencia de la especie corresponden al set-evaluación.

IX.II.IV Idoneidad de hábitat para *Stenella longirostris* en las aguas costeras y oceánicas Chiapas

Las áreas de alta idoneidad de hábitat para el delfín tornillo se localizaron ≥ 50 km mar adentro, extendiéndose paralela al litoral de Chiapas, sobre la plataforma continental hasta el talud de ésta, con una mayor proporción hacia el extremo SE; así mismo, se observó una discontinuidad al aproximarse a la TM, para continuar posterior a esta, en una pequeña área oceánica (Figura 41). Las características de la región de alta idoneidad hábitat fueron: BAT de 190 - 5000 m, aguas con TSM entre 29 - 30 °C, valores de Chla de 0.33 - 0.67 $\text{mg}\cdot\text{m}^3$ y ADS de 0.06 a 0.08 1/m.

Las zonas con media idoneidad se encontraron circundando ligeramente a la de alta idoneidad antes mencionadas; estas regiones contaron con las siguientes características de hábitat: BAT de 100 - 6000 m, TSM promedio entre 28.5 - 30 °C, Chla con valores de 0.3 - 0.9 $\text{mg}\cdot\text{m}^3$ y ADS entre 0.05 - 0.1 1/m. Las regiones de baja idoneidad de hábitat se localizaron en la zona costera, así como en la porción oceánica central y NW de Chiapas; las características que presentaron fueron: BAT entre < 100 - 6000 m, TSM de 28 - 30°C, Chla entre 0.5 - 1 $\text{mg}\cdot\text{m}^3$ y ADS de 0.05 - 4.0 1/m.



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

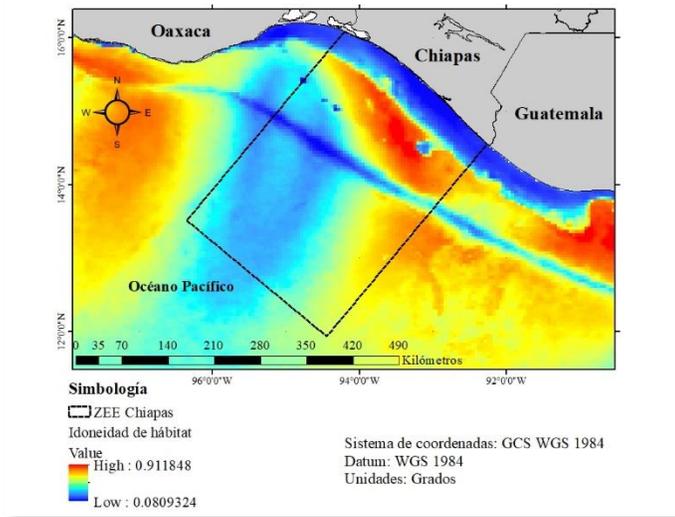


Figura 41. Proyección espacial de MNE para *S. longirostris* en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas. Idoneidad de hábitat: Alta (rojo- naranja), media (amarillo), baja (celeste-azul).

Para este MNE dos de las cuatro variables involucradas en la calibración de modelado mostraron una contribución más alta: TSM = 49.6% BAT = 38 %, ADS = 6.6 % y Chla = 5.8 %; aunque las variables ADS y Chla presentaron una muy baja contribución al modelo final, se incluyeron ya que la ausencia de ambas no mejoró el resultado de este. La prueba de Jackknife (Figura 42) indicó que la TSM es la variable que, por si sola, contiene una mayor proporción de información útil para el modelo final, seguido de la BAT; en el caso de que la TSM estuviese ausente para la modelación de nicho, la ganancia de entrenamiento disminuiría, afectando en gran medida el resultado del MNE final.

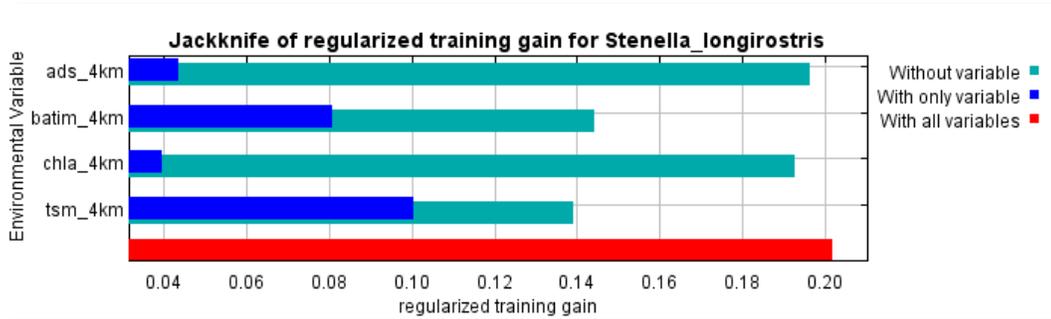


Figura 42. Gráfico de la prueba de Jackknife, porcentaje de contribución de variables del MNE para *S. longirostris*. Se indica el desempeño de la modelación: barras azules = únicamente esa variable, barras celestes = sin esa variable, y barra roja: todas las variables.



IX.III. Modelación de nicho ecológico (MNE) para *Tursiops truncatus*

IX.III.I. Evaluación independiente de umbral: Gráfico de funcionamiento de características receptoras (ROC) convencional (MaxEnt).

El gráfico ROC generado para el modelo de salida de MaxEnt (Philips *et al.* 2006) evaluó el desempeño del modelo final para la tonina (Figura 43) y trazó el valor del área bajo la curva (AUC), el cual tuvo un valor de 0.75 para este delfín.

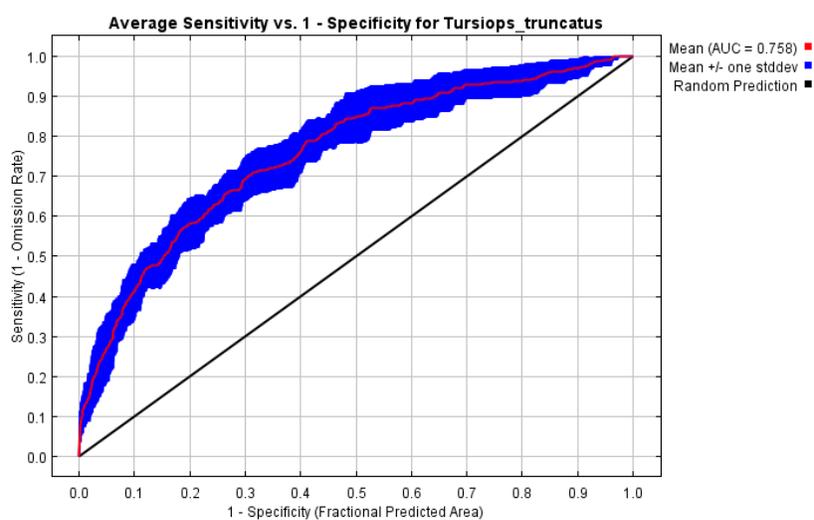


Figura 43. Gráfico ROC, MNE para *T. truncatus*. Validación del área bajo la curva (AUC), se indica: línea roja: “Training data” (iteración de datos de entrenamiento) = 0.75; sombreado azul “desviación estándar media” y línea negra: “Random prediction” (predicción aleatoria) = 0.50.

IX.III.II. Evaluación independiente de umbral: Análisis del gráfico de funcionamiento de características receptoras parcial (ROC_P).

La evaluación del ROC_P resultó con un valor promedio del $AUC_{ratio} = 1.37$, esto indica que la predicción del modelo fue mejor que lo aleatorio (Figura 44); en tanto el AUC_P resultó con un valor de 0.68, equivalente a la proporción del área que fue correctamente predicha. La evaluación de significancia estadística indicó que hubo diferencias entre el AUC_P y el $AUC_{aleatoria}$ ($P < 0.05$).

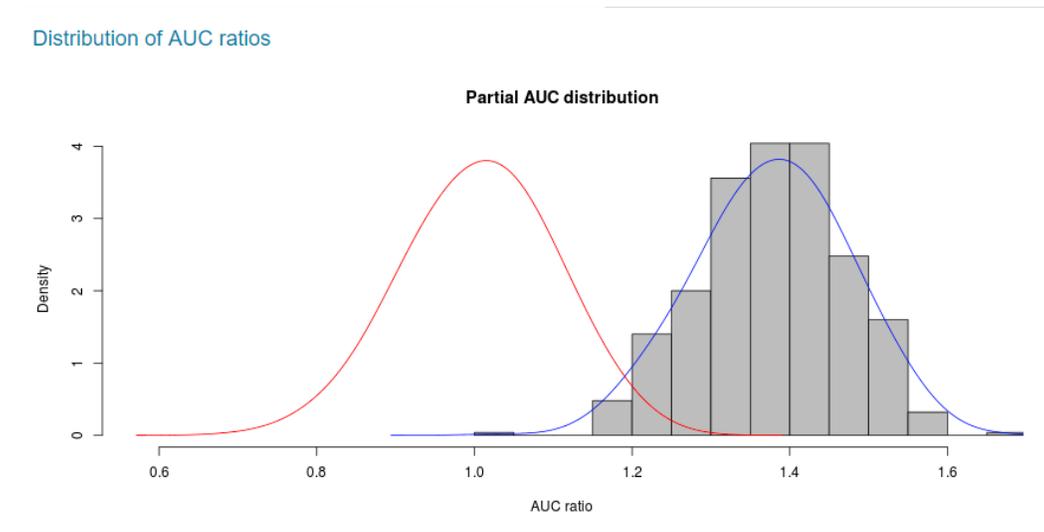


Figura 44. Gráfico ROC_p, MNE para *T. truncatus* en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas. AUC_P (línea azul) y AUC_{aleatoria} (línea roja); distribución del AUC_{ratio} > 1

X.III.III. Evaluación dependiente de umbral: Análisis de la tasa de omisión.

La evaluación de la tasa de omisión para el MNE de la tonina fue baja para las tres reglas de umbral seleccionadas (Tabla 6); estos valores indicaron una baja proporción de localidades de presencia de evaluación que se encontraron fuera de las áreas clasificadas como adecuadas por el algoritmo, así mismo, el desempeño predictivo del MNE para *T. truncatus* resultó ser significativamente diferente a lo aleatorio.

Tabla 6. Evaluación de la tasa de omisión presente en el MNE de *T. truncatus*. Significancia estadística $P < 0.05$, prueba binomial.

Regla de umbral	Valor umbral (MaxEnt)	Fracción de error de omisión	Valor P
Presencia de entrenamiento mínimo	0.16	0.016	$< 2.2 \times 10^{-16}$
Presencia de entrenamiento del 10° percentil	0.30	0	$< 2.2 \times 10^{-16}$
Máximo entrenamiento de sensibilidad más especificidad	0.48	0.025	7.45×10^{-11}

A continuación, se muestra la predicción binaria (Figura 45 – 47) generada por el análisis de la tasa de omisión del modelo, evaluando las tres reglas de umbral seleccionadas:



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

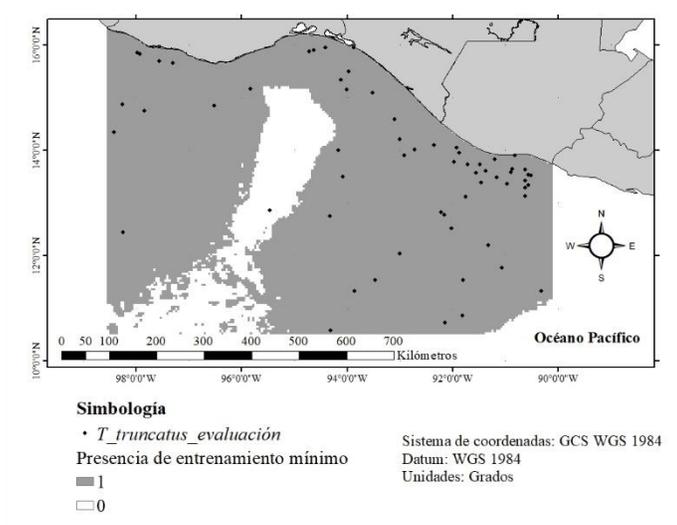


Figura 45. Mapa binario generado mediante el análisis de la tasa de omisión del MNE para *T. truncatus*. Regla de umbral de “presencia de entrenamiento mínimo” (PEM); categorización: gris oscuro (1) = ambientalmente adecuado, blanco (0) = ambientalmente no adecuado. Las localidades de presencia de la especie corresponden al set-evaluación.

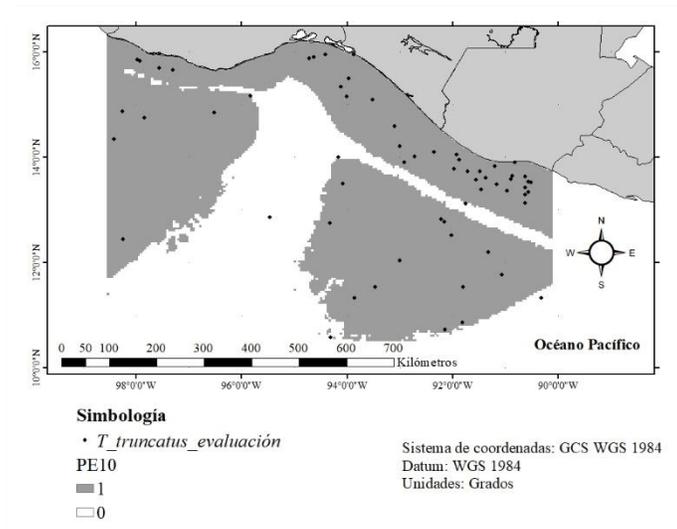


Figura 46. Mapa binario generado mediante el análisis de la tasa de omisión del MNE para *T. truncatus*. Regla de umbral de “presencia de entrenamiento del 10° percentil” (PE10); categorización: gris oscuro (1) = ambientalmente adecuado, blanco (0) = ambientalmente no adecuado. Las localidades de presencia de la especie corresponden al set-evaluación.



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

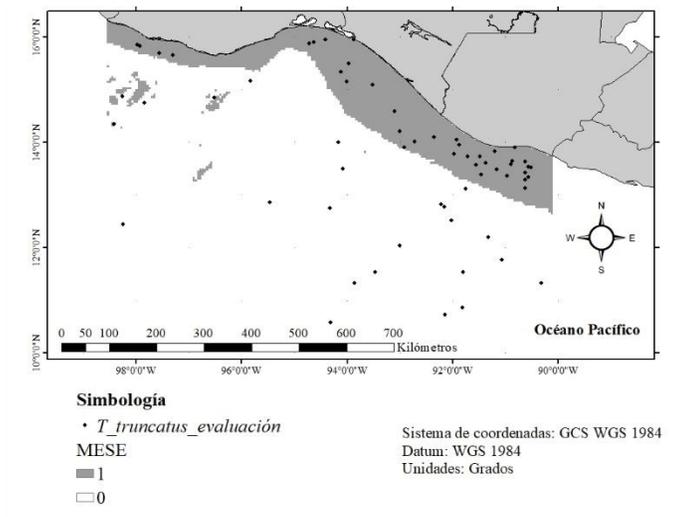


Figura 47. Mapa binario generado mediante el análisis de la tasa de omisión del MNE para *T. truncatus*. Regla de umbral de “máximo entrenamiento de sensibilidad más especificidad” (MESE); categorización: gris oscuro (1) = ambientalmente adecuado, blanco (0) = ambientalmente no adecuado. Las localidades de presencia de la especie corresponden al set-evaluación.

IX.III.IV. Idoneidad de hábitat para *Tursiops truncatus* en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas

Las zonas de alta idoneidad de hábitat para la tonina se extendieron en toda la región de aguas costeras de Chiapas, sobre toda la plataforma continental, abarcando la totalidad de la línea costera (Figura 48). Las características de hábitat fueron: BAT de 10 - 2000 m, TSM promedio de 28.8 - 30 °C, Chla entre 0.32 - 5 mg*m³, y la ADS de 0.05 - 0.41 1/m.

Las regiones con media idoneidad de hábitat se situaron paralelas a la línea de la costa de Chiapas, sobre la zona del talud continental; presentando un ancho de 9 - 24 km, y una pequeña región situada 160 km mar adentro, en el extremo SE. Las características de estas áreas fueron: BAT de 200 - 4500 m, TSM promedio entre 28.4 - 30°C, los valores de Chla de 0.31 - 0.9 mg*m³ y la ADS entre 0.05 - 0.1 1/m. Las zonas de baja idoneidad se clasificaron en la porción oceánica central NW, teniendo las características de BAT entre 400 - 6000 m, TSM de 28 - 29°C, Chla con valores entre 0.33 - 0.93 mg*m³ y la ADS de 0.05 - 0.1 1/m.



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

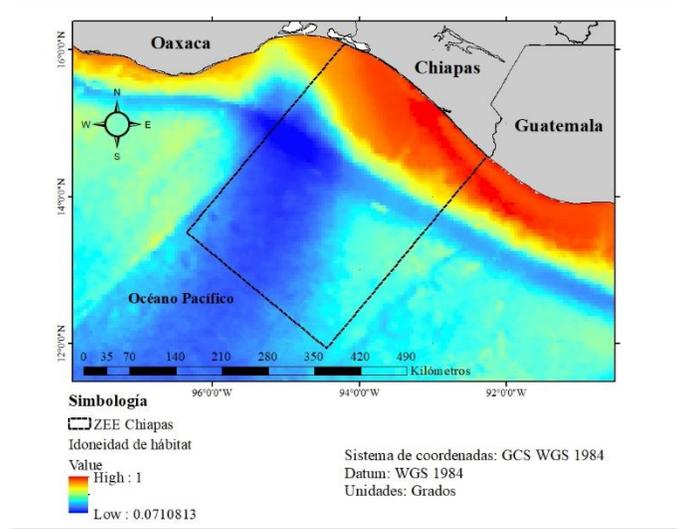


Figura 48. Proyección espacial de MNE para *T. truncatus* en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas. Idoneidad de hábitat: Alta (rojo- naranja), media (amarillo), baja (celeste-azul).

Las cuatro variables involucradas en la iteración de modelado final mostraron el siguiente porcentaje de contribución: BAT = 51.2 %, TSM = 41.2 %, Chla = 6.1 % y ADS = 1.5 %. La prueba de Jackknife (Figura 49) mostró que la BAT presentó una ligera más alta contribución al MNE, seguido cercanamente de la TSM; sin embargo, en el caso de que en la calibración del modelado se tuviera la ausencia de la TSM, el modelo final resultaría con una baja ganancia de entrenamiento.

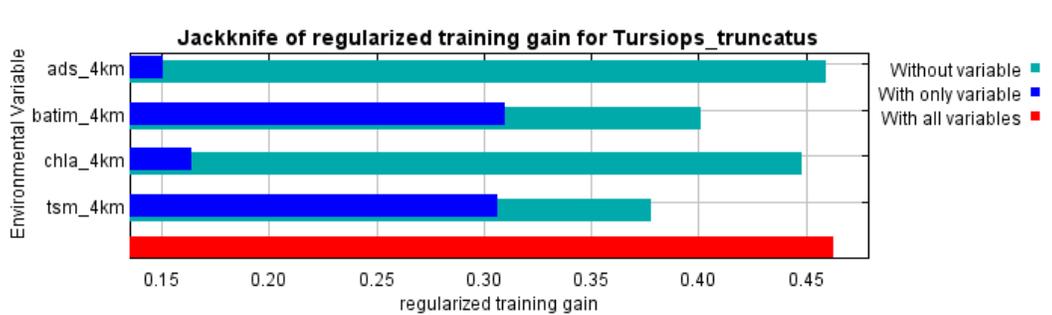


Figura 49. Gráfico de la prueba de Jackknife, porcentaje de contribución de variables del MNE para *T. truncatus*. Se indica el desempeño de la modelación: barras azules = únicamente esa variable, barras celestes = sin esa variable y barra roja = todas las variables.



IX.IV. Modelación de nicho ecológico (MNE) para *Delphinus delphis*

IX.IV.I. Evaluación independiente de umbral: Gráfico de funcionamiento de características receptoras (ROC) convencional (MaxEnt).

El gráfico ROC generado para el modelo de salida de MaxEnt (Philips *et al.* 2006) evaluó el desempeño del modelo final para el delfín común de rostro corto (Figura 50) y trazó el valor del área bajo la curva (AUC), el cual tuvo un valor de 0.80 para esta especie.

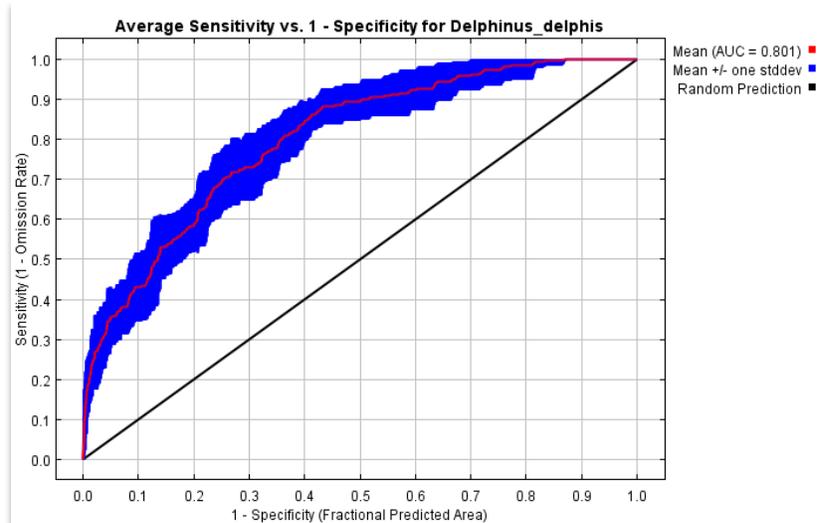


Figura 50. Gráfico ROC, MNE para *D. delphis*; Validación del área bajo la curva (AUC), se indica: línea roja: “Training data” (iteración de datos de entrenamiento) = 0.80; sombreado azul “desviación estándar media” y línea negra: “Random prediction” (predicción aleatoria) = 0.5.

IX.IV.II. Evaluación independiente de umbral: Análisis del gráfico de funcionamiento de características receptoras parcial (ROC_P).

La evaluación del ROC_P resultó con un valor promedio del $AUC_{ratio} = 1.24$, esto indicó que la predicción del modelo fue mejor que lo aleatorio (Figura 51), en tanto el AUC_P resultó con un valor de 0.62, equivalente a la proporción del área que fue correctamente predicha. La evaluación de significancia estadística indicó que hubo diferencias entre el AUC_P y el $AUC_{aleatoria}$ ($P < 0.05$).

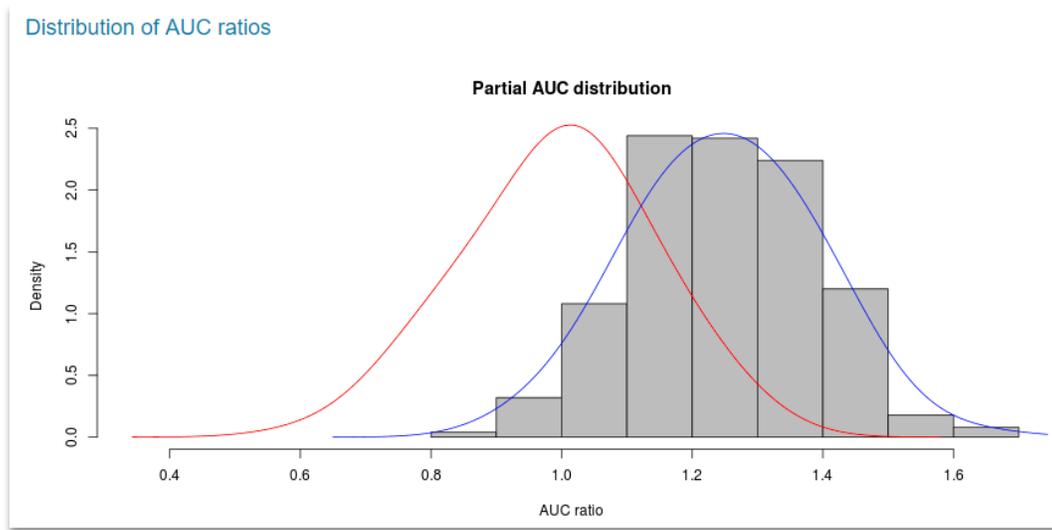


Figura 51. Gráfico ROC_p, MNE para *D. delphis* en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas. AUC_P (línea azul) y AUC_{aleatoria} (línea roja); distribución del AUC_{ratio} > 1.

IX.IV.III. Evaluación dependiente de umbral: Análisis de la tasa de omisión.

La evaluación de la tasa de omisión para el MNE del delfín común de rostro corto fue baja para las tres reglas de umbral seleccionadas (Tabla 7); estos valores indicaron una baja proporción de localidades con datos de presencia de evaluación que se encontraron fuera de las áreas clasificadas como idóneas por el algoritmo, así mismo, el desempeño predictivo del MNE para *D. delphis* resultó ser significativamente diferente a lo aleatorio.

Tabla 7. Evaluación de la tasa de omisión presente en el MNE de *D. delphis*. Significancia estadística $P < 0.05$, prueba binomial.

Regla de umbral	Valor umbral (MaxEnt)	Fracción de error de omisión	Valor P
Presencia de entrenamiento mínimo	0.21	0	9.31×10^{-10}
Presencia de entrenamiento del 10° percentil	0.32	0	4.72×10^{-7}
Máximo entrenamiento de sensibilidad más especificidad	0.49	0	1.52×10^{-5}

A continuación, se muestra la predicción binaria (Figura 52 – 54) generada por el análisis de la tasa de omisión del modelo, evaluando las tres reglas de umbral seleccionadas, con la superposición de los puntos de datos de ocurrencia pertenecientes al set-evaluación:



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

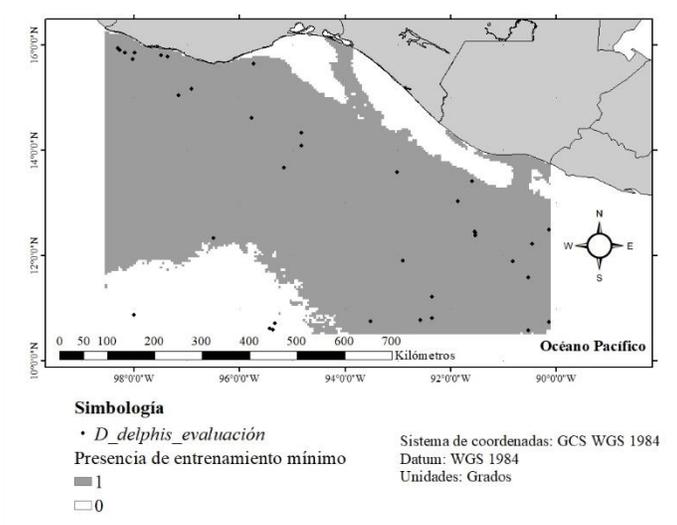


Figura 52. Mapa binario generado mediante el análisis de la tasa de omisión del MNE para *D. delphis*. Regla de umbral de “presencia de entrenamiento mínimo” (PEM); categorización: gris oscuro = ambientalmente adecuado, blanco = ambientalmente no adecuado. Las localidades de presencia de la especie corresponden al set-evaluación.

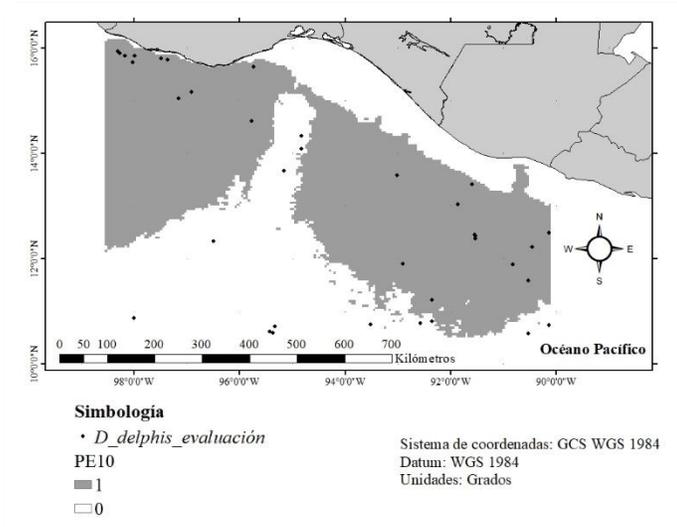


Figura 53. Mapa binario generado mediante el análisis de la tasa de omisión del MNE para *D. delphis*. Regla de umbral de “presencia de entrenamiento del 10º percentil” (PE10); categorización: gris oscuro = ambientalmente adecuado, blanco = ambientalmente no adecuado. Las localidades de presencia de la especie corresponden al set-evaluación.



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

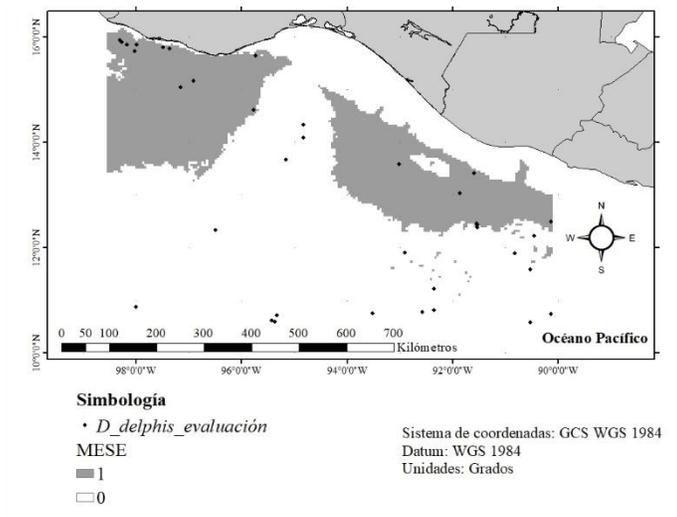


Figura 54. Mapa binario generado mediante el análisis de la tasa de omisión del MNE para *D. delphis*. Regla de umbral de “máximo entrenamiento de sensibilidad más especificidad” (MESE); categorización: gris oscuro = ambientalmente adecuado, blanco = ambientalmente no adecuado. Las localidades de presencia de la especie corresponden al set-evaluación.

IX.IV.IV. Idoneidad de hábitat para *Delphinus delphis* en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas

Las zonas de alta idoneidad de hábitat para el delfín común de rostro corto se localizaron en la porción oceánica de Chiapas, posterior a la plataforma continental, siendo más extensa en el extremo SE (Figura 55); estos hábitats se caracterizan por una BAT de 800 - 6000 m, TSM promedio entre 28.6 - 30 °C, valores de Chla de 0.32 - 0.67 mg*m³ y ADS entre 0.05 - 0.08 1/m.

La región con media idoneidad se localizó circundando la región de alta idoneidad, formando una zona con mayor anchura en el extremo SE, mar adentro; las características de estos hábitats fueron: BAT entre 400 - 6000 m, TSM de 28 - 30 °C, Chla con valores entre 0.32 - 0.87 mg*m³ y ADS de 0.05 - 0.09 1/m. Las áreas de baja idoneidad se localizaron en dos porciones, una de ellas en las aguas costeras, prácticamente en la extensión total de la plataforma continental, y la otra, en la región oceánica NW, frente al Golfo de Tehuantepec, extendiéndose mar adentro; las características de estas zonas fueron: BAT de < 10 - > 6000 m, TSM entre 27.9 - 30°C, valores de Chla de 0.35 - 5.0 mg*m³ y ADS entre 0.05 - 0.4 1/m.



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

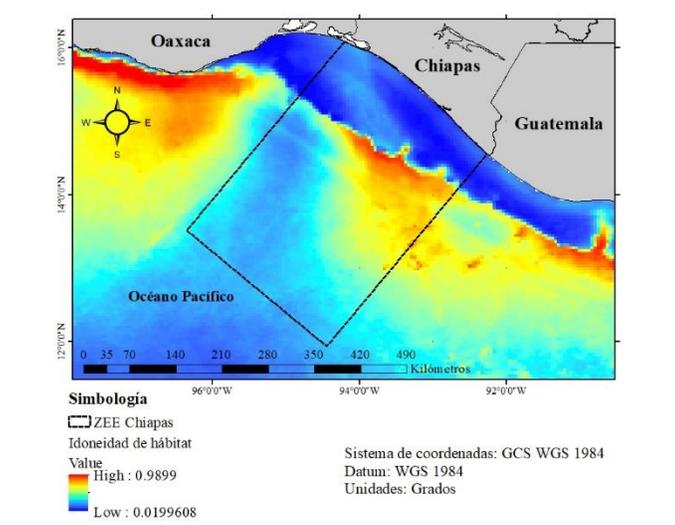


Figura 55. Proyección espacial de MNE para *D. delphis* en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas. Idoneidad de hábitat: Alta (rojo- naranja), media (amarillo), baja (celeste-azul).

Durante la calibración de este modelo se observó que la variable ambiental de ADS no aportó una ganancia sustancial de entrenamiento para el modelo, por lo que se descartó para la modelación final. La contribución de las tres variables al MNE fue la siguiente: TSM = 49.3 %, BAT = 33.1 % y Chla = 17.6 %; la prueba de Jackknife (Figura 56) indicó que la BAT y la TSM; fueron las variables que, por sí solas, contienen una mayor proporción de información útil para el desarrollo del modelo final. Esta misma prueba mostró que en el caso de prescindir de la TSM para la modelación, el resultado final se vería afectado de forma considerable.

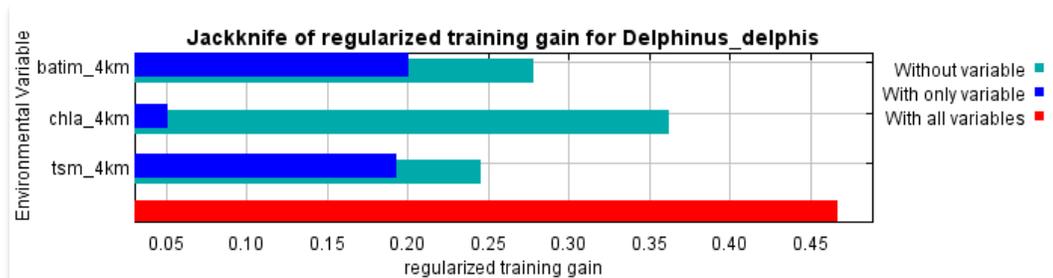


Figura 56. Gráfico de la prueba de Jackknife, porcentaje de contribución de variables del MNE para *D. delphis*. Se indica el desempeño de la modelación: barras azules = únicamente esa variable, barras celestes = sin esa variable y barra roja = todas las variables.



IX.V. Caracterización ambiental de *S. attenuata*, *S. longirostris*, *T. truncatus* y *D. delphis* en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas

IX.V.I. Caracterización ambiental de las aguas costeras y oceánicas de Chiapas

El análisis sobre la tendencia de la oferta ambiental presente en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas (Tabla 7), en función de la información ambiental seleccionada para los MNE presentó las siguientes características: batimetría (BAT) variable desde zonas muy someras a muy profundas, entre $< 10 - > 6000$ m (Figura 57), aguas con temperatura superficial del mar (TSM) promedio de $27.9 - 30.3^{\circ}\text{C}$ (Figura 58); valores de concentración de clorofila-a (Chla) entre $0.30 - 5.01 \text{ mg}\cdot\text{m}^3$, con promedio de $0.57 \text{ mg}\cdot\text{m}^3$ (Figura 59) y coeficiente de atenuación difusa superficial (ADS) entre $0.05 - 0.40 \text{ 1/m}$, con promedio de aguas con buena visibilidad de 0.07 1/m (Figura 60).

Tabla 7. Características ambientales en la zona costera y oceánica de Chiapas. Se indica la BAT= batimetría (m), TSM= temperatura superficial del mar ($^{\circ}\text{C}$), Chla= concentración de clorofila-a ($\text{mg}\cdot\text{m}^3$), ADS = coeficiente de atenuación difusa superficial ($1/\text{m}$).

Variable ambiental	Promedio	Mínimo	Máximo
BAT	3039	-3	-6637
TSM	28.9	27.9	30.3
Chla	0.57	0.30	5.01
ADS	0.07	0.05	0.40

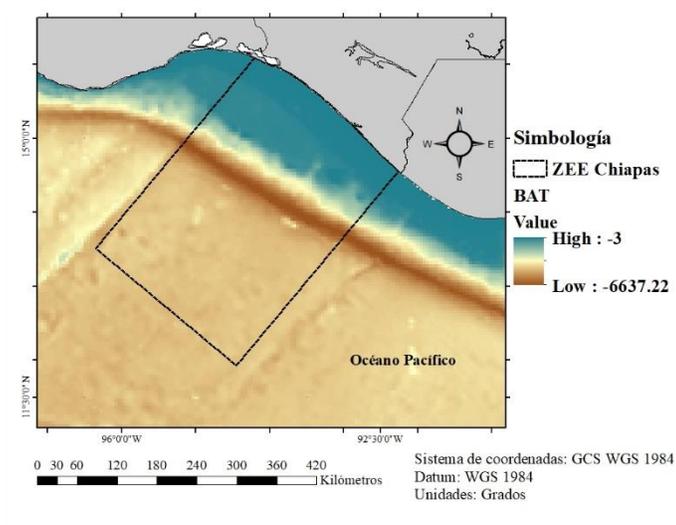


Figura 57. Nivel batimétrico presente en las aguas coteras y oceánicas de Chiapas.



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

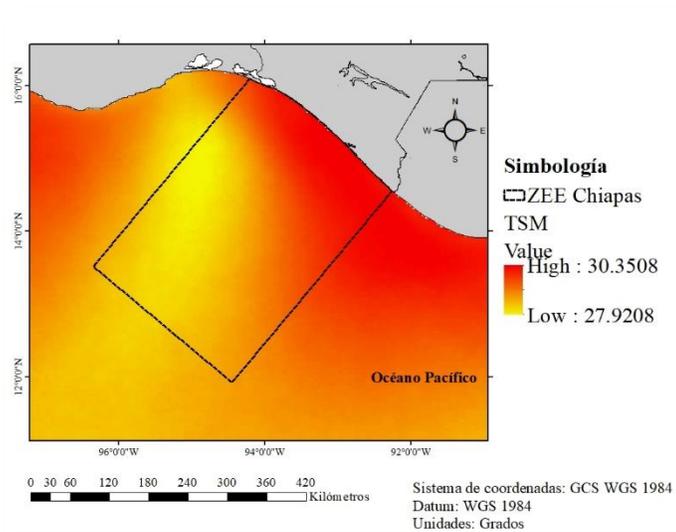


Figura 58. Temperatura superficial del mar (TSM) presente en las aguas coteras y oceánicas de Chiapas.

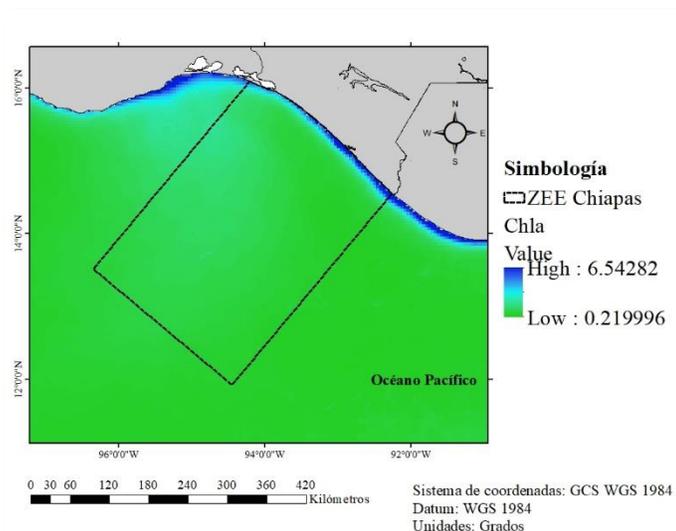


Figura 59. Concentración de clorofila-a (Chla) presente en las aguas coteras y oceánicas de Chiapas.



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

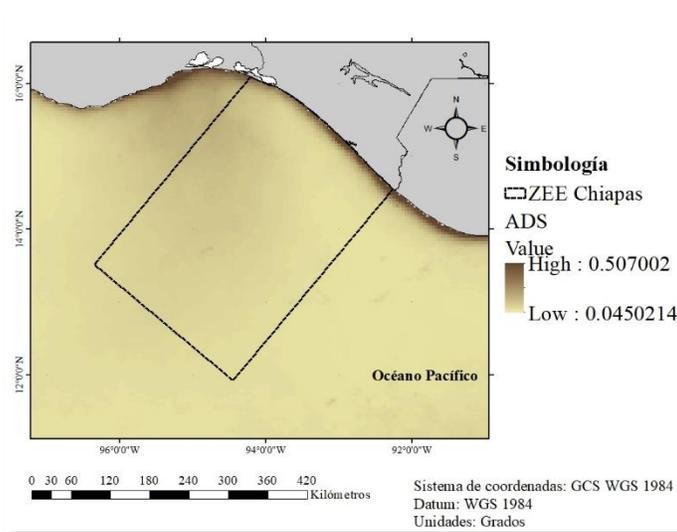


Figura 60. Coeficiente de atenuación difusa superficial (ADS) presente en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.

IX.V.II. Caracterización ambiental de *Stenella attenuata* en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas

Los datos de registro de presencia del delfín moteado *S. attenuata* tuvieron ocurrencia en zonas con características ambientales variables (Tabla 8). Este delfín fue encontrado en zonas con BAT entre $< -10 - > -5000$ m, con mayor frecuencia en regiones someras de hasta 1000 m, y profundas de $-4000 - -5000$ m (Figura 61); TSM de $28 - 30.5$ °C, con mayor frecuencia de aguas muy cálidas entre $30 - 30.5$ °C, seguido de aguas con $28 - 29$ °C (Figura 62 y 63); valores de concentración de Chla entre $0.32 - 2.89$ $\text{mg} \cdot \text{m}^3$, con mayor frecuencia en áreas de $0.5 - 1$ $\text{mg} \cdot \text{m}^3$ (Figura 64 y 65); y ADS de $0.06 - 0.2$ $1/\text{m}$, con una mayor frecuencia en zonas con buena visibilidad de $0.06 - 0.08$ $1/\text{m}$ (Figura 66 y 67).

Tabla 8. Caracterización ambiental de *S. attenuata* en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas. Se indica la BAT = batimetría (m), TSM = temperatura superficial del mar (°C), Chla = concentración de clorofila-a ($\text{mg} \cdot \text{m}^3$), ADS = coeficiente de atenuación difusa superficial ($1/\text{m}$).

Variable ambiental	Promedio	Mínimo	Máximo
BAT	2527	-7	-5779
TSM	29	28	30.5
Chla	0.57	0.32	2.89
ADS	0.07	0.06	0.2

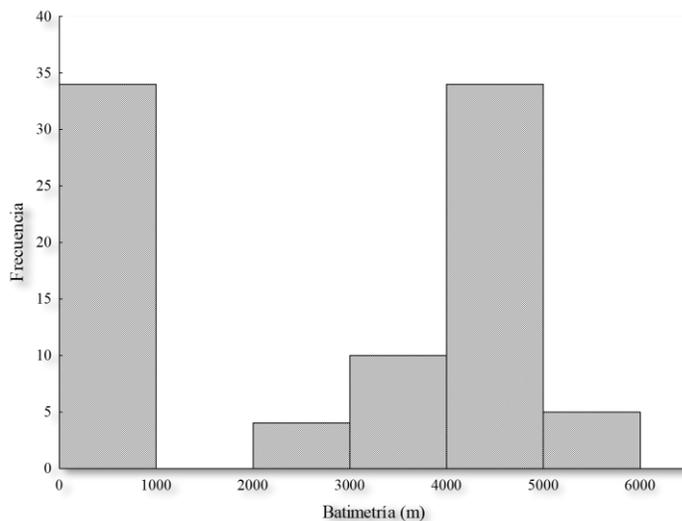


Figura 61. Frecuencia de ocurrencia de *S. attenuata* respecto a la batimetría en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.

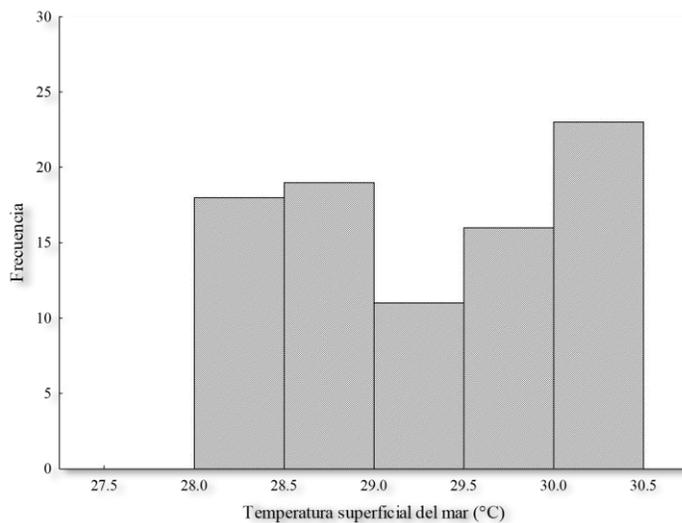


Figura 62. Frecuencia de ocurrencia de *S. attenuata* respecto a la temperatura superficial del mar en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.

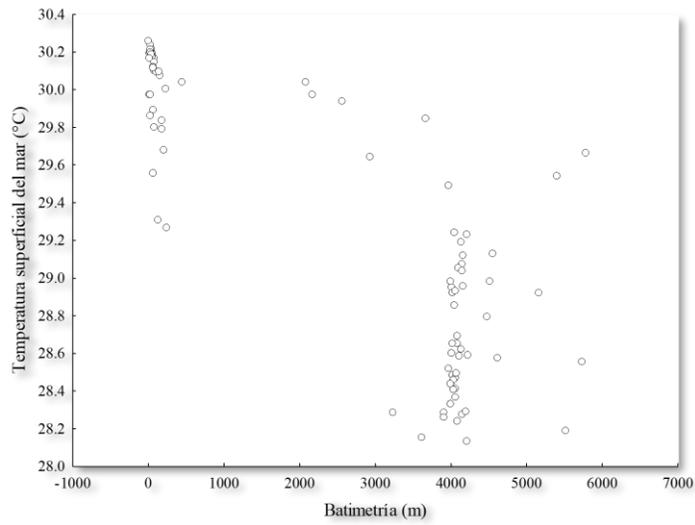


Figura 63. Relación de ocurrencia de *S. attenuata* respecto a la temperatura superficial del mar y la batimetría en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.

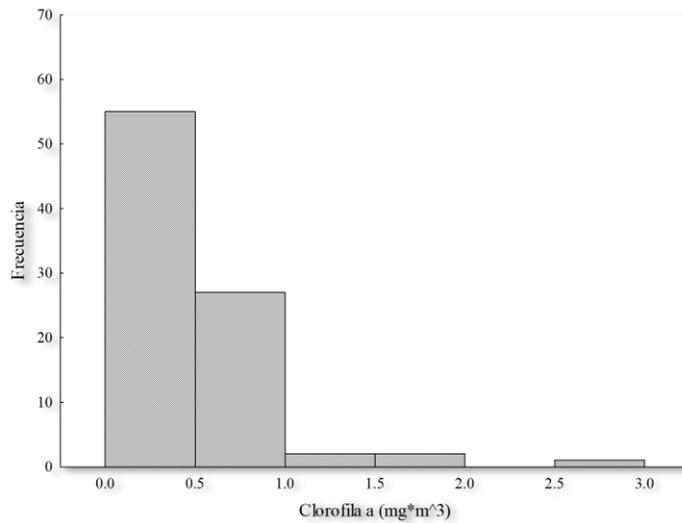


Figura 64. Frecuencia de ocurrencia de *S. attenuata* respecto a la concentración de clorofila-a en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.

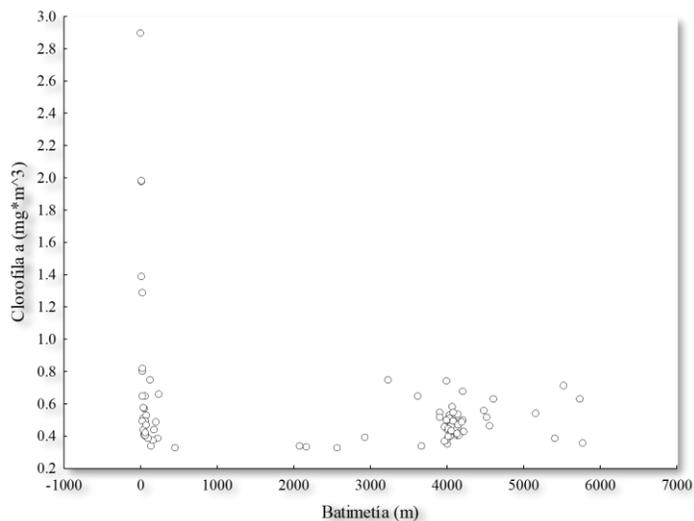


Figura 65. Relación de ocurrencia de *S. attenuata* respecto a la clorofila-a y la batimetría en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas

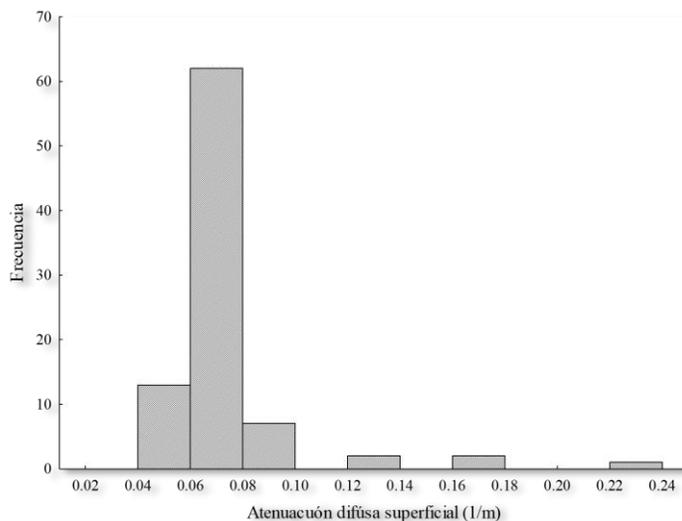


Figura 66. Frecuencia de ocurrencia de *S. attenuata* respecto a la atenuación difusa superficial en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.

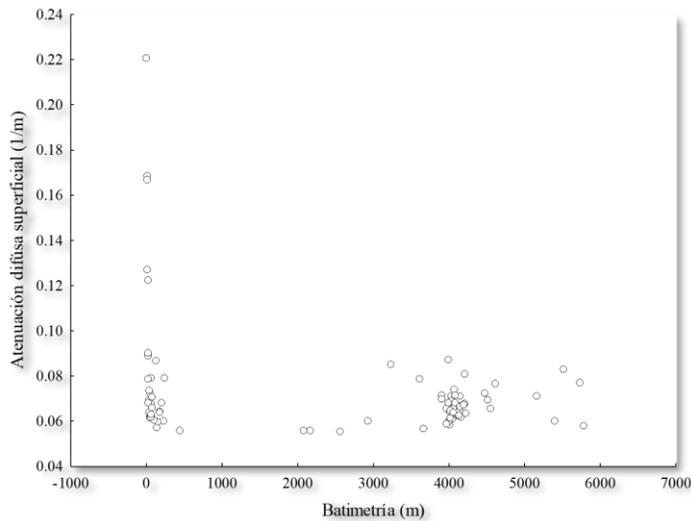


Figura 67. Relación de ocurrencia de *S. attenuata* respecto a la atenuación difusa superficial y la batimetría en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas

IX.V.III. Caracterización ambiental de *Stenella longirostris* en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas

El delfín tornillo *S. longirostris* presentó registros de ocurrencia en áreas con características ambientales relativamente variables (Tabla 9); fue encontrado en regiones con características de BAT entre > -100 - > -6000 m, con mayor frecuencia en regiones profundas de -4000 – -5000 m, seguido de una baja proporción de avistamiento en profundidades de hasta -1000 m (Figura 68); TSM de 28 – 30 °C, con mayor frecuencia de aguas con 28.5 – 29 °C (Figura 69 y 70); valores de Chla entre 0.31 - 0.79 $\text{mg}\cdot\text{m}^3$, con una mayor frecuencia de zonas de 0.3 – 0.4 $\text{mg}\cdot\text{m}^3$ (Figura 71 y 72); y ADS de 0.05 – 0.09 $1/\text{m}$, con una mayor frecuencia en regiones con buena visibilidad, de 0.05 – 0.07 $1/\text{m}$ (Figura 73 y 74); geográficamente fueron localizados en mayor proporción, en el extremo SE de la región oceánica de Chiapas, contiguo a Guatemala.

Tabla 9. Caracterización ambiental de *S. longirostris* en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas. Se indica la BAT = batimetría (m), TSM = temperatura superficial del mar (°C), Chla = concentración de clorofila-a ($\text{mg}\cdot\text{m}^3$), ADS = coeficiente de atenuación difusa superficial ($1/\text{m}$).

Variable ambiental	Promedio	Mínimo	Máximo
BAT	3367	-137	-6157
TSM	29	28	30
Chla	0.46	0.31	0.79
ADS	0.066	0.054	0.090

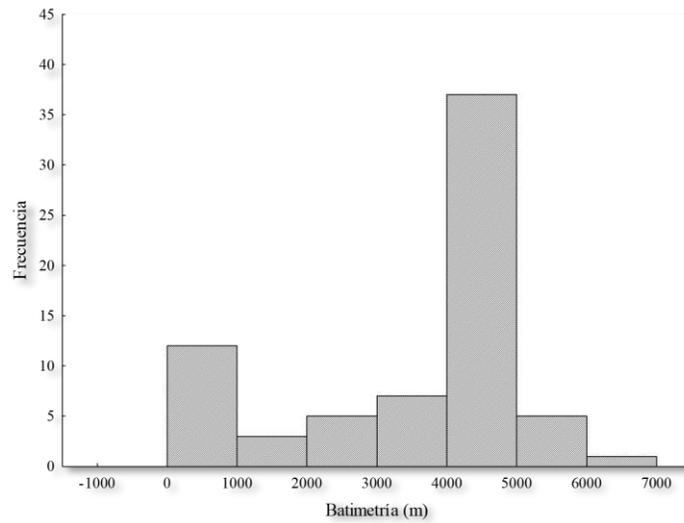


Figura 68. Frecuencia de ocurrencia de *S. longirostris* respecto a la batimetría en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.

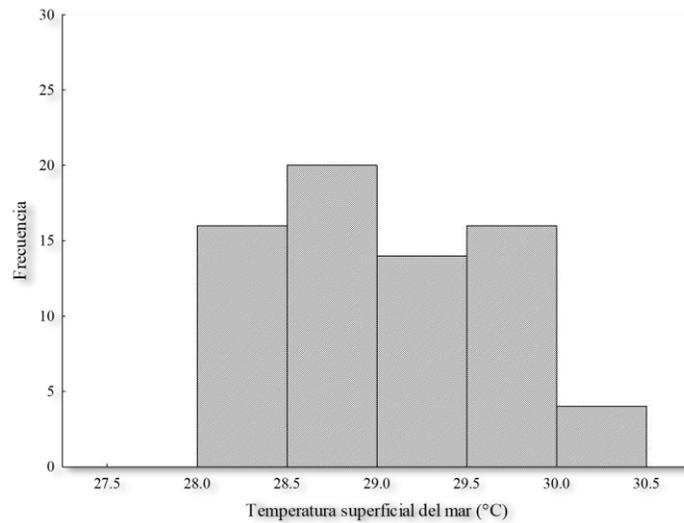


Figura 69. Frecuencia de ocurrencia de *S. longirostris* respecto a la temperatura superficial del mar en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.

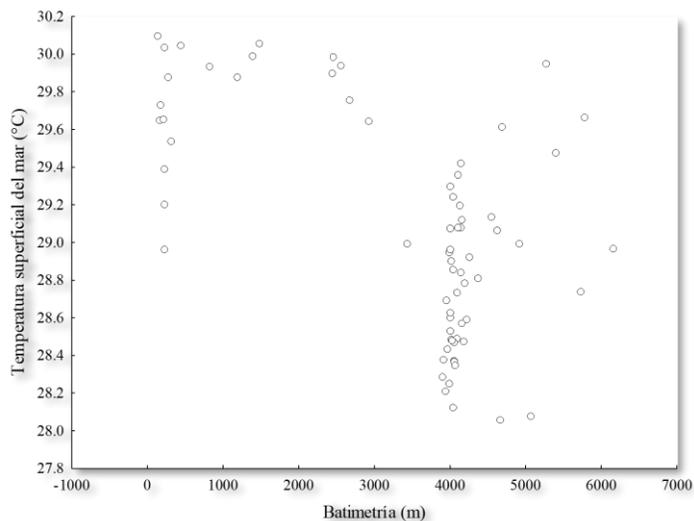


Figura 70. Relación de ocurrencia de *S. longirostris* respecto a la temperatura superficial del mar y la batimetría en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.

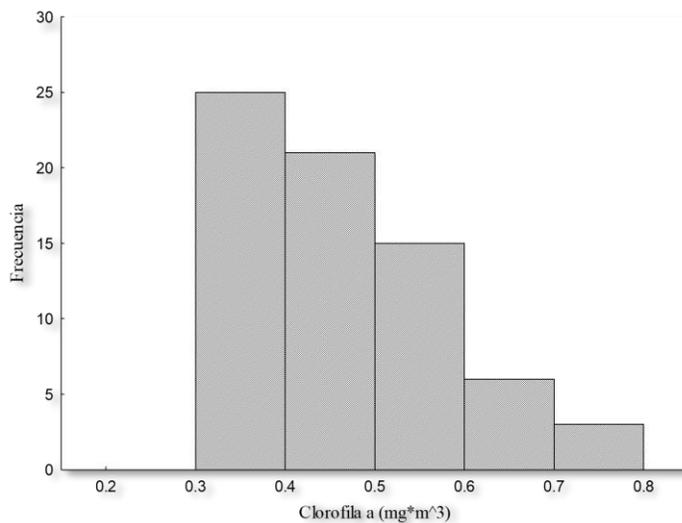


Figura 71. Frecuencia de ocurrencia de *S. longirostris* respecto a la concentración de clorofila-a en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.

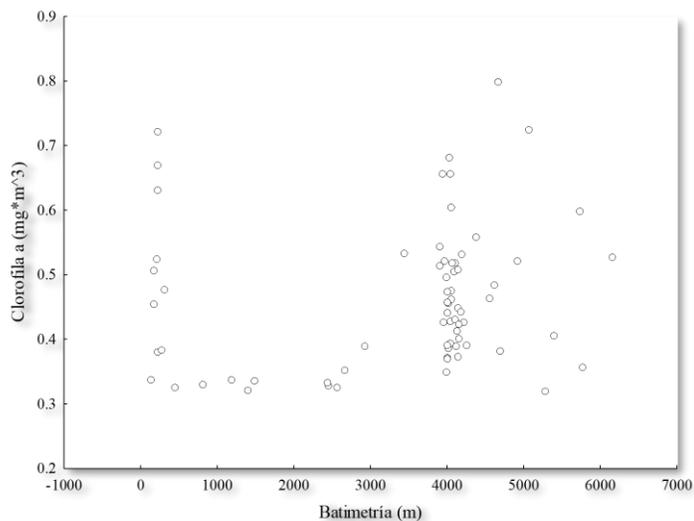


Figura 72. Relación de ocurrencia de *S. longirostris* respecto a la concentración de clorofila-a y la batimetría en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.

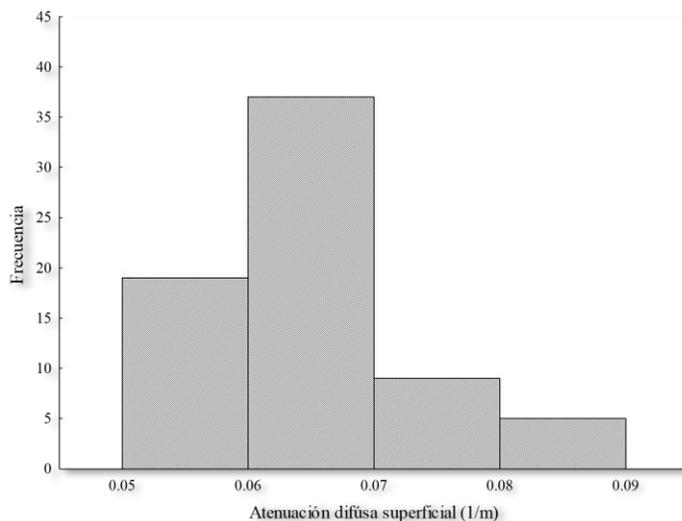


Figura 73. Frecuencia de ocurrencia de *S. longirostris* respecto al coeficiente de atenuación difusa superficial en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.

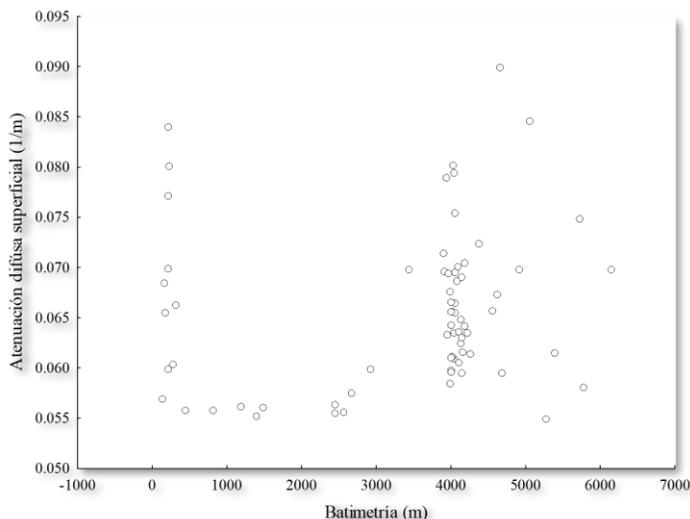


Figura 74. Relación de ocurrencia de *S. longirostris* respecto al coeficiente de atenuación difusa superficial y la batimetría en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.

IX.V.IV. Caracterización ambiental de *Tursiops truncatus* en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas

La tonina *T. truncatus* presentó registros de presencia en regiones con características ambientales relativamente variables (Tabla 10). Las características de las áreas de ocurrencia de esta especie de delfín fueron de BAT entre $< -10 - > -6000$ m, con mayor frecuencia en zonas someras de hasta -1000 m, seguido de profundidades entre $-4000 - -5000$ m (Figura 75); TSM de $28 - 30.4$ °C, presentando mayor frecuencia de ocurrencia en aguas cálidas de 30 °C, seguido en menor proporción con TSM de $28.5 - 29$ °C (Figura 76 y 77); Chla con valores entre 0.31 a 5.01 $\text{mg}\cdot\text{m}^3$, con mayor frecuencia en zonas de hasta 1 $\text{mg}\cdot\text{m}^3$ (Figura 78 y 79); y ADS de $0.05 - 0.41$ $1/\text{m}$, observándose mayor frecuencia en áreas con buena visibilidad de hasta 0.1 $1/\text{m}$ (Figura 80 y 81); geográficamente se encontraron localizados en mayor proporción sobre la plataforma continental, seguido de una menor proporción en la región oceánica.

Tabla 10. Caracterización ambiental de *T. truncatus* en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas. Se indica la BAT = batimetría (m), TSM = temperatura superficial del mar (°C), Chla = concentración de clorofila-a ($\text{mg}\cdot\text{m}^3$), ADS = coeficiente de atenuación difusa superficial ($1/\text{m}$).

Variable ambiental	Promedio	Mínimo	Máximo
BAT	1640	-3	-5899
TSM	29.5	28	30.4
Chla	0.79	0.31	5.01
ADS	0.09	0.05	0.41

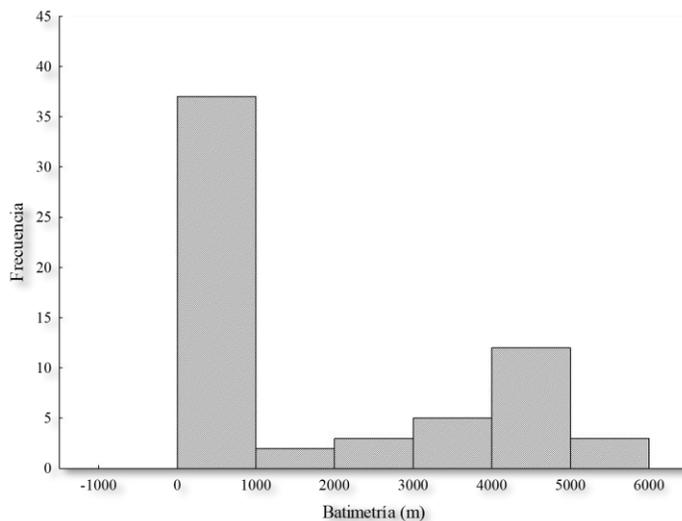


Figura 75. Frecuencia de ocurrencia de *T. truncatus* respecto a la batimetría en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.

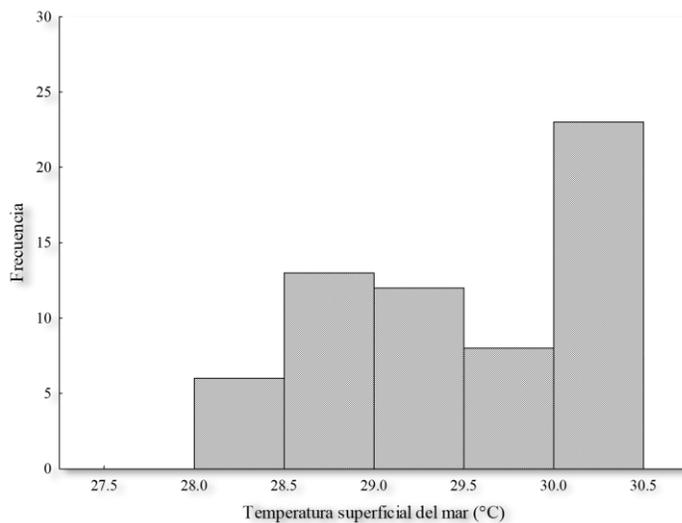


Figura 76. Frecuencia de ocurrencia de *T. truncatus* respecto a la temperatura superficial del mar en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.

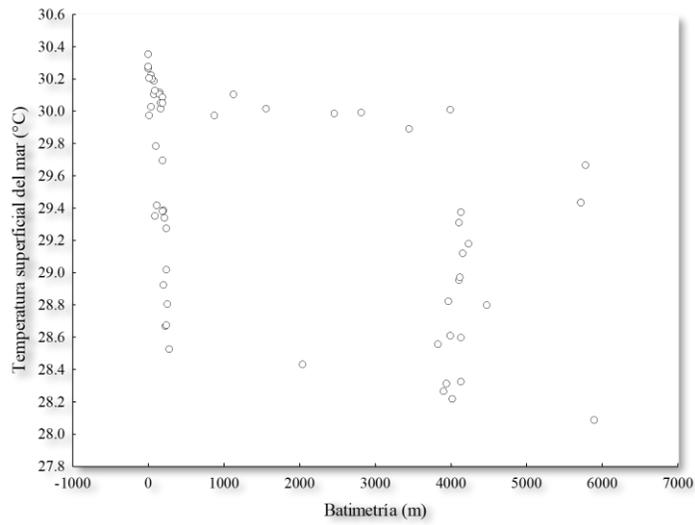


Figura 77. Relación de ocurrencia de *T. truncatus* respecto a la temperatura superficial del mar y la batimetría en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.

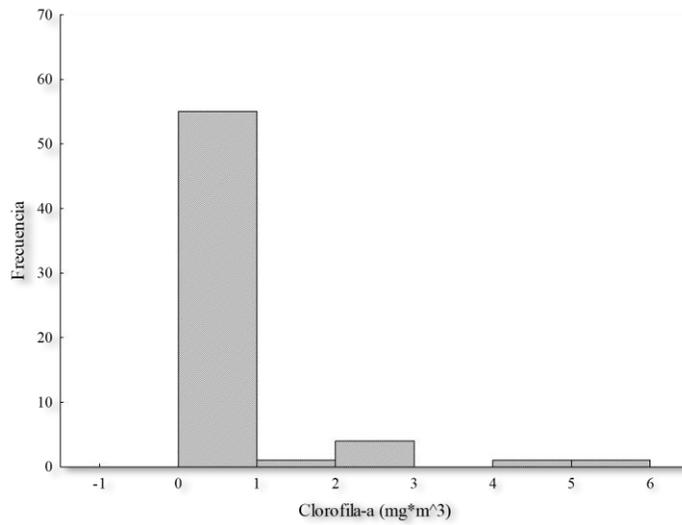


Figura 78. Frecuencia de ocurrencia de *T. truncatus* respecto a la concentración de clorofila-a en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.

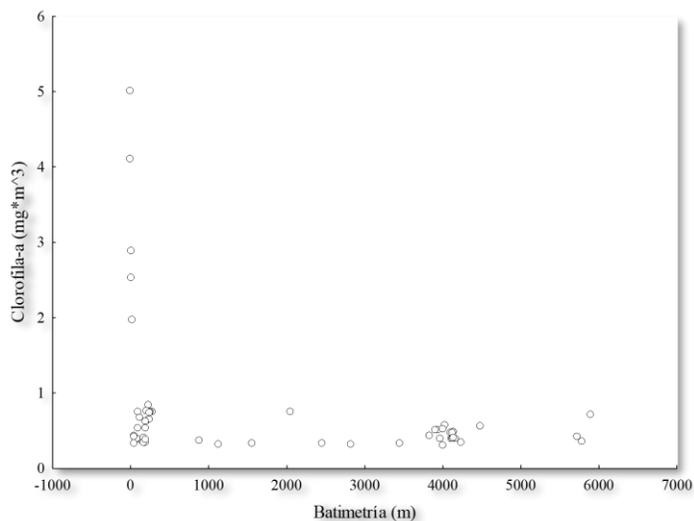


Figura 79. Relación de ocurrencia de *T. truncatus* respecto a la concentración de clorofila-a y la batimetría en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.

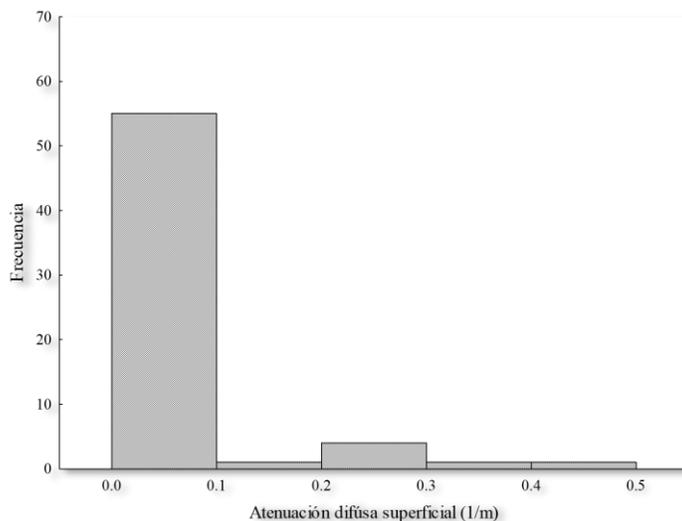


Figura 80. Frecuencia de ocurrencia de *T. truncatus* respecto al coeficiente de atenuación difusa superficial en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.

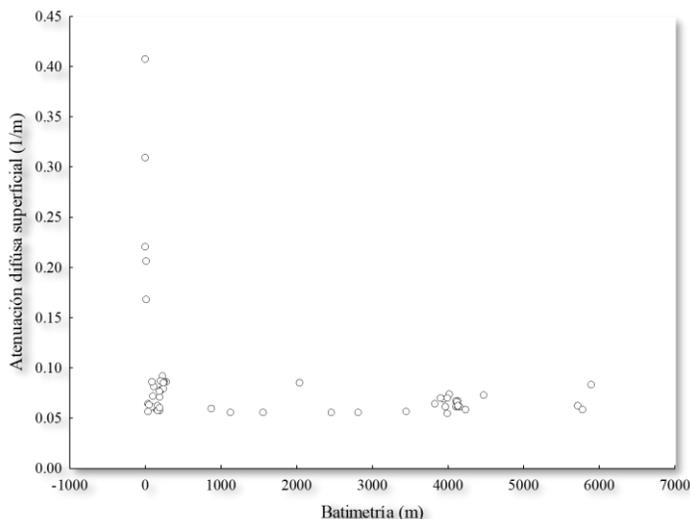


Figura 81. Relación de ocurrencia de *T. truncatus* respecto al coeficiente de atenuación difusa superficial y la batimetría en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.

IX.V.V. Caracterización ambiental de *Delphinus delphis* en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas

El delfín común de rostro corto *D. delphis* presentó ocurrencia en zonas con características ambientales poco variables (Tabla 11). Las características de las regiones de avistamiento de esta especie fueron muy profundas, con BAT de -4000 m en promedio (Figura 82); TSM entre 28 – 29.4 °C, presentando mayor frecuencia en áreas de 28 °C (Figura 83 y 84); valores de Chla de 0.39 – 0.67 mg*m³, con mayor frecuencia en zonas de 0.5 – 0.6 mg*m³ (Figura 85 y 86); y ADS con valores de 0.06 – 0.08 1/m, observándose mayor frecuencia en áreas con buena visibilidad de 0.07 – 0.075 1/m (Figura 87 y 88); los registros de ocurrencia se localizaron geográficamente en la región oceánica.

Tabla 11. Caracterización ambiental de *D. delphis* en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas. Se indica la BAT = batimetría (m), TSM = temperatura superficial del mar (°C), Chla = concentración de clorofila-a (mg*m³), ADS = coeficiente de atenuación difusa superficial (1/m).

Variable ambiental	Promedio	Mínimo	Máximo
BAT	4105	-4024	-4231
TSM	28.5	28	29.4
Chla	0.56	0.39	0.67
ADS	0.07	0.06	0.08

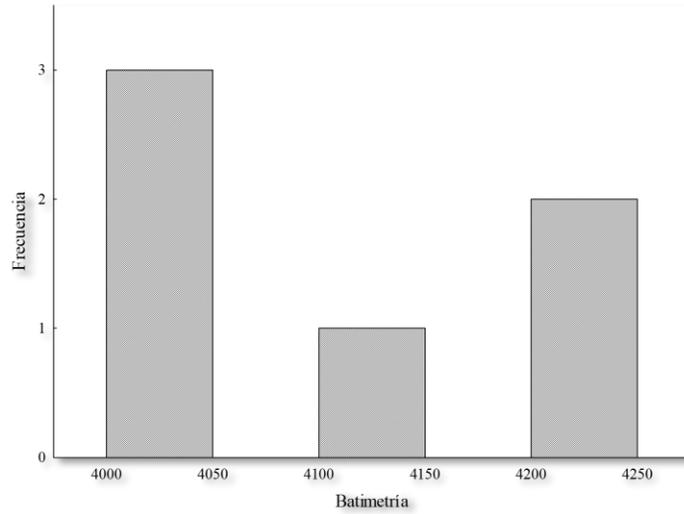


Figura 82. Frecuencia de ocurrencia de *D. delphis* respecto a la batimetría en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.

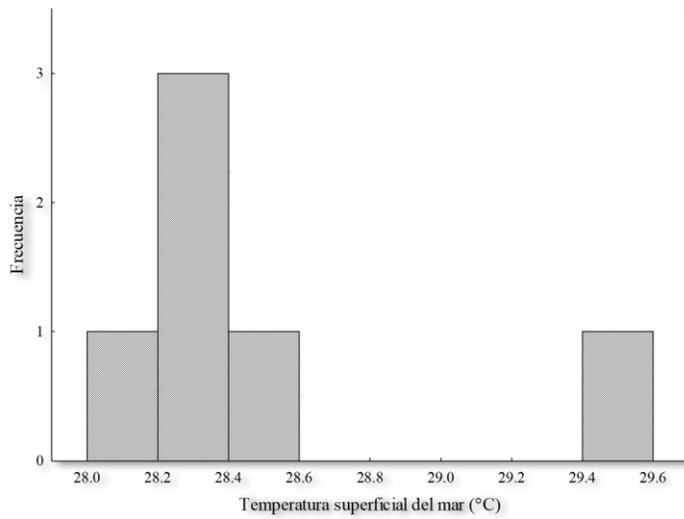


Figura 83. Frecuencia de ocurrencia de *D. delphis* respecto a la temperatura superficial del mar en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.

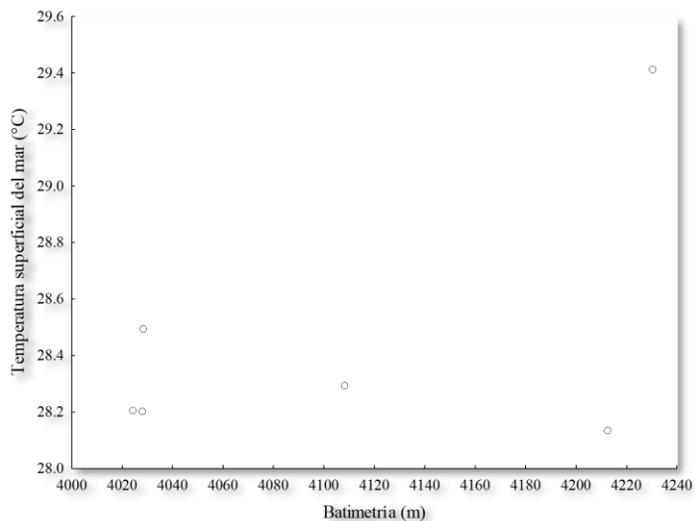


Figura 84. Relación de ocurrencia de *D. delphis* respecto a la temperatura superficial del mar y la batimetría en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.

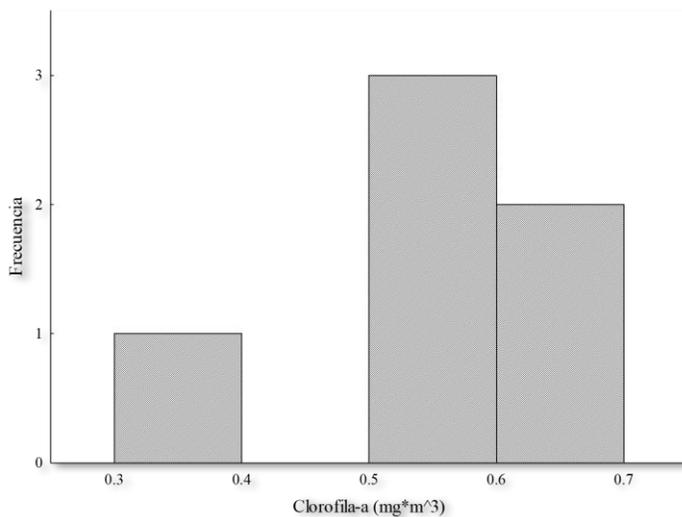


Figura 85. Frecuencia de ocurrencia de *D. delphis* respecto a la concentración de clorofila-a en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.

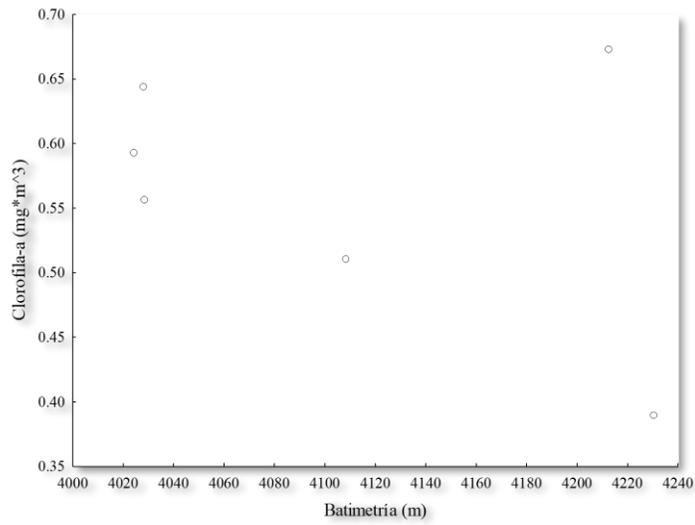


Figura 86. Relación de ocurrencia de *D. delphis* respecto a la concentración de clorofila-a y la batimetría en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.

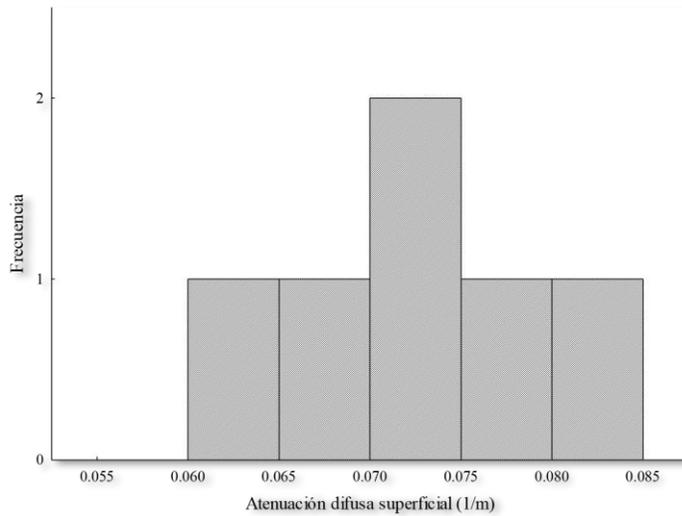


Figura 87. Frecuencia de ocurrencia de *D. delphis* respecto al coeficiente de atenuación difusa superficial en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.

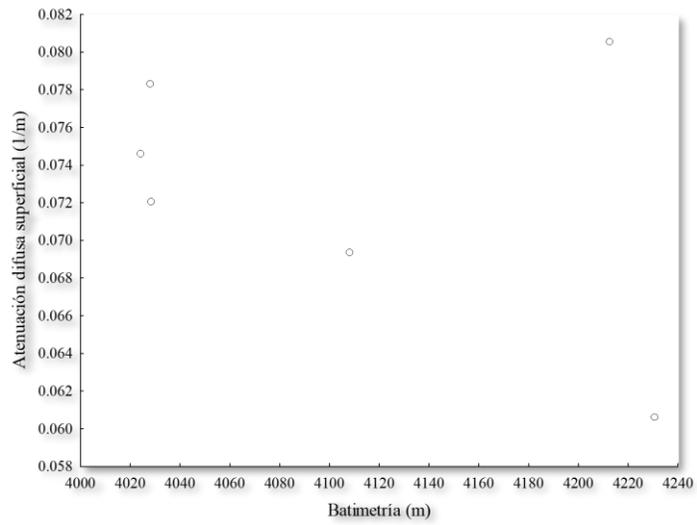


Figura 88. Relación de ocurrencia de *D. delphis* respecto al coeficiente de atenuación difusa superficial y la batimetría en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.



X. Discusión

El análisis de las relaciones de las especies de cetáceos y su hábitat, que incluyen variables ambientales como la temperatura del mar, la salinidad, la densidad, la profundidad de la termoclina, el tipo de sustrato y la batimetría, así como factores ecológicos que incluyen la producción biológica, y el uso y distribución de presas, depredadores y competidores, son de los principales factores utilizados para tratar de entender los patrones de distribución de las especies. Dichos factores actúan de forma paralela o interactiva a diferentes escalas espaciales y temporales, y son característicos para cada especie en particular y a veces para grupos de especies (Perrin *et al.* 2008).

Uno de los principales desarrollos de investigación sobre la influencia de los factores ambientales (oceanográficos) sobre los cetáceos ha sido el empleo de técnicas estadísticas sofisticadas y de modelado (Ballance *et al.* 2006; Redfern *et al.* 2006). La modelación de hábitat de cetáceos se basa idealmente en mediciones precisas del tamaño de las poblaciones, así como en datos que caracterizan la variabilidad del hábitat, por lo que estos son de utilidad para explorar las asociaciones empíricas entre la distribución de las especies y las características físicas y biológicas de las áreas de interés (Redfern *et al.* 2006).

A su vez, es importante tener claro los alcances del desempeño predictivo y la significancia estadística de los MNE generados, ya que esto nos ofrece certidumbre sobre el análisis y la interpretación de los resultados obtenidos. De tal forma que, el algoritmo MaxEnt de manera interna genera un diagnóstico estándar de salida, mediante la medición del área bajo la curva (AUC) en el gráfico de operaciones receptoras (ROC); dicha evaluación es independiente de umbral y mide la precisión predictiva basada únicamente en la clasificación de las localidades, por lo que se interpreta como la probabilidad de que una ubicación de presencia elegida aleatoriamente tenga una clasificación más alta que un punto de fondo (background) elegido al azar (Phillips *et al.* 2006; Merrow *et al.* 2013). La evaluación del ROC de salida estándar generados para cada MNE realizado en este proyecto resultaron con un AUC en un rango de 0.71 a 0.80 (sección de Resultados: figuras 20, 27, 34 y 41); con base en el criterio para la evaluación de modelos con conjuntos de datos de “presencia/ausencia” por el cual opera la evaluación AUC ROC, los MNE generados en este proyecto se clasificaron como “predicciones razonables” (Swets 1988). Sin embargo, Peterson *et al.* (2011) enfatizan que esta línea directriz es subjetiva y contingente cuando se está tratando de predecir al nicho fundamental existente (E_A , o espacio geográfico ambientalmente idóneo G_A), por lo que la interpretación del análisis ROC con datos de evaluación de presencia/fondo (MaxEnt) debe de ser diferente. Esta diferencia surge desde una sobreestimación de la tasa de error aparente de comisión (falsos positivos), ya que la curva AUC se mueve artificialmente hacia la derecha produciendo un valor bajo (Peterson *et al.* 2008; Peterson *et al.* 2011).

Así mismo, Lobo *et al.* (2008) refieren que el valor real del AUC es proporcionar una medida del grado en que una especie está restringida a una parte del rango de variación de los predictores modelados, de modo que las presencias se pueden diferenciar de las ausencias. Si una especie está muy extendida y la probabilidad de presencia aumenta constantemente con los valores de los predictores, un modelo preciso tendrá valores de AUC bajos, ya que resaltará la naturaleza generalista de la especie.



El valor máximo alcanzable del AUC para datos de “solo presencia” es menor a 1 (Wiley *et al.* 2003). Si la distribución de una especie cubre una fracción a de píxeles, el AUC máximo alcanzable puede calcularse exactamente como $1 - a/2$; desafortunadamente no es típico conocer el valor de a , por lo que no se puede decir que tan cercano a lo óptimo es dado valor de AUC, sin embargo, se utilizan métodos estándar para determinar la significancia estadística, y para distinguir el poder predictivo del clasificador (Phillips *et al.* 2006). Expertos en el campo del MNE (Anderson *et al.* 2003) demostraron que, para distinguir los buenos modelos de los malos, las características del “error de omisión” son más importantes que las consideraciones del “error de comisión”. Esto reside en que un modelo que se equivoca al omitir puntos de presencia conocidos (error de omisión) es más grave que uno que predice áreas que no se sabe que están habitadas (error de comisión) (Raxworthy *et al.* 2003).

El error aparente de comisión no refleja al error real en la calibración del modelo, más bien podría derivar de la evaluación incompleta de datos (Peterson *et al.* 2011). El error aparente de comisión deriva de regiones correctamente predichas como “presencia”, pero no puede ser demostrado porque no hay una verificación de que la especie existe ahí (Karl *et al.* 2002; Anderson *et al.* 2003). Los factores que contribuyen a esta tasa son básicamente asociados a: 1) muestreo biológico incompleto a través del paisaje (usado para la evaluación de los modelos), y 2) distribuciones de especies en “no equilibrio” (p. ej. bajo limitaciones de dispersión y posiblemente debido a interacciones bióticas) (Peterson *et al.* 2011). Para nuestros MNE es probable que el aparente “bajo rendimiento” esté asociado a la tasa de error de omisión calculado en la evaluación de la curva ROC tradicional, sin embargo, como mencionan los expertos antes mencionados, esto no los convierte en malos modelos, sino en el reflejo del desempeño del algoritmo para determinar la probabilidad de elegir de forma aleatoria una localidad o pixel clasificado como ambientalmente idóneo, el cual resultó significativamente diferente (y más alta) que la selección aleatoria de una localidad de fondo (background) para los modelos finales de las cuatro especies. Respecto a esta situación, Anderson *et al.* (2003) determinaron que los mejores modelos para especies con un gran potencial de distribución, como lo es el caso de nuestras cuatro especies de delfines, deben de presentar bajas tasas de omisión y valores relativamente altos de comisión.

Por tal motivo, y de acuerdo con Peterson *et al.* (2008), quienes proponen una modificación del enfoque ROC tradicional para resolver los problemas de evaluación del desempeño predictivo por sesgos en la tasa de error de comisión, en este proyecto se incluyó la evaluación de ROC parcial (ROC_P), el cual para los cuatro MNE indicó un buen desempeño predictivo (sección de resultados), revelando que los modelos clasificaron correctamente la proporción total del área predicha como “presente”, esto indica que las regiones clasificadas como “hábitat idóneos” representan el reflejo de los componentes ambientales abióticos (y posiblemente bióticos) para la discriminación efectiva del espacio geográfico ambientalmente idóneo de la región modelada, así mismo, los cuatro modelos finales presentaron diferencias estadísticamente significativas de la curva AUC_P respecto a las expectativas nulas, lo que confirma el buen desempeño predictivo de estos respecto a las restricciones ambientales analizadas.

Así mismo, se realizó una prueba de evaluación “dependiente de umbral”, la cual, para conjuntos de datos de evaluación de “solo presencia” tiene como objetivo probar que la predicción positiva



de los registros de ocurrencia de evaluación (localidades de presencia conocida) sean mejores que una predicción aleatoria de puntos de fondo (background) en la misma extensión proporcional de la región de estudio (Peterson *et al.* 2011), de esta forma se cuantifica el sobre ajuste del modelo (Radosavljevic & Anderson 2013). La evaluación dependiente de umbral, para los modelos de este proyecto mostraron una baja tasa de omisión (cercana o igual a cero; sección de resultados: Tablas 4 -7) para los tres tipos de regla de umbral predeterminados en los datos de salida de MaxEnt, los cuales fueron empleados para la evaluación de cada MNE generado, esto indica un buen ajuste de modelo ya que la tasa de registros de evaluación que cayeron en localidades o pixeles clasificados como con “baja idoneidad”, fue baja. Las tasas de omisión que son más altas que las expectativas teóricas para un umbral dado, indican un sobreajuste excesivo (Radosavljevic & Anderson 2013).

X.I. Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas

De forma general, el ambiente en el cual cualquier organismo habita incluye factores bióticos y abióticos, de tal forma que, la identificación de las variables con mayor influencia respecto a la distribución y abundancia es importante para el ejercicio de aproximación del uso de hábitat que una especie podría llevar a cabo en determinada región; así como en diferentes escalas temporales (Perrin *et al.* 2008). En este sentido, este trabajo se basó en la relación e influencia de factores abióticos considerados como predictores indirectos de la idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfines, observando que, del total de variables utilizadas para el desarrollo de los MNE, las de mayor porcentaje contribución fueron la batimetría (BAT) para *Stenella attenuata* y *Tursiops truncatus*, así como la temperatura superficial del mar (TSM) para *Stenella longirostris*, y *Delphinus delphis*. Los porcentajes de contribución son calculados por MaxEnt durante el entrenamiento del modelo; la ganancia de entrenamiento es calculada para determinar cuanta variación explica un modelo con una sola variable (ganancia de entrenamiento con variable), con todas las variables, y sin esa variable (ganancia de entrenamiento sin la variable) (Bradie & Leung 2017).

Tanto la batimetría como la temperatura han sido identificadas como variables que reflejan un mayor porcentaje de contribución en diversos estudios de modelación de distribución de especies acuáticas por medio de MaxEnt (Bradie & Leung 2017). En ese sentido, estudios de MNE para las cuatro especies de delfines de interés, así como para otras especies, han indicado que estas variables ambientales tienen una importante contribución para el desarrollo de los modelos (Thorne *et al.* 2012; Llapapasca *et al.* 2018; do Amaral *et al.* 2015). Por otra parte, se tiene el supuesto de que estas dos variables tienen una aproximación indirectamente relacionada con la abundancia o la disponibilidad de presas de cetáceos, considerando a la productividad como un factor clave para la presencia de estos organismos en determinado lugar (Ballance *et al.* 2006).

A pesar de que ambas variables presentaron la misma importancia relativa dentro de los cuatro modelos generados en este proyecto, la TSM parece ser la variable de mayor importancia para el desarrollo de los MNE, ya que los análisis Jackknife indicaron que la ausencia de esta variable afecta en gran medida en la ganancia de entrenamiento del modelo para las cuatro especies (sección de resultados, figuras: 26, 33, 40 y 47). Los cambios de la temperatura del agua, en un



escenario de cambio climático, podrían afectar a una gran cantidad de especies de cetáceos (McLeaud 2009), por lo que este es un factor determinante en la idoneidad de hábitat para dicho taxón.

X.II. Idoneidad de hábitat para *Stenella attenuata* en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas

El MNE para el delfín manchado pantropical *Stenella attenuata*, en su proyección cartográfica, mostró una idoneidad de hábitat relativamente amplia en el área de estudio; sin embargo, se observó un patrón marcado de alta idoneidad específicamente en la porción costera de Chiapas. La variable que tuvo mayor contribución a este modelo fue la batimetría, seguido de la temperatura superficial del mar. En el Pacífico Oriental Tropical (POT), Au & Perryman (1985) observaron que la preferencia de hábitat de *S. attenuata* en la región, estaba asociada a profundidades bajas (< -50 m); así mismo Reilly & Fiedler (1994), determinaron para la misma región, que los delfines moteados estaban asociados con aguas de temperatura cálida y alta clorofila.

Por otra parte, en el norte del Golfo de México, Baumgartner *et al.* (2001) determinan que la distribución de los cetáceos respecto a la profundidad fue significativamente diferente en esa región, sugiriendo agrupaciones en donde destaca la del delfín moteado junto con cachalotes, ambas especies distribuidas mayormente por encima del talud continental, hacia la parte profunda del Golfo de México. Así mismo, en el suroeste del Océano Atlántico, Moreno *et al.* (2005) observan que el delfín moteado presenta una preferencia por aguas profundas, usualmente a través del quiebre de la plataforma continental en un rango de profundidad de 850 a 4900 m y TSM de 26 a 28 °C.

Esta especie de delfín es considerado como la segunda especie más abundante en el POT, en dicha región se han reconocido dos subespecies: *S. attenuata attenuata* (forma oceánica) y *S. attenuata graffmani* (forma costera) (Perrin *et al.* 2008; Jefferson *et al.* 2015), esta última subespecie de delfín moteado se distribuye únicamente en una banda estrecha a lo largo de la costa del Pacífico sur de México y el sur de Perú; a su vez, esta banda costera de distribución puede consistir en un número de subpoblaciones de dicho ecotipo (Escorza-Treviño *et al.* 2005 en Perrin *et al.* 2008), dicho esto, y aunque para el proceso de iteración de modelado de este estudio no fue tomada en cuenta la distinción de registros subespecífica, el MNE para *S. attenuata* podría sugerir esta diferenciación intraespecífica en el área de estudio, ya que se observa una alta idoneidad de hábitat en la zona costera y con media idoneidad que comprende zonas profundas de la plataforma continental y parte de la porción oceánica (sección de resultados: Figura 25); poniendo en contexto la capacidad ambiental de las aguas marinas de Chiapas para sustentar hábitat idóneos tanto para la subespecie costera como para la forma oceánica.

Esto último, parece ser consistente respecto a lo observado por Ortíz-Wolford *et al.* (2012), quienes reportan que *S. attenuata* fue la segunda especie de delfínido con mayor frecuencia en Guatemala; presentando una distribución amplia sobre la extensión de la plataforma continental, aunque principalmente costera (*S. a. graffmani*), asociada a una distancia mar adentro de entre 7 y 67 km; estas condiciones o características son similares a las presentes en Chiapas, así como con respecto a las características de las variables ambientales presentes en la región de alto grado



de idoneidad de hábitat determinado por el MNE. Sin embargo, es necesario un análisis con tratamiento específico para cada subespecie en la zona, para determinar las características particulares de idoneidad, preferencia y uso de hábitat, incluyendo generación de información empírica actual y específica para Chiapas, así como el análisis de información disponible mediante sistemas de información geográfica.

X.III. Idoneidad de hábitat para *Stenella longirostris* en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas

Para el delfín tornillo *Stenella longirostris* el MNE indicó que la más alta idoneidad de hábitat se ubicó geográficamente en la región costera profunda (50 km mar adentro y hasta el quiebre de la plataforma continental), así como una región localizada en la porción sureste oceánica de Chiapas, posterior a la Trinchera Mesoamericana (sección de resultados: Figura 32); la TSM fue la variable con mayor contribución al modelo de esta especie, seguido de la BAT. En el POT se ha reconocido la presencia de tres de las cuatro subespecies de delfín tornillo, de las cuales *S. longirostris longirostris* puede ser encontrada en aguas oceánicas, *S. longirostris orientalis* (delfín tornillo oriental) ocurre en aguas costa afuera y *S. longirostris centroamericana* (delfín tornillo centroamericano) localizado en las aguas costeras, cabe mencionar que las subespecies de delfín tornillo oriental y centroamericano, son endémicas para esta región (Perrin 1990; Reeves *et al.* 2002, Perrin *et al.* 2008; Jefferson *et al.* 2015). A menudo la subespecie oriental se puede encontrar fuertemente asociada con el delfín moteado *S. attenuata* en el POT, en agrupaciones mixtas más comúnmente en el sur de México (Au & Perriman 1985).

Se han determinado preferencias específicas de hábitat para el delfín tornillo en el POT, Reilly & Fiedler (1994) observaron que todos los tipos de agrupaciones de *S. longirostris* estaban asociados con preferencia de aguas con temperatura cálida, una fuerte y profunda termoclina, y baja clorofila; así mismo, diferenciaron preferencias de hábitat para las subespecies de delfín tornillo; para la subespecie oriental *S. l. orientalis* observaron una asociación con una termoclina relativamente somera, alta clorofila, temperaturas cálidas y baja salinidad, y para la subespecie de vientre blanco *S. l. longirostris* una asociación con una termoclina profunda, temperatura superficial más fría y alta densidad superficial. Así mismo, para esta región, Dizon *et al.* (1994) refieren que las subespecies de delfín tornillo centroamericano y oriental pueden ser parapátricas o parcialmente simpátricas entre el Golfo de Tehuantepec y Panamá.

En otras regiones se han reportado preferencias de hábitat respecto a la batimetría relativamente similar a lo obtenido en este trabajo; en el suroeste del Océano Atlántico se ha localizado a esta especie en aguas oceánicas, así mismo, se han obtenido avistamientos en regiones tropicales, en las afueras de la plataforma continental y a través del talud continental; estas aguas rondan en promedio de -170 a -2700 m de profundidad y respecto a la TSM de 22 a 27.5 °C (Moreno *et al.* 2005). Mientras tanto en el POT, en las cercanías a Chiapas, Ortíz-Wolford *et al.* (2012) reportan que el delfín tornillo es el tercer delfínido más frecuente en Guatemala, presentando una preferencia de hábitat en zonas ubicadas en el talud continental y la Trinchera Mesoamericana, para la subespecie *S. l. centroamericana*, en tanto, en zonas mucho más oceánicas (> 180 km mar adentro) para la subespecie *S. l. orientalis*. En este sentido, los resultados de este proyecto de tesis podrían dar cierto indicio sobre la posible presencia de hábitat idóneo para estas dos subespecies en Chiapas, ya que las regiones de alta idoneidad de



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

hábitat representadas gráficamente se encuentran separadas (plataforma y talud continental; y oceánica). Sin embargo, es necesario realizar análisis de idoneidad o preferencia de hábitat específicos para cada subespecie de delfín tornillo en particular, para así poder determinar límites geográficos locales de hábitat idóneo.

Respecto a la coexistencia de *S. attenuata* y *S. longirostris* en el POT, Au & Perryman (1985) observaron una muy característica asociación interespecífica, denominándola: “conjunto atún-delfín-ave marina”; describiéndola como una asociación de alimentación multiespecífica entre el atún de aleta amarilla (*Thunnus albacares*), los delfines moteado pantropical y tornillo, y una cantidad relativamente grande de especies de aves marinas. Plantearon que uno de los aspectos oceanográficos clave que determinan la diferenciación característica sobre la preferencia de hábitat de las especies de delfines es la presencia de una termoclina fuerte y poco profunda (Au & Perryman 1985).

Esta asociación interespecífica podría estar representada en los resultados de nuestro proyecto, con base en sobreposición de las regiones de idoneidad media para *S. attenuata*, con las regiones de idoneidad alta y media para *S. longirostris* (en la región oceánica), lo que podría interpretarse como las regiones en donde se lleva la coexistencia en asociación de este par de especies de delfines. Respecto a la estructura térmica promedio de la columna de agua en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas, a grandes rasgos, estas se caracterizan por presentar una termoclina en un rango de 20 m de profundidad en la región costera noroeste (contiguo al Golfo de Tehuantepec) y hasta los 50 m en el extremo sureste oceánico del estado; el gradiente vertical se presenta de 0.5 °C/m de la costa hacia la zona oceánica, y con valores de 0.6 °C/m en la región oceánica más extrema (Fiedler & Talley 2006), lo que resulta consistente con el resultado observado en nuestros modelos.

X.IV. Idoneidad de hábitat para *Tursiops truncatus* en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas

La tonina *Tursiops truncatus* presentó una alta idoneidad de hábitat en la zona costera, extendiéndose prácticamente sobre toda la plataforma continental de Chiapas; para la tonina la batimetría fue la variable con mayor contribución para la generación del MNE, seguido de la temperatura superficial del mar. Esta especie es considerada cosmopolita, ya que está ampliamente distribuida en las aguas costeras y de la plataforma continental de latitudes tropicales y templadas, ocupando así, una gran variedad de hábitats, por lo que se le considera uno de los cetáceos más adaptables (Reeves *et al.* 2002; Perrin *et al.* 2008; Jefferson *et al.* 2015). Aunque el hábitat primario de la tonina es costero, también se pueden diferenciar poblaciones pelágicas (oceánicas), pudiéndose encontrar específicamente en los quiebres de las plataformas continentales (Perrin *et al.* 2008); en el Pacífico Norte oriental se han identificado dos “ecotipos”, uno costero y otro costa afuera; estas formas particulares de *T. truncatus* se distinguen por varias características morfológicas, ecológicas y fisiológicas, pero las diferencias son sutiles y variables regionalmente (Jefferson *et al.* 2015).

En el norte del Golfo de México se ha observado una respuesta bimodal la presencia de la tonina respecto a la profundidad presente, identificando un pico de aumento de la tasa de avistamiento de individuos en una clase de profundidades bajas (< -75 m), y otro pico mar adentro desde el quiebre de la plataforma continental (Baumgartner *et al.* 2001). En el Océano Atlántico noroeste



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

(Florida, Estados Unidos) Torres *et al.* (2003) determinan una relación significativa de la presencia de los dos ecotipos de tonina respecto a la profundidad del fondo marino, identificando límites batimétricos definidos para cada forma; por lo que se resalta la importancia de dicha variable en relación con las condiciones idóneas de hábitat para la esta especie de delfín.

Así mismo, en el Océano Pacífico, en la en la Bahía de Santa Mónica (California, Estados Unidos), Bearzi *et al.* (2009) observaron diferencias significativas de atributos ecológicos de cada ecotipo de tonina. En esta área el ecotipo costero tuvo una mayor frecuencia y abundancia de avistamiento a una distancia de < 500 m de la costa y presentó un comportamiento predominante de “tránsito-buceo”. En tanto, el ecotipo oceánico se observó con preferencia por zonas escarpadas, y por zonas con presencia de cañones submarinos; este ecotipo tuvo una mayor frecuencia de comportamiento de “tránsito-socialización”. Cabe mencionar que estos autores refieren que el comportamiento de alimentación tuvo una muy baja frecuencia de avistamiento y a menudo asociada al tránsito o viaje (“tránsito-alimentación”) (Bearzi *et al.* 2009). Por otra parte, en el Golfo de California, Ballance (1992) observó generalmente a esta especie en aguas someras y turbias, en donde el fondo estaba compuesto por arena, manteniéndose cercanos a la costa (a distancia máxima de 3 km); así mismo, indica una alta tasa de avistamientos y de número de grupos en áreas cercanas a la boca de estuarios, en donde utilizaban estos hábitats para la alimentación, esto a su vez, coincide con lo reportado por Morteo *et al.* (2004) en el sur de Bahía San Quintín, Baja California.

En esta misma región, Guevara-Aguirre & Gallo-Reynoso (2016) determinan diferencias intraespecíficas respecto a la idoneidad de hábitat de ambos ecotipos de tonina en la cuenca de Guaymas, Sonora. Mediante un análisis de nicho ecológico estos autores observan que el ecotipo costero presentó una respuesta de distribución asociada a una distancia a la costa < 5 km, sobre la plataforma continental, con bajas concentraciones de clorofila ($0 - 2$ mg/m³) y con aguas con alta coloración; por otra parte, el MNE para el ecotipo oceánico indicó una influencia de zonas con baja pendiente del fondo marino ($0 - 5^\circ$), una alta concentración de clorofila (> 2 mg/m³) y cercanía a la costa, aunque siempre posterior al talud continental (> 5 km mar adentro) (Guevara-Aguirre & Gallo-Reynoso 2016).

Durante el desarrollo de este proyecto de tesis se realizaron cuatro navegaciones en dos zonas de la región costera de Chiapas: Pijijiapan y Acapetahua, cabe mencionar que ambos municipios forman parte de la Reserva de la Biósfera La Encrucijada, siendo el último municipio mencionado, una de las dos zonas núcleo de dicha área natural protegida (DOF 2000). En estos sitios se obtuvo el registro de presencia de *T. truncatus*, con una morfología similar a la del ecotipo costero (Walker 1981; Jefferson *et al.* 2015) a una distancia mínima de 450 m y máxima de 5 km de la bocana del sistema lagunar costero de Chocohuital (municipio de Pijijiapan), así como a una distancia mínima de 1.3 km y máxima de 4.6 km de la bocana de Chantuto-Panzacola (municipio de Acapetahua); en dichos avistamientos se observó un comportamiento de tránsito/forrajeo.

En Guatemala, Ortíz-Wolford *et al.* (2012) determinaron que *T. truncatus* fue la especie de odontoceto con mayor frecuencia de observación y con más amplia distribución en la zona, observaron que este delfín estaba asociado tanto a áreas someras (sobre la plataforma continental), así como a zonas profundas (talud continental y la Trinchera Mesoamericana). Así



mismo, en la costa central de Oaxaca esta especie ha sido registrada como la segunda especie con mayor porcentaje de avistamiento (Meraz & Sánchez-Díaz 2008). Nuestros resultados de idoneidad de hábitat corresponden, en cierta medida, a lo observado tanto en regiones vecinas al estado de Chiapas como en otras regiones del Océano Pacífico y del Atlántico.

A pesar de que la representación gráfica del MNE para *T. truncatus* no presentó brechas virtuales para la separación de idoneidad de hábitat para cada ecotipo, nuestros resultados podrían sugerir dicha diferenciación respecto al grado de clasificación de idoneidad presente, en otras palabras, las regiones de alta idoneidad más próximas a la costa podrían corresponder al ecotipo costero, por otra parte, el resto de la región con alta idoneidad presente sobre zonas profundas de la plataforma continental, así como las zonas de media idoneidad presentes en la región del quiebre y talud continental podría corresponder al hábitat para el ecotipo oceánico; sin embargo, es necesario realizar registros de avistamientos (foto-identificación) y análisis genéticos para determinar la presencia de poblaciones de ambos ecotipos de tonina en Chiapas, así como para comprender las características de preferencia de hábitat y repartición de recursos que realiza la especie en la región.

X.V. Idoneidad de hábitat para *Delphinus delphis* en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas

El MNE para el delfín común de rostro corto *Delphinus delphis* indicó una idoneidad de hábitat reducida en la porción oceánica, partiendo prácticamente sobre el quiebre de la plataforma continental, a una distancia de 100 - 300 km mar adentro; la variable con mayor contribución para este MNE fue la temperatura superficial del mar, seguido de la batimetría. De acuerdo a esto, Au y Perryman (1985) determinan mediante la descripción de las características oceanográficas (masas de agua) presentes en los sitios de registro de presencia de esta especie en el POT, que las preferencias de hábitat de esta especie estaban definidas por temperaturas superficiales del mar bajas (25 °C), observaron que *D. delphis* presentaba un importante lóbulo de distribución entre los 5 y 12° latitud Norte de Centro América; este lóbulo se atenúa a través del oeste, a los 10° N, pero se intensifica pasando los 130° W, así mismo, refieren que la presencia de este delfín estuvo fuertemente relacionada con aguas modificadas por surgencias, las cuales presentaban menos características tropicales que las masas de agua circundantes.

Esto fue posteriormente reafirmado para la misma región por Reilly & Fiedler (1994), quienes observaron una asociación de *D. delphis* con tendencia de preferencia de aguas con temperaturas frías, una termoclina somera, poca densidad superficial del agua y alta clorofila, las cuales son características de surgencias frías. Así mismo, en regiones particulares como la costa de California, Forney (2000) observa que el delfín común de rostro corto presenta una relación lineal con la temperatura superficial del mar, así como un patrón de avistamiento en profundidades de \pm -3000 m. Así mismo, Pardo *et al.* (2015) identifican a la cresta de termoclina de la Contracorriente Ecuatorial Norte como un hábitat importante para *D. delphis*, estos autores sugieren que este delfín tiene una consistente distribución en regiones con agregación persistente de presas de bajo nivel trófico debido a su alto requerimiento energético, lo que se observa a escala espacial gruesa como resultado de surgencias derivadas de vientos mayores y procesos de circulación de los giros (Eddy).



En las cercanías a Chiapas, May-Collado *et al.* (2005) observan que *D. delphis* es una de las especies de delfines con un promedio alto de tamaño de grupo en Costa Rica, clasificándola como una especie con avistamiento primario en aguas oceánicas. Llapapasca *et al.* (2018), en Perú determinaron un hábitat potencial continuo (4-18° S) para este delfín, a lo largo de las aguas oceánicas hasta la ruptura de la plataforma continental; respecto a la probabilidad de presencia no observaron una clara preferencia batimétrica, pero sí con respecto a zonas con temperatura superficial del mar > 22 °C y salinidad superficial > 34. Cabe mencionar que esta región es uno de los principales sistemas de surgencia del planeta (Chávez & Messié 2009; Demarcq 2009).

Por otra parte, Ortiz-Wolford *et al.* (2012) reportan a *D. delphis* como una de las especies con menos frecuencia de avistamiento en Guatemala, su ocurrencia fue registrada en la región oceánica, en áreas cuya topografía de fondo es escarpada y profunda (Trinchera Mesoamericana), cabe mencionar que en esta zona estos autores registraron la actividad de alimentación de la especie. En tanto, en la costa central de Oaxaca, Castillejos-Moguel & Villegas-Zurita (2008) reportaron la presencia de este delfín a una distancia de poco más de 4 km (2.5 mn) de San Agustínillo (Municipio de Santa María Tonameca), registrando una temperatura superficial del mar de 23 °C, en esta nota no ofrecen más datos respecto a la batimetría o alguna otra información ambiental, sin embargo, tomando en cuenta la referencia respecto a la ubicación reportada por los autores, y mediante las herramientas de sistemas de información geográfica, se puede observar que en la zona de registro de la especie se encuentran profundidades mayores a -1000 m.

En el Golfo de Tehuantepec (GT) se ha observado la influencia de procesos de forzamiento de vientos (Tehuanos) provenientes del Golfo de México; dichos vientos inciden sobre la superficie marina provocando la mezcla vertical intensa (sobre todo en la región central) y la formación de un giro anticiclónico (de escala media) en la región oeste del GT (Stumpf 1974, Trasviña *et al.* 1995, Chapa-Balcorta *et al.* 2015), esto provoca la surgencia de una masa de agua rica en carbono inorgánico disuelto, el cual se distribuye hacia los límites oeste y este del GT, observándose una mayor concentración en la región costera (Chapa-Balcorta *et al.* 2015). En la región este, se ha observado una disminución de temperatura superficial del mar por el arrastre de agua, debido a la mezcla de la termoclina superior y la profundización de la capa de mezcla. Esto combinado con la elevación de la estructura vertical decreta la temperatura contrastando entre capas mientras se intensifica la termoclina (Trasviña *et al.* 1995). Así mismo, en la región este del GT se ha observado la formación otro giro anticiclónico generado por los vientos de Papagayo (Costa Rica), estos giros provocan el hundimiento de la termoclina en la región oceánica y la elevación de esta en la región costera (Chapa-Balcorta *et al.* 2015).

En este sentido, y tomando en cuenta que las aguas marinas de Chiapas forman parte de una región con condiciones hidrográficas y oceanográficas altamente dinámicas que influyen sobre la productividad primaria promedio en la zona, podríamos asumir que, a escala espacial media los predictores indirectos utilizados en este proyecto han reflejado correctamente la idoneidad de hábitat para *D. delphis*.



X.VI. Coexistencia de idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas

Existen dos formas por las cuales se puede garantizar la coexistencia de las especies (simpátricas), que deriva a una segregación de nichos en determinado lugar: 1) la exclusión competitiva (en la región del espacio ecológico de superposición), y 2) la coevolución de las especies, esto último favorece en cada una de ellas los fenotipos que difieren de los de la especie competidora. Las poblaciones de especies simpátricas evolucionan hacia diferentes tamaños de caracteres asociados con el consumo de alimentos. En situaciones en donde más de dos especies coexisten localmente, a menudo se pueden observar diferencias morfológicas espaciadas, lo que sugiere que la competencia juega un rol significativo, e influye en la evolución de la adquisición de recursos y la estructuración de comunidades. En este sentido la segregación de nichos está dada por procesos ocurridos en un pasado evolutivo lejano (Jorgensen & Fath 2008). Esto se cumple respecto a las diferencias y similitudes de las características morfológicas inter e intraespecíficas presentes en los cuatro delfínidos de interés, ya que hay una diferenciación taxonómica reconocida de los diversos fenotipos costeros y oceánicos.

De esta forma se podría asumir que la segregación ecológica entre especies simpátricas de delfines se basa en la dieta (y posiblemente por el uso de hábitat). Una pequeña diferencia en la preferencia de presas puede ser suficiente para soportar los requerimientos alimenticios de más de una especie, permitiendo su coexistencia (Hoelzel 1998 en Bearzi 2005). Además, dichas diferencias de dietas pueden ser respecto a una hora particular del día y/o durante diferentes épocas del año. Así mismo, las especies de delfines coexistentes podrían utilizar el mismo microhábitat de una forma diferente, como la explotación de los recursos encontrados a diferentes profundidades. En este sentido, las especies tienden a evitar la competencia directa mediante la especialización del comportamiento, dietética y fisiológica de hábitat (Bearzi 2005).

Como bien se observó en los resultados de los MNE de este proyecto de tesis, existe una importante sobreposición de idoneidad de hábitat intra e interespecífica. Para el procesamiento de este ejercicio de análisis de la oferta ambiental adecuada para las cuatro especies delfínidos de interés, presente en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas, se obvió el factor biótico, el cual es de suma importancia para la determinación de idoneidad de hábitat para un cetáceo, en general, ya que la presencia de una especie está fuertemente influenciada por la disponibilidad del recurso de consumo. La teoría ecológica establece que las comunidades estables de especies coexistentes deben diferir en la utilización de los recursos de alguna manera: a través de la especialización de especies o tamaños de presas, el uso diferencial del hábitat o el patrón de dieta. Dicha partición de nicho es bastante clara, a gran escala para los cetáceos (Perrin *et al.* 2008). De tal forma, la información resultante en los MNE, respecto a las variables de mayor importancia o contribución para el desarrollo de los modelos, podrían indicarnos la vía de análisis de asociación del recurso de presa potencial presente en el área de estudio, y por medio del cual, la segregación de nicho entre los cuatro delfínidos podría suscitarse.

Respecto a lo anterior, la tendencia de presas para el delfín moteado pantropical *S. attenuata* puede tratarse en función de las diferentes subespecies conocidas. Los delfines moteados oceánicos (*S. a. attenuata*) prefieren pequeños peces epipelágicos, calamares y crustáceos asociados a la capa de dispersión profunda. Para la subespecie costera (*S. a. graffmani*) la dieta



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

es pobremente conocida, pero se piensa que consiste en su mayoría por peces grandes y duros, quizás especies asociadas al fondo marino. La tonina *T. truncatus* es una especie con una dieta generalista, puede consumir una gran variedad de presas, en su mayoría peces, aunque con tendencia marcada por esciénidos (corvinas), escómbridos (macarelas, atunes y bonitos) y mugílidos (lisas). Algunas veces consumen camarones, otros crustáceos y cefalópodos (Reeves *et al.* 2002; Jefferson *et al.* 2015).

El delfín tornillo *S. longirostris* se alimenta predominantemente en la noche, de pequeños peces de agua media de diferentes familias, incluyendo a peces mictófididos (peces linterna mesopelágicos), calamares y camarones (Sergestidae). El delfín común de rostro corto *D. delphis* tiende a alimentarse de pequeños grupos de peces y calamares, estos últimos pueden ser parte importante para la dieta de esta especie. En algunas áreas se alimentan por la noche de organismos asociados a la capa de dispersión profunda, los cuales migran hacia la superficie en la oscuridad; en otras zonas, se alimentan de grupos de peces epipelágicos (Jefferson *et al.* 2015).

En la zona costera del Golfo de Tehuantepec, incluyendo las aguas costeras y oceánicas de Chiapas, se han registrado 242 especies de peces demersales y pelágicos, siendo el orden Perciforme el más diverso (110 especies). Las familias mejor representadas son: Sciaenidae (corvinas) con 29 especies, Haemulidae (roncadores) con 16 especies, Carangidae (jureles y pámpanos) con 16 especies y Serranidae (cabrillas y meros) con 14 especies (Martínez-Muñoz *et al.* 2016). Esta gran diversidad de peces puede responder, en cierto sentido, por la proximidad de ecosistemas con alto potencial de productividad primaria, como lo son los sistemas lagunares-estuarinos presentes en Chiapas. La composición de sustratos suaves y vegetación sumergida presente y las condiciones hidrológicas de estos ecosistemas favorecen a una gran variedad de especies de peces que presentan dependencia a dichos sistemas (Díaz-Ruiz *et al.* 2006, Velázquez-Velázquez *et al.* 2008, González-Acosta *et al.* 2017). Además de las familias de Perciformes con mayor representatividad, antes mencionadas, también se han determinado de importancia las familias marino-estuarinas: Gobiidae (gobios) con 20 especies, subfamilia Epinephelinae (meros) con 11 especies, Dactyloscopidae (mira estrellas) con 10 especies y Gerreidae (mojarras) con 10 especies (González -Acosta *et al.* 2017).

Así mismo, en esta región, Alejo-Plata *et al.* (2014) observaron una variedad de especies de cefalópodos costeros y oceánicos epipelágicos y mesopelágicos. Mediante análisis de contenido estomacal de barrilete negro, pez vela, dorado, atún aleta amarilla y de tiburón sedoso, identificaron que las familias de cefalópodos mejor representadas para la zona fueron: Ommastrephidae (calamares) con cuatro especies y Octopodidae (pulpos) con tres especies. Así mismo, realizaron un análisis de la fauna de acompañamiento en la pesca de camarón, en donde reconocieron tres especies de octópodos y tres especies de calamares loliginidos (Alejo-Plata *et al.* 2014).

De tal forma, y respecto a las preferencias generales de presas de los cuatro delfínidos, el espectro de oferta de recurso aprovechable en Chiapas es relativamente amplio, y podríamos asumir que las especies de presas demersales (próximos o con asociación al fondo marino) y pelágicos (de la superficie marina hasta 200 m de profundidad) presentes en la zona costera favorecen la coexistencia de idoneidad de hábitat para *T. truncatus* ecotipo costero y *S. attenuata*



subespecie *graffmani*. En tanto las regiones de idoneidad de hábitat en la región profunda de la plataforma continental, las inmediaciones del quiebre y talud de esta, así como en la región oceánica, la diversidad de peces y cefalópodos podría dar soporte a la idoneidad de hábitat para los cuatro delfínidos, respecto a sus respectivos ecotipos y subespecies oceánicas: *S. longirostris* subespecie *centroamericana*, *S. attenuata* subespecie *attenuata* y *T. truncatus* ecotipo oceánico y *D. delphis*.

Sin embargo, y como se ha enfatizado antes, es necesaria la implementación del monitoreo empírico constante y sistemático de la diversidad, abundancia, distribución, preferencia y uso de hábitat de estas cuatro especies de delfines, así como con respecto a los mamíferos marinos en general en Chiapas, ya que nos dará las bases para el entendimiento más amplio y el análisis más detallado de temas tan complejos como los patrones de distribución (espaciotemporalmente), tipos y uso de hábitat, ecología poblacional, las características de la segregación de los nichos locales, la repartición de recursos, por mencionar algunos tópicos de investigación.



XI. Conclusiones

- A pesar de que las especies *Stenella attenuata*, *Stenella longirostris*, *Tursiops truncatus* y *Delphinus delphis* cuentan con una distribución geográfica general relativamente homogénea, mediante la modelación de nicho ecológico se podría determinar que el uso y adecuación del hábitat en el área de estudio es diferencial para cada especie, así como para subespecies y ecotipos intraespecíficos.
- La idoneidad de hábitat para el delfín moteado pantropical *S. attenuata* es amplia en Chiapas, sin embargo, se observó una alta idoneidad principalmente costera. Esto podría sugerir que esta región puede ser más adecuada para la subespecie *S. a. graffmani*, y en menor grado de adecuación para la subespecie *S. a. attenuata* en la región oceánica.
- La idoneidad de hábitat para el delfín tornillo *S. longirostris* es relativamente amplia en el área de estudio, tanto en la zona profunda de la plataforma continental, como en la región oceánica. Esto podría sugerir que la región cercana a la costa es adecuada para la subespecie *S. l. centroamericana* y la región oceánica para *S. l. orientalis*.
- La idoneidad de hábitat para la tonina *T. truncatus* en Chiapas es totalmente costera, sugiriendo ser más adecuada para este mismo ecotipo. Sin embargo, no se puede descartar la idoneidad de hábitat para el ecotipo pelágico (oceánico) en la zona profunda de la plataforma continental, así como las inmediaciones del quiebre de esta y la región oceánica.
- La idoneidad de hábitat para el delfín común de rostro corto *Delphinus delphis* es totalmente oceánica en Chiapas, sobre todo en las inmediaciones del quiebre de la plataforma continental, así como la región oceánica.
- Podría sugerirse que existe una importante sobreposición de alta idoneidad de hábitat entre *T. truncatus* y *S. attenuata* en la región costera, así como sobreposición de media idoneidad en la región profunda de la plataforma continental de Chiapas.
- En las aguas costeras y oceánicas de Chiapas se observa una sobreposición de idoneidad de hábitat para los delfines *S. attenuata* y *S. longirostris* en la región profunda de la plataforma continental, así como en la región oceánica
- Se observó una sobreposición de idoneidad de hábitat entre *T. truncatus* y *S. longirostris* en la zona profunda de la plataforma continental de Chiapas.
- Las sobreposiciones de las regiones de idoneidad de hábitat para los cuatro delfínidos de interés podría sugerir una coexistencia alopátrica, en donde existiría una segregación definida de nichos que permite una partición de hábitat particular para cada especie.



- Las variables ambientales de temperatura superficial del mar y batimetría pueden considerarse como aproximadores indirectos confiables para la inferencia del nicho ecológico de especies de delfines en las aguas costeras y oceánicas de Chiapas.
- La aproximación de la idoneidad de hábitat para las cuatro especies de delfínidos de interés se puede considerar como confiable, ya que los modelos de nicho ecológico realizados para dichas especies presentaron un desempeño predictivo aceptable y con significancia estadística buena.
- Es necesaria la complementación de observaciones y registros de ocurrencia empíricos, así como de información relacionada al uso de hábitat que se lleva a cabo, de forma sistematizada y constante en la región. Esto servirá para realizar un análisis más completo respecto a la idoneidad de hábitat de las cuatro especies de delfínidos en Chiapas, así como para determinar patrones de uso de hábitat en función de una escala temporal diferenciada.
- Es importante analizar y determinar la partición de hábitat y recursos para cada especie de delfín, en función de las sobreposiciones de idoneidad de hábitat observada; ya que, si bien dos o más especies pueden coexistir en el mismo espacio y tiempo, cada una de ellas cuenta con estrategias particulares para mantener estables a sus poblaciones en determinada región.
- Es necesaria la convergencia de los diferentes enfoques y herramientas disponibles, para realizar un análisis más completo de los atributos ecológicos de una especie. Esto ofrece una potente ventaja respecto al entendimiento de los procesos preponderantes para la selección y uso de hábitat, y por consecuencia, un reconocimiento más fiel en relación con los patrones de distribución geográfica de las mismas.
- Lo ideal sería la búsqueda de las vías de mejoramiento respecto a la búsqueda y prueba de variables ambientales con una mayor cantidad de información para la interpretación de los modelos; la reducción del error o sesgo inherente en datos de presencia, mediante la aplicación de técnicas y el uso de herramientas diseñadas para el proceso; así como el MNE con un enfoque temporal, para determinar ciertos patrones de idoneidad de hábitat dinámicos espaciotemporalmente.



XII. Referencias bibliográficas

- Alejo-Plata M. D. C., I. Salgado-Ugarte, J. Herrera-Galindo & J. Meraz-Hernando. 2014. Biodiversidad de cefalópodos del Golfo de Tehuantepec, México, determinada a partir de muestreos directos y del análisis de la dieta de peces pelágicos grandes. *Hidrobiológica*, 24(1), 57–68. <https://doi.org/10.1037/0278-7393.27.6.1487>.
- Álvarez-Arellano, A. D. & J. Gaitán-Morán. 1994. Lagunas Costeras y el Litoral Mexicano: Geología. 13-74. En: G. de la Lanza-Espino y C. Cáceres-Martínez (eds.). *Lagunas Costeras y el Litoral Mexicano*. UNAM-UABCS, 525 pp.
- Amaral K. B. do, D. J. Alvares, L. Heinzemann, M. Borges-Martins, S. Siciliano, I. B. Moreno. 2015. Ecological niche modeling of *Stenella dolphins* (Cetartiodactyla: Delphinidae) in the southwestern Atlantic Ocean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 472: 166–179.
- Anderson, R.P., Lew, D., Peterson, A.T., 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modeling* 162, 211–232.
- Au D. W. K. & W. L. Perryman. 1985. Dolphin Habitats in the Eastern Tropical Pacific. *Fishery Bulletin* 83 (4): 623-243.
- Ballance L.T., 1992. Habitat use patterns and ranges of the Bottlenose Dolphin in the Gulf of California, Mexico. *Marine Mammal Science* 8 (3): 262-274.
- Ballance L. T., R. L. Pitman & P.C. Fiedler. 2006. Oceanographic influences on seabirds and cetaceans of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* 69: 360-390.
- Baldwin, R. A. 2009. Use of Maximum Entropy Modeling in Wildlife Research. *Entropy* 11: 854-866.
- Barve N., Barve V., Jiménez-Valverde, Lira-Noriega A., Maher S. P., Peterson A. T., Soberón J. & F. Villalobos. 2011. The crucial role of the accessible área in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling* 222. 1810-1819.
- Baumgartner, M. F., Mullin, K. D., May, L. N., & T. D. Leming. 2001. Cetacean habitats in the northern Gulf of Mexico Cetacean habitats in the northern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin*, 99, 219–239.
- Bastida-Zavala, J.R., M.S. García-Madriral, E.F. Rosas-Alquicira, R.A. López-Pérez, F. Benítez-Villalobos, J.F. Meraz-Hernando, A.M. Torres-Huerta, A. Montoya-Márquez & N. A. Barrientos-Luján. 2013. Marine and coastal biodiversity of Oaxaca, Mexico. *Check List* 9 (2): 329–390



Bearzi, M., 2005. Dolphin sympatric ecology. *Marine Biology Research*, 1(3), 165–175. <https://doi.org/10.1080/17451000510019132>

Bearzi, M., Saylan, C. A., & A. Hwang. 2009. Ecology and comparison of coastal and offshore bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in California. *Marine and Freshwater Research*, 60 (6): 584–593. <https://doi.org/10.1071/mf08279>.

Berta A., J. Sumich & K. Kovacs. 2006. *Marine Mammals: Evolutionary Biology*. Academic Press 2nd ed., 560 p.

Boria R. A., L. E. Olson, S. M. Goodman & R. P. Anderson. 2014. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling* 275: 73-77.

Bradie J. & B. Leung. 2017. A quantitative synthesis of the importance of variables used in MaxEnt species distribution models. *Journal of Biogeography*, 44: 1344-1361.

Burden, R.L. & J.D. Faires. 2005. *Numerical Analysis*, eighth ed. Thomson Books, Belmont, California.

Cabrera-Arreola A. A. 2011. *Distribución y Selección de Hábitat de Cetáceos en el Pacífico Este de Guatemala*. Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad de San Carlos de Guatemala: Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. 88 pp.

Cabrera-Arreola, A., Ortíz-Wolford, J., & J. Romero-Guevara. 2012. *Cetáceos de la Costa Pacífica de Guatemala, Parte II: Pacífico Central*. Guatemala, Consejo Nacional de Áreas Protegidas, Fondo Nacional para la Conservación de la Naturaleza. 54 pp.

Cabrera-Arreola A. A., W. J. S. Ortiz, F. M. F. Corona & C. V. M. Gudiel. 2014. Cetáceos del Pacífico de Guatemala: Cincuenta años de historia. *Ciencia. Tecnología y Salud* (1): 51-63.

Castillejos-Moguel, F., & F. Villegas-Zurita. 2011. Primer registro de *Delphinus delphis* (Mammalia: Cetartiodactyla) en la costa de Oaxaca, México. *Ciencia y Mar*, XV (44), 35–39.

Ceballos G., & J. Arroyo-Carbales. 2012. Lista Actualizada de los Mamíferos de México 2012. *Revista Mexicana de Mastozoología Nueva Época*. Año 2, No1:27-80.

Ceballos G. & J. Arroyo-Cabrera. 2012. Lista actualizada de los mamíferos marinos de México 2012. *Revista Mexicana de Mastozoología Nueva época*, Año 2, No. 1: 27-80.

Chapa-Balcorta C., J. M. Hernández-Ayón, R. Durazo, E. Beier, S.R. Alin & A. López-Pérez. 2015. Influence of post-Tehuano oceanographic processes in the dynamics of the CO system in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 120, 7752–7770. [doi:10.1002/2015JC011249](https://doi.org/10.1002/2015JC011249).



Chavez F. P. & M. Messié. 2009. A comparison of Eastern Boundary Upwelling Ecosystems. *Progress in Oceanography* 83: 80–96.

CONABIO. 2008. Capital Natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 364 pp.

CPPS/PNUMA. 2012. Atlas sobre distribución, rutas migratorias, hábitats críticos y amenazas para grandes cetáceos en el Pacífico oriental. Comisión Permanente del Pacífico Sur - CPPS/Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente - PNUMA. Guayaquil, Ecuador. 75p.

Demarcq H., 2009. Trends in primary production, sea surface temperature and wind in upwelling systems (1998–2007). *Progress in Oceanography* 83: 376–385.

Diario Oficial de la Federación de México (DOF). 2000, 13 septiembre. Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera “La Encrucijada”. Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca.

Díaz-Ruiz S., A. Aguirre-León, & E. Cano-Quiroga. 2006. Evaluación ecológica de las comunidades de peces en dos sistemas lagunares estuarinos del sur de Chiapas, México. *Hidrobiológica*, 16(2), 197–210. <https://doi.org/10.1145/1961296.1950402>.

Dizon, A. E., Perrin, W. F., & P. A. Akin. 1994. Stocks of dolphins (*Stenella* spp. and *delphinus delphis*) in the Eastern Tropical Pacific: A phylogeographic classification. NOAA Technical Reports, (119), 20.

Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisas, N. E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species’ distributions from occurrence data. *Ecography*, 29, 129–151. <https://doi.org/10.1111/j.1432-1033.1987.tb13499.x>

Ferguson M. C., J. Barlow, P. Fiedler, S. B. Reilly & T. Gerrodette. 2006. Spatial models of delphinid (family Delphinidae) encounter rate and group size in the eastern tropical Pacific Ocean. *Ecological Modelling* 193: 645-662.

Fielding, A. H. & J. F. Bell. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24(1): 38–49.

Fiedler P. C. & L. D. Talley. 2006. Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69: 143-180.

Forney K. A., 2000. Environmental Models of Cetacean Abundance: Reducing Uncertainty in Population Trends. *Conservation Biology*, 14 (5): 1271–1286.

Gerrodette, T., & J. Forcada. 2005. Non-recovery of two spotted and spinner dolphin populations in the eastern tropical Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 291:1–21. <https://doi.org/10.3354/meps291001>.



Gerrodette T. & J. Forcada. 2006. Estimates of abundance of northeastern offshore spotted, coastal spotted, and Eastern spinner dolphins in the Eastern Tropical Pacific Ocean. Southwest Fisheries Science Center Report. 41 pp.

Guevara-Aguirre D. & J. P. Gallo-Reynoso. 2016. Uso de hábitat de dos ecotipos de toninas (*Tursiops truncatus*) en el golfo de California, México. Revista Mexicana de Biodiversidad; 87: 1045- 1054. <http://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2016.07.015>.

Gómez-Valdivia F., A. Parés-Sierra & A. L. Flores-Morales. 2015. The Mexican Coastal Current: A subsurface seasonal bridge that connects the tropical and subtropical Northeastern Pacific. Continental Shelf Research, 110: 100 – 107. <http://dx.doi.org/10.1016/j.csr.2015.10.010>.

González-Acosta, A. F., R. Rodiles-Hernández & A. A. González-Díaz. 2018. Checklist of the marine and estuarine fishes of Chiapas, Mexico. Marine Biodiversity, 48(3), 1439–1454. <https://doi.org/10.1007/s12526-016-0630-y>.

Hirzel, A. H., & G. Le Lay. 2008. Habitat suitability modelling and niche theory. Journal of Applied Ecology, 45(5), 1372–1381. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01524.x>

Hutchinson, G. E., 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22, 415–427.

<http://desktop.arcgis.com/es/arcmap/10.3/manage-data/raster-and-images/what-is-raster-data.htm>.

<https://gbif.org>

<https://giovanni.gsfc.nasa.gov>

<http://iobis.org>

<http://ngdc.noaa.gov>

<https://rsis.ramsar.org>

<http://seamap.env.duke.edu>

<https://simec.conanp.gob.mx/ficha.php?anp=166®=8>

Jackson A., Gerrodette T., Chivers S., Lynn M., Olson P., & S. Rankin. 2004. Marine Mammal Data Collected During a Survey in the Eastern Tropical Pacific Ocean Aboard the NOAA ships McArthur II and David Starr Jordan, July 29 - December 10, 2003. National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service. 104 pp.



Jefferson T. A., Leatherwood S., & M. A. Webber. 1993. Marine Mammals of the world, FAO Species Identification Guide. Fao (Vol. 13). <https://doi.org/10.2136/sssaj2010-0429>

Jefferson T. A., M. A. Webber & R. L. Pitman. 2015. Marine Mammals of the World: A comprehensive guide to their identification. 2nd ed., Academic Press, EUA, 608 pp.

Jorgensen, S. E., & B. D. Fath. 2008. Encyclopedia of Ecology. Elsevier. 4156 pp.

Karl J. W., Svancara L. K., Heglund P.J., Wright N. M., J. M. Scott. 2002. Species commonness and the accuracy of habitatrelationship models. en: Scott, J.M., Heglund, P.J., Morrison, M.L., Hauffer, J.B., Raphael, M.G., Wall, W.A., Samson, F.B. (Eds.), Predicting Species Occurrences: Issues of Accuracy and Scale. Island Press, Washington, DC, pp. 573–580.

Kessler W. S. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. Progress in Oceanography 69: 181–217.

Kinzey, D., Gerrodette, T., Dizon, A., Perryman, W., Olson, P., & S. Rankin. 2001. Marine mammal data collected during a survey in the Eastern Tropical Pacific Ocean aboard the NOAA ships McArthur and David Starr Jordan, July 28 - December 9, 2000. NOAA Technical Memorandum, National Marine Fisheries Service, Southwest Fisheries Science Center. 107 p.

Llapapasca, M.A., Pacheco, A.S., Fiedler, P., Goya, E., Ledesma, J., Peña, C., y L. Vásquez. 2018. Modeling the potential habitats of dusky, commons and bottlenose dolphins in the Humboldt Current System off Peru: the influence of non-El Niño vs. El Niño 1997-98 conditions and potential prey availability. Progress in Oceanography. doi: <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.09.003>.

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, 145–151.

Logerwell E. A. & P. E. Smith. 2001. Mesoscale eddies and survival of late stage Pacific sardine (*Sardinops sagax*) larvae. Fish Oceanogr 10:13–25.

Mcleoad C. D. 2009. Global climate change, range changes and potential implications for the conservation of marine cetaceans: a review and synthesis. Endangered Species Research, Vol. 7: 125–136.

Martínez-Muñoz M. A., D. Lloris, A. Gracia, R. Ramírez-Murillo, S. Sarmiento-Nafáte, S. Ramos-Cruz, & F. Fernández. 2016. Biogeographical affinities of fish associated to the shrimp trawl fishery in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. Revista de Biología Tropical, 64(2), 683–700. <https://doi.org/10.15517/rbt.v64i2.19034>.

Mateo R.G., A. M. Felicísimo & J. Muñoz. 2011. Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. Revista Chilena de Historia Natural 84: 217-240.



May-Collado, L., Gerrodette, T., Calambokidis, J., Rasmussen, K., & I. Sereg. 2005. Patterns of cetacean sighting distribution in the Pacific Exclusive Economic Zone of Costa Rica based on data collected from 1979-2001. *Revista de Biología Tropical*, 53: 249–263.

Medrano-González, L., Rosales-Nanduca, H., Vázquez-Cuevas, M. de J., Urbán-Ramírez, J., Rojas-Bracho, L., Salinas-Zacarías M. A., Bourillón-Moreno L. F., Vilorio-Gómora L., Peters-Recagno E. M., & A. Aguayo-Lobo. 2008. Diversidad, composiciones comunitarias y estructuras poblacionales de la mastofauna marina en el Pacífico mexicano y aguas circundantes. En *Mastofauna marina en el Pacífico Mexicano*. 371:394

Meraz J., & V. M. Sánchez-Díaz. 2008. Los Mamíferos marinos en la costa central de Oaxaca. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79: 143-151.

Merow C., M. J. Smith & J. A. Silander. 2013. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography* 36: 1058–1069.

Moore, S. E., 2008. Marine mammals as ecosystem sentinels. *Journal of Mammalogy*, 89(3), 534–540. <https://doi.org/10.1644/07-MAMM-S-312R1.1>.

Moreno, I. B., Zerbini, A. N., Danilewicz, D., de Oliveira Santos, M. C., Simões-Lopes, P. C., Lailson-Brito, J., & A. F. Azevedo. 2005. Distribution and habitat characteristics of dolphins of the genus *Stenella* (Cetacea: Delphinidae) in the southwest Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 300, 229–240. <https://doi.org/10.3354/meps300229>.

Morteo, E., Heckel, G., Defran, R. H., & Y. Schramm. 2004. Distribución, movimientos y tamaño de grupo del tursión (*Tursiops truncatus*) al sur de Bahía San Quintín, Baja California, México. *Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California* 30 (1A): 35–46.

Norma Oficial Mexicana (NOM). 2010, diciembre 30. Protección ambiental - Especies nativas de México de flora y fauna silvestres - Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo.

Ortiz-Wolford, J. S., Cabrera-Arreola, A., Corona-Figueroa, M. F., & V. M. Gudiel-Corona. 2012. Cetáceos del Pacífico oeste de Guatemala, y su importancia en el desarrollo socio-económico y ambiental del Pacífico guatemalteco. Universidad de San Carlos de Guatemala. Instituto de Investigaciones Químicas y Biológicas- IIQB- Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia – USAC, Consejo Nacional de Áreas Protegidas –CONAP- Comando Naval del Pacífico –CONAPAC. 128 p.

Osorio-Olvera L., V. Barve, N. Barve, J. S. & M. Falconi. 2018. ntbox: From getting biodiversity data to evaluating species distribution models in a friendly GUI environment. R package version 0.2.5.4. <https://github.com/luismurao/ntbox>.

Pardo, M. A., Gerrodette, T., Beier, E., Gendron, D., Forney, K. A., Chivers, S. J. & D. M Palacios. 2015. Inferring cetacean population densities from the absolute dynamic topography



of the ocean in a hierarchical bayesian framework. PLoS ONE, 10 (3): 1–23. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120727>

Pepe M.S., 2000. Receiver operating characteristic methodology. J. Am. Stat. Assoc. 95, 308–311.

Perrin, W. F., 1975. Distribution and differentiation of populations of dolphins of the genus *Stenella* in the eastern tropical Pacific. J. Fish. Res. Board Can. 32: 1059-106.

Perrin W. F. 1990. Subspecies of *Stenella longirostris* (Mammalia: Cetacea: Delphinidae). Proceedings of the Biological Society of Washington 103: 453–463.

Perrin W. F., B. Würsig & J. G. M. Thewissen. 2008. Encyclopedia of Marine Mammals. 2nd ed., Elsevier, EUA, 1355 pp.

Peterson A. T., M. Papes & J. Soberón. 2008. Rethinking receiver operatin chracteristic analysis applications in ecological niche modeling. Ecological modelling, 213:63-72.

Peterson A. T., Soberón J., Pearson R. G., Anderson R. P., Martínez-Meyer E., Nakamura M., & M. B. Araújo. 2011. Ecological niches and geographic distributions - Monographs in population biology. (S. A. Levin & H. S. Horn, Eds.), Choice Reviews Online. Princeton University Press. <https://doi.org/10.5860/CHOICE.49-6266>

Phillips S. J., M. Dudík & R. E. Schapire. 2004. A Maximum Entropy Approach to Species Distribution Modeling. Twenty-First International Conference on Machine Learning. P. 655-662.

Phillips S. J., R. P. Anderson & R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. Ecological Modelling 190: 231-259.

Phillips S. J., R. P. Anderson, M. Dudík, R. E. Schapire & M. E. Blair. 2017. Opening the black box: an open-source release of Maxent. Ecography 40: 887–893.

Phillips S. J., M. Dudík, R. E. Schapire. [Internet] Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.1). Available from url: http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/. Accesado en 2017 & 2018.

Piatt J. F. & D. A. Methven. 1992. Threshold foraging behavior of baleen whales. Marine Ecology Progress Ser. 84:205–210.

Pompa S., P.R., Ehrlich & G. Ceballos. 2011. Global distribution and conservation of marine mammals. PNAS 108 (33): 13600-13605.

Radosavljevic A. & R. P. Anderson. 2013. Making better MAXENT models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. Journal of Biogeography: 1-15.



Raxworthy C.J., E. Martínez-Meyer, N. Horning, R. A. Nussbaum, G.E. Schneider, M. A. Ortega-Huerta, A.T. Peterson. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature* 426: 837–841.

Redfern J. V., M. C. Ferguson, E. A. Becker, K. D. Hyrenbach, J. Barlow, K. Kaschner, M. F. Baumgartner, K. A. Forney, L. T. Ballance, P. Fauchald, P. Halpin, T. Hamazaki, A. J. Pershing, S. S. Qian, S. B. Reilly, L. Torres, F. Werner. 2006. Techniques for cetacean–habitat modeling. *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 310: 271–295.

Redfern, J. V., Barlow, J., Bailance, L. T., Gerrodette, T., & E. A. Becker. 2008. Absence of scale dependence in dolphin-habitat models for the eastern tropical Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 363, 1–14. <https://doi.org/10.3354/meps07495>

Reeves R. R., B. S. Stewart, P. J. Clapham & J. A. Powell. 2002. *Guide to Marianne Mammals of the World*. National Audubon Society, New York, 527 pp.

Reilly, S., 1990. Seasonal changes in distribution and habitat differences among dolphins in the Eastern Tropical Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 66 (1985), 1–11. <https://doi.org/10.3354/meps066001>.

Reilly, S. B., & P. C. Fiedler. 1994. Interannual variability of dolphin habitats in the Eastern Tropical Pacific. I: Research vessel surveys, 1986-1990. *Fishery Bulletin*, 92(2), 434–450. <https://doi.org/10.1016/j.medin.2010.12.006>.

Reilly S. B., P. C. Fiedler, T. Gerrodette, L. T. Ballance, R. L. Pitman, J. M. Borberg & R. C. Holland. 2002. Eastern Tropical Pacific dolphin habitats – Interannual variability 1986-2000. Southwest Fisheries Science Center National Marine Fisheries Service, NOAA. 44 pp.

Rosales-Nanduca, H., Gerrodette, T., Urbán-R., J., Cárdenas-Hinojosa G. & L. Medrano-González. 2011. Macroecology of marine mammal species in the Mexican Pacific Ocean: Diversity and distribution. *Marine Ecology Progress Series*, 431, 281–291. <https://doi.org/10.3354/meps09120>.

Salinas, M., & P. Ladrón de Guevara. 1993. Riqueza y diversidad de los mamíferos marinos. *Ciencias* (7): 85-93.

Saupe, E. E., V. Barve, C. E. Myers, J. Soberón, N. Barve, C. M. Hensz, A. Lira-Noriega. 2012. Variation in niche and distribution model performance: The need for a priori assessment of key causal factors. *Ecological Modelling*, 237–238, 11–22. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.04.001>.

Schipper J., J. S. Chanson, F. Chiozza, N. A. Cox, M. Hoffmann, V. Katariya, J. Lamoreux, A. S. L. Rodrigues, S. N. Stuart, H. J. Temple, J. Baillie, L. Boitani, T. E. Lacher Jr., R. A. Mittermeier, A. T. Smith, D. Absolon, J. M. Aguiar, G. Amori, N. Bakkour, R. Baldi, R. J. Berridge, J. Bielby, P. A. Black, J. J. Blanc, T. M. Brooks, J. A. Burton, T. M. Butynski, G. Catullo, R. Chapman, Z. Cokeliss, B. Collen, J. Conroy, J. G. Cooke, G. A. B. da Fonseca, A.



E. Derocher, H. T. Dublin, J. W. Duckworth, L. Emmons, R. H. Emslie, M. Festa-Bianchet, M. Foster, S. Foster, D. L. Garshelis, C. Gates, M. Gimenez-Dixon, S. Gonzalez, J. F. Gonzalez-Maya, T. C. Good, G. Hammerson, P. S. Hammond, D. Happold, M. Happold, J. Hare, R. B. Harris, C. E. Hawkins, M. Haywood, L. R. Heaney, S. Hedges, K. M. Helgen, C. Hilton-Taylor, S. A. Hussain, N. Ishii, T. A. Jefferson, R. K. B. Jenkins, C. H. Johnston, M. Keith, J. Kingdon, D. H. Knox, K. M. Kovacs, P. Langhammer, K. Leus, R. Lewison, G. Lichtenstein, L. F. Lowry, Z. Macavoy, G. M. Mace, D. P. Mallon, M. Masi, M. W. McKnight, R. A. Medellín, P. Medici, G. Mills, P. D. Moehlman, S. Molur, A. Mora, K. Nowell, J. F. Oates, W. Olech, W. R. L. Oliver, M. Oprea, B. D. Patterson, W. F. Perrin, B. A. Polidoro, C. Pollock, A. Powel, Y. Protas, P. Racey, J. Ragle, P. Ramani, G. Rathbun, R. R. Reeves, S. B. Reilly, J. E. Reynolds III, C. Rondinini, R. G. Rosell-Ambal, M. Rulli, A. B. Rylands, S. Savini, C. J. Schank, W. Sechrest, C. Self-Sullivan, A. Shoemaker, C. Sillero-Zubiri, N. De Silva, D. E. Smith, C. Srinivasulu, P. J. Stephenson, N. Strien, B. K. Talukdar, B. L. Taylor, R. Timmins, D. G. Tirira, M. F. Tognelli, K. Tsytulina, L. M. Veiga, J.-C. Vié, E. A. Williamson, S. A. Wyatt, Y. Xie, B. E. Young. 2008. The status of the world's land and marine mammals: diversity, threat, and knowledge. *Science*, 322(5899), 225–230. <https://doi.org/10.1126/science.1165115>.

Schneider D. & J. F. Piatt. 1986. Scale-dependent correlation of seabirds with schooling fish in a coastal ecosystem. *Mar Ecol Prog Ser* 32:237–246.

Shannon C.E., 1948. A mathematical theory of communication. *Bell Syst. Tech. J.* 27, 379–423, 623–656.

Scott, M. D., & S. J. Chivers. 2009. Movements and diving behavior of pelagic spotted dolphins. *Marine Mammal Science*, 25(1), 137–160. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2008.00241.x>.

Shannon C.E., 1948. A mathematical theory of communication. *Bell Syst.*

Soberón J. & A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2: 1-10.

Soberón, J., 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10(12), 1115–1123. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>.

Soberón J. M., 2010. Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. *Ecography* 33: 159-167.

Soberón J., Osorio-Olvera L. & Peterson T. 2017. Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad* – 2257.

Spalding, M. D., H. E. Fox, G. R. Allen, N. Davidson, Z. A. Ferdaña, M. Finlayson, J. Robertson. 2007. Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. *BioScience*, 57(7), 573. <https://doi.org/10.1641/B570707>.

StatSoft, Inc. 2004. STATISTICA (data analysis software system), version 7. www.statsoft.com.



- Stumpf H. G., 1974. Satellite Detection of Upwelling in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Journal of Physical Oceanography*, Vol. 5: 383-388.
- Swets J. A., 1988. Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science* Vol. 240, Issue 4857, 1285-1293 pp. DOI: 10.1126/science.3287615.
- Torres G. A., M. C. Esquivel & G. Ceballos. 1995. Diversidad y Conservación de los Mamíferos Marinos de México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 1 (1): 22-43.
- 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 Mammal Science*, 19(3):502-514.
- Trasviña, A., E. D Barton, J. Brown, H. S. Velez, P. M. Kosro & R. L. Smith. 1995. Offshore wind forcing in the Gulf of Tehuantepec, Mexico: The asymmetric circulation. *Journal of Geophysical Research*, 100 (C10): 649–663.
- Velázquez-Velázquez, E., M. E. Vega-Cendejas & J. Navarro-Alberto. 2008. Spatial and temporal variation of fish assemblages in a coastal lagoon of the Biosphere Reserve La Encrucijada, Chiapas, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 56(2), 557–574.
- Villegas-Zurita F. & F. Castillejos-Moguel. 2013. Primer registro de alimentación oportunista de ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en la costa de Oaxaca, México. *Therya*, 4(1), 113-119. <https://dx.doi.org/10.12933/therya-13-98>.
- Villegas-Zurita F., 2015. Primer registro de *Steno bredanensis* (Cetartiodactyla: Delphinidae) en la costa de Oaxaca, México. *Therya*, 6(2), 483-488. <https://dx.doi.org/10.12933/therya-15-218>.
- Villegas-Zurita, F., Castillejos-Moguel, F., Benítez-Villalobos, F., & Urbán-Ramírez, J. (2018). Alpha diversity of marine mammals of the Mexican South Pacific. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89(3), 898–909. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.3.2409>.
- Wade P. R. & T. Gerrodette. 1993. Estimates of Cetacean Abundance and Distribution in the Eastern Tropical Pacific. *Rep. Int. Whal. Commn.* 43:477-493.
- Walker, W.A., 1981. Geographical variation in morphology and biology of bottlenose dolphin (*Tursiops*) in the eastern north Pacific. NOAA/NMFS Southwest Fisheries Center.
- Warren D.L. & S. N. Seifert. 2011. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications*, 21 (2): 335-342.



“Idoneidad de hábitat para cuatro especies de delfínidos en aguas costeras y oceánicas de Chiapas”

Wiley, E. O., Mcnysset, K. M., Peterson, A. T., Robins, C. R., & A. M. Stewart. 200). Niche Modeling and Geographic Range Predictions in the Marine Environment Using a Machine-learning Algorithm. *Oceanography*, 16(3), 120–127.



XIII. Agradecimientos

A la Universidad del Mar y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México (CONACYT), por la oportunidad de ingreso al programa de estudios de posgrado de la maestría en Ecología Marina, así como por la beca de manutención otorgada.

Gracias infinitas a los pescadores chiapanecos, en especial a Don Ismael de los Santos Celaya y a toda su familia (Acapetahua, Chiapas) y a Moisés Velázquez Bruno (Pijijiapan, Chiapas) por todo el apoyo como capitanes durante las navegaciones de búsqueda de delfines en la costa de Chiapas, sobre todo agradecido por toda la calidez humana y amistad otorgada.

A mi comité tutorial y de evaluación: el M.A.I.A. Eduardo Ramírez Chávez, la Dra. Valentina Islas Villanueva, el Dr. Hiram Rosales Nandúca, el Dr. Marc Fernández Morrón, por sus valiosa atención y observaciones realizadas para la construcción y elaboración de este proyecto de tesis. Así como por las múltiples muestras de apoyo, tanto para el desarrollo del proyecto, como en el aspecto personal y por la amistad mostradas.

A todas mis compañeras y compañeros de generación, por coincidir en espacio y tiempo, así como por la oportunidad de conocerlos un poco y compartir buenos momentos.

A todos los académicos integrantes del programa de estudios de posgrado de la UMAR, y en general en la institución, por compartir el conocimiento de sus vastas vidas profesionales.

A todos los integrantes del cuerpo administrativo y técnico de la UMAR, por su importante labor en conjunto para el funcionamiento institucional.