



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL COMAHUE
CENTRO REGIONAL UNIVERSITARIO BARILOCHE

DISTRIBUCIÓN Y USO DE HÁBITAT DE MAMÍFEROS MARINOS EN EL GOLFO SAN MATÍAS

Trabajo de Tesis para optar al título de Doctor en Biología



Autor: Lic. Guillermo Martín Svendsen

Directora: Dra. Silvana Laura Dans

Co-director: Dr. Raúl Alberto González



2013

DISTRIBUCIÓN Y USO DE HÁBITAT DE MAMÍFEROS MARINOS EN EL GOLFO SAN MATÍAS

Trabajo de Tesis para optar al título de Doctor en Biología

Lic. Guillermo Martín Svendsen

Alumno

Dra. Silvana Laura Dans

Directora

Dr. Raúl A Alberto González

Co-director

Lugar de Trabajo: Instituto de Biología Marina y Pesquera Almirante Storni

Fecha: 20 de marzo de 2013

A mis viejos Marta y Eroris, a mis hermanos Giselle y Salvador, a mis sobrinos Luciana, Sol y Martín y a Marianela

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	5
ABREVIATURAS, SIGLAS, ACRÓNIMOS	8
RESUMEN.....	9
ABSTRACT	12
1. Introducción general	14
1.1. <i>El estudio de la distribución de los mamíferos marinos</i>	14
1.2. <i>El estudio de los mamíferos marinos en el Golfo San Matías</i>	17
1.3. <i>Hipótesis</i>	18
1.4. <i>Objetivos</i>	19
2. METODOLOGÍA GENERAL.....	20
2.1. <i>Área de estudio</i>	20
2.2. <i>Fuentes de datos</i>	24
2.3. <i>Caracterización de grupos</i>	28
2.4. <i>Modelos de distribución</i>	29
2.4.1. <i>Análisis Global de los Modelos</i>	31
2.4.2. <i>Registros de presencia</i>	31
2.4.3 <i>Variables Ambientales</i>	32
2.4.4. <i>Análisis de Variables Ambientales</i>	34
3. DELFINES COMUNES Y OSCUROS.....	36
3.1. <i>Introducción</i>	36
3.2. <i>Metodología</i>	39
3.2.1. <i>Fuente de datos y caracterización de grupos</i>	39
3.2.2. <i>Modelos de distribución</i>	40
3.2.3. <i>Solapamiento espacial</i>	40
3.3. <i>Resultados</i>	42
3.3.1. <i>Caracterización de grupos</i>	42
3.3.2. <i>Modelos de distribución</i>	46
3.3.3. <i>Solapamiento espacial</i>	53
3.4. <i>Discusión</i>	60
4. DELFÍN NARIZ DE BOTELLA	68
4.1. <i>Introducción</i>	68
4.2. <i>Metodología</i>	69
4.2.1. <i>Fuente de datos y caracterización de grupos</i>	69
4.2.2. <i>Modelos de distribución</i>	70
4.3. <i>Resultados</i>	71
4.3.1. <i>Caracterización de grupos</i>	71

4.3.2. Modelos de distribución	71
4.4. Discusión	76
5. LOBO MARINO DE DOS PELOS SUDAMERICANO	80
5.1. Introducción	80
5.2. Metodología	83
5.2.1. Fuente de datos	83
5.2.2. Caracterización de los grupos registrados en el mar	84
5.2.3. Patrón estacional.....	84
5.2.4. Modelo de Distribución.....	84
5.3. Resultados	85
5.3.1. Caracterización de los grupos registrados en el mar	85
5.3.2. Apostaderos y patrón de ocurrencia estacional.....	85
5.3.3. Conteos máximos de lobos finos en el GSM	88
5.3.4. Modelo de Distribución.....	88
5.4. Discusión	91
6. LOBOS MARINOS DE UN PELO.....	98
6.1. Introducción	98
6.2. Metodología	100
6.2.1. Fuente de datos y caracterización de los grupos.....	100
6.2.2. Modelos de distribución	101
6.3. Resultados	102
6.3.1. Caracterización de grupos	102
6.3.2. Modelos de distribución	103
6.4. Discusión	107
7. BALLENAS FRANCAS	114
7.1. Introducción	114
7.2. Metodología	116
7.2.1. Fuente de datos y caracterización de grupos	116
7.2.2. Modelos de distribución	116
7.3. Resultados	117
7.3.1. Caracterización de grupos	117
7.3.2. Modelos de distribución	121
7.4. Discusión	128
8. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES	133
8.1. Discusión	133
8.1.1. Consideraciones sobre los alcances y limitaciones de los modelos de distribución	133
8.1.2. Aplicaciones de los modelos de distribución	137

8.2. Conclusiones	141
9. BIBLIOGRAFÍA.....	146
10. APÉNDICE	156

AGRADECIMIENTOS

Bueno, primeramente quisiera saludar, al vicirierpresentiquirakar...("El Burrito", Arnedo, Mollo, Gil Solá).

A mis directores Silvana Dans y Raúl González, por la confianza ciega, el apoyo constante, su afecto, su gestión, sus ideas y muchas discusiones enriquecedoras.

A Maite Narvarte, que junto a Raúl me hicieron sentir como en casa desde el primer día que pisé San Antonio.

A Kike Crespo, por su gran apoyo y colaboración desde que era un estudiante de grado.

A Mariano Soria, por solucionarme innumerables problemas informáticos.

A Alejandra Romero, compañera de oficina y campañas, por sus aportes y consejos.

A Gabriela Williams y Antonio Gagliardini, por las imágenes satelitales y muchas enseñanzas "remotas".

A Matías Ocampo, por los datos de intensidad pesquera, sus aportes, consejos y reflexiones compartidas.

A Sandro Acosta, Néstor Dieu, Pablo Sacco, por muchas horas de trabajo en el agua, dando vueltas en los gomones buscando a los "bichos".

A Miguel "Kelo" Camarero, que siempre está para lo que sea que uno necesite.

A Paúl Osovnikar, por el empuje que le ha dado al Instituto de Biología Marina y Pesquera Almirante Storni y a la sede San Antonio de la Universidad Nacional del Comahue en los últimos años.

A Paula Zaidman, por su ayuda de último momento en varias oportunidades

A Cristian Schneider, por su trabajo en el Sistema de Información Cartográfica institucional, el cual fue imprescindible para el desarrollo de esta tesis, y por sus enseñanzas de GIS.

A Elena Guerrero Sanchez-Guerrero, por la coordinación de las campañas oceanográficas, su entusiasmo y buena onda.

A Juan Carlos "El Colo" Inostroza, por su colaboración y más que buena onda en los relevamientos de lobos marinos.

A Fausto Firstater, por su ayuda con el inglés y otros menesteres.

A la banda del IBMP con la que compartí y comparto muchas juntadas y que además estuvieron siempre predispuestos cuando los necesité: Lorena Storero, Andrea Roche, Soledad Avaca, Matías Maggioni, Erica Oehrens, Socorro Doldán, Alonso Medina, Cecilia Salas y Marcelo Gavenski.

Al equipo de LAMAMA, particularmente a Mariano Coscarella, Florencia Grandi, Mariana de Grati, Néstor García, Damián Vales, Rocío Loizaga, Susana Pedraza y Silvina Espósito; por incontables ayudas con las bases de datos, muchos aportes de información, y por recibirme siempre con buena onda en sus despachos.

A Lucrecia Poblete, Analía Álvarez, Marcela Williams, Sabina Carriqueo y Sandro Crespo por su amabilidad y predisposición de cada día.

A los amigos que me hacen el aguante en Madryn cada vez que voy: Javi, Julito, Tincho, Anita, Silvina, Leo, Paisa y Fernando. A los amigos sanantonienses, Maxi, Salva, Pacho y Pablito.

A los viejos de Marianela, Piti y Henri, por su apoyo y buena onda.

A mis viejos, por transmitirme su fortaleza y por mucho, mucho más.

Y sobre todo a Marianela Gastaldi, por acompañarme, entenderme y aguantarme, es decir, por su amor.

A las siguientes instituciones: Al Instituto de Biología Marina y Pesquera Almirante Storni; donde llevé a cabo mi doctorado. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Dicha institución me otorgó dos becas de posgrado para poder llevar a cabo mi doctorado. A la Universidad Nacional del Comahue, particularmente a la Comisión del Doctorado en Biología del Centro Regional Universitario Bariloche, y a la Sede Universitaria de San Antonio Oeste. Al Centro Nacional Patagónico (CENPAT-CONICET). A la Prefectura Naval Argentina, particularmente a la tripulación del Guardacostas "Río Paraná". La logística y personal aportado por esta entidad fue fundamental para la realización de una gran parte de los relevamientos conducidos en este trabajo. A la Armada Naval Argentina, particularmente a la tripulación del Buque Puerto Deseado.

El presente trabajo de doctorado estuvo financiado por los siguientes proyectos:

Identificación de unidades de manejo en cuatro especies de mamíferos marinos clave del litoral marino Patagónico. 2007-2010. Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica- PICT 33934. Grupo responsable: E. A. Crespo y S. L. Dans, CONICET.

Desarrollo de un marco conceptual y metodológico para el manejo ecosistémico de las pesquerías artesanales y costeras del Golfo San Matías: tomando ventajas del uso de sensores remotos y otras herramientas tecnológicas. 2005-2009. FONCyT- Proyecto PID N° 371. Grupo Responsable: R. González, M. Narvarte, Antonio Gagliardini.

Fortalecimiento de las capacidades técnico-científicas para el monitoreo integrado, investigación y manejo sustentable de las pesquerías artesanales y costeras del Golfo San

Matías (Patagonia). 2008-2011. PICT N° 1575. Grupo Responsable: R. González y M. Narvarte.

Use of SAC-D observatory for supporting research in fisheries and ecosystem management in San Matías Gulf (Patagonia Argentina)". 2011-2014. Aprobado y financiado por el SAC-D Aquarius Science Team (MINCyT y CONAE). Grupo Responsable: M. Narvarte, R. González y D. A. Gagliardini.

Finalmente quería agradecer a los integrantes de la comisión evaluadora Dra. Mirtha Lewis, al Dr. Diego Rodríguez y al Dr. Marcelo Cassini por sus valiosos comentarios.

A todos, GRACIAS!

ABREVIATURAS, SIGLAS, ACRÓNIMOS

AUC: area under the curve (area debajo de la curva ROC)

AVHRR: Advanced Very High Resolution Radiometer (sensor de los sistemas satelitales de la NOAA).

CENPAT: Centro Nacional Patagónico.

CONAE: Comisión Nacional de Actividades Espaciales.

CONICET: Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas.

D: Máxima diferencia del test estadístico de Kolmogorov-Smirnov

ES: error estándar

GN: Golfo Nuevo

GSJ: Golfo San José.

GSM: Golfo San Matías.

IAFE: Instituto de Astronomía y Física del Espacio.

IBMPAS: Instituto de Biología Marina y Pesquera “Almirante Storni”.

INIDEP: Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero.

KS: test estadístico de Kolmogorov-Smirnov

LAMAMA: Laboratorio de Mamíferos Marinos (CENPAT)

NOAA: National Oceanographic and Atmospheric Administration (EEUU).

PCA: Plataforma Continental Argentina.

POP: Programa de Observadores Pesqueros.

ROC: Receiver Operating Characteristic

SHN: Servicio de Hidrografía Naval (Argentina).

SIMPO: Sistema de Monitoreo Pesquero y Oceanográfico.

TSM: Temperatura superficial del mar.

DE-TSM: Desvío estándar de la temperatura superficial del mar

RESUMEN

Los mamíferos marinos constituyen uno de los componentes clave de los ecosistemas marinos. Aunque variable según la especie, la información que se disponía previamente al desarrollo de esta tesis, de los mamíferos marinos que utilizan el Golfo San Matías (GSM), era escasa en lo que respecta a las relaciones entre las variables ambientales y su distribución, así como de los mecanismos ecológicos subyacentes a estas relaciones.

El objetivo general fue estudiar los patrones de uso de hábitat y distribución espacial de mamíferos marinos en el GSM, en función de variables ambientales físicas. Los objetivos específicos fueron: 1) Realizar un estudio preliminar del uso de hábitat a través de la caracterización de los grupos de las diferentes especies en cuanto a tamaño, composición social, estado comportamental y su ocurrencia a lo largo del año; 2) Aplicar modelos predictivos de distribución y a partir de los mismos identificar relaciones entre la ocurrencia de las especies y las variables ambientales utilizadas, y 3) A partir del análisis conjunto de la caracterización de los grupos y de los modelos de distribución inferir hipótesis acerca de los posibles mecanismos ecológicos subyacentes a las relaciones entre la ocurrencia de las especies y las variables ambientales y proponer áreas relevantes para su conservación, (potenciales áreas de cría, de alimentación y áreas donde se produce la ocurrencia de varias especies)

Las especies estudiadas fueron: el lobo marino de un pelo *Otaria flavescens*, el lobo marino de dos pelos *Arctocephalus australis*, el delfín común *Delphinus delphis*, el delfín oscuro *Lagenorhynchus obscurus*, el delfín nariz de botella *Tursiops truncatus* y la ballena franca *Eubalaena australis*. El área de estudio abarcó una superficie total de 23,700 km², que incluyó a los golfos San Matías y San José, y a un sector de la plataforma continental adyacente. Los datos de ocurrencia de las diferentes especies se obtuvieron de manera sistemática y ocasional durante el período 1983-2011.

Los grupos de las diferentes especies se estudiaron en cuanto a su tamaño, composición social, comportamiento y ocurrencia estacional, con estadísticas descriptivas y análisis no paramétricos. La distribución de las especies y su asociación con las variables ambientales se estudiaron a través de modelos basados en datos de solo presencias. El método utilizado fue Maxent (Método de Máxima Entropía), el cual utiliza localidades de ocurrencia de las especies junto con un set de variables ambientales para producir mapas predictivos de calidad de hábitat, los que también pueden ser interpretados como probabilidades de ocurrencia condicionadas a las variables ambientales. Las variables ambientales utilizadas en los modelos fueron aquellas para las cuales se contó con información para toda la extensión espacial del área de estudio y que potencialmente

contribuyen a predecir el hábitat de la especie. Las variables ambientales utilizadas fueron profundidad del fondo marino, pendiente del fondo, distancia a la costa, temperatura superficial del mar y desvío estándar de la temperatura superficial del mar. En los lobos marinos se utilizó además la distancia a los apostaderos más cercanos dentro del área de estudio.

Los lobos marinos de dos pelos y las ballenas francas australes ocurren en el área de estudio entre comienzos del otoño y fines de la primavera. Los lobos marinos de un pelo, los delfines comunes, oscuros y nariz de botella se encuentran presentes en el área de estudio a lo largo de todo el año y estas especies utilizan el área tanto para reproducirse como para alimentarse.

Los lobos finos utilizan el GSM principalmente como una zona de descanso, y a juzgar por la abundancia de dos de sus principales presas, también utilizarían el golfo como área de alimentación. El modelo de distribución de lobos finos predice dos áreas de alimentación potenciales, una ubicada sobre la costa noroeste del GSM (sector externo de la Bahía San Antonio) y otra sobre la costa oeste del GSM, al sur del Islote Lobos.

Las costas oeste y norte del GSM constituyen una expansión del área reproductiva de ballenas francas de la Península Valdés. Esta expansión cobraría importancia a futuro dado el aumento poblacional que experimenta la especie en la región.

En la estación cálida (octubre a marzo) se identificó un área potencial de alimentación de lobos marinos de un pelo. Esta zona se encuentra solapada especialmente con las áreas de pesca de la flota de arrastre comercial, con el rango de batimétrico de distribución de la merluza común y con áreas de alimentación de esta especie identificadas en estudios previos mediante rastreadores satelitales.

Los delfines comunes y oscuros presentan las distribuciones más pelágicas entre todas las especies estudiadas. Por el contrario, las distribuciones modeladas de las ballenas francas, los delfines nariz de botella y los lobos de uno y dos pelos, son netamente costeras.

Los delfines comunes realizan un uso más restringido de los recursos del área de estudio que los delfines oscuros y la porción de nicho compartido sería mayor para los primeros que para los segundos. No sería la competencia sino la cooperación para acceder a un mismo recurso el mecanismo biológico que subyace a los patrones de solapamiento trófico y espaciotemporal observados en el GSM entre los delfines comunes y oscuros. La coocurrencia de las dos especies de delfines pelágicos en el área de estudio estaría favorecida por la presencia de dos masas de agua diferentes: el agua fría y menos salina que ingresa al GSM proveniente de la Corriente Costera Patagónica, que favorecería la presencia de los delfines oscuros; mientras que la masa de agua que se origina en el sector

noroeste del GSM, más cálida y salina, y que favorecería la presencia de los delfines comunes.

Las dos áreas de mayor calidad de hábitat de delfines nariz de botella identificadas a través del modelo (la Bahía San Antonio y el GSJ) podrían estar reflejando, cada una, la distribución de dos unidades poblacionales diferentes.

El presente trabajo constituye uno de los primeros en abordar el estudio conjunto de la distribución de varias especies de mamíferos marinos, y también uno de los primeros en utilizar modelos de nicho ecológico en el Mar Argentino. Los modelos construidos constituyen una herramienta con un gran potencial de aplicación en materia de conservación y manejo del ecosistema marino del GSM.

ABSTRACT

Marine mammals are key components of marine ecosystems. Prior to this thesis there was scarce information about the distribution at sea of marine mammals in the San Matías Gulf (GSM). Thus, topics like species-habitat relationships and ecological mechanisms underlying these relationships were never studied for marine mammals in this gulf.

The general objective was to study patterns of habitat use and spatial distribution of marine mammals in the GSM, based on physical environmental variables. Specific objectives were to: 1) conduct a preliminary study of habitat use by characterizing the groups of the different species by their size, social composition, behavioral state and its occurrence throughout the year, 2) develop predictive models of distribution, and from there, to identify relationships between the occurrence of species and environmental variables, and from these associations, 3) to infer hypotheses about possible mechanisms underlying the modeled distributions, and identify areas relevant for conservation (areas of reproduction and feeding and areas of overlapping occurrence of several species).

The species studied were: the South American sea lion *Otaria flavescens*, the South American fur seal *Arctocephalus australis*, the common dolphin *Delphinus delphis*, the dusky dolphin *Lagenorhynchus obscurus*, the bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* and the southern right whale *Eubalaena australis*. The study area covered 23,700 km², which included the San Matías and San Jose (GSJ) gulfs, and a sector of the continental shelf. The data of occurrence of different species were collected systematically and occasionally during the period 1983-2011.

Groups of different species were studied in terms of their size, social composition, behavior and seasonal occurrence, with descriptive statistics and nonparametric analysis. The distribution of species and their association with environmental variables were studied through models based on presence-only data. The method used was Maxent (Maximum Entropy Method), which uses the occurrence localities of the species along with a set of environmental variables to produce predictive maps of habitat suitability, which can also be interpreted as estimating a species probability of presence, conditioned on environmental variables.

Environmental variables used in the models were those for which information was available for the entire spatial extent of study area and that would potentially contribute to the habitat prediction of the species. For all species these variables were: seafloor depth, bottom slope, distance from shore, sea surface temperature and its standard deviation. For fur seals and sea lions was also used distance to nearest rookeries within the study area.

South American fur seals and southern right whales occur in the study area between early fall and late spring. Sea lions, common dolphins, dusky dolphins and bottlenose dolphins are present in the study area throughout the year, using the area both for breeding and feeding.

The fur seals mainly use GSM as a rest area, and judging by the abundance of two of its main prey, would also use the gulf as a feeding area. The distribution model of this species predicted two potential feeding areas, one located on the northwest coast of GSM (out of the San Antonio Bay) and one on the west coast of GSM, south of Lobos Islet.

The western and northern coasts of the GSM would constitute expansions of the whales' reproductive area of Peninsula Valdes. This expansion would be important in the future given the population growth experienced by this species in the region.

In the warm season (October to March), was identified at least one of the potential feeding areas of South American sea lions. This area overlaps with fishing areas of the commercial trawl fleet, with the range of bathymetric distribution of hake and with feeding areas of some sea lions identified in previous studies.

Common and dusky dolphins have the most pelagic distributions among all studied species. On the other hand, distributions modeled for right whales, bottlenose dolphins, fur seals and sea lions were markedly coastal.

Common dolphins perform a more restricted use of resources in the study area than dusky dolphins and the shared niche portion is greater for the former than for the latter. It would be cooperation rather than competition for accessing the same resource, the biological mechanism underlying the patterns of trophic and spatial overlapping between common and dusky dolphins observed in the GSM. The occurrence of the two species of pelagic dolphins in the study area would be promoted by the presence of two different water masses: the cold and less saline water entering to the GSM from the Patagonian Coastal Current, would favor the presence of dusky dolphins, while the warmer and saline water mass that is originated in the northwest of the GSM, would favor the presence of common dolphins.

The two areas of high suitability habitat for bottlenose dolphins identified through the model (San Antonio Bay and the GSJ) may be reflecting the distribution of two different population units.

This work is one of the first to undertake the study of the distribution of multiple species of marine mammals, and also one of the first to use ecological niche models in the Argentinean Sea. The constructed models are a tool with great potential for application in conservation and management of the marine ecosystem of the GSM.

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. El estudio de la distribución de los mamíferos marinos

La distribución constituye un campo de estudio dentro de la ecología que trata sobre la forma en que los organismos hacen uso de diferentes rangos geográficos en el espacio y en el tiempo (Forcada, 2002). Los patrones de distribución de los individuos o agregaciones de individuos dependen de diferentes factores que afectan, o afectaron en el pasado, su ambiente físico, sus requerimientos biológicos y sus interacciones con otros organismos (Forcada, 2002). En consecuencia el estudio de la distribución permite comprender el papel que cumplen las especies en su entorno, y obtener una visión en su historia evolutiva y en su ecología del comportamiento. Desde un enfoque de conservación y manejo la información sobre los patrones de distribución espacial y temporal es crucial además para evaluar las amenazas a la supervivencia de una población y la posible mitigación de dichas amenazas (Litvaitis *et al.*, 1994).

El estudio de la distribución se sustenta en conceptos fundamentales de la teoría ecológica tales como el de nicho ecológico y el de hábitat. La definición de estos conceptos así como la distinción entre ambos son motivos de continuo debate en el campo de la teoría ecológica (Milesi y Casanave, 2005, Mitchel 2005). En la presente tesis no se pretende incursionar en este debate, sin embargo resulta necesario aclarar qué conceptos se adoptan. En cuanto al nicho, en la presente tesis se adoptan los conceptos de G.E Hutchinson, los cuales se encuentran entre los más usados. Hutchinson (1957) definió el *nicho fundamental* de una especie como un hipervolumen en un espacio n-dimensional de factores medioambientales dentro del cual la especie puede sobrevivir y persistir; y al *nicho realizado* como un subconjunto de aquél producido por el efecto de las interacciones con otras especies (Hutchinson 1965). El término hábitat ha tenido varios significados, limitándose en muchos casos a las condiciones físicas y químicas del ambiente donde ocurre una especie, es decir a los factores abióticos. Sin embargo varias revisiones y críticas al término y a su utilidad en cuestiones aplicadas y de manejo proponen que se incluyan los factores bióticos, con lo cual hábitat queda definido como “el conjunto de recursos y condiciones presentes en un área que produce la ocupación, incluyendo supervivencia y reproducción, de un organismo dado” (Kraussman 1999; Mitchel 2005). Con esta definición, el término estaría haciendo referencia al nicho ecológico, con todas sus componentes, más que al lugar físico ocupado por un grupo de organismos dado. En la presente tesis el término será utilizado en este sentido más amplio. Otro concepto que se aborda en esta tesis es el de *uso de hábitat*, el cual se refiere al modo en que los animales hacen uso de los recursos físicos y biológicos del ambiente (Krausman 1999). El ambiente puede ser utilizado

por los animales para alimentarse, reproducirse y criar, entre otros aspectos de su historia de vida (Krausman 1999).

Muchos de los conceptos de la teoría ecológica se desarrollaron fundamentalmente a partir del estudio de las relaciones de tipo “especie-hábitat” en sistemas terrestres. En comparación, poco se sabe de las relaciones “especie-hábitat” de los sistemas marinos, particularmente de los ecosistemas oceánicos (Ballance *et al.*, 2006; Redfern *et al.*, 2006). Esta diferencia se debe por un lado a que el estudio de los ecosistemas marinos requiere de una logística más compleja y costosa que el estudio de los ecosistemas terrestres, y por otro lado, a que los ecosistemas marinos suelen ser más complejos y mucho más dinámicos que los ecosistemas terrestres (Nybakken, 1998; Boyd *et al.*, 2006; Redfern *et al.*, 2006).

Debido a esta complejidad, los ecólogos suelen abordar estratégicamente el estudio de los ecosistemas marinos a través de componentes clave de los mismos (Boyd *et al.*, 2006; Certain *et al.*, 2011). Uno de estos componentes clave son los predadores tope en las cadenas alimenticias, los cuales incluyen a las aves marinas, a peces de gran tamaño como los tiburones y a los mamíferos marinos. La comunidad de predadores tope está fuertemente influenciada por los cambios que puedan ocurrir en los niveles inferiores de la trama trófica (procesos *bottom up*) y en consecuencia este componente puede ser utilizado como un indicador del estado y funcionamiento de los ecosistemas marinos (Boyd *et al.*, 2006). Por otro lado, los predadores tope constituyen un grupo de interés en sí mismos puesto que en algunos casos pueden ejercer efectos importantes sobre niveles inferiores de las tramas tróficas (procesos *top down*; Boyd *et al.*, 2006; Certain *et al.*, 2011), y porque además la mayoría de las especies que constituyen este componente son carismáticas y representan importantes recursos turísticos.

En el presente trabajo el interés recae sobre uno de los grupos de predadores tope, los mamíferos marinos. Los mamíferos marinos son especies caracterizadas como “estrategas K”. Esto significa que son animales de ciclos de vida largos, crecimiento lento, madurez reproductiva tardía, bajo rendimiento reproductivo, tasas bajas de mortalidad natural y que presentan poblaciones relativamente poco abundantes. Estos rasgos de su historia de vida determinan que sean especies más resistentes a perturbaciones ambientales si se las compara con especies de ciclos de vida cortos y altas tasas reproductivas (“estrategas r”). En consecuencia, es de esperar que las variaciones ambientales en el mar, a escalas estacional e interanual, determinen cambios en el uso del espacio o en el rendimiento reproductivo, más que cambios en la supervivencia de estas especies (Ballance *et al.* 2006).

Al igual que en otras especies animales, la distribución de los mamíferos marinos estaría afectada por factores demográficos, evolutivos, ecológicos, relacionados con el

hábitat físico y antrópicos (Forcada, 2002). Los factores demográficos incluyen la abundancia y la estructura etaria de las poblaciones, y el estado reproductivo y el ciclo biológico de los individuos. Los factores evolutivos incluyen las adaptaciones morfológicas, fisiológicas y etológicas de cada especie. Los factores ecológicos incluyen la productividad biológica de los océanos y la distribución de las presas, de los predadores y de los competidores. Los factores del hábitat físico incluyen entre otros las propiedades físicas y químicas del agua (como la temperatura y la salinidad), los procesos oceanográficos (frentes marinos, masas de agua y corrientes) y la topografía del fondo. Los factores antrópicos son los efectos humanos que alteran la distribución natural de los mamíferos marinos, tales como la contaminación química y sonora, y las interacciones directas e indirectas con la actividad pesquera y potencialmente con la actividad turística (Forcada, 2002; Ballance et al., 2006).

Estos factores actuarían en paralelo, o interactivamente, a diferentes escalas espaciales y temporales sobre cada especie, y en algunos casos sobre grupos de especies (Forcada, 2002; Ballance et al., 2006). Sin embargo, los mecanismos subyacentes a las asociaciones especie-hábitat, es decir, las relaciones ecológicas subyacentes a los patrones de distribución de los mamíferos marinos, están lejos de ser bien comprendidas (Ballance *et al.*, 2006). Esto probablemente se debe, al menos en parte, al hecho de que los mamíferos marinos no responderían directamente a las variables físicas usadas comúnmente en los estudios de las relaciones especie-hábitat, sino que responderían a la distribución de sus presas, las cuales sí se verían afectadas directamente por variables y procesos físicos del ambiente (Ballance *et al.*, 2006).

La comprensión de los procesos y/o mecanismos ecológicos que determinan la distribución de los mamíferos marinos requiere de un proceso continuo de desarrollo de modelos, que abarca desde situaciones en las que el desconocimiento de la ecología e historia de vida de la especie es absoluto, hasta el extremo en el cual se posee abundante información sobre tales aspectos (Ballance *et al.*, 2006; Redfern *et al.*, 2006). Cuando el conocimiento de la ecología de la especie es nulo o escaso, el primer paso en el modelado de las relaciones especie-hábitat es describir asociaciones empíricas entre la ocurrencia de la especie y las condiciones físicas, químicas y biológicas del ambiente. A medida que el conocimiento sobre la ecología aumenta, el propósito del desarrollo del modelo cambia y se enfoca en la predicción de patrones de distribución de la especie. En esta etapa los modelos predictivos pueden utilizarse para inferir hipótesis acerca de los mecanismos, reducir la incertidumbre en las tendencias poblacionales y en las estimaciones de abundancia, mejorar el diseño de los relevamientos, y/o reducir los impactos adversos antrópicos sobre los mamíferos marinos. Cuando ya se dispone de un considerable conocimiento de la especie,

los modelos pueden ser usados para poner a prueba hipótesis específicas a cerca de los mecanismos y procesos que determinan la distribución de la misma (Redfern *et al.*, 2006).

1.2. El estudio de los mamíferos marinos en el Golfo San Matías

El Golfo San Matías (GSM), se ubica en el sector norte de la Patagonia Argentina entre las latitudes 40°45´S y 42°14´S (Fig. 1.1). Este golfo es considerado un ecosistema semicerrado con características oceanográficas, fisiográficas y biológicas particulares que estructuran una diversidad sustancial de ambientes marinos tanto de características costeras como oceánicas (estas particularidades se describen en la sección Área de Estudio).

Sobre el GSM se desarrollan diferentes actividades humanas entre las cuales se destacan la actividad turística asociada al ambiente costero, la actividad portuaria y la pesquería comercial. El creciente desarrollo que han experimentado y experimentan estas actividades en esta y otras regiones del Mar Argentino ha conducido a la ejecución de proyectos de investigación, por parte del Instituto de Biología Marina y Pesquera Almirante Storni (IBMPAS) y del Laboratorio de Mamíferos Marinos del Centro nacional Patagónico (LAMAMA-CENPAT), cuyo principal objetivo fue el de evaluar el impacto de estas actividades sobre los distintos componentes del ecosistema marino. Uno de los componentes ecosistémicos identificados como prioritarios por ambos grupos de investigación fue el de la comunidad de mamíferos marinos del GSM.

Los principales antecedentes relacionados con la presencia de diferentes especies de mamíferos marinos en el GSM se remontan a estudios desarrollados en diferentes periodos, entre los años 1985 y 1996, y entre 2003 y 2006, por parte del IBMPAS y del LAMAMA. Entre las especies más abundantes reportadas por estos estudios se destacan el lobo marino de un pelo *Otaria flavescens*, el delfín común *Delphinus delphis*, el delfín oscuro *Lagenorhynchus obscurus*, el delfín nariz de botella *Tursiops truncatus* y la ballena franca austral *Eubalaena australis* y el lobo marino de dos pelos *Arctocephalus australis* (González, 1990b; Crespo *et al.*, 1997a; Dans *et al.*, 2004; Crespo y Dans, 2008). En estos relevamientos también se registraron, pero en menor frecuencia, toninas overas *Cephalorhynchus commersonii*, orcas *Orcinus orca*, franciscanas *Pontoporia blainvillei* y calderones *Globicephala melas* (González *et al.*, 1992; Crespo *et al.*, 2004; Guerrero y Svendsen, 2007; Guerrero *et al.*, 2008; Svendsen *et al.*, 2008a). También se cuenta con registros de otras especies de presencia ocasional sobre la base de datos de varamientos y avistajes. Estas especies son el delfín picudo de Layard *Mesoplodon layardii*, delfín picudo de Gray *Mesoplodon grayi*, delfín de frente plana *Hyperoodon planifrons*, zifio de Cuvier *Ziphius cavirostris*, falsa orca *Pseudorca crassidens*, marsopa espinosa *Phocoena*

spnipinnis, ballena sei *Balaenoptera borealis*, ballena minke *Balaenoptera acustorostrata*, ballena jorobada *Megaptera novaeangliae*, cachalote *Physeter macrocephalus*, lobo de dos pelos subantártico *Arctocephalus tropicalis*, lobos de dos pelos antártico *Arctocephalus gazella*, foca leopardo *Leptonychotes weddellii* y foca cangrejera *Lobodon carcinophaga* (González *et al.*, 1988; González *et al.*, 1992; Romero y Svendsen, 2008; Svendsen *et al.*, 2008b; Svendsen *et al.*, 2011).

Bajo este contexto el Golfo San Matías resulta un área sumamente apropiada para modelar la distribución y hábitat de mamíferos marinos puesto que presenta diversidad de ambientes donde co-ocurren diferentes especies y diferentes actividades humanas. Aunque variable según la especie, la información que se disponía previamente al desarrollo de esta tesis, de los mamíferos marinos que utilizan el GSM, era escasa en lo que respecta a las relaciones entre las variables ambientales y su distribución, así como de los mecanismos ecológicos subyacentes a estas relaciones. En consecuencia las hipótesis que guiaron el presente trabajo tuvieron un carácter general y se enfocaron en la identificación de patrones y relaciones especie-hábitat a través de modelos de distribución. A partir de estos modelos se infirieron nuevas hipótesis a cerca de los mecanismos y procesos subyacentes a las relaciones observadas. En algunos casos particulares en los que se contaba con información previa sustancial la construcción de los modelos estuvo conducida por hipótesis específicas a cerca de patrones de distribución.

1.3. Hipótesis

El marco teórico de este trabajo se centra en el estudio de la distribución y uso de hábitat de mamíferos marinos en el GSM. Como parte de un estudio de mayor alcance, en esta primera etapa se pretenden evaluar de un conjunto de variables ambientales seleccionadas a priori, cuáles condicionan en mayor medida la distribución de dichas especies. Se plantea como hipótesis general que las condiciones físicas del ambiente permiten predecir la distribución espacial y estacional de las diferentes especies de mamíferos marinos en el GSM. En algunos casos las variables ambientales actuarán como predictores directos de la distribución de la especie influyendo en las capacidades fisiológicas de la misma, y en otros casos actuarán como predictores indirectos influyendo en la distribución de sus presas o predadores u otros factores biológicos subyacentes. En el segundo caso, se plantea que los patrones de distribución estarán asociados con el uso de hábitat y la clase de grupos sociales de cada especie en el área de estudio. Es decir, el patrón de distribución resultante estará condicionado al tipo de actividad que realicen las especies en el área de estudio (ej. alimentación y reproducción) y/o a la clase de individuos o grupos sociales de la especie que hagan uso del área (ej. juveniles, adultos, grupos de

cría etc.). De acuerdo a estas hipótesis los patrones de distribución de las especies resultarán de las relaciones entre ciertos atributos tales como historia de vida, morfología, fisiología, requerimientos ecológicos; y las variables físicas del medio. En este contexto, especies con atributos similares exhibirán patrones de distribución semejantes.

1.4. Objetivos

De acuerdo al contexto planteado en las secciones anteriores el objetivo general del presente trabajo fue estudiar los patrones de uso de hábitat y distribución espacial de mamíferos marinos en el Golfo San Matías, en función de variables ambientales físicas. Y los objetivos específicos del trabajo fueron:

1. Realizar un estudio preliminar del uso de hábitat a través de la caracterización de los grupos de las diferentes especies en cuanto a tamaño, composición social, estado comportamental y su ocurrencia a lo largo del año.
2. Aplicar modelos predictivos de distribución y a partir de los mismos: Identificar relaciones entre la ocurrencia de las especies y las variables ambientales utilizadas.
3. A partir del análisis conjunto de la caracterización de los grupos y de los modelos de distribución inferir hipótesis acerca de los posibles mecanismos ecológicos subyacentes a las relaciones entre la ocurrencia de las especies y las variables ambientales y proponer áreas relevantes para su conservación, (potenciales áreas de cría, de alimentación y áreas donde se produce la ocurrencia de varias especies).

El trabajo está enfocado en las siguientes especies de mamíferos marinos: el lobo marino de un pelo *O. flavescens*, el lobo marino de dos pelos *A. australis*, el delfín común *D. delphis*, el delfín oscuro *L. obscurus*, el delfín nariz de botella *T. truncatus* y la ballena franca austral *E. australis*. Estas especies fueron seleccionadas principalmente por su alta frecuencia de observación en el GSM en estudios previos (González, 1990b; Crespo *et al.*, 1997a; Dans *et al.*, 2004; Crespo y Dans, 2008) lo cual garantiza un porcentaje de éxito alto en la obtención de registros. Por otro lado las especies seleccionadas revisten particular interés en la región por tratarse todas ellas de recursos con un alto potencial de explotación turística y porque en algunos casos, como el lobo marino de un pelo, interaccionan con la pesca, una de las principales actividades comerciales que se desarrollan en el GSM (Crespo y Dans, 2008; Romero *et al.*, 2011), generando incluso conflictos de uso de los recursos con los pescadores (Crespo *et al.*, 2009a).

2. METODOLOGÍA GENERAL

2.1. Área de estudio

El presente trabajo tiene su foco de estudio en el GSM. Sin embargo, el área de estudio abarca además al Golfo San José (GSJ) y a un sector de la plataforma continental adyacente debido a la fuerte interdependencia oceanográfica que presenta el GSM con estos dos sistemas (Fig. 2.1). El área en su conjunto abarca una superficie total de 23,700 km² y geográficamente se encuentra en la zona de transición entre las Provincias Biogeográficas Argentina y Magallánica (Balech y Ehrlich, 2008).

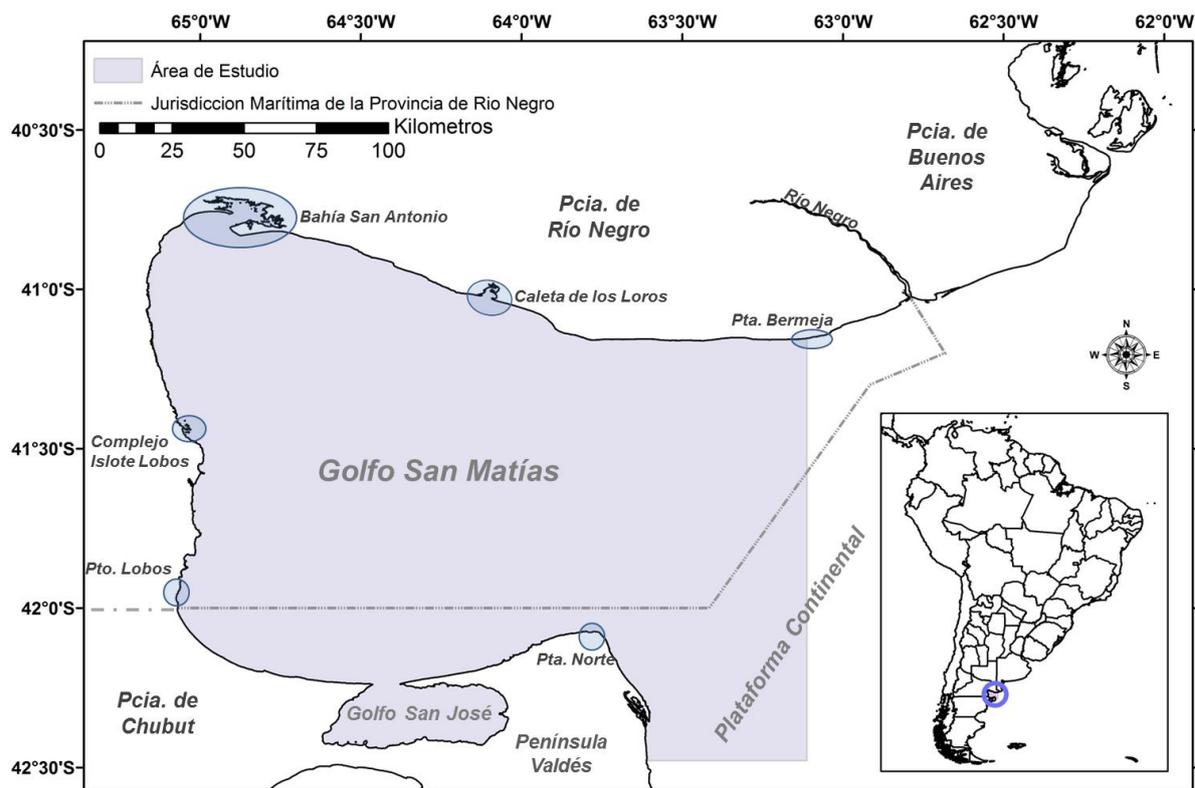


Figura 2.1. Ubicación geográfica del área de estudio con sus principales referencias geográficas.

Con una superficie total de 19.700 km² el GSM es el segundo en extensión del Mar Argentino. Este golfo es una cuenca semicerrada cuyo perfil transversal tiene forma de olla, con profundidades máximas de 216 m en el centro de la misma y que se abre hacia el este comunicando directamente con la plataforma continental Argentina (Mazio y Vara, 1983; Piola y Scasso, 1988). Su boca, de 100 km de longitud, está comprendida entre Punta Bermeja, (Pcia. de Río Negro) y Punta Norte en Península Valdés (Pcia. de Chubut) y presenta profundidades que oscilan entre los 45 y 65 metros (Mazio y Vara, 1983). Al sur, el GSM se comunica con el GSJ, el cual tiene una superficie aproximada de 814 km² y una profundidad media de 30 m (Pizarro, 1975; Fig. 2.1).

Sobre el sector noroeste del Golfo San Matías se encuentra localizada la Bahía San Antonio. Esta constituye un sistema estuarial sometido a un régimen de mareas semidiurno, con un rango de amplitud que varía entre seis y nueve metros, y sistemas de canales con corrientes de gran intensidad. La zona interna de la bahía está caracterizada por extensos intermareales fangosos y la zona exterior por grandes bancos arenosos que forman, hasta una profundidad de 14 metros, un gran delta de marea (Schnack *et al.*, 1996; Alliota *et al.*, 2000). Este entorno espacial constituye un ambiente marino costero de características únicas en lo que respecta a su fisiografía y régimen hidrológico, y un ecosistema de biodiversidad relevante, fuertemente influenciado por actividades antrópicas desde hace casi un siglo (González *et al.*, 2003a). De hecho, la mayor actividad portuaria y turística del GSM se concentra en este sector. La totalidad de este sistema marino costero y otros sectores aledaños han sido jerarquizados hace ya diez años como Área Natural Protegida por la Ley Nº 2670 de la Provincia de Río Negro. En el área de estudio existen además otras áreas protegidas costero-marinas. Estas son de Sur a Norte, Península Valdés (dentro de la cual se encuentra comprendido la totalidad del Golfo San José), Puerto Lobos, Complejo Islote Lobos, Caleta de Los Loros y Punta Bermeja (Fig. 2.1).

La circulación de las masas de agua en el sistema comprendido por los golfos San Matías y San José es altamente compleja. Sin embargo la misma puede sintetizarse a partir de patrones conspicuos que han sido observados por la mayoría de los investigadores que se han abocado a su estudio (Fig. 2.2). Las aguas ingresan por la zona sur de la boca del GSM, provenientes de la Corriente Costera Patagónica, y rodean a la Península Valdés hasta la boca del Golfo San José (Gagliardini y Rivas, 2004). Esta masa de agua fría interactúa con la del sector sur del GSM y una parte puede verse que ingresa al GSJ causando una disminución en la temperatura media de las aguas de este golfo. A su vez, las aguas que salen del GSJ se mezclan con las del sector sur del GSM (Gagliardini y Rivas, 2004). En el sector norte del GSM la circulación está caracterizada por un giro ciclónico (sentido horario) de más de 70 km de diámetro centrado en 41° 15' S (Piola y Scasso, 1988; Tonini *et al.*, 2007). En el sector sudoeste del GSM se observa además un giro anticiclónico (anti horario) pero de menores dimensiones que el del sector norte del golfo (Piola y Scasso, 1988; Tonini *et al.*, 2007). Luego de un período de permanencia en el golfo de aproximadamente 300 días (o incluso mayor según recientes modelos de simulación de partículas) el agua sale por el sector norte de la boca y se dirige en sentido nor-noreste, hasta alcanzar la costa este del sistema estuarial de El Rincón (región comprendida entre las desembocaduras de los ríos Negro y Colorado; Rivas y Beier, 1990; Lucas *et al.*, 2005; Tonini, 2010).

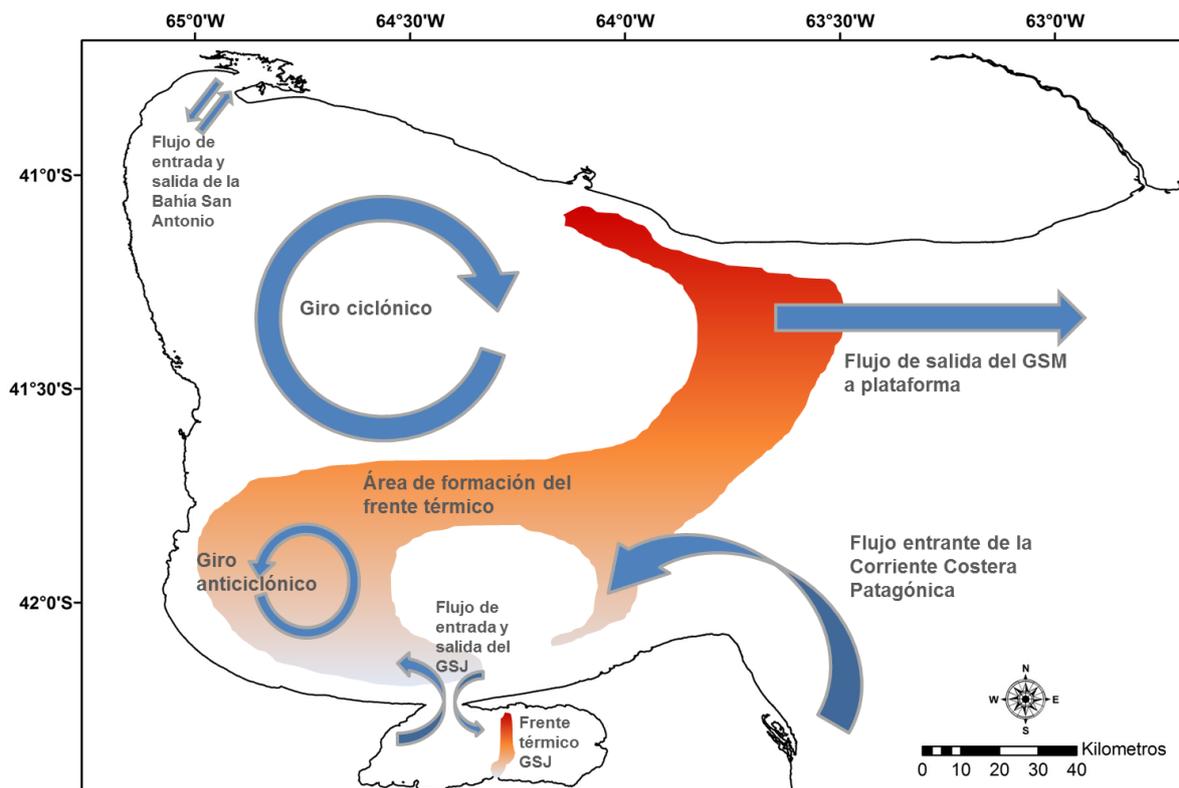


Figura 2.2. Esquema del patrón general de circulación de masas de agua en el área de estudio y representación del área geográfica donde se forma el frente térmico en el GSM.

El sistema además presenta dos estructuras frontales marítimas de gran relevancia física y biológica (Figs. 2.2 y 2.3). La más conspicua de estas la constituye la formación de un frente térmico de octubre a marzo, que divide al GSM en dos masas de agua con diferentes propiedades físicas, químicas y biológicas: el sector noroeste del GSM presenta una termoclina bien marcada, valores elevados de temperatura (20,24°C, promedio máximo mensual) y salinidad, concentraciones bajas de nitratos y clorofila, y una tasa de renovación de agua baja; mientras que el sector sureste carece de estratificación vertical, presenta menores valores de temperatura (18,59°C, promedio máximo mensual) y salinidad, mayores concentraciones de nitratos y clorofila, y está fuertemente influido por la intrusión de agua fría proveniente del sur. Durante los meses fríos (abril a septiembre), estas propiedades tienden a ser más homogéneas en toda el área (Fig. 2.3). Por ejemplo, las temperaturas mínimas se observan en los meses de agosto y septiembre, y en ambos sectores del golfo es cercana a los 13°C (Carreto *et al.*, 1974; Piola y Scasso, 1988; Gagliardini y Rivas, 2004; Williams *et al.*, 2010). El segundo frente térmico se encuentra en el GSJ y divide meridionalmente a este golfo en dos masas de agua con diferentes características fisicoquímicas y biológicas (Amoroso, 2004; Gagliardini y Rivas, 2004). El patrón superficial de temperatura se invierte a ambos lados del frente a lo largo del año (Fig. 2.3). En el

verano la masa de agua del sector este es más cálida que la del oeste, mientras que en el invierno el sector oeste es el más cálido (Gagliardini y Rivas, 2004).

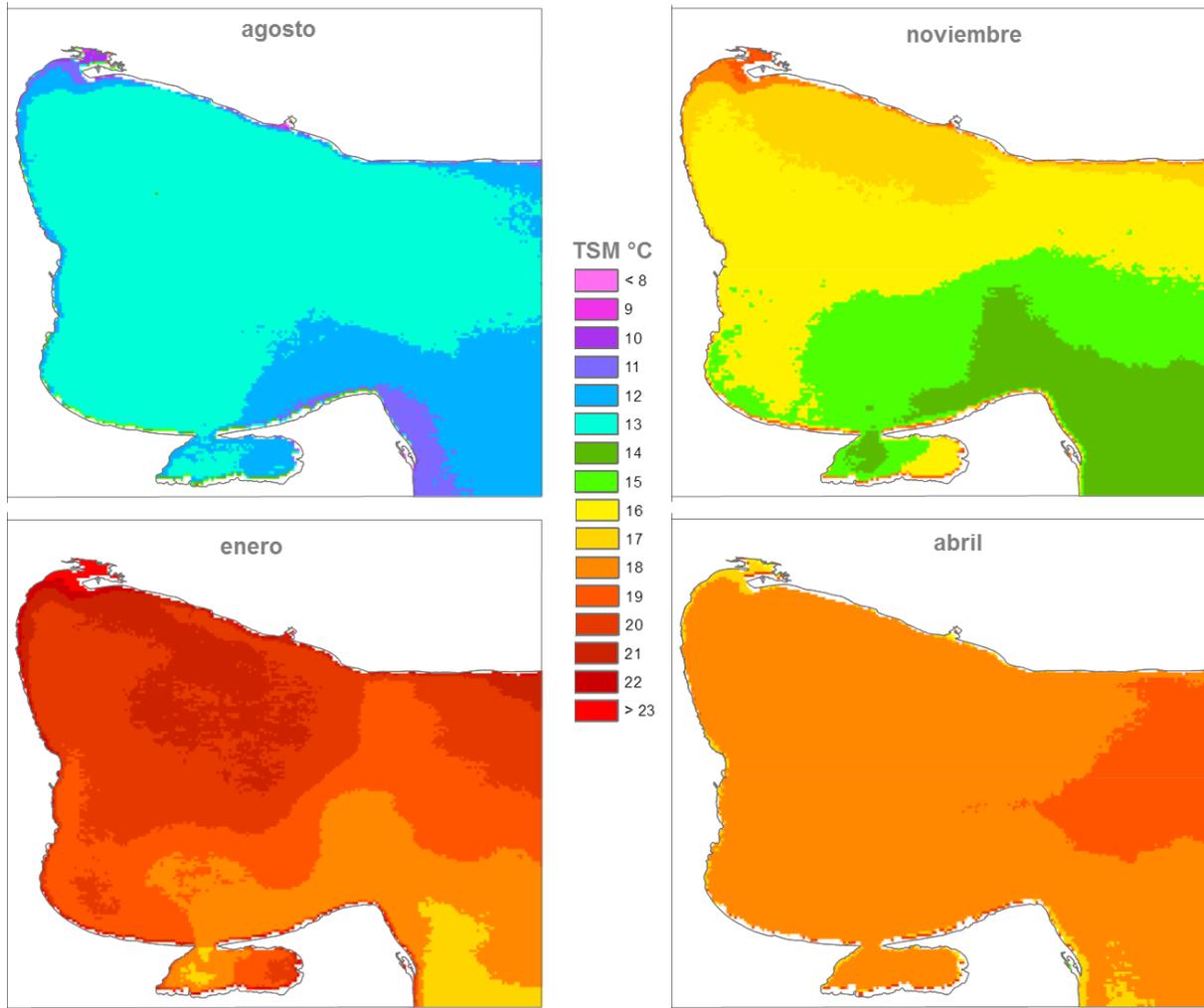


Figura 2.3. Imágenes climatológicas mensuales de TSM (AVHRR/NOAA) en donde se observa la evolución de los frentes térmicos de los golfos San Matías y San José.

Otro aspecto sobresaliente del GSM es que presenta especies demersales que completan todas las etapas de sus ciclos de vida en su interior, dando lugar en algunos casos al desarrollo de unidades demográficas independientes de las existentes en aguas de plataforma (González *et al.*, 2004; Sardella y Timi, 2004; Ocampo Reinaldo, 2010; Machado-Schiaffino *et al.*, 2011). Sobre estas y otras especies del complejo demersal-pelágico se desarrolla desde hace más de cuatro décadas una sostenida actividad pesquera, cuya principal especie blanco es la merluza común *Merluccius hubbsi* (González *et al.*, 2004). En este contexto, existe una creciente necesidad de evaluar las pesquerías desde un enfoque integral y ecosistémico, en el que, además de la evaluación tradicional del efectivo pesquero de la especie blanco, se tengan en cuenta los efectos que produce la actividad extractiva sobre la estructura y funcionalidad del ecosistema que la soporta (Ocampo Reinaldo, 2010).

2.2. Fuentes de datos

Los datos de ocurrencia de las diferentes especies se obtuvieron de manera sistemática y ocasional durante el período 1983-2011. Los registros ocasionales fueron obtenidos durante campañas de prospección y monitoreo de recursos pesqueros sobre toda la extensión del GSM, campañas de investigación de moluscos bivalvos y fauna bentónica sobre el sector costero noroeste del GSM, y durante salidas a bordo de buques de pesca comercial del Programa de Observadores Pesqueros (POP) del IBMPAS, que se realizaron también sobre toda la extensión del GSM. En todos los casos los registros fueron tomados por observadores experimentados en la identificación de las diferentes especies de mamíferos marinos y las plataformas de observación fueron embarcaciones de pequeño, mediano y gran porte (gomones semirrígidos de 4 a 7 m de eslora, lanchas de pesca artesanal de 12 m de eslora y buques pesqueros y de investigación de hasta 40 m de eslora). Durante estas campañas los mamíferos marinos fueron observados y registrados al mismo tiempo que se realizaban otras tareas de investigación, por lo que no se cuenta con una medida de esfuerzo observacional para este set de datos.

Los relevamientos sistemáticos (Fig. 2.5; Tabla 2.1) se realizaron sobre diferentes plataformas de observación y con diferentes diseños de muestreo:

a) Los relevamientos náuticos costeros consistieron en transectas aleatorias sobre la zona marítima comprendida entre la línea de costa y una línea imaginaria a 20 km de la misma. Estas campañas se realizaron en embarcaciones semirrígidas (Fig. 2.1) de 4 a 7 metros de eslora, a una velocidad promedio de 9 nudos y con dos a tres observadores a bordo. Estos relevamientos estuvieron concentrados en el sector noroeste del Golfo San Matías (período 2006-2010) y en el Golfo San José (período 2004-2008). Las metodologías de muestreo fueron diferentes entre estas dos zonas. En el GSM se registraron sistemáticamente todas las especies de mamíferos marinos que aparecieron a lo largo de la transecta. Cada vez que se avistó un grupo de mamíferos se realizó una aproximación al mismo durante un breve lapso de tiempo para registrar sus características; luego de registrar estas características se abandonó el grupo y se continuó con la transecta en busca de nuevos grupos. En cambio, en GSJ los relevamientos tuvieron como objetivo principal el seguimiento de grupos de delfines oscuros. En estos relevamientos una vez que un grupo de delfines oscuros era avistado se permanecía en las cercanías del mismo durante varias horas. Estos relevamientos constituyeron una fuente adicional de datos para el presente trabajo, y solo se utilizó la información del grupo de delfines oscuros registrada al momento del primer avistaje. Por otro lado, debido a que la atención de los observadores estaba

enfocada en el seguimiento de estos delfines, las otras especies de mamíferos solo se registraron de manera ocasional.



Figura 2.1. Embarcación semirrígida del IBMPAS utilizada en los relevamientos náuticos costeros.

b) Los relevamientos náuticos lejanos consistieron en transectas lineales entre estaciones de muestreo oceanográfico, a bordo de buques de gran porte (30 a 70 metros de eslora; Fig. 2.2), a una velocidad promedio de 10 nudos y con uno a dos observadores. Las transectas de observación realizadas durante estas campañas cubrieron toda la extensión del área de estudio. Estas campañas se realizaron durante el período 2006-2011.



Figura 2.2. Buques utilizados como plataformas de observación durante los relevamientos náuticos lejanos. Izquierda, Guardacostas "Río Paraná" (PNA). Derecha, Buque oceanográfico "Puerto Deseado" (CONICET).

c) Los relevamientos aéreos costeros se realizaron en una avioneta de ala alta Cessna B-182 (Fig. 2.3) y consistieron en transectas continuas paralelas a la costa, alejadas aproximadamente a 500 metros de la misma, a una altura de 152 m y a una velocidad media de 90 nudos. En estos relevamientos se cubre una franja marítima costera de aproximadamente 1.000 m de ancho (500 metros a cada lado del avión). Estos vuelos se realizaron sobre la costa chubutense (entre la desembocadura del Río Chubut y el paralelo 42°S) durante el período 2004-2010, y sobre la costa de la provincia de Río Negro (entre el paralelo 42° S y la desembocadura del Río Negro) en los años 2007 y 2008. En el caso de los relevamientos de la provincia de Chubut, para el presente estudio solo se utilizó la información recabada en el tramo comprendido dentro del polígono de estudio (Fig. 2.5).



Figura 2.3. Avión Cessna B-182 utilizado en los relevamientos aéreos costeros.

d) Los relevamientos aéreos lejanos consistieron en transectas lineales en zigzag con el objetivo de cubrir distintos rangos de profundidad y masas de agua. Estos vuelos se realizaron con un avión bimotor de ala alta (CASA 212; Fig. 2.4), a una altura de 152 m (500 pies) y a una velocidad promedio de 110 nudos. Al igual que en los relevamientos náuticos lejanos, durante estos vuelos se cubrieron grandes extensiones marítimas. En los dos tipos de relevamientos aéreos se contó con un observador a cada lado del avión y un anotador junto al piloto. Estos vuelos se realizaron durante el período 1995-2011.



Figura 2.4. Avión Casa 212 (PNA) utilizado en los relevamientos aéreos lejanos.

La información con la que se cuenta para los registros ocasionales como para los sistemáticos es variable, pero en general incluye, la especie, el número de individuos, la composición social y la posición geográfica. Durante los relevamientos náuticos sistemáticos se registró además el comportamiento de los individuos al momento del avistaje. La forma en que se registró la composición social y el comportamiento varió según la especie y será descrita en detalle en los capítulos correspondientes a cada una de estas. En todas las campañas sistemáticas las transectas de observación se realizaron en buenas condiciones del mar (Beaufort < 4).

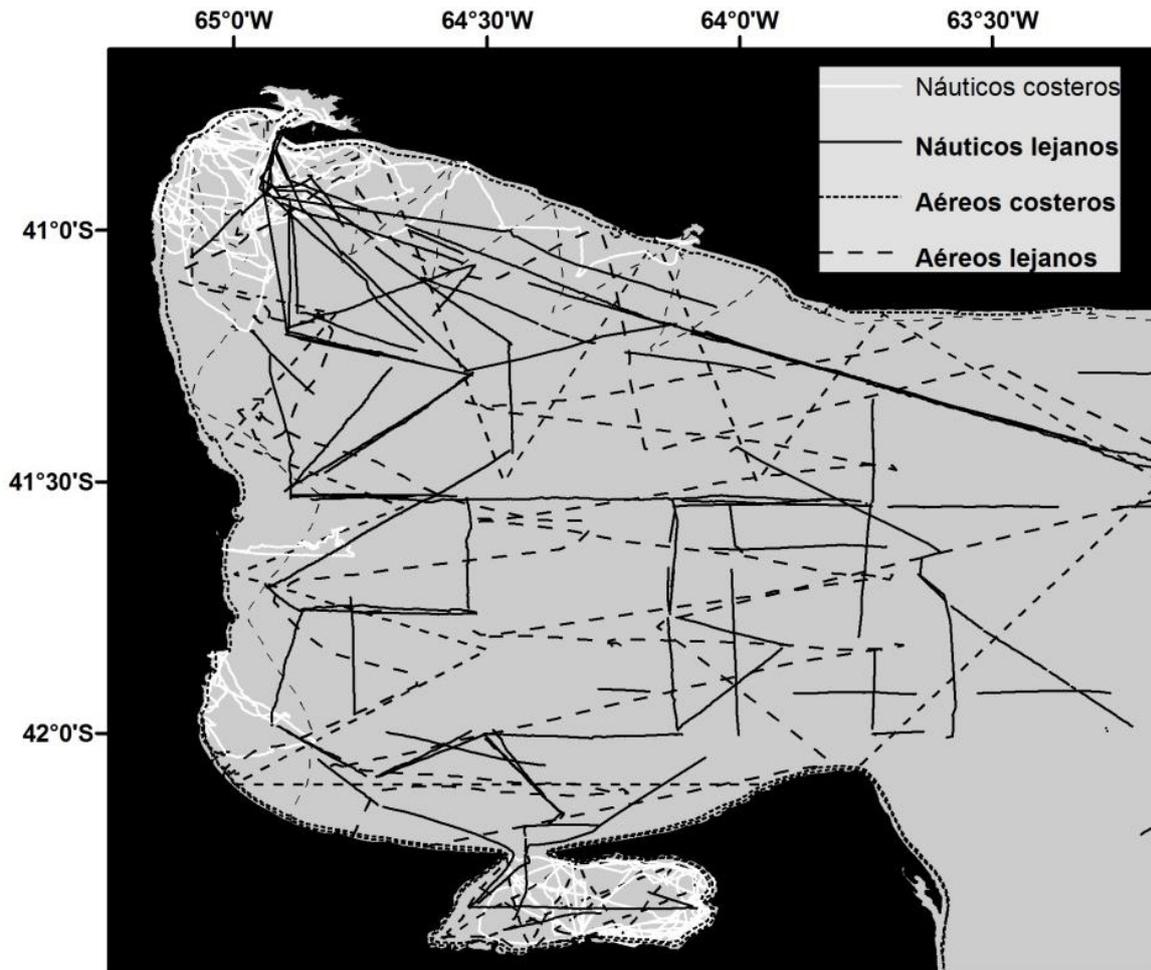


Figura 2.5. Transectos de observación de mamíferos marinos realizadas durante los relevamientos sistemáticos conducidos entre mayo de 1995 (primer vuelo lejano) y enero de 2011 (último relevamiento náutico lejano).

Las campañas realizadas en el período de muestreo de esta tesis (2008-2011) forman parte de series de relevamientos iniciadas mucho antes del inicio de esta tesis. Estas series de relevamientos surgieron de diferentes proyectos de investigación del IBMPAS y de LaMaMa cuyos propósitos no solo incluían recabar información sobre distribución de mamíferos marinos sino otros objetivos como la estimación de abundancia de ballenas francas en la Península Valdés (vuelos costeros), el estudio de uso de hábitat de delfines oscuros en el Golfo San José (relevamientos náuticos costeros en dicho golfo) y estudios oceanográficos en la plataforma continental Argentina y en el Golfo San Matías (relevamientos náuticos lejanos). Las bases de datos generadas a partir de esos relevamientos hasta el año 2008 fueron utilizadas de manera parcial para diferentes trabajos (Informes institucionales, publicaciones científicas, tesis de grado y doctorado) de investigadores y becarios pertenecientes a LaMaMa e IBMPAS. Para la presente tesis se

construyó una base de registros de mamíferos marinos unificada para el GSM a partir de las bases de datos mencionadas. Cabe destacar además, que el autor de la presente tesis participó en el 100% de los relevamientos conducidos en el GSM en el período 2008-2011, y en más del 50% de los relevamientos conducidos en el período 2003-2007 en el GSM y otras áreas del norte de Patagonia.

Tabla 2.1 Esfuerzo de observación y zonas relevadas en los diferentes relevamientos sistemáticos conducidos en el área de estudio.

Tipo Relevamiento	Sector	Esfuerzo de Observación														
		Km	Horas	N° relevamientos diarios												
				E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Total
Náutico costero	Noroeste del GSM	2234	174:48:00	1	1	5	1	3	1	5	5	9	2	3	1	37
	GSJ	411	26:48:00		1		1				1	1		1		5
Náutico lejano	GSM, GSJ y plataforma continental adyacente	2725	125:40:23		4	1			6				5	7	4	27
Aéreo costero	Franja Costera de la Provincia de Chubut	8790	53:04:57	1	2	2	3	2	3	3	2	6	5	2	2	33
	Franja Costera de la Provincia de Río Negro	1049	6:33:53									1	2			3
Aéreo lejano	Golfos San Matías y San José, y sector adyacente plataforma continental	3755	18:21:15	1	3			1		1		1				7
Totales		18965	405:16:28	3	11	8	5	6	10	8	10	16	15	13	7	112

2.3. Caracterización de grupos

El primer objetivo de esta tesis fue realizar un estudio preliminar del uso de hábitat de los mamíferos marinos. En general la metodología empleada en los estudios del uso de hábitat de especies marinas realizan seguimientos focales sobre los individuos o grupos de individuos durante períodos de tiempo prolongados con los objetivos de conocer el tiempo invertido en los diferentes parches ambientales que componen el hábitat y el tiempo invertido en las diferentes actividades dentro de cada parche. Este tipo de metodología

resulta metodológicamente compleja cuando se desean estudiar varias especies simultáneamente durante un mismo relevamiento en el mar. En consecuencia, una manera de obtener una primera aproximación acerca de cuáles son las principales actividades que realizan las diferentes especies dentro del área de estudio, es registrar el comportamiento de los individuos solo al momento del avistaje. Por ejemplo, la presencia de madres con crías y la ocurrencia de estados comportamentales como la socialización y la cópula indican que el área está siendo utilizada por la especie para reproducirse. El principal sesgo de esta metodología es que algunas actividades pueden no ser observadas debido a la brevedad en que ocurren las mismas. La ventaja de esta metodología consiste en que una vez que un grupo focal fue registrado el mismo puede ser abandonado por los observadores para continuar con la búsqueda de nuevos grupos de la misma especie o de otras especies.

La caracterización de los grupos de las diferentes especies en cuanto a tamaño, composición social, comportamiento y ocurrencia a lo largo del año se estudiaron principalmente a través de estadísticas descriptivas y análisis no paramétricos. Puesto que la información registrada difiere según las fuentes de datos, en el presente trabajo se optó por analizar cada variable de grupo por separado. Los criterios de caracterización de grupos y los análisis empleados se describirán detalladamente en los capítulos correspondientes a cada especie.

2.4. Modelos de distribución

Los modelos de distribución de especies, también llamados modelos de nicho ecológico, o modelos de predicción de hábitat, constituyen herramientas bioinformáticas que permiten estimar la distribución geográfica actual o potencial de los organismos (Guisan y Zimmermann, 2000; Sillero, 2011). Estos modelos utilizan asociaciones entre las variables ambientales y la ocurrencia de las especies para identificar los espacios geográficos con condiciones ambientales óptimas, esto es, donde una especie sería capaz de mantener su población (Guisan y Zimmermann, 2000; Pearson, 2007). Algunos de estos modelos han sido desarrollados para predecir la distribución de las especies utilizando solamente datos de presencia de las mismas e información ambiental (Stockwell y Peters, 1999; Kaschner *et al.*, 2006; Pearson, 2007; Phillips y Dudík, 2008). Dichos modelos son particularmente útiles cuando se quiere estimar la distribución geográfica, sobre una gran extensión espacial, de especies para las cuales no se cuenta con información real sobre su ausencia o es muy difícil obtenerla. Tal es el caso de los estudios de mamíferos marinos, en los cuales las ausencias observadas se deben en gran medida a problemas de detectabilidad inherentes a

la especie (por ejemplo debido a su alta movilidad y a las grandes distancias que recorren en poco tiempo) o al método de muestreo.

Dada la gran extensión del área de estudio, para obtener una buena cantidad de registros de las diferentes especies se recurrió a diversas bases de datos provenientes de diferentes plataformas de observación, con diferentes objetivos y diseños de relevamiento, y en muchos casos sin medidas de esfuerzo de observación (registros ocasionales). Es por eso que la metodología más apropiada para modelar la distribución de los mamíferos marinos en el GSM es la que se basa en registros de solo presencia y por ese motivo fue seleccionada en el presente trabajo.

La utilidad y eficacia de estos modelos basados en datos de solo presencias han quedado totalmente demostradas por innumerables estudios que los han aplicado en especies terrestres desde hace ya más de una década. En los últimos años, algunos estudios han comenzado a evaluarlos y aplicarlos en el ambiente marino, principalmente para estimar la distribución de peces y de mamíferos (Wiley *et al.*, 2003; MacLeod *et al.*, 2008; Praca *et al.*, 2009; Ready *et al.*, 2010; Moura *et al.*, 2012).

Existen diferentes métodos que permiten modelar la distribución de los organismos a partir de solo datos de presencia (Objetivo N° 2). En el presente trabajo se utilizó Maxent (Método de Máxima Entropía), el cual es un método basado en el aprendizaje de máquinas y que utiliza localidades de ocurrencia de las especies (datos de presencia) junto con un set de variables ambientales para producir un mapa que representa un gradiente de calidad de hábitat (Phillips *et al.*, 2004; Phillips *et al.*, 2006). Maxent fue elegido en el presente trabajo por tratarse de uno de los métodos de mayor poder predictivo cuando se modela con solo datos de presencia, y porque funciona relativamente bien con pocos datos de ocurrencia (Elith *et al.*, 2006; Phillips *et al.*, 2006; Pearson *et al.*, 2007; Ready *et al.*, 2010; Jones *et al.*, 2012).

Maxent busca el modelo estadístico que produce la distribución más uniforme posible (de máxima entropía), pero que al mismo tiempo se ajusta con la mayor precisión posible a los datos observados. Para esto, el algoritmo compara los registros de presencia con los datos extraídos al azar de toda el área de estudio, es decir, con pseudo-ausencias. Maxent calcula un conjunto de modelos a través de un proceso iterativo, y a partir de estos modelos construye un único modelo conjunto. Los modelos que Maxent utiliza son funciones de densidad de probabilidad de las variables ambientales o transformaciones de las mismas. La distribución del modelo conjunto es expresada en una variable continua (*log-ouput*) que representa cuán favorable es el ambiente para la especie en una escala de 0 a 1. Esta

variable además puede ser interpretada como una probabilidad de ocurrencia dadas las condiciones ambientales impuestas al modelo (Phillips y Dudík, 2008; Elith *et al.*, 2011).

El método Maxent se encuentra disponible en forma de un software de libre acceso (www.cs.princeton.edu/wschapire/maxent). En el presente trabajo se utilizó la versión *Maxent 3.3.3e.*, con la configuración de parámetros predeterminada: selección aleatoria de los datos de presencia, 500 iteraciones por corrida, límite de convergencia = 0.00001, 10.000 puntos aleatorios del área de estudio utilizados como pseudo-ausencias (no coinciden con los puntos de presencia), parámetro de regularización = 1, y selección automática de funciones (lineal, cuadrática, bisagra, producto y umbral). Esta configuración permite obtener modelos robustos de predicción y comparables con otros trabajos de distribución de especies marinas que utilizan el método (Wiley *et al.*, 2003; Ready *et al.*, 2010; Jones *et al.*, 2012; Moura *et al.*, 2012). La descripción de cada uno de estos parámetros es compleja y excede a los propósitos de esta tesis. Para un análisis detallado de cada uno de estos parámetros así como del funcionamiento general del método Maxent se recomiendan los trabajos de Phillips y Dudík (2008) y de Elith *et al.* (2011).

2.4.1. Análisis Global de los Modelos

El programa Maxent permite evaluar la precisión global del modelo final a través de las curvas ROC (acrónimo de *Receiver Operating Characteristic*). La curva ROC se obtiene graficando los valores de sensibilidad (proporción de presencias correctamente predichas por el modelo) en el eje de las ordenadas y los valores de comisión (proporción de ausencias correctamente predichas por el modelo) en el eje de las abscisas, que se corresponden con cada uno de los valores de predicción del modelo (umbrales). El área debajo de esta curva (AUC, por sus siglas en inglés) es una medida de precisión global del modelo (Fielding, 2002). El AUC puede tomar valores entre 0 y 1. Los valores menores a 0,5 de AUC indican que el modelo tiende a predecir la presencia de la especie en sitios donde, de hecho, está ausente. Un valor igual a 0,5 implica que el modelo es equivalente a una predicción aleatoria (el modelo no diferencia consistentemente entre las predicciones del grupo de presencias observadas de las del grupo de ausencias observadas), mientras que un valor igual a 1 indica que el modelo discrimina a la perfección las presencias de las ausencias observadas (Fielding, 2002). Calculado con pseudo-ausencias (puntos aleatorios del área de estudio), como es el caso de Maxent, el análisis AUC indica si el modelo clasifica las presencias observadas con mayor precisión que una predicción aleatoria (Phillips *et al.*, 2006).

2.4.2. Registros de presencia

Los datos de presencia de la especie utilizados en la construcción de los modelos de distribución son los registros (posiciones geográficas) de los grupos avistados en el mar (ver sección Fuente de Datos). Los métodos que utilizan solo datos de presencia como Maxent tienden a realizar estimaciones sesgadas de la distribución si el esfuerzo de observación está muy desbalanceado alrededor del área de estudio. Una forma de disminuir considerablemente este tipo de sesgo es eliminando las presencias repetidas (Stockwell y Peterson, 2002). Entre las configuraciones iniciales del programa Maxent se encuentra la opción de realizar esta tarea. En el presente trabajo, puesto que el esfuerzo de observación fue heterogéneo alrededor del área de estudio (Fig. 2.5; Tabla 2.1), todos los modelos se construyeron configurando a Maxent para que elimine las presencias repetidas.

Con el objetivo de hacer un análisis más robusto de la precisión del modelo, el programa Maxent permite partir aleatoriamente el set de datos de presencias en un set de datos que utilizará en la corrida del modelo (datos de entrenamiento) y en un set de datos de testeo del modelo. Maxent calcula el índice AUC para ambos set de datos. En el presente trabajo Maxent fue configurado para que utilice el 70% de los registros de presencia para la corrida del modelo y el 30% para su testeo (estos porcentajes son utilizados comúnmente en el modelado de distribución de especies con Maxent).

2.4.3 Variables Ambientales

Las variables ambientales utilizadas en la construcción de los modelos fueron aquellas para las cuales se posee información para toda la extensión espacial del área de estudio (o a partir de la cual fue factible hacer una interpolación precisa sobre toda el área) y que potencialmente pudieran contribuir a la predicción del hábitat de la especie. En algunos casos los factores ambientales pueden considerarse predictores directos de la distribución de la especie puesto que pueden influir directamente en las capacidades fisiológicas de la misma, y en otros casos pueden considerarse predictores indirectos puesto que influyen en la distribución de sus presas o predadores (Ballance *et al.*, 2006; Redfern *et al.*, 2006).

Para todas las especies las variables ambientales utilizadas fueron profundidad del fondo marino, pendiente del fondo, distancia a la costa, temperatura superficial del mar (TSM) y desvío estándar de la TSM (DE-TSM). En el caso de las dos especies de lobos marinos se utilizó además la distancia a los apostaderos más cercanos dentro del área de estudio. En el apéndice del presente documento se muestran los mapas de todas las variables ambientales utilizadas en la presente tesis. Las variables seleccionadas, con excepción de el DE-TSM y la distancia a los apostaderos, han sido utilizadas con éxito en la

región Patagónica para modelar el hábitat de diferentes especies de mamíferos marinos sobre diferentes escalas espaciales (Garaffo et al., 2010; Garaffo et al., 2011).

La profundidad y a la pendiente reflejan la asociación con la distribución de presas, ya que se ha mostrado que la profundidad y cambios en la misma tienden a caracterizar áreas de concentración de presas (Sutcliffe y Brodie 1977). Para algunas especies que son presa de mamíferos marinos, tales como los peces pelágicos o los cefalópodos, la fisiografía jugaría un papel indirecto a través de mecanismos tales como surgencias de nutrientes inducidas topográficamente (Guerra 1992, Rubin 1997). La distancia a la costa, según la especie que se considere, está relacionada con corredores que utilizan los animales para desplazarse entre diferentes zonas (ej. ballenas francas y lobos marinos), y/o con refugios (cetáceos). En el caso de los cetáceos la preferencia por áreas cercanas a la costa podría actuar como una estrategia para aumentar la protección ante posibles predadores, particularmente para los grupos compuestos por madres con cría (Würsig y Würsig 1979) y grupos de menor tamaño. En el caso de los lobos marinos, en la presente tesis se decidió incorporar la distancia a los apostaderos como una variable adicional, puesto que se espera que la distribución en el mar de los mismos esté condicionada a su distribución en tierra. La TSM es comúnmente utilizada como una variable predictora indirecta en los modelos de distribución de mamíferos marinos puesto que influye directamente en la distribución de sus presas (ej. peces, cefalópodos y crustáceos) al afectar su fisiología, o en las presas de sus presas (ej. plancton) puesto que es un indicador de zonas de diferente productividad (zonas de surgencia, zonas de convergencia de masas de agua; Ballance et al., 2006; Redfern et al., 2006). Aunque por su condición de animales endotermos es de esperar que los mamíferos marinos sean menos sensibles que sus presas a las condiciones térmicas del mar, las mismas podrían tener un efecto directo sobre la fisiología de algunas especies, principalmente de aquellas de pequeño tamaño y alta movilidad como los delfines. En la presente tesis las capas de TSM utilizadas en los modelos corresponden a promedios anuales o estacionales de dicha variable (mapas climatológicos), por lo que su variabilidad temporal queda enmascarada. En consecuencia, se decidió incorporar en los modelos al DE-TSM, el cual es un indicador de la variabilidad de la TSM en un período de tiempo dado.

La información de temperatura superficial del mar se obtuvo de imágenes satelitales del sistema AVHRR/NOAA, de aproximadamente 1km x 1km de resolución espacial. Las imágenes utilizadas fueron provistas por la Comisión Nacional de Actividades Espaciales (CONAE, Argentina) para el periodo de años de 2000 a 2008, y se procesaron en el Laboratorio de Teledetección del Centro Nacional Patagónico (CENPAT-CONICET, Unidad de Oceanografía y Meteorología). A partir de imágenes promedio mensuales se construyeron mapas climatológicos de TSM y DE-TSM para diferentes épocas del año en

función de los períodos de ocurrencia de cada especie en el área de estudio y en función de diferentes hipótesis de trabajo (cada caso será tratado detalladamente en los capítulos correspondientes).

El mapa de profundidad se construyó interpolando puntos batimétricos de las cartas náuticas H214, H262 y H275 (Servicio de Hidrografía Naval Argentino) y puntos altimétricos de la costa (Instituto Geográfico Nacional, Argentina), con la función Kriging ordinario. A partir del mapa interpolado de profundidades se construyó el mapa de pendiente de fondo asignándole a cada píxel la pendiente máxima observada entre este y los 8 píxeles vecinos. Los mapas de distancia a la costa y distancia a los apostaderos se generaron calculando para cada píxel del área marítima del golfo la mínima distancia recta a estas características geográficas. Todas estas tareas se realizaron en un sistema de información cartográfica diseñado previamente para el área de estudio (Schneider, 2009) y en todos los casos se utilizó la resolución y extensión espacial de las imágenes de TSM.

2.4.4. Análisis de Variables Ambientales

La identificación de las relaciones o asociaciones entre la ocurrencia de las especies y el conjunto de variables ambientales seleccionadas a priori (Objetivo 2a) se realizó a través de análisis estadísticos del programa Maxent. Este programa realiza una serie de análisis paralelos a la construcción del modelo de distribución que permiten, entre otras cosas, evaluar qué variables ambientales condicionan más la distribución geográfica de la especie bajo estudio. En el presente trabajo se utilizó el *Índice de importancia de permutación*, el cual es una medida de cómo contribuye cada variable ambiental al ajuste del modelo final. La contribución de cada variable se determina permutando aleatoriamente los valores de esta variable sobre los puntos de entrenamiento (presencias y pseudo-ausencias) y midiendo el decrecimiento resultante del AUC. Una disminución grande en los valores de AUC indica que el modelo es altamente dependiente de esa variable. Durante el procedimiento de cálculo del programa, los valores del *índice de importancia de permutación* son normalizados para que expresen la contribución en porcentajes (Phillips, 2012).

El programa Maxent también permite analizar las curvas de respuesta de cada variable ambiental. Estas curvas permiten evaluar la forma en que cada variable afecta a las predicciones del modelo. Es decir, muestran como cambian los valores de predicción en función de los valores de cada variable ambiental. Maxent genera estas curvas construyendo un nuevo modelo de distribución para cada variable ambiental. Aunque en el modelo final la forma real en que cada variable afecta a la distribución no es posible de ser evaluada (el modelo final resultante incluye todas las varias variables, transformaciones de

las mismas y/o de diferentes interacciones entre ellas), las curvas de respuesta individuales nos confieren una aproximación confiable. A los fines prácticos del presente trabajo, para cada especie solo se analizaron las curvas de respuesta de las principales variables ambientales que contribuyeron en mayor medida al modelo predictivo final.

3. DELFINES COMUNES Y OSCUROS

3.1. Introducción

El presente capítulo aborda conjuntamente la distribución de los delfines oscuros *L. obscurus* y comunes *D. delphis*. El estudio comparativo permite evaluar las diferentes estrategias de uso de un mismo ambiente, o diferencias de nicho, por parte de dos especies con similares tamaños, morfologías e historias de vida. En el caso de los delfines, este tipo de estudios han sido de creciente interés en las últimas décadas hasta tal punto que algunos investigadores han convenido en tratarlos como una rama particular dentro del campo de la investigación de cetáceos, denominándola “ecología de delfines simpátricos” (*Dolphin Sympatric Ecology*; Bearzi, 2005; Parra, 2006).



Figura 3.1. Delfines oscuros (izquierda) y delfín común (derecha) fotografiados en el GSM.

El estudio de la ecología de delfines simpátricos requiere de un enfoque integrado de diferentes variables de nicho evaluadas simultáneamente. Los métodos utilizados para diferenciar los nichos son diversos e incluyen entre otros a los análisis de solapamiento trófico (estudios de contenidos estomacales y/o de isótopos estables), análisis de metales pesados y evaluación de hábitat (incluyendo modelado de hábitat; Bearzi, 2005; Kiszka *et al.*, 2011). Sin embargo, la información que se dispone actualmente acerca de la ecología de los delfines simpátricos es escasa en comparación con la información disponible para otras especies con grandes cerebros (especies terrestres como los primates), e incluso muchas asociaciones de diferentes especies de delfines no han sido aún descritas o estudiadas en detalle (Bearzi, 2005).

Precisamente, una de las asociaciones de delfines que no han sido bien estudiadas aún es la de los delfines oscuros y delfines comunes. La distribución de los delfines oscuros se restringe a las aguas templadas circumpolares y frío-templadas del Hemisferio Sur (Crespo *et al.*, 1997a; Cipriano y Webber, 2010). En Sudamérica, esta especie se encuentra sobre ambos océanos, el Atlántico y el Pacífico. Sobre el Atlántico, los registros de delfines oscuros se distribuyen desde el paralelo 36°S hasta el paralelo 55°S, y desde la costa hasta el borde del talud, esto es, prácticamente toda la Plataforma Continental Argentina -PCA-

(Crespo *et al.*, 1997a). Sin embargo, varios estudios coinciden en que esta especie es común en el sector costero comprendido entre Mar del Plata (38°S) y la zona central de la Patagonia Argentina (47°S), y que por fuera de estos límites su presencia sería rara u ocasional (Crespo *et al.*, 1997a; Schiavini *et al.*, 1999b; Cipriano y Webber, 2010; Garaffo *et al.*, 2011). Dentro del área de estudio los delfines oscuros son frecuentes a lo largo de todo el año principalmente en el GSJ. En este golfo durante el período 1974-1976 se desarrollaron los primeros estudios sobre su etología, ecología y distribución en la región patagónica (Würsig y Würsig, 1980; Würsig y Bastida, 1986). En los últimos años, a partir de diversos estudios, conducidos principalmente en el Golfo Nuevo (GN), se ha avanzado considerablemente en el conocimiento del comportamiento, la selección y el uso de hábitat y otros aspectos ecológicos de los delfines oscuros en esta región (Garaffo *et al.*, 2007; Crespo y Dans, 2008; Dans *et al.*, 2008; Degradi *et al.*, 2008; Garaffo *et al.*, 2010; Garaffo *et al.*, 2011).

Por su parte, el delfín común es una especie ampliamente distribuida que habita en aguas templadas, subtropicales y tropicales alrededor del mundo (Perrin, 2002). Sobre la costa este de Sudamérica (al sur del Caribe), la distribución de esta especie estaría comprendida entre los paralelos 20°S y 43°S (Jefferson *et al.*, 2009; Tavares *et al.*, 2010). En Argentina los delfines comunes son frecuentes frente a las costas de Buenos Aires y Norte de Patagonia (González, 1990b; Crespo *et al.*, 2000; Bastida y Rodríguez, 2003; Garaffo *et al.*, 2011). En el GSM esta especie se encuentra presente durante todo el año y ocuparía preferentemente el sector noroeste de este golfo (González, 1990b; Svendsen *et al.*, 2008a). Sin embargo, en la región patagónica, es poco el conocimiento que se tiene sobre la distribución y ecología de esta especie en comparación con el delfín oscuro.

La coocurrencia de delfines oscuros y delfines comunes en un mismo espacio geográfico ha sido reportada para Nueva Zelanda (Bräger y Schneider, 1998; Cipriano y Webber, 2010), sur del Perú (García-Godos *et al.*, 2004; Heinrich *et al.*, 2010) y en la provincia de Buenos Aires y norte de Patagonia (incluido el GSM) en Argentina (Crespo y Dans, 2008; Svendsen *et al.*, 2010; Romero *et al.*, 2012). En esta última región, recientes estimaciones poblacionales evidencian que ambas especies son muy abundantes en su área de simpatria. Aunque preliminares, estas estimaciones sugieren una población de 13.438 delfines oscuros para la costa norte de Patagonia (43°50'S a 41°10'S), 4.756 delfines oscuros para la costa Bonaerense (41°10'S a 32°20'S), 8.959 delfines comunes en el norte de Patagonia (casi exclusivamente el GSM) y 5.284 delfines comunes en la costa Bonaerense (Crespo y Dans, 2008). En el norte de Patagonia, las dos especies presentan sus dietas solapadas, lo que sugiere un importante solapamiento del nicho trófico (Romero *et al.* 2011).

Por otro lado, en Patagonia ambas especies están sujetas a interacciones antrópicas. La captura incidental en redes de arrastre (en mayor medida redes de arrastre de media agua) fue reportada para ambas especies principalmente sobre la PCA, aunque también se cuenta con eventuales registros de capturas incidentales en redes de arrastre de fondo y de media agua dentro del GSM (Crespo *et al.*, 2000; Romero *et al.*, 2012). El turismo, específicamente el avistaje de delfines desde embarcaciones, es otra de las actividades humanas que tendría un importante impacto en las poblaciones de delfines. A lo largo de la costa Patagónica, el avistaje turístico de pequeños cetáceos se ha incrementado notablemente en las últimas décadas y el efecto de esta actividad ya ha sido evaluado sobre los delfines oscuros en el Golfo Nuevo (42°20'S a 42°50'S, 64°20'W a 65°00'W). Uno de los resultados más relevantes de esta evaluación es que las embarcaciones de avistaje producen la ruptura de los grupos de alimentación de los delfines oscuros (Dans *et al.*, 2008). Puesto que los delfines comunes poseen una estrategia similar de alimentación, es probable que se vean afectados de la misma manera que los delfines oscuros. En el GSM el avistaje turístico de cetáceos es una actividad incipiente, por lo que resulta necesario tener un importante conocimiento de los patrones de distribución y uso de hábitat de los delfines en este golfo previo a que la actividad se desarrolle fuertemente.

En base a la información disponible para las dos especies de delfines en la región patagónica se propusieron las siguientes hipótesis centrales de trabajo: a) Los hábitats más propicios para los delfines comunes se encuentran sobre la región norte del área de estudio y esta distribución está asociada a la masa de agua cálida de este sector b) Los hábitats más propicios para los delfines oscuros se encuentran sobre la región sur del área de estudio, principalmente sobre el GSJ, y esta distribución está asociada a la masa de agua fría de este sector, c) existe un solapamiento espacial que se corresponde con el solapamiento trófico observado entre ambas especies y d) el patrón estacional de formación y ruptura del frente térmico del GSM produce un cambio en los patrones de distribución de ambas especies y de sus áreas de solapamiento.

En función de estas hipótesis y bajo el contexto planteado en los párrafos anteriores los objetivos específicos del presente capítulo fueron a) comparar los patrones de uso de hábitat de los delfines comunes y oscuros a través de la caracterización de los grupos de ambas especies y de su patrón de ocurrencia estacional, b) construir y evaluar modelos de distribución para cada especie tanto en la época en que el frente térmico se encuentra formado como en la época en que no se encuentra presente, c) a partir de estos modelos inferir qué variables ambientales, del conjunto seleccionado a priori, condicionan o determinan en mayor medida las distribuciones de cada especie en el área de estudio, d) estimar el solapamiento espacial entre estas dos especies a partir de los modelos de

distribución construidos, e) caracterizar y comparar las hábitats más favorables para cada especie con las condiciones ambientales de toda el área de estudio y de las áreas de solapamiento, y f) a partir del análisis integral de todos los resultados inferir mecanismos ecológicos subyacentes a los patrones observados.

3.2. Metodología

3.2.1. Fuente de datos y caracterización de grupos

Los datos de ocurrencia de delfines oscuros y comunes utilizados en el presente capítulo provienen de diferentes relevamientos conducidos en el período 1983-2011 (ver Metodología General). La información registrada en cada avistaje durante los diferentes relevamientos incluye especie, fecha, posición geográfica, composición social (excepto en los relevamientos aéreos y en muchos avistajes ocasionales), el número de individuos y el comportamiento predominante del grupo al momento del avistaje (solo en los relevamientos náuticos sistemáticos). En el presente trabajo se definió como “grupo de delfines” a todos los individuos en continua asociación entre ellos y que estuvieran comprendidos dentro del campo visual de los observadores (Bearzi, 2003). Cuando se observaron individuos de delfines comunes y delfines oscuros a una distancia menor a 100 m los mismos fueron registrados como “grupos mixtos de especies” (Bearzi, 2003).

De acuerdo a su composición social los grupos de delfines de cada especie fueron clasificados como “adultos y juveniles” (A+J), “madres con crías” (cuando más del 80% de los individuos que componían el grupo eran madres con crías, M+C) y “grupos mixtos de adultos, juveniles y madres con crías” (Garaffo *et al.*, 2007). Para los análisis estadísticos el tamaño de grupo registrado en los relevamientos se asignó a una de las siguientes categorías: <10, 11-20, 21-50, 51-70, 71-100 y >100. El comportamiento predominante, actividad que realizan la mayoría de los individuos (> 50%) que componen el grupo (Mann, 1999), fue clasificada en una de las siguientes categorías: alimentación, traslado, socialización, descanso, natación errática (Degrati *et al.*, 2008) y aproximación a la embarcación. Durante la alimentación los delfines nadan rápidamente en círculo o en zigzag, rodeando al cardumen y manteniéndolo compacto y acorralado contra la superficie. Luego lo atraviesan en forma coordinada para capturar a los peces. La presencia de aves junto con el grupo de delfines o siguiéndolo, es también un buen indicador de este comportamiento. El traslado se define como la actividad en la que todos los individuos nadan en una dirección y a la misma velocidad. La socialización se caracteriza por la interacción entre los individuos del grupo, generalmente en la forma de contacto físico o persecuciones, con rápidos cambios de velocidad y con frecuentes cambios de dirección. En

el descanso los animales se encuentran flotando o nadando muy lentamente cerca de la superficie del agua. Cada individuo permanece en el lugar, saliendo a respirar en el mismo punto con el cuerpo orientado siempre en la misma dirección. En la natación errática los animales nadan lentamente con constantes cambios de dirección. La aproximación a la embarcación se registró cuando los delfines se detectaron trasladándose en dirección a la plataforma de observación. En la mayoría de los casos los individuos permanecen un tiempo nadando junto a la misma.

Se caracterizaron y compararon los grupos de cada especie en cuanto a tamaño, composición social y comportamiento predominante, en dos épocas del año (situaciones oceanográficas, ver siguiente sección). Las comparaciones entre especies y entre épocas del año se realizaron con el test estadístico *Kolmogorov-Smirnov* para comparación de distribuciones de frecuencias, y con pruebas Chi cuadrado (χ^2) para tablas de contingencia.

3.2.2. Modelos de distribución

Se construyeron modelos de distribución para cada especie con el programa Maxent, y el mismo se configuró según los criterios mencionados en la metodología general (pág. 31). Las variables ambientales utilizadas fueron profundidad del fondo marino, pendiente del fondo, distancia a la costa, temperatura superficial del mar (TSM) y desvío estándar de la TSM (DE-TSM). La distribución de cada especie se modeló para dos estaciones del año que representan diferentes situaciones oceanográficas: la estación cálida (octubre a marzo), durante la cual se encuentra formado el frente termohalino que divide al GSM en dos masas de agua bien diferenciadas en cuanto a sus parámetros físicos, químicos y biológicos; y la estación fría (abril a septiembre), durante la cual no se observa el frente termohalino y prácticamente no existe diferenciación de masas de agua en el GSM (Williams *et al.*, 2010). Para modelar las distribuciones en cada estación se construyeron mapas de TSM y DE-TSM utilizando promedios climatológicos mensuales correspondientes a los meses que abarca cada período (Apéndice).

Los modelos se evaluaron con el índice AUC para el set de datos de testeo y para el set de datos de entrenamiento. La contribución de cada variable a los modelos se analizó mediante el *índice de importancia de permutación*. Se construyeron curvas de respuestas de las variables más importantes de cada modelo. Los tres análisis mencionados se realizaron con el programa Maxent (pág. 34).

3.2.3. Solapamiento espacial

Se compararon cuantitativamente las áreas de distribución predichas entre especies y entre estaciones, y se calcularon, para cada estación, las áreas de solapamiento espacial entre especies. A continuación se describe el procedimiento realizado para llevar a cabo dichos análisis.

La variable de respuesta del algoritmo Maxent es continua sobre toda el área de estudio, es decir, el método asigna a todas las celdas (píxeles) del área un valor de calidad de hábitat (Phillips y Dudík, 2008). Además, las áreas más desfavorables (donde se podría inferir que la especie no ocurre) no necesariamente son representadas por valores igual a cero, sino muy cercanos a este valor, y en general son muy pocos los píxeles que tienen un valor igual a cero o incluso muchas veces los modelos resultantes no presentan píxeles con este valor. En consecuencia, para poder comparar cuantitativamente las áreas de distribución predichas para cada especie y además poder calcular un área de solapamiento espacial entre ambas, es necesario seleccionar un umbral de corte acumulativo de calidad de hábitat. Este proceso implica transformar la variable de calidad de hábitat continua (resultante del modelo final de Maxent), en una variable discreta dicotómica que representa la presencia o ausencia de la especie en el área de estudio (Pearson, 2007). El umbral de corte es aquel valor de calidad de hábitat a partir del cual el área de estudio queda particionada en un área de presencia y en un área de ausencia. Existen diversos criterios para seleccionar el umbral, la mayoría de ellos se basan en indicadores de precisión derivados de la matriz de confusión (sensibilidad, omisión, etc.) y dependen de los objetivos o hipótesis de la investigación (Pearson, 2007).

La precisión de los modelos varía en función del umbral de corte seleccionado. Esto se debe porque a medida que aumenta el valor de predicción (variable respuesta continua) disminuye el área donde el modelo predice la presencia de la especie y aumenta el área donde predice su ausencia, y en consecuencia disminuyen las presencias observadas correctamente predichas por el modelo (disminuye la sensibilidad del modelo) y aumentan las ausencias (pseudo-ausencias en el caso de Maxent) correctamente predichas por el modelo (Pearson, 2007). En consecuencia, puesto que el objetivo del presente trabajo fue hacer una comparación entre diferentes modelos (de ambas especies y ambas estaciones), el primer criterio para seleccionar un umbral de corte fue obtener modelos que presentaran valores iguales o similares de precisión, es decir que fueran estadísticamente comparables. El segundo criterio fue que el umbral seleccionado arrojara un nivel alto de precisión para cada modelo.

En el presente trabajo se seleccionó a la sensibilidad (proporción de presencias observadas correctamente predichas por el modelo) como indicador de precisión del

modelo. Este índice fue seleccionado porque, para las especies estudiadas, solamente se poseen datos reales (observacionales) de su presencia y no de su ausencia. En consecuencia, en este caso el interés recae en maximizar el número de presencias observadas correctamente predichas por el modelo, más que en minimizar el número de pseudo-ausencias incorrectamente predichas por el modelo (la pérdida en la precisión de predicción de pseudo-ausencias no resulta altamente relevante) (Pearson, 2007).

El procedimiento de selección se realizó de la siguiente manera: 1) en primer lugar se calculó, con el programa estadístico SSPS, la sensibilidad para cada valor de calidad de hábitat de cada modelo (de cada una de las especies y para cada estación) utilizando todos los datos de presencia (datos de entrenamiento más datos de testeo), 2) para cada umbral se calculó la varianza entre los valores de sensibilidad de los 4 modelos (para cada especie y para cada estación) y 3) se seleccionó un umbral donde la sensibilidad de cada modelo fuese mayor a 0,5 (más del 50% de las presencias observadas correctamente predichas) y que al mismo tiempo la varianza de los valores de sensibilidad fuera baja o la menor (es decir un umbral para el cual los valores de sensibilidad sean muy similares entre los modelos).

Una vez que el umbral fue seleccionado, se calcularon y luego compararon entre especies y estaciones, las áreas predichas por cada modelo dicotómico. Luego, para cada estación, se calcularon las áreas de solapamiento totales y las áreas de solapamiento específicas (esto es, el área de solapamiento total dividida por el área total predicha de cada especie). Estas tareas se realizaron utilizando herramientas de ArcGIS 9.3 (ESRI®). Las áreas se compararon estadísticamente utilizando pruebas Chi-cuadrado para tablas de contingencia de 2x2.

Finalmente se caracterizaron y compararon las variables ambientales de las diferentes áreas calculadas y de toda el área de estudio utilizando gráficos de caja (mediana, cuartiles, máximo y mínimo) y test estadísticos de Kolmogorov-Smirnov para comparación de distribuciones de frecuencias.

3.3. Resultados

3.3.1. Caracterización de grupos

Se compilaron 302 registros de grupos de delfines comunes y 214 registros de grupos de delfines oscuros para toda el área de estudio durante el período 1983-2011 (Tabla 3.1). De estos grupos, 25 correspondieron a grupos mixtos de ambas especies, de los cuales 17 fueron observados durante la estación cálida y 8 durante la estación fría. No se compararon

estadísticamente las características de los grupos mixtos entre estaciones debido al bajo tamaño muestral.

Tabla 3.1. Número total de registros de grupos de delfines obtenidos durante relevamientos sistemáticos y ocasionales, y número de localidades diferentes (registros sin repetición) utilizados en los modelos de distribución.

Especie	Estación	N° Registros		N° Localidades usadas en los modelos
		Oportunísticos	Sistemáticos	
<i>Delphinus delphis</i>	Fría	80	46	110
	Cálida	38	138	148
<i>Lagenorhynchus obscurus</i>	Fría	12	85	72
	Cálida	9	108	93

Las distribuciones de frecuencia de las categorías de tamaño de grupo fueron similares entre estaciones para cada especie, y entre especies para la estación fría (KS, $D = 0,0$; $P > 0.01$, en las tres comparaciones de a pares; Fig. 3.2). Para la estación cálida las distribuciones de frecuencia del tamaño de grupo fueron diferentes entre las dos especies (KS, $D = 0,2$; $P < 0.01$). En las dos estaciones del año los delfines oscuros y los delfines comunes presentaron tamaños de grupo de menos de 10 individuos a más de 100 individuos. Para los delfines comunes en ambas estaciones y para los delfines oscuros en la estación fría, los grupos con 10 o menos individuos representaron alrededor del 60% del total de grupos observados, mientras que para los delfines oscuros en la estación cálida esta categoría representó el 80% de los grupos observados (Fig. 3.2). Los grupos mixtos de ambas especies también presentaron tamaños de grupos de menos de 10 a más de 100 individuos y los grupos de 10 o menos individuos fueron los más frecuentemente observados (43%). En promedio, los grupos mixtos estuvieron compuestos por un 68% de delfines comunes y un 32% de delfines oscuros.

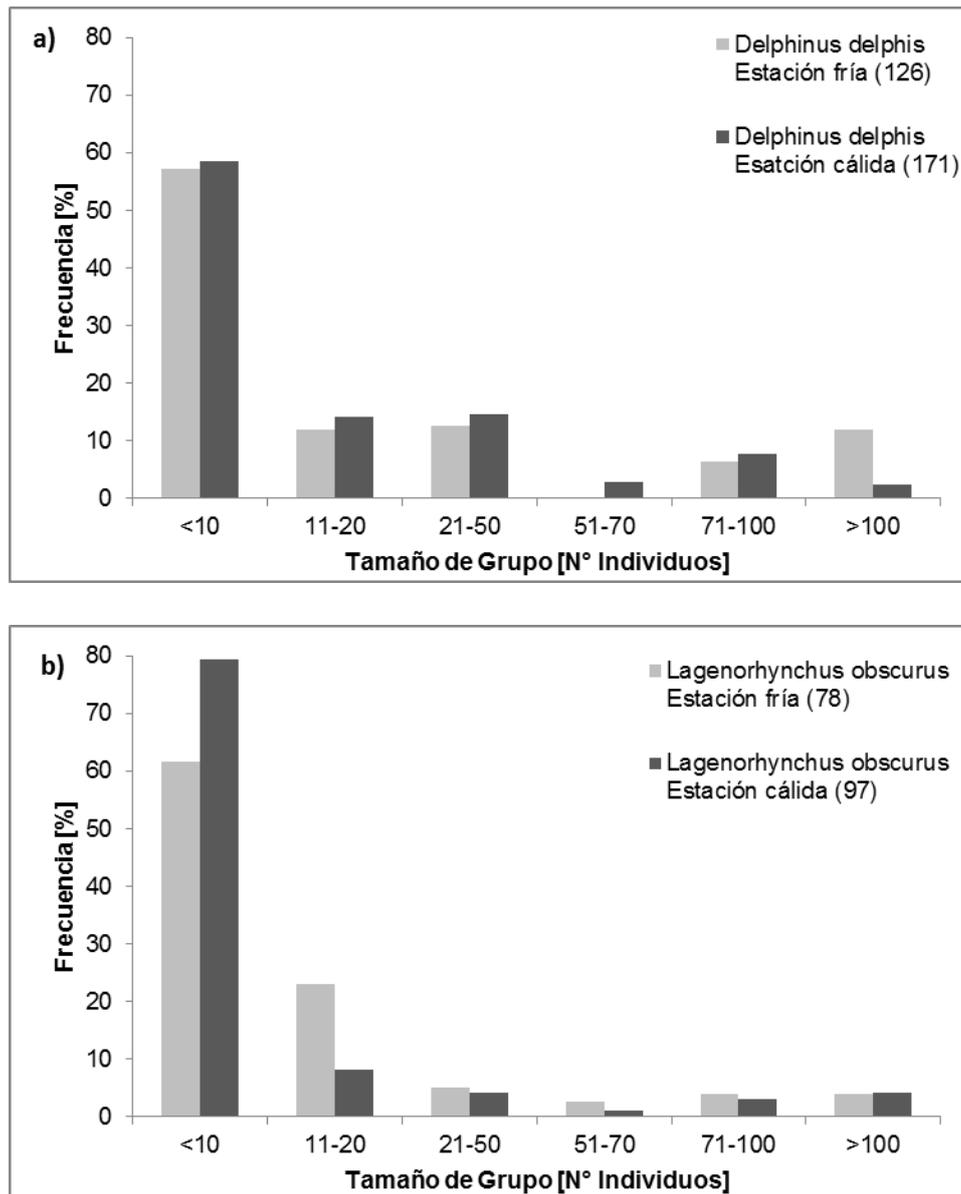


Figura 3.2. Distribuciones de frecuencia de categorías de tamaño de grupo para a) delfines comunes y b) delfines oscuros. Entre paréntesis se indica el número de grupos.

En las dos estaciones del año las distribuciones de frecuencia de la composición social de los grupos fueron similares entre las especies ($\chi^2 = 1.2$, d.f. = 2, $P > 0.01$ para la estación fría; $\chi^2 = 3.9$, d.f. = 2, $P > 0.01$ para la estación cálida; Fig. 3.3). Para ambas especies los grupos en los que se observaron madres con crías (A+J+McC y McC) fueron más frecuentes en la estación cálida que en la estación fría (Fig. 3.3). Sin embargo solo se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la composición social entre estaciones en el caso de los delfines comunes ($\chi^2 = 1.9$, d.f. = 2, $P > 0.01$ para delfines oscuros; $\chi^2 = 11.1$, d.f. = 2, $P < 0.01$ para delfines comunes). Todos los grupos mixtos de especies estuvieron compuestos por adultos y juveniles de ambas especies. En 7 de estos grupos se observaron

madres con crías de delfines comunes, y en otros dos grupos se observaron madres con crías de delfines oscuros. Nunca se observaron madres con crías de ambas especies en un mismo grupo.

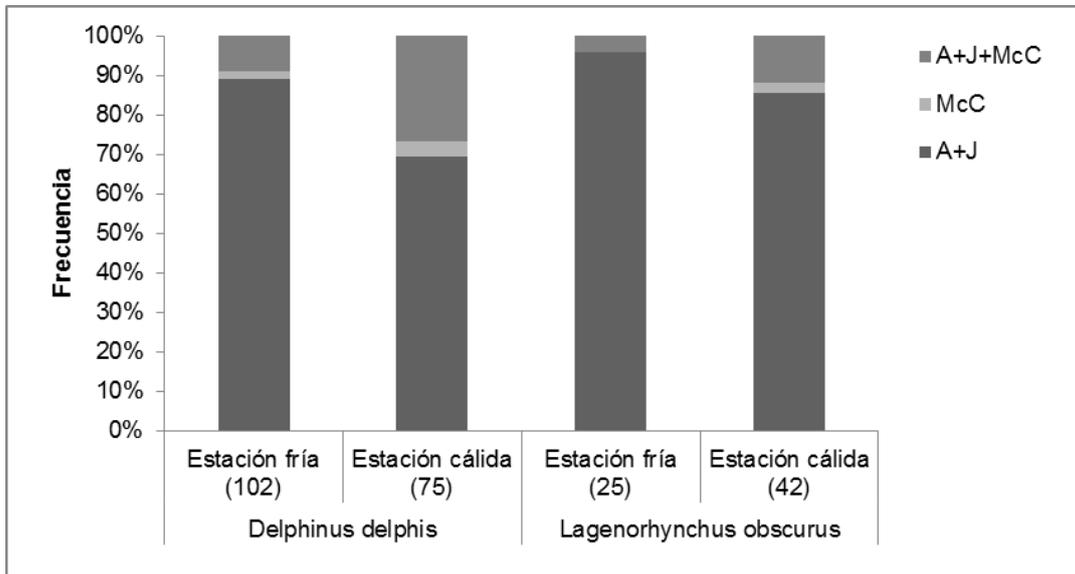


Figura 3.3. Composición social de los grupos de delfines comunes y oscuros en cada estación del año. Entre paréntesis se indica el número de grupos (n).

Para las dos especies de delfines y en ambas estaciones del año los comportamientos predominantes observados de los grupos fueron traslado, natación errática, alimentación y aproximación a la embarcación. El descanso y la socialización nunca fueron observados al momento del avistaje. La frecuencia relativa de observación de cada comportamiento fue diferente entre las estaciones para cada especie ($\chi^2 = 26.3$, d.f. = 3, $P < 0.01$ para delfines oscuros; $\chi^2 = 8.8$, d.f. = 3, $P < 0.05$ para delfines comunes; Fig. 3.4). En la estación fría, el traslado fue la actividad más frecuentemente observada en ambas especies, y en la estación cálida la aproximación a la embarcación fue la actividad más frecuente de ambas especies (Fig. 3.4). En el caso de los grupos mixtos la frecuencia observada de cada actividad fue: aproximación a la embarcación 52%, alimentación 22%, natación errática 17% y traslado 9%. Todas las actividades se observaron en ambas estaciones del año.

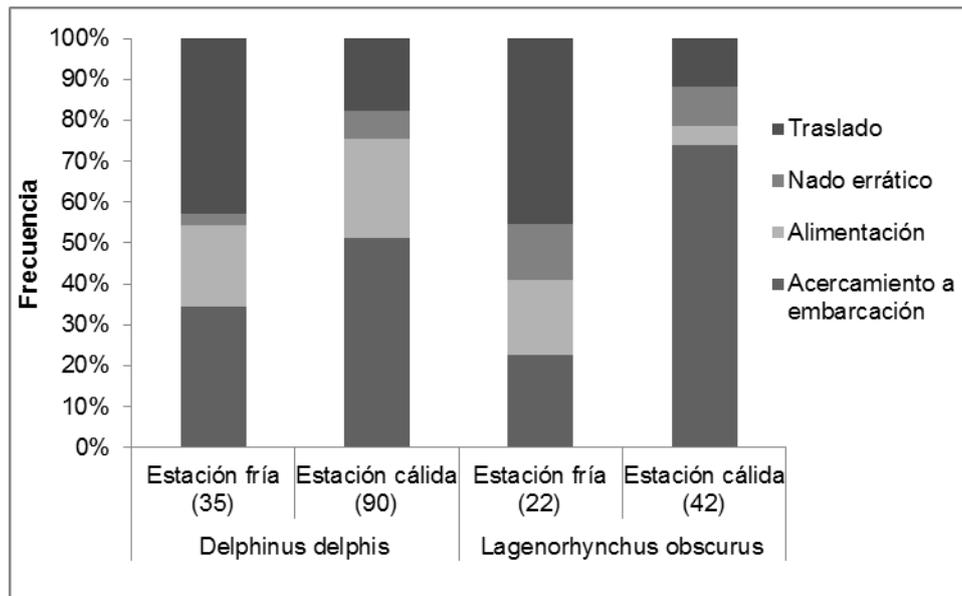


Figura 3.4. Comportamiento predominante al momento del avistaje de grupos de delfines comunes y oscuros en cada estación del año estudiada.

3.3.2. Modelos de distribución

Para los cuatro modelos construidos (un modelo por cada estación para cada especie) se obtuvieron valores del índice AUC mayores a lo esperado bajo una distribución al azar ($AUC > 0.5$ en todos los casos; Tabla 3.2). Los modelos resultantes predicen, en ambas estaciones, una distribución de ambientes con una calidad de hábitat media a alta ($> 0,4$) más restringida para los delfines comunes que para los delfines oscuros (Figs. 3.5 a 3.8). En ambas estaciones los hábitats de mejor calidad ($> 0,7$) de los delfines oscuros se encuentran predominantemente sobre la costa sur del área de estudio (Figs. 3.5 y 3.6), mientras que para los delfines comunes los hábitats de mejor calidad se encuentran predominantemente sobre el sector noroeste del GSM y separadas de la costa en ambas estaciones (Figs. 3.7 y 3.8).

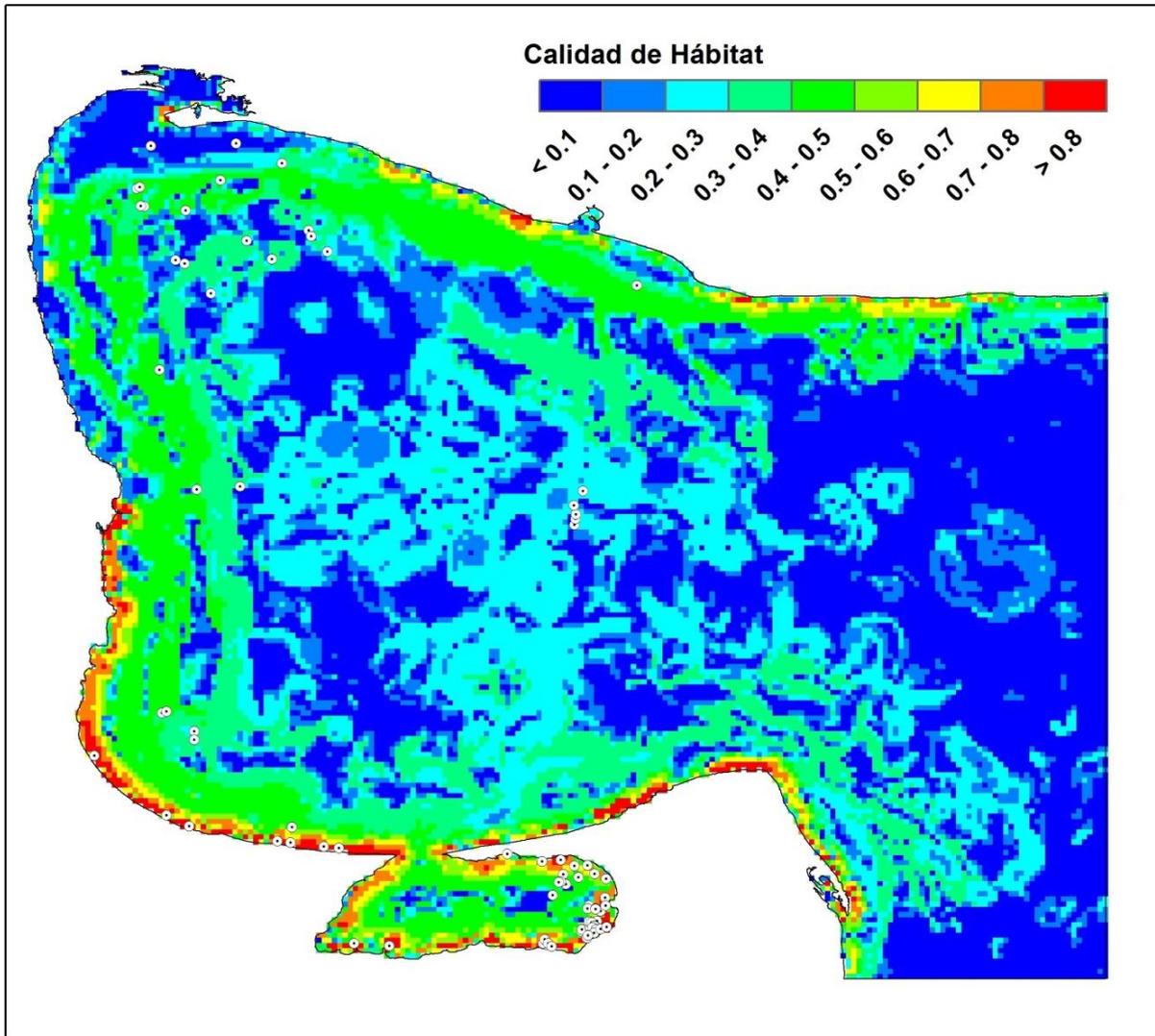


Figura 3.5. Mapa de distribución resultante del modelo Maxent para delfines oscuros en la estación fría. Los puntos indican los registros de presencia utilizados en el modelo.

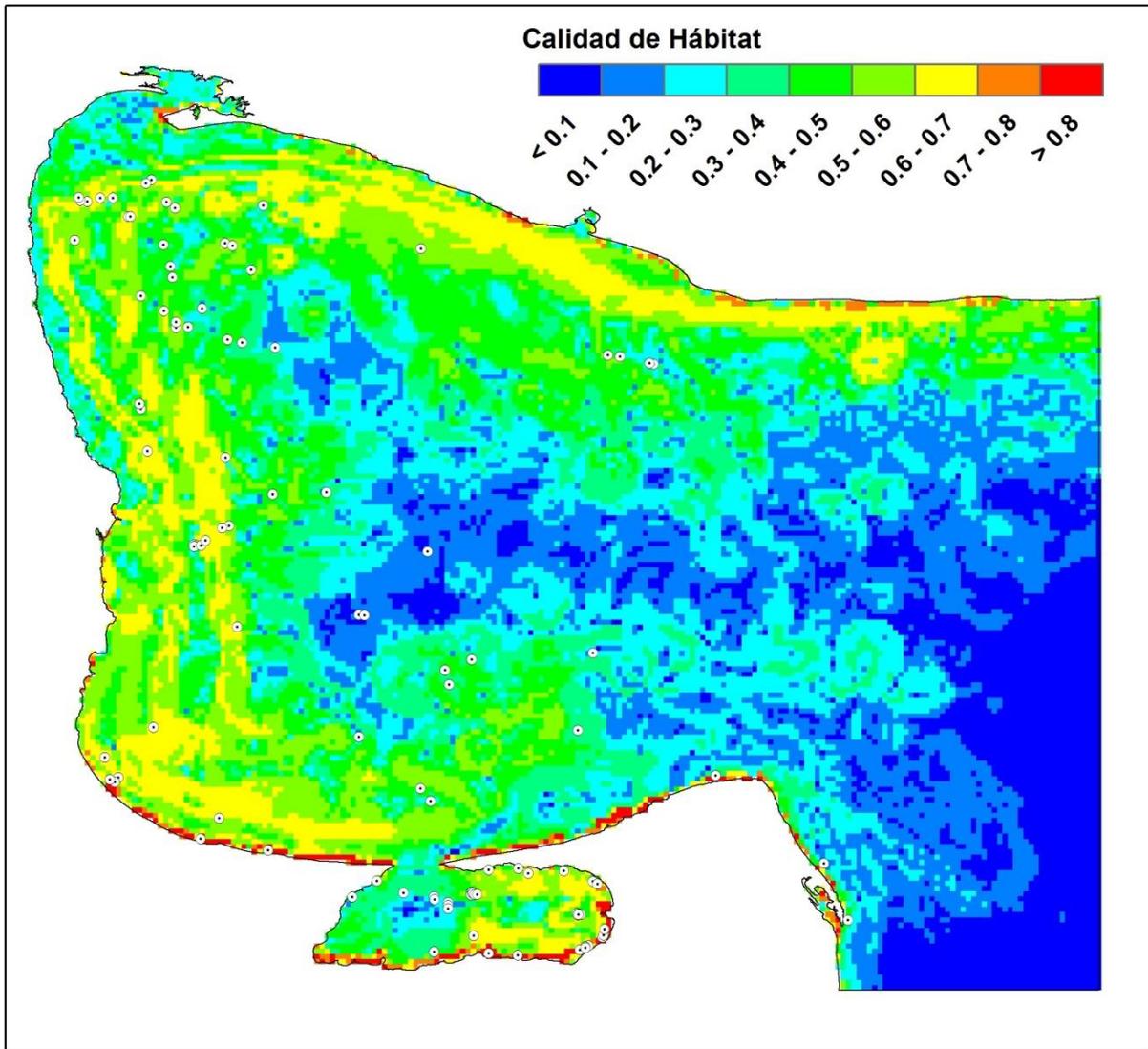


Figura 3.6. Mapa de distribución resultante del modelo Maxent para delfines oscuros en la estación cálida. Los puntos indican los registros de presencia utilizados en el modelo.

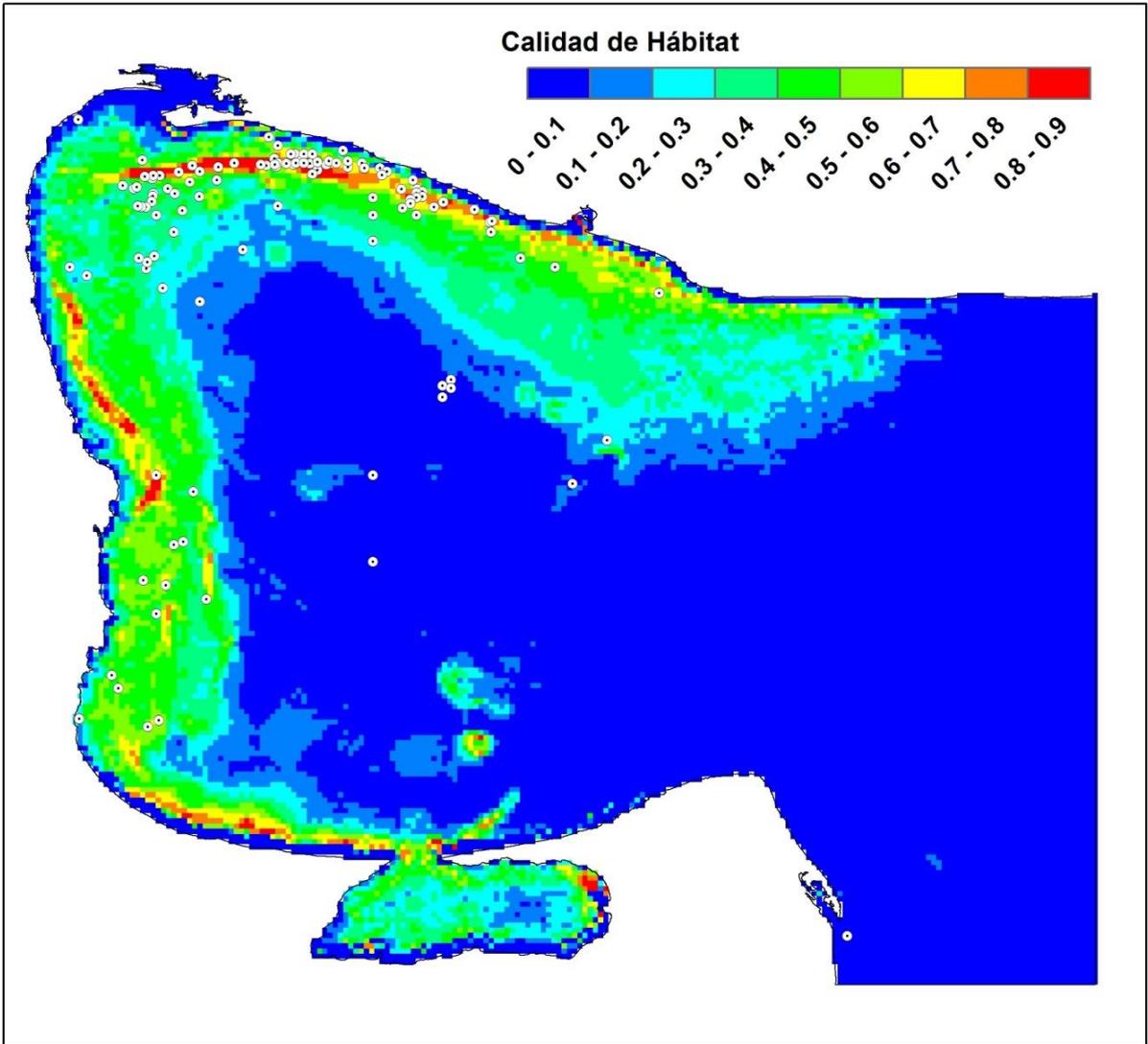


Figura 3.7. Mapa de distribución resultante del modelo Maxent para delfines comunes en la estación fría. Los puntos indican los registros de presencia utilizados en el modelo.

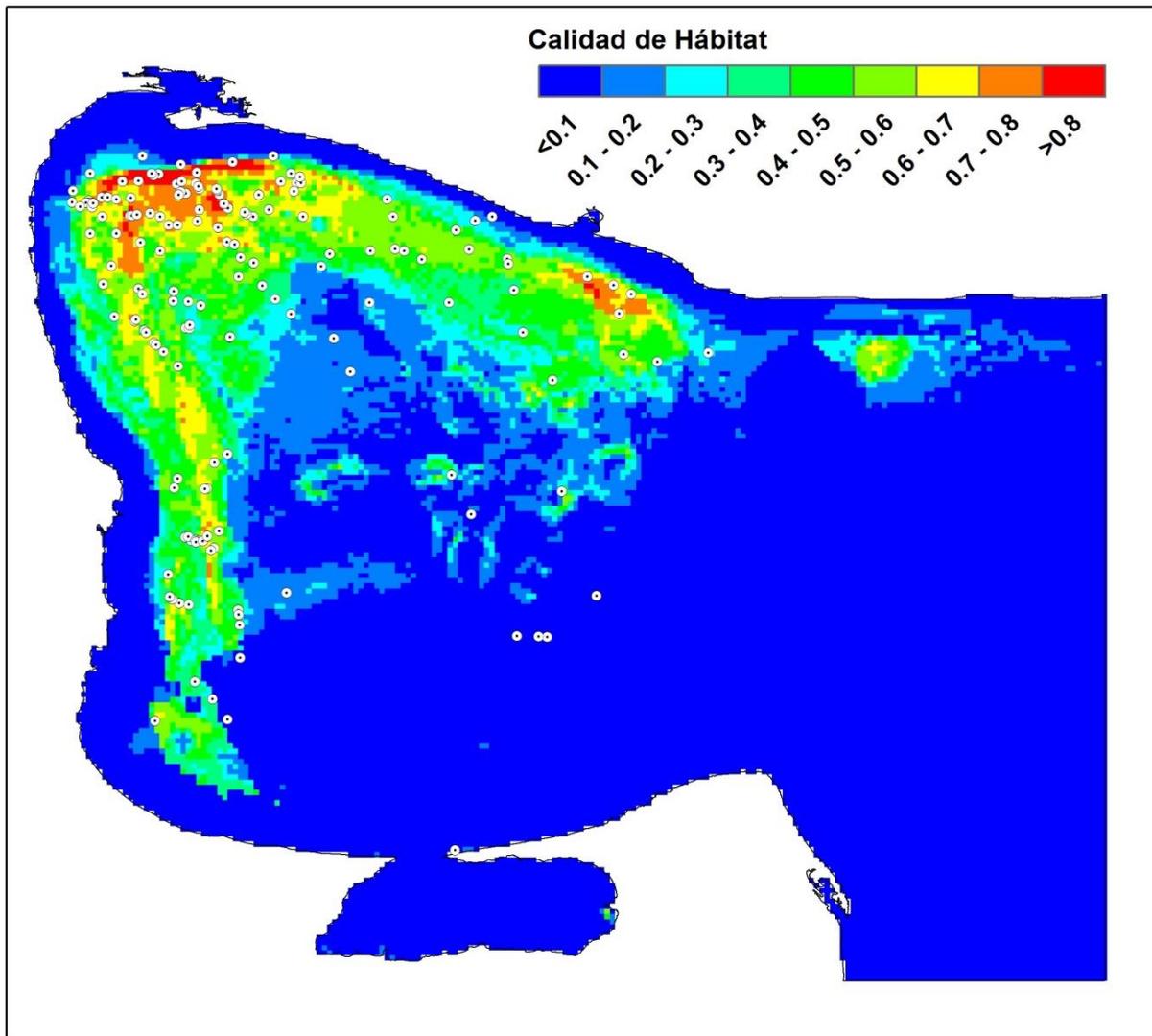


Figura 3.8. Mapa de distribución resultante del modelo Maxent para delfines comunes en la estación cálida. Los puntos indican los registros de presencia utilizados en el modelo.

Todas las variables ambientales contribuyeron al ajuste de los cuatro modelos (Tabla 3.2). Sin embargo el orden de importancia de las variables fue diferente para cada especie y para cada estación (Tabla 3.2). La variable más importante para los delfines comunes en la estación fría fue DE-TSM, seguida por la Profundidad; pero en la estación cálida las dos variables más importantes para esta especie fueron TSM en primer lugar y distancia a la costa en segundo lugar. Para los delfines oscuros, la distancia a la costa y la pendiente del fondo fueron las dos variables más importantes en las dos estaciones del año, siendo la distancia más importante que la pendiente en la estación fría y a la inversa en la estación cálida (Tabla 3.2).

Tabla 3.2. Valores de AUC e índice de Importancia relativa de cada variable ambiental para cada modelo construido. La variable de mayor importancia se resalta en negrita.

Especie	Estación	AUC		Importancia relativa				
		Entrenamiento	Testeo	Distancia	Pendiente	Profundidad	DE-TSM	TSM
<i>Delphinus delphis</i>	Fría	0,898	0,860	11,0	6,5	14,9	64,3	5,2
	Cálida	0,933	0,845	12,8	7,1	5,7	7,7	66,8
<i>Lagenorhynchus obscurus</i>	Fría	0,835	0,901	49,9	33,3	8,7	8,0	0,2
	Cálida	0,773	0,655	26,3	41,7	3,9	6,7	21,5

La distribución de los delfines comunes está fuertemente determinada por la variación de la TSM (DE-TSM) en la estación fría. La calidad de hábitat presenta un óptimo bien marcado (valor máximo) de 1,7 de DE-TSM, el cual es relativamente bajo (se encuentra en la primera mitad del rango de valores de esta variable; Fig. 3.9a). Por encima y por debajo de este valor la calidad de hábitat disminuye abruptamente. En la estación cálida, la distribución de los delfines comunes está mayoritariamente condicionada por la TSM media. Según esta variable, la calidad de hábitat estimada para los delfines comunes presenta un rango de valores óptimos entre los 17,3 y 18,7°C y un máximo a los 17,8°C (Fig. 3.9b). Por debajo de los 17,3°C la calidad de hábitat disminuye abruptamente, las áreas que presentan valores de TSM menores a los 17,3°C son predichas por el modelo como muy desfavorables. De los 17,8°C a los 18,7°C, la calidad de hábitat disminuye abruptamente desde el máximo de 0,6 hasta un valor de 0,3. A partir de los 18,7°C la calidad de hábitat disminuye suavemente a medida que la TSM media aumenta.

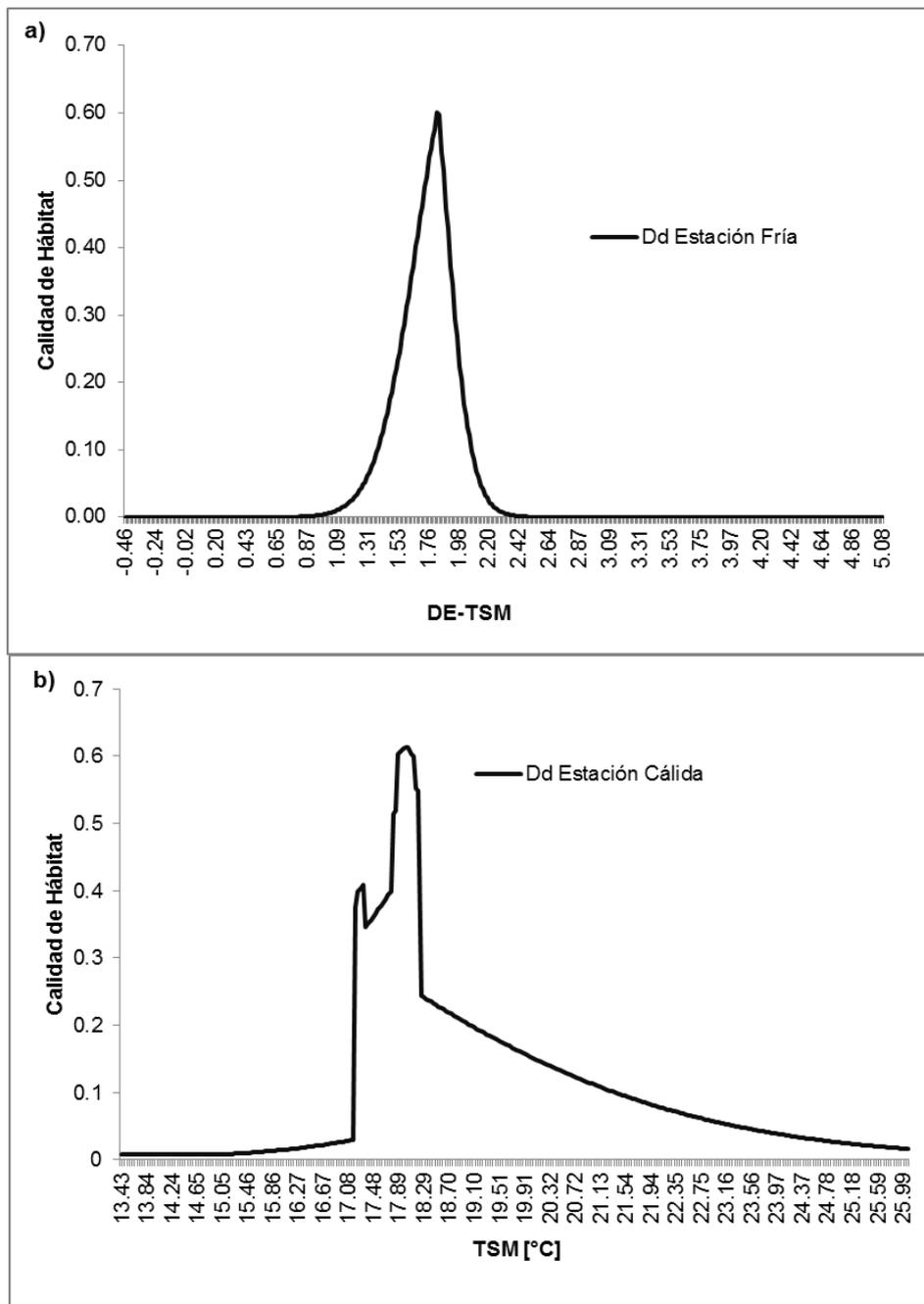


Figura 3.9. Curvas de respuesta de calidad de hábitat de delfines comunes a a) desvío estándar de la TSM (DE-TSM) en la estación fría y b) TSM en la estación cálida.

La distribución de los delfines oscuros está condicionada en gran medida por la distancia a la costa en la estación fría. En esta estación los mejores hábitats para los delfines oscuros se encuentran pegados a la costa (< 1 km; Fig. 3.10a), predominantemente en la región sur (como ya se describió anteriormente). A partir de esta distancia la calidad de hábitat disminuye gradualmente hacia las zonas más alejadas de la línea de costa (Fig. 3.10a). En la estación cálida, la distribución estimada de los delfines oscuros está mayormente condicionada por la pendiente del fondo. La curva de respuesta de esta

variable tiene forma de una campana ancha con un máximo a los $0,62^\circ$. Por debajo de este valor máximo la calidad de hábitat disminuye más abruptamente que por encima de este valor (Fig. 3.10b).

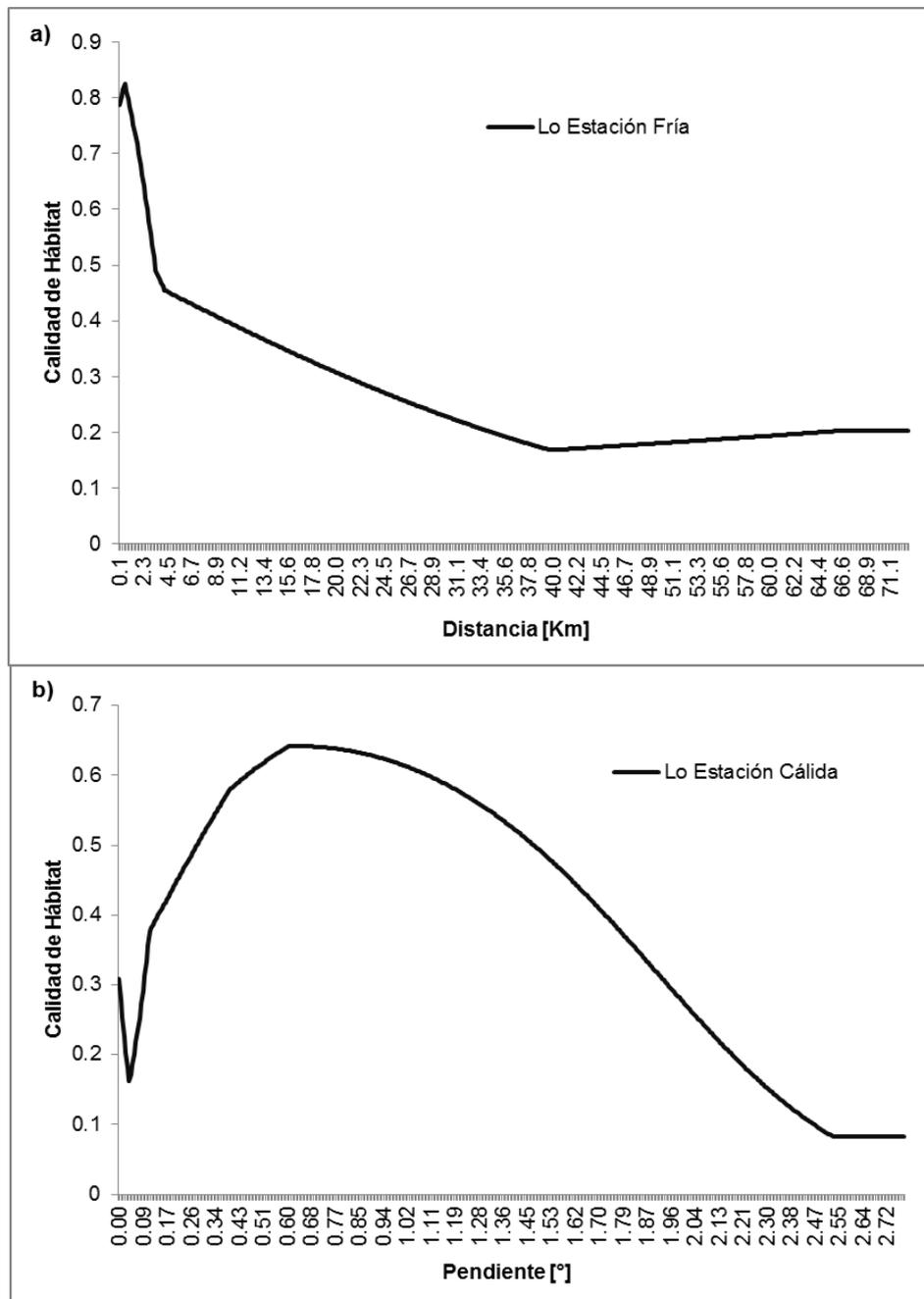


Figura 3.10. Curvas de respuesta de calidad de hábitat de delfines oscuros en función de a) distancia a la costa en la estación fría y b) pendiente del fondo en la estación cálida.

3.3.3. Solapamiento espacial

El umbral de corte seleccionado para comparar las áreas de distribución de las especies en cada estación fue 0,3. Con este umbral se obtuvieron al mismo tiempo valores altos y

similares de sensibilidad para los cuatro modelos (sensibilidad promedio = 0,84, varianza de la sensibilidad = $7,3 \cdot 10^{-5}$; Fig. 3.11). En la Tabla 3.3 se muestran los valores absolutos de superficie de las áreas totales de cada especie y de las áreas de solapamiento, y los valores porcentuales de solapamiento específico, estimados a partir del umbral seleccionado. En las dos estaciones estudiadas el área total estimada para los delfines oscuros fue mayor que el área total estimada para los delfines comunes ($\chi^2 = 323$, *d.f.* =1, $P < 0,01$ para la estación fría; $\chi^2 = 3.470$, *d.f.* =1, $P < 0,01$ para la estación cálida). El área estimada para los delfines comunes fue mayor en la estación fría que en la estación cálida ($\chi^2 = 152$, *d.f.* =1, $P < 0,01$). Por el contrario, para los delfines oscuros el área estimada fue mayor en la estación cálida que en la estación fría ($\chi^2 = 925$, *d.f.* =1, $P < 0,01$). En ambas estaciones las áreas totales de solapamiento fueron de similar tamaño ($\chi^2 = 0,01$, *d.f.* =1, $P = 0,9$) y los delfines comunes presentaron un mayor solapamiento específico que los delfines oscuros ($\chi^2 = 153$, *d.f.* =1, $P < 0,01$ para la estación fría; $\chi^2 = 1.632$, *d.f.* =1, $P < 0,01$ para la estación cálida). El solapamiento específico de los delfines comunes fue mayor en la estación cálida que en la estación fría ($\chi^2 = 55$, *d.f.* =1, $P < 0,01$) y el solapamiento específico de los delfines oscuros fue mayor en la estación fría que en la estación cálida ($\chi^2 = 371$, *d.f.* =1, $P < 0,01$). Las áreas totales de solapamiento presentan además una precisión alta para predecir los grupos mixtos de ambas especies (sensibilidad = 1 para los grupos mixtos observados en cada estación; Figs. 3.12 y 3.13).

En la estación fría el área de solapamiento abarcó una franja de mar cercana a la costa en su mayor parte, de 10 a 20 km de ancho aproximadamente, sobre los márgenes norte y oeste del GSM, y una franja de 1 a 5 km de ancho rodeando a la costa del GSJ (Fig. 3.12). Las zonas más profundas del área de solapamiento en la estación fría se ubicaron alrededor de la isobata de 150 m (Fig. 3.12). En la estación cálida el área de solapamiento estuvo más alejada de la costa, y se concentró en mayor medida en el sector noroeste del GSM (Fig. 3.13). La ubicación del área de solapamiento en esta época del año copió casi fielmente el área marítima comprendida entre las isobatas de 50 y 150 m de profundidad (Fig. 3.13).

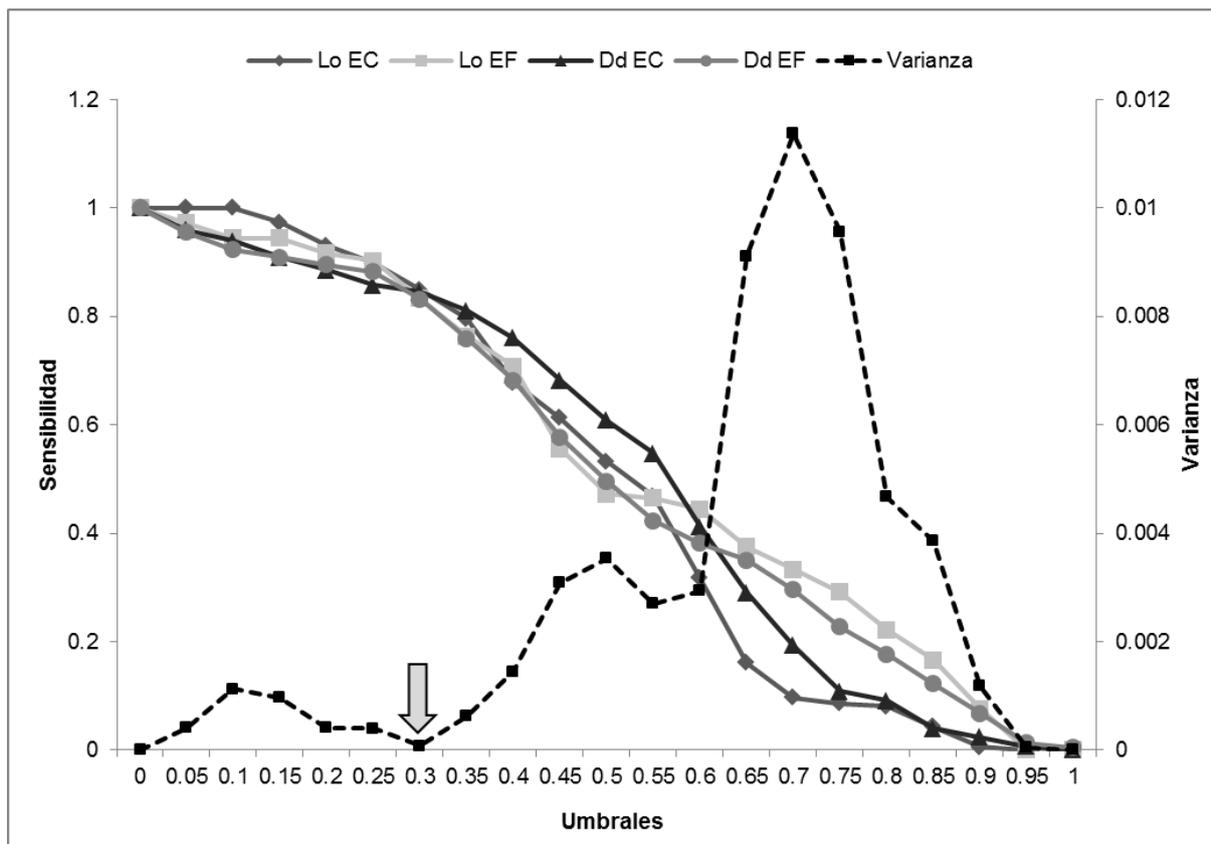


Figura 3.11. Curvas de sensibilidad para cada modelo y varianza de la sensibilidad entre los modelos para cada umbral (valores de predicción del modelo Maxent). Lo: *Lagenorhynchus obscurus*, Dd: *Delphinus delphis*, EC: estación cálida y EF: estación fría. La flecha indica el umbral seleccionado.

Tabla 3.3. Superficies totales de las áreas de distribución de cada especie y de las áreas de solapamiento total, y solapamiento específico espacial, estimados para el umbral de corte 0.3.

	Superficie Total estimada [km ²]		Solapamiento específico espacial [%]	
	Estación fría	Estación cálida	Estación fría	Estación cálida
<i>Delphinus delphis</i>	5.552	4.220	71,4	93,7
<i>Lagenorhynchus obscurus</i>	7.893	13.115	50,2	30,15
Área de solapamiento	3.966	3.955		

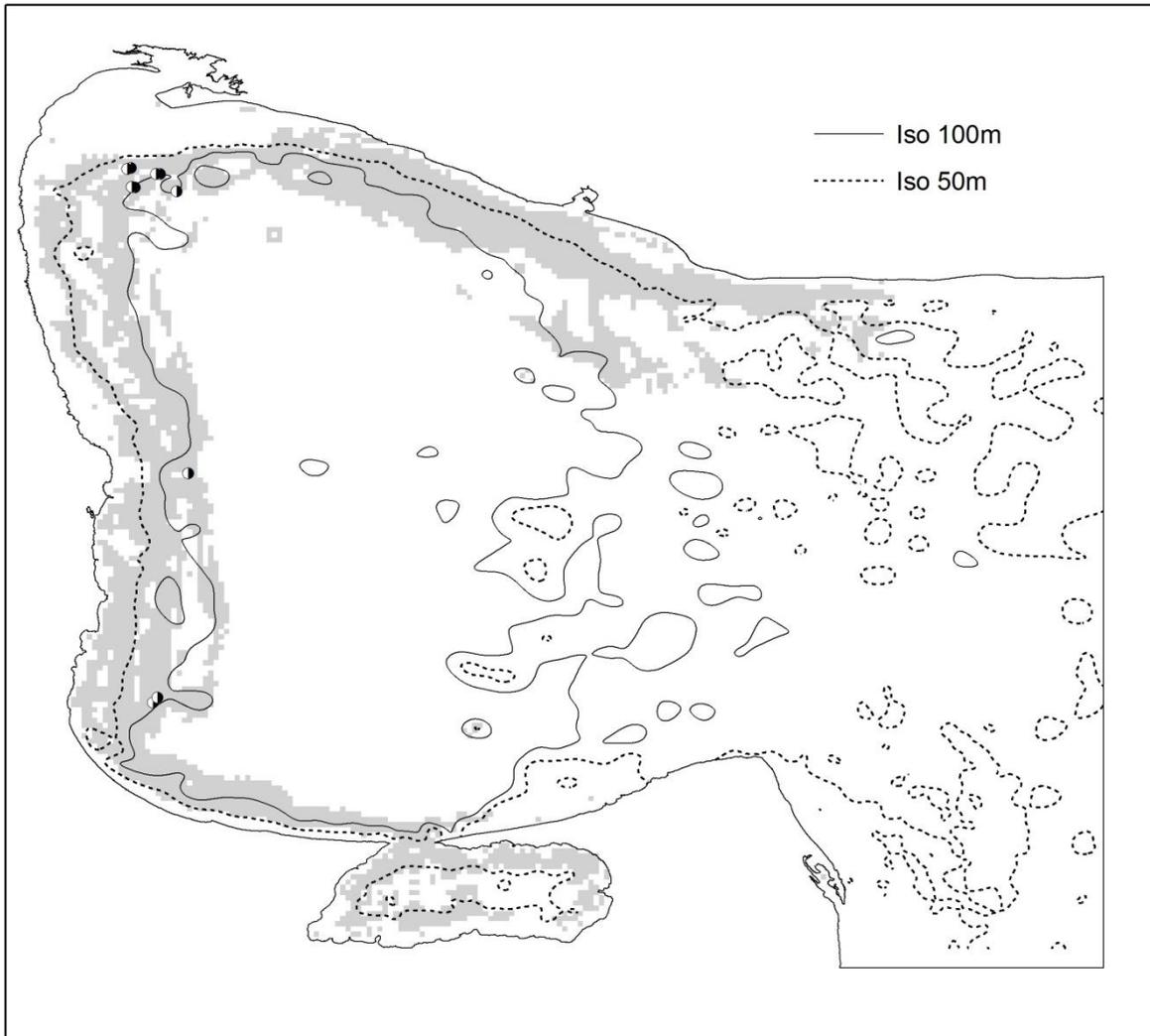


Figura 3.12. Distribución del área de solapamiento de delfines comunes y oscuros estimada para el umbral de corte 0.3, en la estación fría. Los puntos indican la localización de las manadas mixtas de ambas especies observadas en la estación fría.

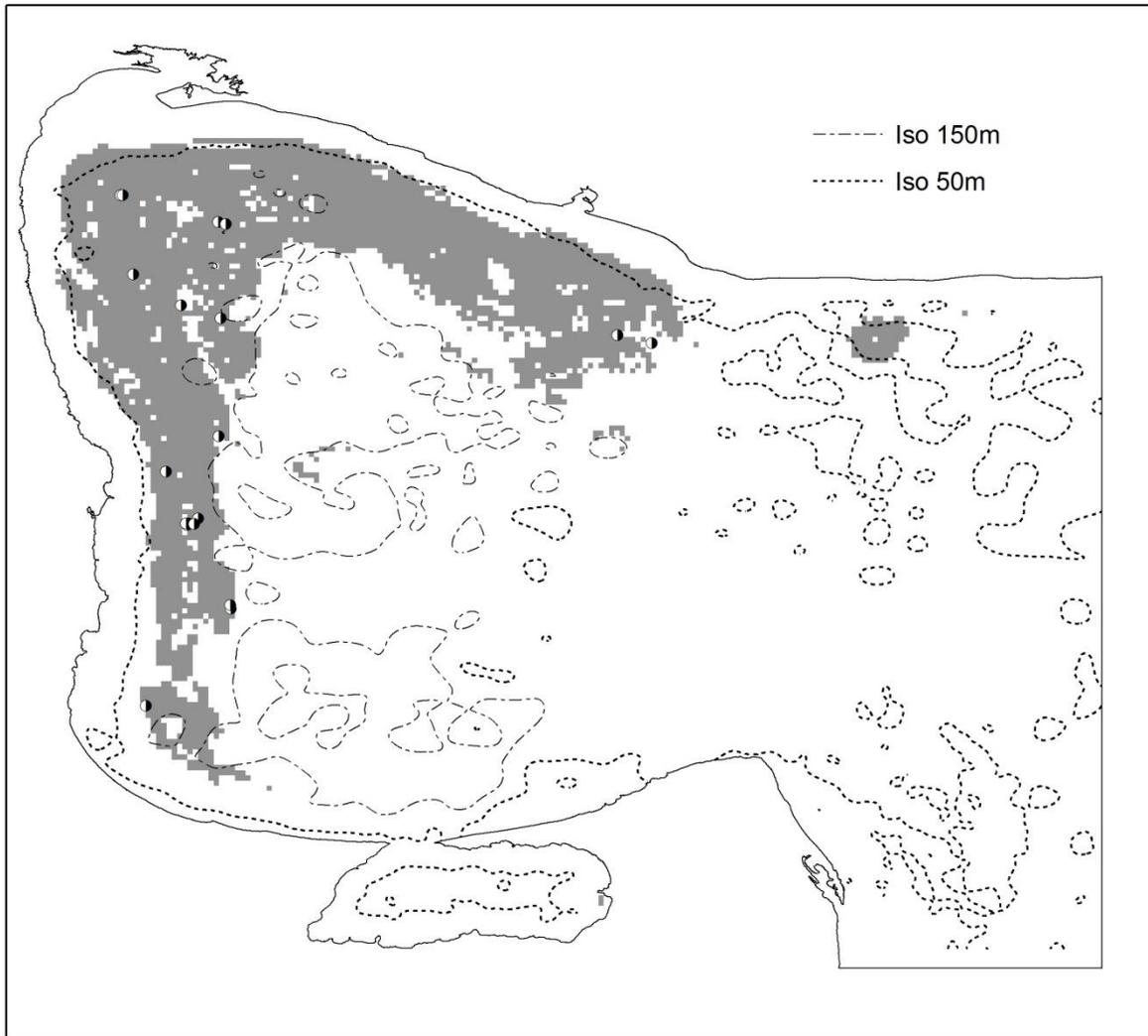


Figura 3.13. Distribución del área de solapamiento de delfines comunes y oscuros estimada para el umbral de corte 0.3, en la estación cálida. Los puntos indican la localización de las manadas mixtas de ambas especies observadas en la estación cálida.

En ambas estaciones, todas las distribuciones de frecuencia de las variables ambientales fueron estadísticamente diferentes entre el área total y las áreas predichas para cada especie (KS, $D > 0,08$, $P < 0,01$; en las 20 comparaciones de a pares; Figs. 3.14 y 3.15). Estas diferencias se deberían principalmente a que las áreas de distribución de cada especie presentan rangos más acotados de los parámetros ambientales que el área de distribución total, lo que cual se corresponde con las diferencias en las superficies entre estas áreas (Figs. 3.14 y 3.15). El mismo patrón se observa cuando se comparan las variables ambientales entre las áreas de distribución de las especies y con el área de solapamiento. En ambas estaciones, las áreas de distribución de los delfines oscuros presentan mayores rangos de los parámetros ambientales que las áreas de los delfines comunes y que las áreas de solapamiento (KS, $D > 0,1$, $P < 0,01$, en las 15 comparaciones de a pares; Figs. 3.14 y 3.15). En la estación cálida, los rangos de los parámetros

ambientales del área de los delfines comunes son prácticamente los mismos que el área de solapamiento (KS, $D < 0,01$, $P > 0,1$ para todas las variables excepto Pendiente: $D = 0,05$, $P < 0,01$; Fig. 3.15), lo cual se condice un alto valor de solapamiento específico (93,7%) de esta especie en esa época del año. En cambio, en la estación fría, las distribuciones de frecuencia de las variables ambientales son estadísticamente diferentes entre el área de los delfines comunes y el área de solapamiento (KS, $D > 0,1$; $P < 0,01$ para todas las variables excepto DE-TSM: $D = 0,02$, $P > 0,1$), lo cual se condice con un menor solapamiento específico de esta especie en esta época del año (71,4%).

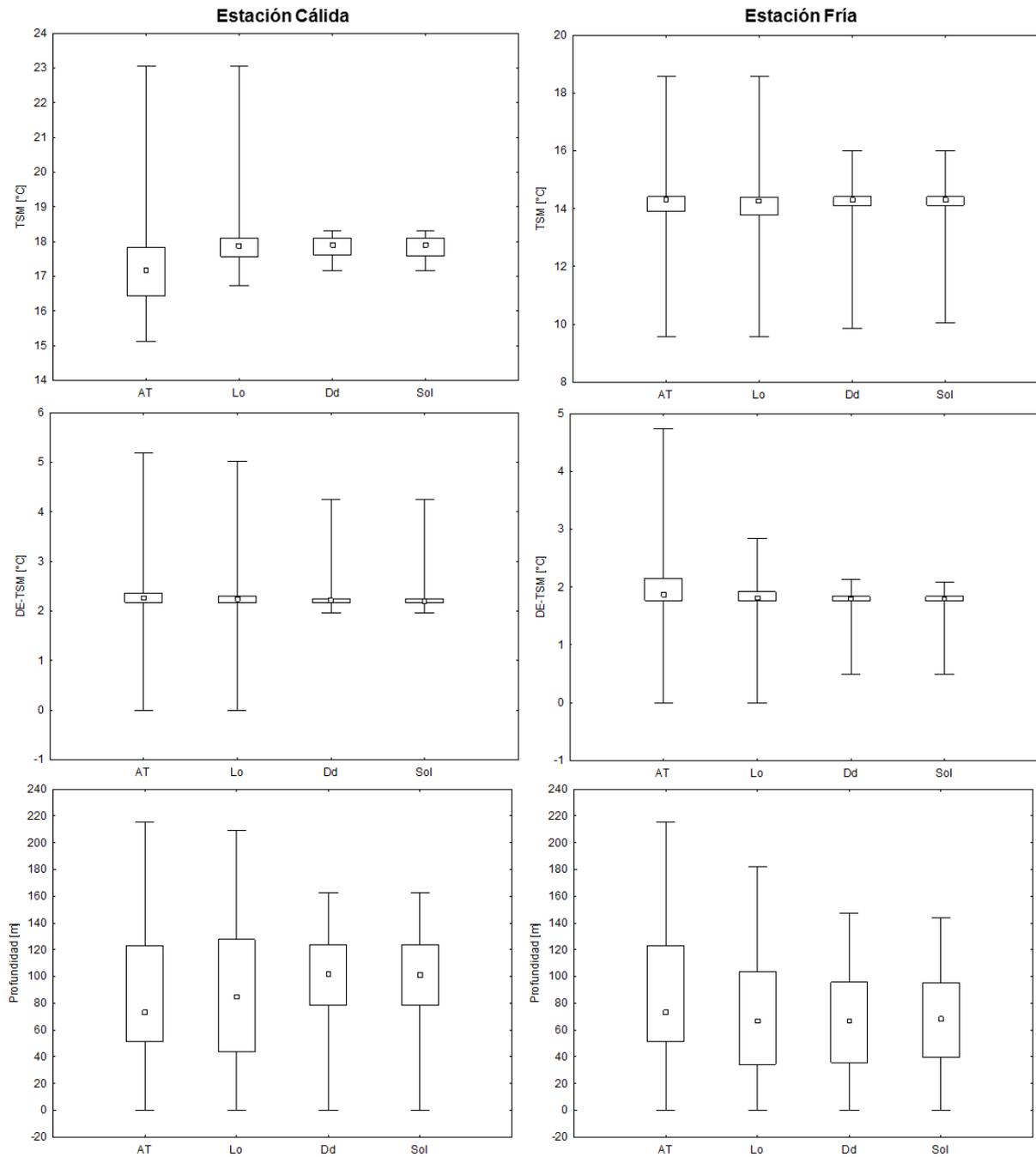


Figura 3.14. Gráficos de caja (mediana, percentiles y rango mínimo máximo) de temperatura superficial del mar (TSM), desvío estándar de TSM (DE-TSM) y profundidad del fondo del área total (AT), las áreas estimadas para los delfines oscuros (Lo) y los delfines comunes (Dd), y el área de solapamiento (Sol) para cada estación.

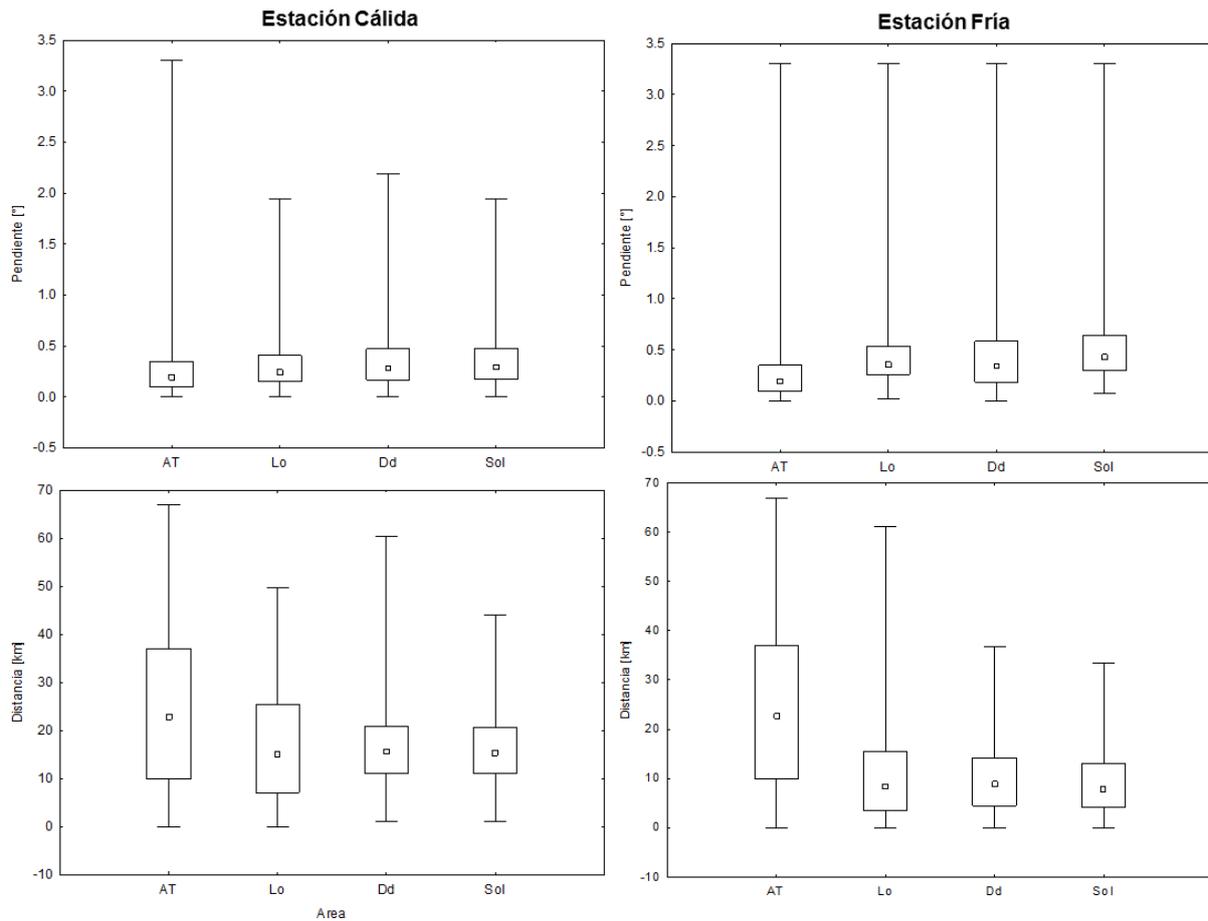


Figura 3.15. Gráficos de caja (mediana, percentiles y rango mínimo máximo) de pendiente del fondo y distancia a la costa, del área total (AT), las áreas estimadas para los delfines oscuros (Lo) y los delfines comunes (Dd), y el área de solapamiento en la estación cálida y en la estación fría.

3.4. Discusión

En el área de estudio los delfines comunes y oscuros se encuentran presentes a lo largo de todo el año. La presencia de manadas con crías en distintas épocas del año sugiere que ambas especies utilizan el área para reproducirse. Aunque el comportamiento de socialización (el cual está estrechamente asociado con la reproducción) no se observó al momento del avistaje, cabe señalar que en algunas ocasiones sí se observó este comportamiento cuando se permaneció un lapso más prolongado junto a los grupos de cada una de las especies. Incluso en estas pocas ocasiones también se observaron cópulas, lo cual evidencia el uso del área para reproducirse por parte de ambas especies. Por otro lado, tanto para los delfines comunes como para los oscuros, el área de estudio constituye una zona de alimentación. En las dos épocas del año estudiadas se observó el comportamiento de alimentación en las dos especies de delfines (23,2% y 9,4% del total de grupos en los que se registró el comportamiento de los delfines comunes y oscuros respectivamente).

Las características compartidas señaladas, sumado a la gran similitud que presentan en el patrón de tamaño de grupo y al hecho de encontrar manadas mixtas de ambas especies, sugiere que los delfines comunes y oscuros presentan estrategias similares de uso del área de estudio. Este patrón se ve reflejado en el solapamiento espacial estimado para las dos estaciones del año estudiadas. Sin embargo, el grado de solapamiento difiere según la especie y época del año, lo que apoya la hipótesis de que el patrón de formación y ruptura del frente térmico del GSM estaría condicionando la distribución de estas especies.

El grado de solapamiento específico espacial fue mayor para los delfines comunes que para los delfines oscuros, y esta diferencia fue más marcada en la estación cálida. En ambas estaciones el área de distribución estimada para los delfines comunes fue más chica que el área de distribución de los delfines oscuros, y esta diferencia tuvo como consecuencia una menor amplitud de las variables ambientales de las áreas de los delfines comunes respecto de las áreas de los delfines oscuros. Es decir, aunque los hábitats predichos para ambas especies en las dos estaciones del año fueron diferentes a las condiciones ambientales disponibles de toda el área de estudio, el hábitat de los delfines comunes difirió en mayor medida (o, lo que es lo mismo, el hábitat de los delfines oscuros es más similar a las condiciones ambientales disponibles). A su vez, las condiciones ambientales de las áreas de solapamiento son más similares al hábitat de los delfines comunes que al hábitat de los delfines oscuros.

A partir de estas diferencias se infiere que los delfines comunes realizan un uso más restringido de los recursos del área de estudio que los delfines oscuros y que la porción de nicho compartido es mayor para los primeros que para los segundos. En un estudio sobre la dieta de ambas especies en el norte de Patagonia (incluyendo el GSM) se encontró también un importante solapamiento trófico entre ambas especies (Romero, 2011). Incluso, los niveles de solapamiento de nicho estimados en ese estudio, a partir del solapamiento trófico específico, son muy similares a los estimados a partir del solapamiento espacial específico del presente trabajo: 91% y 38% son los valores del índice de solapamiento trófico específico para los delfines comunes y oscuros respectivamente (Romero, 2011); 82,5% y 40,1% son los valores de solapamiento espacial específico (promedio de ambas estaciones del año, ver Tabla 4) estimados en este trabajo para los delfines comunes y oscuros respectivamente. Es decir, tanto el enfoque espacial como el trófico indican un mayor solapamiento de nicho para los delfines comunes que para los delfines oscuros.

El solapamiento trófico de los delfines comunes y oscuros en el norte de Patagonia se debe en su mayor parte a que comparten como presa principal a la anchoíta (*Engraulis anchoita*). Este pez pelágico representó el 82,67% (índice de importancia relativa porcentual

(IRI%) de la dieta de los delfines comunes, y el 85,15% (IRI%) de la dieta de los delfines oscuros (Romero, 2011; Romero *et al.*, 2012). Estos resultados sugieren que las áreas de solapamiento de los delfines estimadas para el GSM podrían estar reflejando la distribución de la mayor concentración de anchoíta (o donde es más accesible para los delfines) en cada estación del año estudiada en el presente trabajo. Los cardúmenes de anchoíta son abundantes a lo largo de todo el año en el GSM (Madirolas y Castro Machado, 1997; Hansen, 2006; González, 2007) Según diferentes estimaciones la biomasa de este recurso en el GSM sería de 63.000 a 115.000 toneladas (González, 2007). Sin embargo, la información que se dispone sobre la abundancia y distribución de este recurso no es suficiente para correlacionarla con los datos de ocurrencia y modelos obtenidos en el presente trabajo. Las prospecciones de anchoíta y otras especies pelágicas se han realizado eventualmente en el área de estudio, en diferentes años, y cada prospección se realizó en una época y área diferente, lo cual dificulta estudiar los patrones de distribución espacial y temporal de la especie (Madirolas y Castro Machado, 1997; Hansen *et al.*, 2001; Buratti *et al.*, 2006; Hansen, 2006; González, 2007). Por otro lado, es sabido que la abundancia y la distribución espacio temporal de la anchoíta es altamente dinámica, pudiendo presentar importantes variaciones interanuales e intermensuales en cuanto a su abundancia y distribución horizontal e importantes cambios en su distribución vertical y grado agregación en el lapso de un día. Estas características imposibilitan la tarea de construir un modelo espacial preciso para esta especie, basado en datos de solo presencia y con coberturas de variables ambientales que resultan del promedio o agrupación de varios meses y de diferentes años, como es el caso de los modelos construidos en el presente trabajo para los mamíferos marinos.

Las diferencias observadas en la distribución espacial entre los delfines comunes y oscuros en el área de estudio podría deberse también a las diferencias en las presas que se ubican en segundo o tercer orden de importancia (luego de la anchoíta) de las dietas de cada una de las especies. El delfín común presentó un rango espacial más acotado que el delfín oscuro y esta diferencia podría corresponderse con que el delfín común presenta sólo una especie en segundo orden de importancia luego de la anchoíta, el calamarete *Loligo sanpaulensis* con un IRI igual a 12,10% (Romero, 2011). Mientras que en la dieta del delfín oscuro en segundo orden de importancia se ubican 5 ítems presa con importancias relativas similares: el calamarete sudamericano (IRI = 3,55%), el savorín *Seriollella porosa* (IRI = 3,30%), la merluza común *Merluccius hubbsi* (IRI = 3,22%), el calamar *Illex argentinus* (IRI = 2,80%) y el pampanito *Stromateus brasiliensis* (IRI = 1,88%). Si bien todas estas especies fueron consumidas también por los delfines comunes su importancia relativa fue siempre

menor al 1% (IRI), con la excepción del savorín, el cual representa el tercer ítem presa de los delfines comunes con un IRI igual al 2,85% (Romero, 2011).

De las diferencias en dieta y rangos de distribución, podría inferirse que los delfines oscuros realizan mayores desplazamientos horizontales en el área de estudio que los delfines comunes; y que estos desplazamientos estarían asociados con la búsqueda de lugares de mayor concentración de presas alternativas a la anchoíta. En la región existen datos concretos de los grandes desplazamientos que son capaces de realizar los delfines oscuros. Los trabajos realizados con radiotransmisores en la década del '70 en el GSJ revelaron que estos delfines pueden desplazarse entre dos sitios alejados a más de 110 km de distancia en un lapso menor a los 14 días (Würsig y Bastida, 1986). Otro dato relevante lo constituye el avistaje de dos delfines oscuros en Mar del Plata que habían sido marcados con caravanas en el Golfo San José (≈ 780 km) 8 años antes (Würsig y Bastida, 1986). Más recientemente, durante un estudio de fotoidentificación realizado entre los años 2004 y 2006 se avistaron dos delfines oscuros en el Golfo Nuevo que habían sido fotografiados un año antes en el GSJ (≈ 250 km; Crespo y Dans, 2008). Por su parte, los delfines comunes presentan una mayor riqueza de especies en su dieta en el norte de Patagonia, pero en su mayoría estas presas tienen una importancia relativa muy baja (IRI < 1%; Romero, 2011), lo que sugiere que son consumidas de manera ocasional y probablemente en lugares cercanos a donde se encuentran los cardúmenes de anchoíta. Para esta especie no se cuenta con datos de desplazamientos en la región patagónica.

En el GSM las dos especies se diferenciaron además en sus áreas de mayor calidad de hábitat (áreas con calidad de hábitat > 0,7; Figs. 3.5 a 3.8). Para los delfines comunes estos hábitats se encuentran alejados de la costa (> 3 km) y predominantemente sobre el sector noroeste del GSM. Mientras que para los delfines oscuros los hábitats más favorables se encuentran junto a la costa (< 1 km) predominantemente sobre la margen sur del área de estudio. La preferencia de los delfines comunes por zonas bien costeras fue también observada en el Golfo Nuevo y al sur de este golfo sobre la plataforma continental (Garaffo *et al.*, 2010; Garaffo *et al.*, 2011). Incluso, Garaffo *et al.* (2011) realizaron un modelo de distribución de delfines oscuros para las regiones norte y central de la Patagonia Argentina que en el GSM predice una mayor probabilidad de ocurrencia sobre la margen sur.

Las diferencias en dieta, rangos de distribución y ubicación de las áreas más favorables entre los delfines comunes y oscuros, sugieren además una segregación de nichos que evitaría la competencia y permitiría la coexistencia de las dos especies en el área de estudio. Muchos investigadores sugieren que diferentes especies de delfines que habitan en una misma área geográfica tienden a diferenciarse en al menos uno de los tres ejes

principales que definen su nicho multidimensional ecológico para evitar la competencia por los recursos (Bearzi, 2005; Kiszka et al., 2011). Los tres ejes principales del nicho son el hábitat (las condiciones ambientales), dieta (composición de la dieta, nivel trófico y características de las presas) y tiempo (uso de los recursos en diferentes momentos, como estaciones u horas del día; Kiszka et al., 2011). Sin embargo, si los recursos no son limitados las asociaciones interespecíficas de los delfines podrían ser beneficiosas para al menos una de las especies (ej. aumentaría la probabilidad de encontrar y capturar el alimento a través de comportamientos cooperativos, y/o disminuiría la probabilidad de ser depredados a través de un efecto de dilución de grupo; Bearzi, 2005). Como ya fue señalado previamente, los delfines comunes y oscuros en el GSM presentan un cierto grado de solapamiento en dos de los tres ejes principales del nicho: la dieta y el hábitat. La presencia de manadas mixtas de delfines comunes y oscuros indica además el solapamiento temporal (simultáneo) de ambas especies en distintas épocas del año, es decir en el tercer eje principal del nicho. El solapamiento en los tres ejes del nicho, sumado a que la disponibilidad del alimento parece ser suficientemente grande en el GSM, sugiere que ambas especies podrían estar presentes en este golfo en una coexistencia trófica (Romero et al., 2012).

En consecuencia no sería la competencia sino la cooperación para acceder a un mismo recurso el mecanismo biológico (comportamental) que subyace a los patrones de solapamiento trófico y espaciotemporal observados en el GSM. Es decir, el comportamiento de cooperación favorecería la coexistencia simpátrica. De acuerdo a esta hipótesis, las diferencias observadas entre las dos especies podrían deberse a adaptaciones particulares al ambiente y/o mecanismos de especiación que surgieron a lo largo de las historias evolutivas de cada una de ellas, y no como una respuesta para evitar la competencia. La hipótesis de la cooperación se ve reforzada además por el hecho de que ambas especies forman grupos mixtos con otras especies de cetáceos y en otras regiones oceánicas, que serían grupos mutualistas de alimentación (Bearzi, 2005; Cipriano y Webber, 2010).

Además de la coincidencia en sus principales ítems presa, la coocurrencia de las dos especies de delfines en el área de estudio estaría favorecida por la ocurrencia de dos masas de agua diferentes que no necesariamente tendría un efecto en la distribución de sus presas. Cada una de estas masas de agua presenta propiedades físico-químicas que han sido descritas como preferenciales por cada una de las especies de delfines y que probablemente influyen directamente en el comportamiento o en la fisiología de estas especies. Los delfines comunes se distribuyen preferentemente en aguas cálidas tropicales y templadas salinas de latitudes medias de ambos hemisferios, mientras que los delfines oscuros suelen distribuirse en aguas frías subantárticas y templadas meridionales, y en

general menos salinas (Perrin, 2002; Cipriano y Webber, 2010). De esta forma el agua fría y menos salina que ingresa al GSM proveniente de la Corriente Costera Patagónica (de origen subantártico; Piola y Rivas, 1997; Palma *et al.*, 2008), favorecería la presencia de los delfines oscuros en el área de estudio. Mientras que la masa de agua que se origina en el sector noroeste del GSM, más cálida y salina (Piola y Scasso, 1988; Williams *et al.*, 2010), favorecería la presencia de los delfines comunes. Este patrón se ha observado en otras regiones del mundo en donde los delfines comunes alcanzan su límite de distribución en latitudes altas y se hallan en simpatría con los delfines oscuros en el hemisferio sur, o con los delfines de flancos blancos del atlántico norte (*Lagenorhynchus acutus*) en el hemisferio norte, los cuales podrían considerarse una de las especies equivalentes a los delfines oscuros en ese hemisferio. A continuación se describen los rangos de TSM de las principales áreas de simpatría alrededor del mundo.

En Nueva Zelanda los delfines comunes y oscuros presentan áreas de simpatría sobre la margen sudoeste del país, entre 41°40'S y 43°57'S, y sobre la costa sudeste, entre los 40°S y 44°S (Gaskin, 1968; Bräger y Schneider, 1998). Sobre la margen sudoeste los delfines comunes ocurren preferentemente en aguas con temperaturas superficiales (TSM) entre los 16,2°C y 19,1°C; mientras que los delfines oscuros ocurren en aguas con TSM entre los 14,8°C y 18,9°C (Bräger y Schneider, 1998). Sobre la costa sudeste los grupos de delfines comunes se observaron entre las isotermas superficiales de 14°C y 19°C, mientras que los delfines oscuros fueron observados entre las isotermas de 14°C y 16°C (Gaskin, 1968). Según Gaskin (1968), la distribución hacia el sur de los delfines comunes estaría favorecida por la influencia en estas latitudes de la corriente cálida subtropical del Cabo del Este, y el límite de la distribución (44°S) de estos delfines estaría definido por una temperatura superficial mínima de 14°C. Por su parte, según Gaskin (1968), la ocurrencia de los delfines oscuros estaría estrechamente asociada a la corriente fría de Canterbury, sin embargo este autor menciona que el límite sur de estos delfines no es bien conocido. En Nueva Zelanda los delfines oscuros serían raros al norte de los 37°S (Gaskin, 1968; Stockin *et al.*, 2008).

En el Atlántico norte los delfines comunes *D. delphis*, tienen su límite de distribución en el paralelo 43°N frente a las costas de Estados Unidos (Selzer y Payne, 1988), y en el paralelo 52°N sobre la cordillera submarina del Atlántico Central (Doksæter *et al.*, 2008). En ambas regiones la ocurrencia de los delfines comunes se encuentra estrechamente asociada con corrientes cálidas a templadas, y el límite de su distribución se ubica donde estas corrientes se encuentran con corrientes frías (Selzer y Payne, 1988; Doksæter *et al.*, 2008). Sobre estas regiones de convergencia oceánicas los delfines comunes se encuentran en simpatría con los delfines de flancos blancos (*L. acutus*), los cuales son más frecuentes

en las corrientes frías (Selzer y Payne, 1988; Doksæter *et al.*, 2008). Sobre la costa noreste de los EE.UU la TSM promedio donde se distribuyen los delfines comunes es de 11°C (rango 5 - 22,5°C) mientras que para los delfines de flancos blancos la TSM promedio es de 7°C (rango 1,0 - 13,2°C; Selzer y Payne, 1988). En el Atlántico Central la TSM promedio del área de distribución de los delfines comunes es de 15,8°C (rango 12 - 22°C) y mientras que para el área de los delfines de flancos blancos es de 9,6°C (rango 5 - 16°C).

En el GSM los hábitats más favorables para los delfines comunes (calidad de hábitat > 0,3) presentaron un rango de TSM de 17,1 – 18,2°C y de 9,8 – 15,9 para las estaciones cálida y fría respectivamente; mientras los hábitats más favorables de los delfines oscuros presentaron un rango de 16,7 – 23°C y de 9,5 – 18,5°C para las estaciones cálida y fría respectivamente. En términos generales estos rangos se corresponden con los rangos encontrados para sus áreas de simpatria en otras partes del mundo¹. Sin embargo, en el GSM la TSM resultó ser un factor más importante para los delfines comunes que para los delfines oscuros (Tabla 3.2). Las áreas con mejores condiciones de hábitat para los delfines comunes se ubicaron mayoritariamente en el sector noroeste del GSM, es decir sobre la masa de agua más cálida del golfo. Incluso el área de distribución de los delfines comunes estimada para la estación cálida está principalmente condicionada por la temperatura superficial del mar (66,8% de importancia relativa) y la curva de respuesta de esta variable confirma que los delfines comunes estarían seleccionando las áreas más cálidas (Fig. 3.9b).

Cabe destacar que el GSM constituye el límite sur de la distribución de grandes grupos de delfines comunes en el Atlántico Sudoccidental. Al sur de este golfo solo se han observado delfines comunes en el Golfo Nuevo (43°S), pero los registros que se tienen para este golfo son de grupos que no superan los tres individuos (Dra. Mariana Degradi, comunicación personal²). Al norte del GSM los delfines comunes son frecuentes hasta los 20°S, en donde la corriente cálida del Brasil tiene su mayor influencia sobre la plataforma continental (Tavares *et al.*, 2010). En el GSM las aguas cálidas del sector noroeste salen por la boca del mismo y se dirigen hacia el norte hasta la zona de El Rincón (39°S) produciendo una masa continua de agua templada y salina (> 34 UPS) entre estas dos zonas (Lucas *et al.*, 2005). Como fuera notado para otras regiones en donde los delfines comunes alcanzan

¹ Los rangos de TSM obtenidos en este trabajo no pueden ser comparados directamente con los observados en otras partes del mundo. En los trabajos citados de Nueva Zelanda y el Atlántico Norte los valores de TSM corresponden a mediciones *in situ*. Mientras que los valores del presente trabajo corresponden a imágenes satelitales y las mismas sobrestiman las mediciones tomadas *in situ* en el GSM en algunos meses en hasta 1°C (Williams *et al.* 2010). Por otro lado los rangos estimados en el presente trabajo corresponden a áreas estimadas de distribución (modeladas), mientras que los rangos de los trabajos citados corresponden a áreas de distribución observadas.

² Dra. Mariana Degradi. Laboratorio de Mamíferos Marinos. Centro Nacional Patagónico (CONICET). Boulevard Brown 2915, Puerto Madryn, Chubut, Argentina.

las mayores latitudes, la continuidad termo-halina observada entre el GSM y El Rincón constituiría el proceso oceanográfico que permitiría a los delfines comunes desplazarse desde regiones de bajas latitudes y dominadas por las aguas cálidas de la Corriente de Brasil, a regiones de mayores latitudes y dominadas por corrientes frías de origen subantártico. Aunque las aguas del sector norte del GSM se enfrían en invierno, las mismas siguen siendo más cálidas que las aguas de la plataforma continental adyacente e incluso la influencia de las aguas del GSM en esta época del año se extiende más al norte de la zona de El Rincón (Lucas *et al.*, 2005; Palma *et al.*, 2008). En consecuencia, este proceso oceanográfico también permitiría que los delfines comunes se encuentren presentes en el GSM aún en invierno. Al sur del Golfo Nuevo la especie estaría ausente, y esto se debería a que la influencia de las aguas frías de origen subantártico es mayor al sur de este golfo.

Por su parte, la distribución de los delfines oscuros no respondería a las condiciones medias de la TSM de la región norte de Patagonia. Esta especie es común en el sector costero comprendido entre Mar del Plata (38°S) y la zona central de la Patagonia Argentina (47°S), es decir al norte y al sur del norte de Patagonia (Crespo *et al.*, 1997a; Schiavini *et al.*, 1999b; Cipriano y Webber, 2010; Garaffo *et al.*, 2011). Sin embargo, la temperatura del mar podría jugar un rol importante en los límites de su distribución. El modelo construido por Garaffo *et al.* (2011) para los delfines oscuros sobre todo el norte y centro de Patagonia, predice la ocurrencia de los mismos en zonas con TSM media anual entre 9°C y 15°C (la mayor probabilidad de ocurrencia se daría entre los 12° y 13°C). Puesto que la región estudiada en ese trabajo incluye el límite sur más probable de la distribución de los delfines oscuros (47°S), la temperatura mínima de ocurrencia predicha (9°C) podría estar indicando el límite térmico (mínimo) de distribución de esta especie. En el límite norte de distribución de los delfines oscuros (38°S) las aguas costeras están fuertemente influidas por la corriente del Brasil, registrando en el verano temperaturas medias de la superficie del mar que exceden los 23°C (Palma *et al.*, 2008), valor que supera la TSM media sugerida como preferida por los delfines oscuros (Gaskin, 1968; Cipriano y Webber, 2010; Garaffo *et al.*, 2011). Sumado a esto, la descargas del Río de la Plata en esta región generan un cambio brusco de todas las condiciones fisicoquímicas del agua de mar (ej. mayor turbidez) que probablemente imposibilitan a los delfines oscuros desplazarse a menores latitudes.

4. DELFÍN NARIZ DE BOTELLA

4.1. Introducción

El delfín nariz de botella *Tursiops truncatus* (Fig. 4.1), es una especie cosmopolita que se distribuye en la mayoría de los mares tropicales y templados del mundo, tanto en zonas costeras como en zonas oceánicas (Wells y Scott, 2002). En Argentina esta especie es frecuente desde la Bahía de Samborombón en la Provincia de Buenos Aires, hasta Bahía Engaño (43°30'S) en la provincia de Chubut (Bastida y Rodríguez, 2003; Coscarella et al., 2011). Al sur del Chubut la especie sería ocasional presentando registros en Tierra del Fuego (55°S; Goodall et al., 2011).



Figura 4.1. Delfines nariz de botella fotografiados en sector costero externo de la Bahía San Antonio.

Los primeros estudios sobre ecología de los delfines nariz de botella en Argentina se realizaron en el GSJ durante el período 1974 - 1976 (Würsig y Würsig, 1977; Würsig, 1978; Würsig y Würsig, 1979; Würsig y Harris, 1990). Durante ese período los delfines nariz de botella fueron observados en todos los meses del año, estimándose el total de animales para ese golfo en al menos 53 individuos y un tamaño medio de los grupos de aproximadamente 15 individuos (Würsig y Würsig, 1977; Würsig, 1978). En la actualidad los registros de delfín nariz de botella son escasos dentro del GSJ, por lo cual se ha sugerido un cambio en su distribución desde ese entonces (Würsig y Harris, 1990; Coscarella et al., 2011). Por otro lado, el total de individuos estimado recientemente durante el período 2001-2007 para la región costera comprendida entre 43°30'S y 42°S (incluye al GSJ), fue en promedio de 34 individuos (rango 22 – 51 individuos), y el tamaño medio de los grupos fue de 2,5 individuos (Coscarella et al., 2011). Estos resultados indican una clara reducción en el número de delfines en la región considerando que es un área mucho mayor que la que

relevaron Würsig y Würsig (1977). En consecuencia existe una gran incertidumbre a cerca de lo ocurrido con los delfines nariz de botella en el GSJ y el área periférica a este golfo.

Dentro del área de estudio los delfines nariz de botella también se encuentran presentes en la Bahía San Antonio y el área costera adyacente a la misma (sector costero noroeste del GSM). Aunque se conocía la presencia de los delfines nariz de botella en esta zona desde hace dos décadas (González *et al.*, 1992) este grupo poblacional comenzó a ser estudiado sistemáticamente recién a partir del año 2006 (Crespo y Dans, 2008; Svendsen *et al.*, 2008a; Vermeulen y Cammareri, 2009b; Vermeulen y Cammareri, 2009a). Entre otros resultados, en esos estudios se encontró que la especie es muy frecuente a lo largo de todo el año y que utilizaría el área tanto para alimentarse como para reproducirse.

Además de los sectores costeros sur y noroeste, se desconoce si la especie presenta otras zonas de distribución importantes sobre la costa del área de estudio o incluso en aguas más profundas. En consecuencia, el principal objetivo del presente capítulo fue evaluar si existen otras zonas potenciales de distribución dentro del área de estudio. Los objetivos específicos fueron: a) realizar una caracterización de los grupos en cuanto a tamaño, composición social y comportamiento, b) construir y evaluar un modelo de distribución para toda el área marítima de los golfos San Matías y San José, c) a partir del modelo inferir qué variables ambientales, del conjunto seleccionado a priori, condicionan o determinan en mayor medida la distribución de la especie.

4.2. Metodología

4.2.1. Fuente de datos y caracterización de grupos

Los datos de ocurrencia de delfines nariz de botella utilizados en el presente capítulo provienen de diferentes relevamientos conducidos en el período 1983 - 2011 (ver Metodología General; pag. 25). La información registrada en cada avistaje durante los diferentes relevamientos incluye especie, fecha, posición geográfica, composición social (excepto en los relevamientos aéreos y en muchos avistajes ocasionales), el número de individuos y el comportamiento predominante del grupo al momento del avistaje (solo en los relevamientos náuticos sistemáticos). En el presente trabajo se definió como grupo de delfines a todos los individuos en continua asociación entre ellos y que estuvieran comprendidos dentro del campo visual de los observadores (Bearzi, 2003).

De acuerdo a su composición social los grupos de delfines de cada especie fueron clasificados como “adultos y juveniles” (A+J), “madres con crías” (cuando más del 80% de los individuos que componían el grupo eran madres con crías, M+C) y “grupos mixtos de adultos, juveniles y madres con crías” (Garaffo *et al.*, 2007). El comportamiento

predominante, actividad que realizan la mayoría de los individuos (> 50%) que componen el grupo (Mann, 1999), fue clasificada en una de las siguientes categorías: alimentación, traslado, socialización, descanso, natación errática (Degradi *et al.*, 2008) y aproximación a la embarcación. Durante la alimentación los delfines nadan rápidamente en círculo o en zigzag, rodeando al cardumen y manteniéndolo compacto y acorralado contra la superficie. Luego lo atraviesan en forma coordinada para capturar a los peces. La presencia de aves junto con el grupo de delfines o siguiéndolo, es también un buen indicador de este comportamiento. El traslado se define como la actividad en la que todos los individuos nadan en una dirección y a la misma velocidad. La socialización se caracteriza por la interacción entre los individuos del grupo, generalmente en la forma de contacto físico o persecuciones, con rápidos cambios de velocidad y con frecuentes cambios de dirección. En el descanso los animales se encuentran flotando o nadando muy lentamente cerca de la superficie del agua. Cada individuo permanece en el lugar, saliendo a respirar en el mismo punto con el cuerpo orientado siempre en la misma dirección. En la natación errática los animales nadan lentamente con constantes cambios de dirección. La aproximación a la embarcación se registró cuando los delfines se detectaron trasladándose en dirección a la plataforma de observación. En la mayoría de los casos los individuos permanecen un tiempo nadando junto a la misma.

Se caracterizaron los grupos de delfines en cuanto a tamaño, composición social y comportamiento predominante utilizando estadísticas descriptivas como frecuencias relativas, rangos (valores mínimos y máximos), y parámetros de tendencia central (media y moda).

4.2.2. Modelos de distribución

Se construyó un modelo de distribución para los delfines nariz de botella con el método Maxent y el mismo se configuró con las características indicadas en metodología general (pág. 31). Las variables ambientales utilizadas en el modelo fueron profundidad del fondo marino, pendiente del fondo, distancia a la costa, temperatura superficial del mar (TSM) y desvío estándar de la TSM (DE-TSM). Debido al bajo número de presencias totales recopiladas para los delfines nariz de botella solo se construyó un modelo de distribución anual. Para esto se construyeron mapas de TSM media y DE-TSM anuales utilizando promedios climatológicos mensuales correspondientes a todos los meses del año (Apéndice).

El modelo se evaluó con el índice AUC para el set de datos de testeo y para el set de datos de entrenamiento. La contribución de cada variable al modelo se analizó mediante el

Índice de importancia de permutación. Se construyeron curvas de respuestas de las variables más importantes. Los tres análisis mencionados se realizaron con el programa Maxent (pág. 31 y 34).

4.3. Resultados

4.3.1. Caracterización de grupos

Se compilaron 82 registros de grupos de delfines nariz de botella, correspondientes al período 1987-2010. Durante este período los delfines fueron observados en todos los meses del año. Teniendo en cuenta todos los registros el número medio de individuos por grupo fue de 7,5 (ES = 1,1), el tamaño de grupo más frecuente fue de 1 individuo (moda) y el mayor tamaño de grupo registrado fue de 70 individuos. Este máximo corresponde a una única observación realizada en octubre de 1992 en el sector noroeste del GSM.

De un total de 65 grupos en donde se registró la composición social el 80% correspondieron a adultos y juveniles; el 12% a grupos mixtos de adultos, juveniles y madres con crías, y el 1,5% correspondió a un grupo de madres con crías exclusivamente. Los grupos que contaban con crías fueron observados en enero, marzo, julio, agosto y septiembre.

De un total de 51 grupos en los que se registró el comportamiento al momento del avistaje el 45,1% correspondieron a grupos trasladándose, el 17,6% a grupos de alimentación, otro 17,6% a natación errática, un 9,8% correspondieron a grupos que se aproximaban a la embarcación, un 5,9% a grupos descansando y el 3,9% restante correspondió a dos eventos comportamentales particulares: un grupo fue observado momentáneamente trasladándose sobre una ola (surfing) y otro grupo fue visto nadando alrededor de ballenas francas, *E. australis*. Los delfines nariz de botella fueron observados además formando grupos de alimentación junto con lobos marinos de un pelo, *O. flavescens* (2 registros) y junto con lobos marinos de dos pelos *A. australis* (1 registro), y trasladándose junto a delfines piloto *Globicephala melas* (1 registro). Los delfines nariz de botella nunca fueron observados formando manadas mixtas junto a los delfines oscuros o junto a los delfines comunes.

4.3.2. Modelos de distribución

El modelo de distribución de los delfines nariz de botella en el GSM fue construido con 51 registros sin repeticiones. El algoritmo utilizó 36 registros para la corrida del modelo y 15 para su testeo. Los valores de AUC obtenidos con el set de datos de entrenamiento y con el set de datos de testeo fueron 0,978 y 0,968 respectivamente. Es decir que el modelo

resultante es altamente preciso. El modelo predice una franja prácticamente continua sobre toda la costa del área de estudio, de ambientes con valores de calidad de hábitat mayores a 0,5. Esta franja se hace muy estrecha e incluso por partes se discontinúa al sur de los 41°30'S (Fig. 4.2). Los mejores hábitats predichos por el modelo ($> 0,7$) se ubicaron mayormente en la zona interna de la Bahía San Antonio y en una zona externa inmediata a esta (Figs. 4.2 y 4.3). En las Figuras 4.2 y 4.3 también se observan algunas áreas más pequeñas de hábitats altamente favorables sobre el GSJ y otras zonas costeras de la Península Valdés.

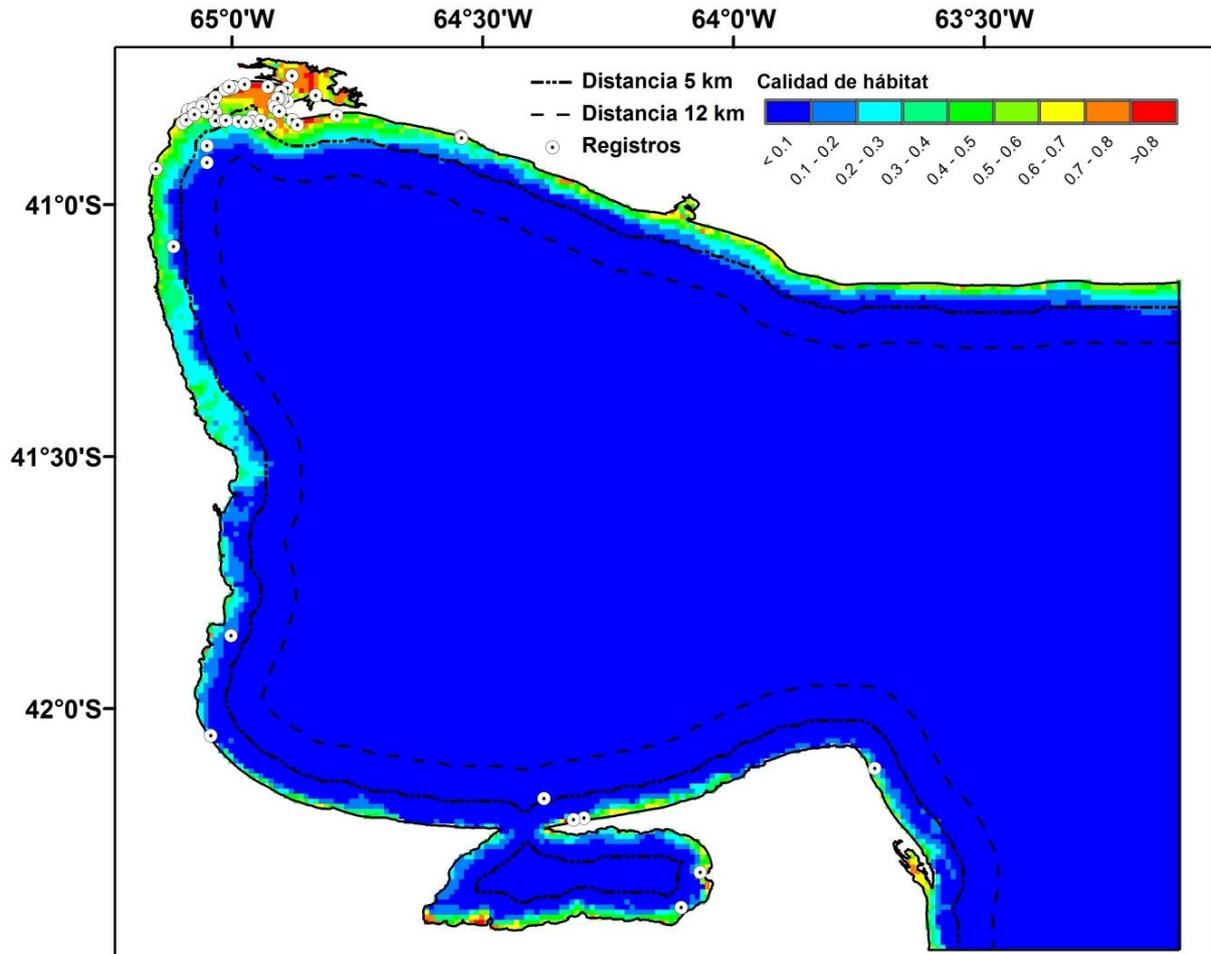


Figura 4.2. Modelo de distribución final (Maxent) de delfines nariz de botella en el área de estudio. Se muestran los contornos de distancia a la costa de 5 y 12 km, y las posiciones geográficas de todos los registros de grupos de delfín nariz de botella para el período 1987-2010.

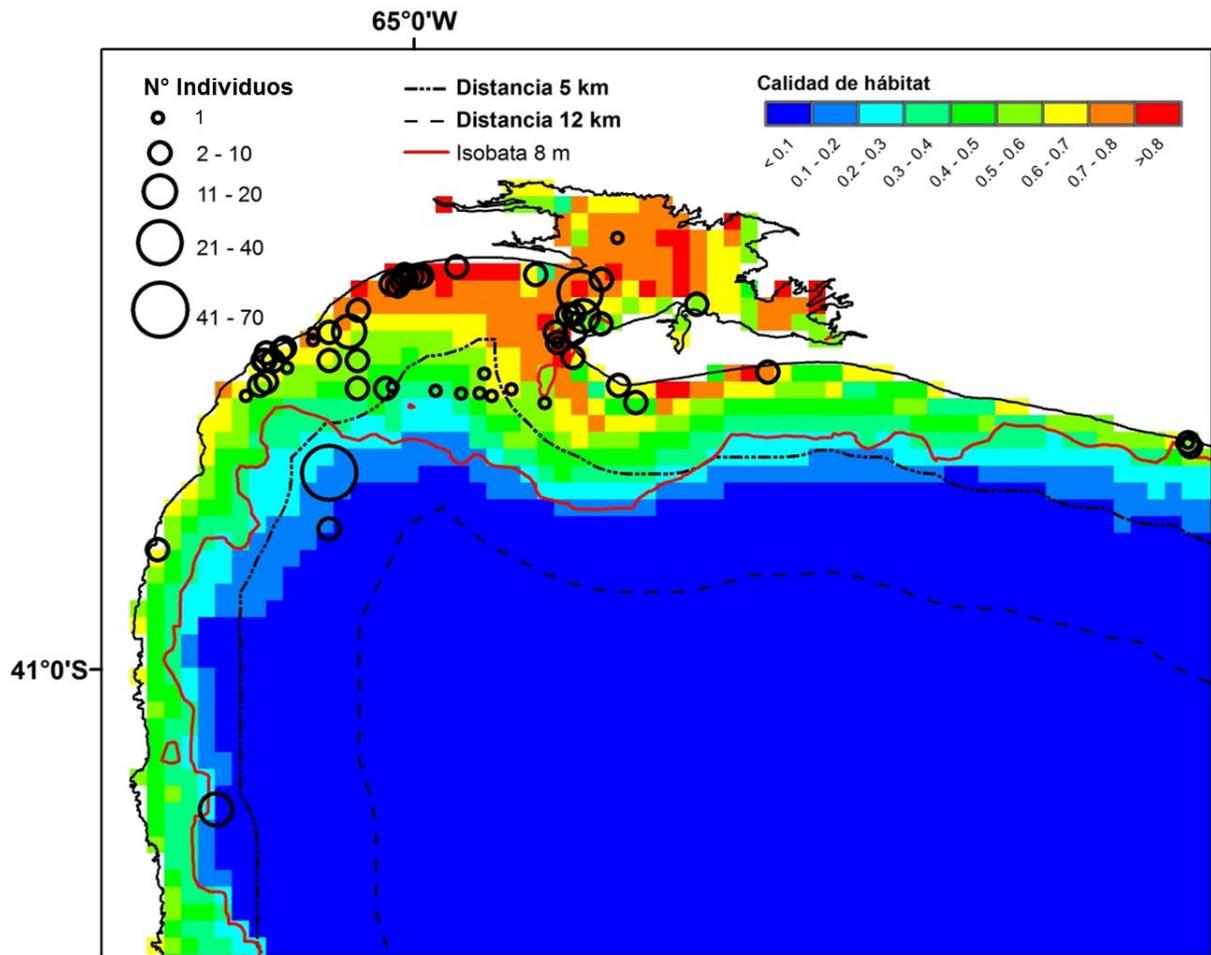


Figura 4.3. Detalle de la Bahía San Antonio y la zona externa adyacente a la misma mostrando el gradiente de calidad de hábitat de delfines nariz de botella, los contornos de distancia a la costa de 5 y 12 km, la isobata de 8 metros y las posiciones geográficas y el tamaño de todos los grupos de delfín nariz de botella registrados durante el período 1987-2010 en ese sector.

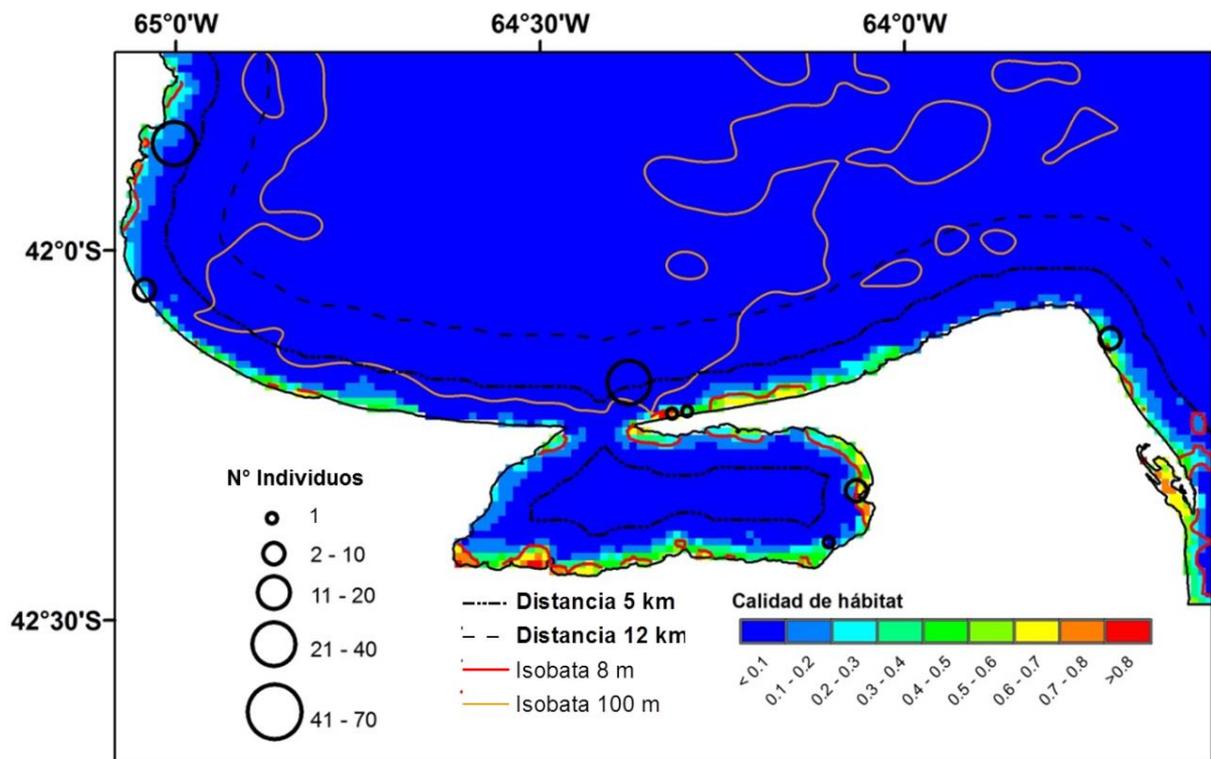


Figura 4.4. Detalle del GSJ y el sector sur del GSM mostrando el gradiente de calidad de hábitat de delfines nariz de botella, los contornos de distancia a la costa de 5 y 12 km, las isobatas de 8 y 100 metros y las posiciones geográficas y el tamaño de todos los grupos de delfín nariz de botella registrados durante el período 1987-2010 en ese sector.

Los valores del índice de importancia de permutación de cada variable ambiental fueron: distancia a la costa = 93%, profundidad = 4,6%, DE-TSM = 1,9%, TSM = 0,4%, y pendiente de fondo = 0%. En base a estos resultados se analizaron las curvas de respuesta de la calidad de hábitat a la distancia a la costa y a la profundidad. La calidad de hábitat muestra un máximo en zonas muy cercanas a la costa (< 100 m) y a partir de este valor disminuye abruptamente hasta hacerse nula a distancias mayores a los 12 km aproximadamente (Fig. 4.5a). La calidad de hábitat en función de la profundidad muestra un patrón similar que el anterior (Fig. 4.5b). La calidad de hábitat muestra un máximo en zonas de muy poca profundidad (< 1 m) y disminuye abruptamente hasta hacerse nula a profundidades mayores a los 50 m aproximadamente. Los ambientes con calidad de hábitat medio a alto (> 0,5) presentan profundidades menores a los 8 m (Figs. 4.3, 4.4 y 4.5b).

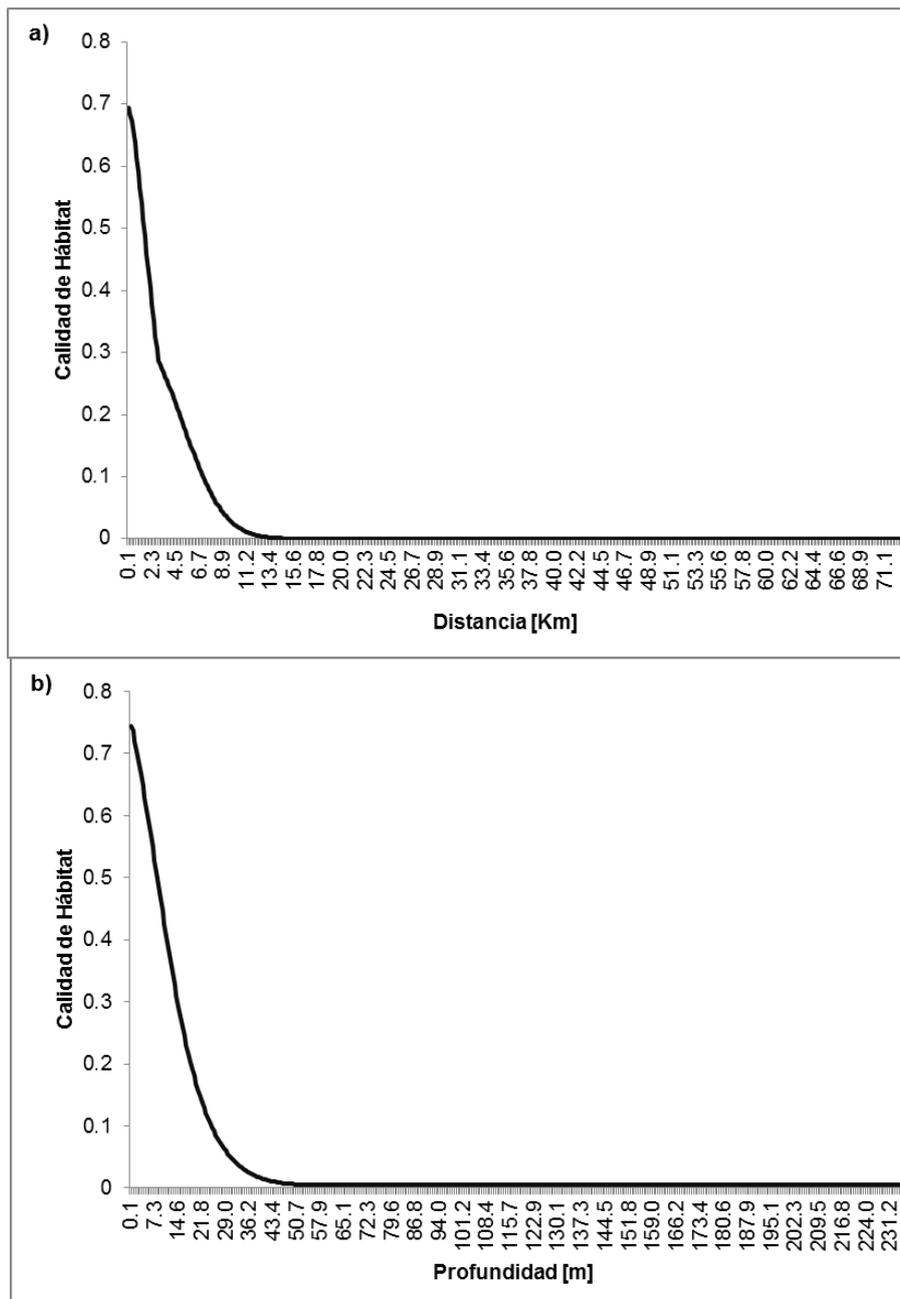


Figura 4.5. Valores de calidad de hábitat estimados para los delfines nariz de botella en función de la distancia a la costa (a) y de la profundidad (b).

4.4. Discusión

El modelo construido en el presente trabajo predice que los ambientes más favorables para los delfines nariz de botella se encuentran en los extremos noroeste y sur del área de estudio. Sobre el extremo noroeste, el modelo predice una mayor área de ambientes favorables que sobre el extremo sur. Este resultado puede deberse a que la mayor cantidad de registros recopilados para el área de estudio provienen de ese sector (Fig. 4.2). Puesto que sobre la costa sur del área de estudio se concentró una gran parte de los relevamientos

sistemáticos (principalmente los relevamientos aéreos costeros; ver Tabla 2.1, pag. 29) las diferencias en la cantidad de registros respecto del sector noroeste no se debería a una diferencia en el esfuerzo de observación entre estos dos sectores. Esta diferencia se debería a que los delfines nariz de botella son menos abundantes y en consecuencia son observados con menor frecuencia en el sector sur del área de estudio. Mientras que para la Bahía San Antonio se estimó una población de 73 a 112 delfines nariz de botella (Vermeulen y Cammareri, 2009a), para la región costera comprendida entre 43°30'S y 42°S se estimó una población de 22 a 51 delfines (Coscarella et al., 2011).

Por otro lado las dos áreas de mayor calidad de hábitat identificadas a través del modelo (la Bahía San Antonio y el GSJ) podrían estar reflejando, cada una, la distribución de dos unidades poblacionales diferentes. Bastida y Rodríguez (2003) sugirieron que en la Argentina existen dos morfotipos diferentes de delfines nariz de botella que constituyen poblaciones geográficamente aisladas entre sí: los delfines de la costa bonaerense, que presentan una aleta dorsal triangular, y los delfines de la costa chubutense, que presentan una aleta dorsal bien falcada y fácilmente diferenciable de la anterior. En un estudio de fotoidentificación realizado en la Bahía San Antonio se encontró que de un total de 63 individuos identificados, 4 correspondieron al morfotipo chubutense y el resto al morfotipo bonaerense (Vermeulen y Cammareri, 2009b). En ese estudio se observó además que los 4 delfines de aletas falcadas presentaban hocicos más cortos que los delfines de aletas triangulares. Aunque no existen estudios recientes de fotoidentificación en el sector sur del GSJ, durante un relevamiento náutico conducido para el presente trabajo se fotografió un grupo de delfines nariz de botella en la zona externa de la boca de este golfo que presentaba las características señaladas para el morfotipo chubutense (aletas dorsales falcadas y hocicos cortos, Fig. 4.6).



Figura 4.6. Delfines nariz de botella fotografiados en la zona externa de la boca del GSJ (a y b) y en la bahía San Antonio (c y d).

Respecto del grupo fotografiado en el exterior de la boca del GSJ cabe destacar algunas particularidades adicionales. Este grupo de al menos 20 individuos, fue observado en el año 2008 y en el mismo se encontraban presentes crías y cuatro delfines piloto *G. melas*. Previo a ese año no se habían observado grupos de más de 9 individuos, ni tampoco crías, en las cercanías del GSJ desde los estudios de la década del '70 (Coscarella et al., 2011). Además, la zona donde ese grupo fue observado tiene una profundidad de 140 m; mientras que el resto de los registros recopilados en el presente trabajo, para toda el área de estudio, se ubicaron en profundidades menores a los 30 m. (Figs. 4.3 y 4.4). En conjunto, las particularidades señaladas, sugieren que la reducción en el tamaño de los grupos, en la abundancia y en la frecuencia de ocurrencia observados por Coscarella et al. (2011) para la costa chubutense, podrían deberse a un cambio en la distribución. El hecho de que se encontraban en una zona con una profundidad mayor a los 100 m y junto a delfines piloto (los cuales son más frecuentes en aguas alejadas de la costa), sugiere que los delfines del GSJ podrían estar alternando entre zonas costeras y oceánicas.

Por otro lado, el modelo de distribución construido en el presente trabajo predice además una franja de ambientes costeros de calidad de hábitat media (0,5) que se extiende sobre una gran parte de la costa del área de estudio. Es decir, a través del modelo construido se identifican otras áreas que podrían ser importantes para los delfines nariz de botella además de la BSA y el GSJ.

5. LOBO MARINO DE DOS PELOS SUDAMERICANO

5.1. Introducción

El lobo marino de dos pelos sudamericano o lobo fino sudamericano, *Arctocephalus australis* (Fig. 5.1), habita en las costas insulares y continentales de Sudamérica, desde el sur de Brasil hasta el centro de Perú (Vaz-Ferreira, 1982). Sobre el Atlántico los apostaderos de esta especie se distribuyen sobre una extensión costera de 5.000 km, desde Ilha dos Lobos en Recife das Torres, Brasil (29°20'S, 49°42'W) hasta Tierra del Fuego (47°S, 64° 32'W) y las islas Malvinas, Argentina (52°10'S, 60°56'W; Vaz-Ferreira, 1982; Schiavini, 1987; Crespo *et al.*, 1999; Sanfelice *et al.*, 1999; Fig. 5.2). Sin embargo, los apostaderos muestran una distribución fragmentada, y la mayor parte de la población y de la actividad reproductiva se concentran en las colonias de Uruguay (Túnez *et al.*, 2008). La abundancia de lobos finos sudamericanos en las colonias Uruguayas se estima alrededor de los 280.000 individuos (Túnez *et al.*, 2008), mientras que la abundancia de las colonias patagónicas (al sur de 43°S) se estima alrededor de los 20.000 individuos (Crespo *et al.*, 2009b).



Figura 5.1. Lobos de dos pelos fotografiados en el sector noroeste del GSM.

La mayor parte del conocimiento sobre la biología y ecología de esta especie en su distribución atlántica proviene de estudios realizados sobre sus apostaderos, principalmente durante la temporada reproductiva. Debido a esto muy poco se sabe de la distribución de los individuos durante la temporada no reproductiva así como de sus áreas de distribución en el mar (Rosa de Oliveira *et al.* 2008). Algunos estudios sugieren que luego de la temporada reproductiva (fines de octubre a principios de enero) la mayoría de los animales (principalmente juveniles de ambos sexos y machos adultos y subadultos) abandonan las colonias para dirigirse principalmente hacia zonas de alimentación en el mar (Bastida y Rodríguez, 1994; Ponce de León y Pin, 2006). A partir de estudios de dieta y del seguimiento de individuos equipados con registradores de buceo (mayoritariamente

hembras) se ha propuesto que los lobos finos sudamericanos se alimentan sobre una gran extensión de la plataforma continental (Naya *et al.* 2002, Rosa de Oliveira *et al.* 2008, Riet Sapriza *et al.* 2010). Incluso, a partir de avistajes ocasionales desde buques de investigación, se ha propuesto un área de alimentación en el borde de la plataforma continental entre los paralelos 35°S y 38°30'S (Vaz-Ferreira, 1982; Bastida y Lichtschein, 1984). Sin embargo se desconoce la intensidad de uso de esta área o la existencia de otras.



Figura 5.2 Apostaderos de lobos finos sudamericanos reportados en el Atlántico.

La población del lobo fino sudamericano sufrió una drástica explotación comercial durante los siglos XVII y XIX (Vaz-Ferreira, 1982). En Uruguay la explotación continuó durante el siglo XX, sin embargo, a mediados de este siglo la matanza se realizó de manera controlada, lo cual permitió que la población comenzara a recuperarse (Vaz-Ferreira, 1982; Vaz-Ferreira y Ponce de León, 1984). Las últimas matanzas de lobos finos en Uruguay se

efectuaron en el año 1991, y en el presente la población en este país estaría aumentando a un 2% anual (Páez, 2006). Probablemente asociado con la recuperación de las colonias del Uruguay, a partir de la década del '70 comenzaron a registrarse, cada año con mayor frecuencia, lobos finos en las aguas costeras de la provincia de Buenos Aires y del sur de Brasil (Pinedo, 1990; Bastida y Rodríguez, 1994). Incluso, en el año 1987, se detectó y censó por primera vez un apostadero no reproductivo en Punta Mogotes, provincia de Buenos Aires (Bastida and Rodríguez 1994; Fig. 5.2). También en el sector norte de la Patagonia Argentina, se detectó en las últimas décadas, un incremento cercano al 8% anual del número total de lobos finos sudamericanos (Crespo *et al.*, 2009b). Sin embargo, en esa región el número de nacimientos (230 - 330 individuos), no explica el incremento poblacional observado, por lo que los individuos que se agregan cada año deben provenir indefectiblemente de otras colonias (Dr. Enrique Crespo, comunicación personal³).

En varias poblaciones de otáridos del Hemisferio Sur, tales como el lobo fino antártico, *Arctocephalus gazella*, y el lobo marino común sudamericano, *Otaria flavescens*, se ha observado que junto con la recuperación poblacional, ha ocurrido una ocupación de áreas que fueron probablemente ocupadas por estas especies antes de su explotación comercial (Arnould, 2002; Grandi *et al.*, 2008). Es probable que sea ésta también la situación del lobo fino sudamericano en el Atlántico.

Un estudio reciente con ADN mitocondrial arrojó como resultado que las colonias del Atlántico (excepto las colonias de Malvinas) constituyen una única población y sugiere que existe migración de individuos entre las distintas colonias de la región que mantiene un antiguo flujo de genes entre las mismas (Crespo *et al.*, 2009b). Sin embargo se desconoce si actualmente existe un flujo de individuos entre las colonias del centro y sur de Patagonia y las colonias del Uruguay, las cuales están separadas por una distancia de más de 1.400 km.

El GSM se encuentra en un área geográfica intermedia entre los apostaderos del centro y sur de Patagonia y los apostaderos de Uruguay. Sin embargo la presencia de los lobos finos en este golfo nunca fue reportada por estudios previos que trataron la distribución de esta especie a lo largo de la costa patagónica (Carrara, 1952; Crespo *et al.*, 1999; Túnez *et al.*, 2008). Recién a partir del año 2006, comenzaron a registrarse numerosos grupos en el mar de lobos finos sudamericanos en el GSM (Crespo y Dans, 2008; Svendsen *et al.*, 2008a).

En consecuencia los objetivos del presente capítulo son: a) caracterizar los grupos de lobos finos sudamericanos observados en el mar en cuanto a tamaño, composición social y

³ Dr. Enrique Crespo. Laboratorio de Mamíferos Marinos. Centro Nacional Patagónico (CONICET). Boulevard Brown 2915, Puerto Madryn, Chubut, Argentina.

comportamiento; b) describir apostaderos de la especie detectados en el área de estudio; c) describir el patrón de ocurrencia estacional en tierra y en el mar; d) investigar la ocurrencia de la especie en el área de estudio previo al año 2006 a través de la revisión de bases de datos históricas de relevamientos; e) modelar la distribución espacial de la especie en el mar; y f) a partir de este modelo inferir cuáles son las variables ambientales, del conjunto seleccionado a priori, que determinan en mayor medida la distribución de la especie en el área de estudio.

5.2. Metodología

5.2.1. Fuente de datos

Los datos de ocurrencia de lobos de dos pelos sudamericanos en el mar provienen de los diferentes relevamientos que se describen en la metodología general del presente trabajo (pag. 25). A continuación se detalla la información recopilada particularmente para los lobos finos de dos pelos.

Durante los relevamientos náuticos se registró la actividad predominante de los grupos de lobos finos avistados. Puesto que no se encontró en la bibliografía existente estudios que abordaran específicamente la tipificación del comportamiento de los grupos de esta especie en el mar, en el presente trabajo las categorías que se detallan a continuación se crearon, en mayor medida, en base a las observaciones realizadas durante los relevamientos. Las actividades de los grupos registradas al momento del avistaje fueron: traslado (natación superficial a velocidad constante y en una dirección), socialización (serie de eventos comportamentales realizados por los lobos cuando interactúan entre sí tales como el contacto físico o la persecución), alimentación (este comportamiento solo puede ser observado desde la embarcación si ocurre en la superficie; en este caso, los individuos nadan rápidamente y realizan buceos superficiales sobre un cardumen; la presencia de aves y delfines en el mismo lugar que los lobos se utilizó también como indicador de este comportamiento), descanso (los individuos flotan en superficie sin moverse y manteniendo erguidas por encima de la superficie del agua una de las aletas anteriores y una o ambas aletas posteriores). Esta forma particular de descanso es típica de los lobos finos sudamericanos y facilita su identificación a grandes distancias (Bastida y Rodríguez, 1994).

Durante los relevamientos aéreos costeros se inspeccionó además el sector costero terrestre con el objetivo de detectar y fotografiar apostaderos de lobos finos. Las fotografías se tomaron con una cámara réflex digital con un zoom de 80 - 200 mm. Con las fotos obtenidas se realizaron conteos de los individuos presentes en los apostaderos.

Con el objetivo de analizar la presencia histórica de los lobos finos en el área de estudio se realizó una revisión de la base de datos del Laboratorio de Mamíferos Marinos (CENPAT-CONICET). Esta base contiene información obtenida durante los relevamientos de los apostaderos de lobos marinos de un pelo del norte de Patagonia a partir del año 1982. Durante estos relevamientos, además de censar los grupos de lobos marinos de un pelo, se registraron y censaron otras especies de pinnípedos que eventualmente se encontraban presentes en los mismos apostaderos.

5.2.2. Caracterización de los grupos registrados en el mar

La caracterización de los grupos registrados en el mar en cuanto a tamaño, composición social y comportamiento se realizó utilizando estadísticas descriptivas, como frecuencias relativas, rangos (valores mínimos y máximos), y parámetros de tendencia central (media y moda).

5.2.3. Patrón estacional

El patrón estacional de la ocurrencia de los lobos finos en el área de estudio se analizó utilizando por un lado los registros de grupos en el mar y por otro lado los censos de los apostaderos detectados (conteos realizados sobre las fotos digitales obtenidas en los relevamientos aéreos y conteos obtenidos de la revisión de la base de datos histórica). En el primer caso el patrón estacional se analizó graficando el número total de individuos registrados en el mar y el esfuerzo realizado para cada mes del año. En el segundo caso el patrón estacional se estudió graficando el número medio de individuos censados en los apostaderos para cada mes del año.

5.2.4. Modelo de Distribución

El modelo de distribución de los lobos finos sudamericanos en el sector marítimo del área de estudio se construyó con el programa Maxent, y el mismo se configuró con las características indicadas en la metodología general (pag. 31). Las variables ambientales utilizadas en el modelo fueron: distancia a la costa, distancia a los apostaderos más cercanos dentro del área de estudio, profundidad del fondo marino, pendiente del fondo marino y temperatura superficial del mar (TSM). Las capas de TSM se construyeron utilizando imágenes satelitales de los meses en los cuales se observó la presencia de esta especie en el mar (Apéndice).

El modelo se evaluó con el índice AUC para el set de datos de testeo y para el set de datos de entrenamiento. La contribución de cada variable a los modelos se analizó mediante

el *índice de importancia de permutación*. Se construyeron curvas de respuestas de las dos variables más importantes. Los tres análisis mencionados se realizaron con el programa Maxent (pág. 31 y 34).

5.3. Resultados

5.3.1. Caracterización de los grupos registrados en el mar

Todos los registros de lobos finos en el espacio marítimo del área de estudio se obtuvieron exclusivamente durante los relevamientos sistemáticos conducidos en el período 2006-2010. Es decir, que no se cuenta con registros ocasionales o de relevamientos sistemáticos de esta especie en el mar previos al año 2006. Durante el período 2006-2011 se registraron un total de 176 grupos de lobos finos. De este total, el 87,5% ($n = 154$) se registró durante los relevamientos náuticos costeros del sector noroeste del GSM, el 10,2% ($n = 18$) durante los relevamientos aéreos realizados al norte del paralelo 42°S, y el 2,3% restante ($n = 4$) se registró durante los relevamientos náuticos lejanos (tres registros en el GSM y solo un registro en el GSJ). No se registraron lobos de dos pelos en los vuelos costeros realizados al sur del paralelo 42°S, ni en los vuelos distantes.

El tamaño de los grupos observados durante los relevamientos náuticos costeros fue de 1 a 20 individuos siendo el promedio de 4,0 individuos ($ES = 0,3$) y la moda de 1 individuo. Durante los relevamientos aéreos el tamaño de los grupos observados fue de 1 a 50 individuos siendo el tamaño promedio de 15,7 individuos ($ES = 3,4$) y el tamaño de grupo más frecuentemente observado fue de 10 individuos.

En el 83,8% ($n = 130$) de los grupos registrados durante los relevamientos náuticos el comportamiento al momento del avistaje fue el descanso. En el 14,8% de los casos ($n = 23$) el comportamiento observado fue el traslado. La socialización y la alimentación solo fueron observadas una vez en cada caso (0,6%). El comportamiento de alimentación se observó en la costa norte del GSM. El grupo estaba compuesto por 5 lobos marinos de dos pelos que se alimentaban junto con un grupo de 5 delfines nariz de botella (*Tursiops truncatus*).

Durante los relevamientos náuticos no fue posible discriminar la clase de edad y sexo de los individuos. En la mayoría de los casos se pudo observar que los grupos estaban compuestos por individuos de diferentes tallas. Los individuos de mayor tamaño eran presumiblemente machos adultos y subadultos, y los de menor tamaño hembras o juveniles de sexo indeterminado.

5.3.2. Apostaderos y patrón de ocurrencia estacional

Para el área de estudio, la base de datos histórica de censos de apostaderos solo cuenta con registros de lobos de dos pelos en el Islote Lobos (41°25'S, 65°03'W, Figs. 5.5 y 5.8) y durante los relevamientos aéreos costeros realizados para el presente trabajo no se detectaron otras agregaciones terrestres además de aquel apostadero. En la Tabla 5.1 se presentan los censos históricos y actuales de lobos finos sudamericanos en el Islote Lobos. Los censos correspondientes a la base de datos histórica se realizaron principalmente en los meses de enero y febrero debido a la metodología empleada en el estudio de la población del lobo marino de un pelo (Dans *et al.*, 2004). Los lobos marinos de dos pelos fueron observados por primera vez en Islote Lobos en el mes de febrero del año 1995, y esta observación constituye el primer registro de la especie para el área de estudio. A partir de este año los lobos finos fueron observados cada año en que el islote fue relevado en enero y solo en dos de los seis años en que fue relevado en febrero. El número de lobos finos censados en invierno y en primavera (un conteo en agosto y un conteo en octubre) fue en ambos casos mayor al número de lobos obtenido en los censos de verano (Fig. 5.3, Tabla 5.1). En todos los casos los individuos censados fueron adultos y juveniles, y nunca se observaron crías recién nacidas.

Tabla 5.1. Número de lobos finos, *Arctocephalus australis*, presentes en el Islote Lobos en distintos meses de año para el período 1990-2009.

	1990	1993	1994	1995	1996	2000	2002	2005	2006	2007	2008	2009
Enero							12	46	15		14	5
Febrero	0	0	0	23	0					13		
Marzo						0						
Agosto										1525		
Octubre											627	
Diciembre											2	

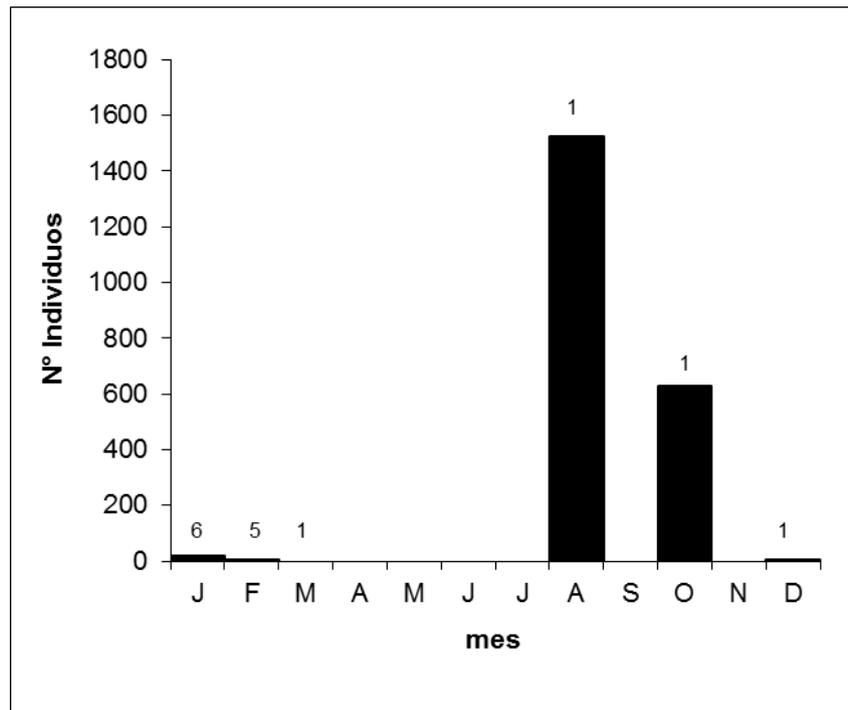


Figura 5.3. Promedios mensuales del número de lobos finos sudamericanos censados en el islote lobos durante el período 1990-2009. Los valores sobre las columnas indican el total de censos realizados en cada mes.

Los lobos finos fueron observados en el mar entre mayo y octubre (Fig. 5.4). En la Figura 5.4 solo se muestra el esfuerzo realizado (km de transectas de observación) para los relevamientos náuticos costeros. Este es el único tipo de relevamiento para el cual se cuenta con esfuerzo observacional en todos los meses del año y donde se obtuvieron la mayoría de los registros de esta especie. Sin embargo, en ninguno de los años del período de estudio (2006 - 2010) se pudieron hacer este tipo de relevamientos en todos los meses y es así que algunos meses fueron relevados en solo un año del período de estudio. Por esta razón, y con el objeto de poder realizar una primera aproximación del patrón estacional de los lobos finos en el GSM, se agrupó para cada mes el esfuerzo realizado y el número de lobos finos contabilizado en cada año.

Al analizarse la Figura 5.4 puede observarse que el número de individuos avistados no parece depender del esfuerzo de observación realizado. Por ejemplo, en algunos meses donde se observaron pocos individuos o ninguno, se realizó un esfuerzo similar o incluso mayor que en los meses donde se avistó el mayor número de individuos. Incluso, el patrón observado en el mar se asemeja al patrón observado en tierra: en ambos casos el mayor número de individuos se observa en invierno e inicios de la primavera, mientras que en el resto del año, según el caso, se observan pocos individuos o ninguno. En consecuencia, el patrón observado en la Figura 5.4, estaría reflejando el patrón de ocurrencia real a lo largo del año.

Teniendo en cuenta todos los relevamientos (Figs. 5.3 y 5.4) el patrón de ocurrencia estacional los de lobos finos se podría describir sintéticamente de la siguiente manera: los primeros lobos arriban al golfo en los meses de mayo y junio y el número de arribos se incrementa hasta alcanzar un máximo en agosto, a partir de este mes los lobos comienzan a partir gradualmente hasta prácticamente no quedar ninguno hacia fines del verano.

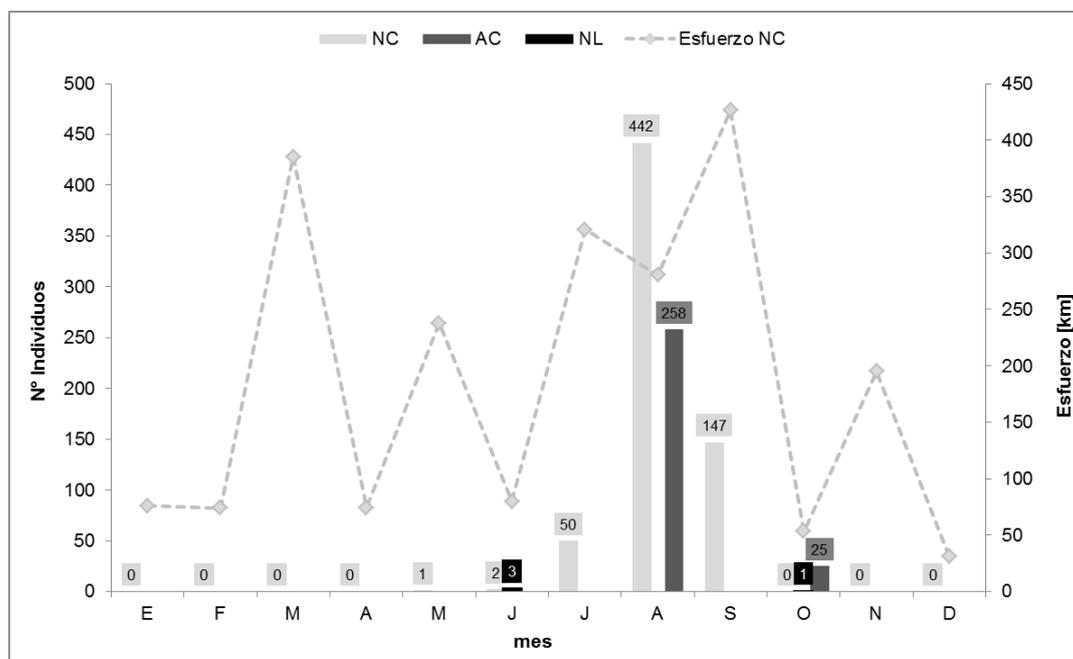


Figura 5.4. Número total de lobos finos sudamericanos censados durante los relevamientos en el mar durante el período 2006-2010. Los valores de cada mes corresponden a la suma de individuos de distintos años. NC = relevamientos náuticos costeros del sector noroeste del GSM; AC = relevamientos aéreos costeros realizados entre el paralelo 42° S y la desembocadura del Río Negro; NL = relevamientos náuticos lejanos; Esfuerzo NC = Kilómetros de transectas de observación realizados durante los relevamientos náuticos costeros del sector noroeste del GSM.

5.3.3. *Conteos máximos de lobos finos en el GSM*

Considerando los lobos finos presentes en tierra y en el agua en un mismo momento, el máximo número de individuos que se censó durante este trabajo fue 1.681 (individuos censados a partir de fotos digitales mas los individuos en el mar censados de forma directa durante el vuelo costero del día 08/23/2007). Los conteos máximos obtenidos durante las salidas náuticas costeras del sector noroeste del GSM fueron de 205 y 161 individuos los días 12 y 14 de agosto de 2007 respectivamente (en otras fechas los conteos totales fueron siempre menores a 100 individuos).

5.3.4. *Modelo de Distribución*

El modelo de distribución de lobos finos sudamericanos en el GSM fue construido con 110 registros sin repeticiones. El algoritmo utilizó 77 registros para la corrida del modelo y 33 para su testeo. Los valores de AUC obtenidos con el set de datos de entrenamiento y con el set de datos de testeo fueron 0,976 y 0,965 respectivamente. Es decir que el modelo resultante es altamente preciso. El mapa resultante (Figura 5.5) muestra que las áreas más propicias ($> 0,5$) para esta especie se encuentran en el sector costero noroeste y oeste del GSM, entre la boca de la Bahía San Antonio y el paralelo 42°S .

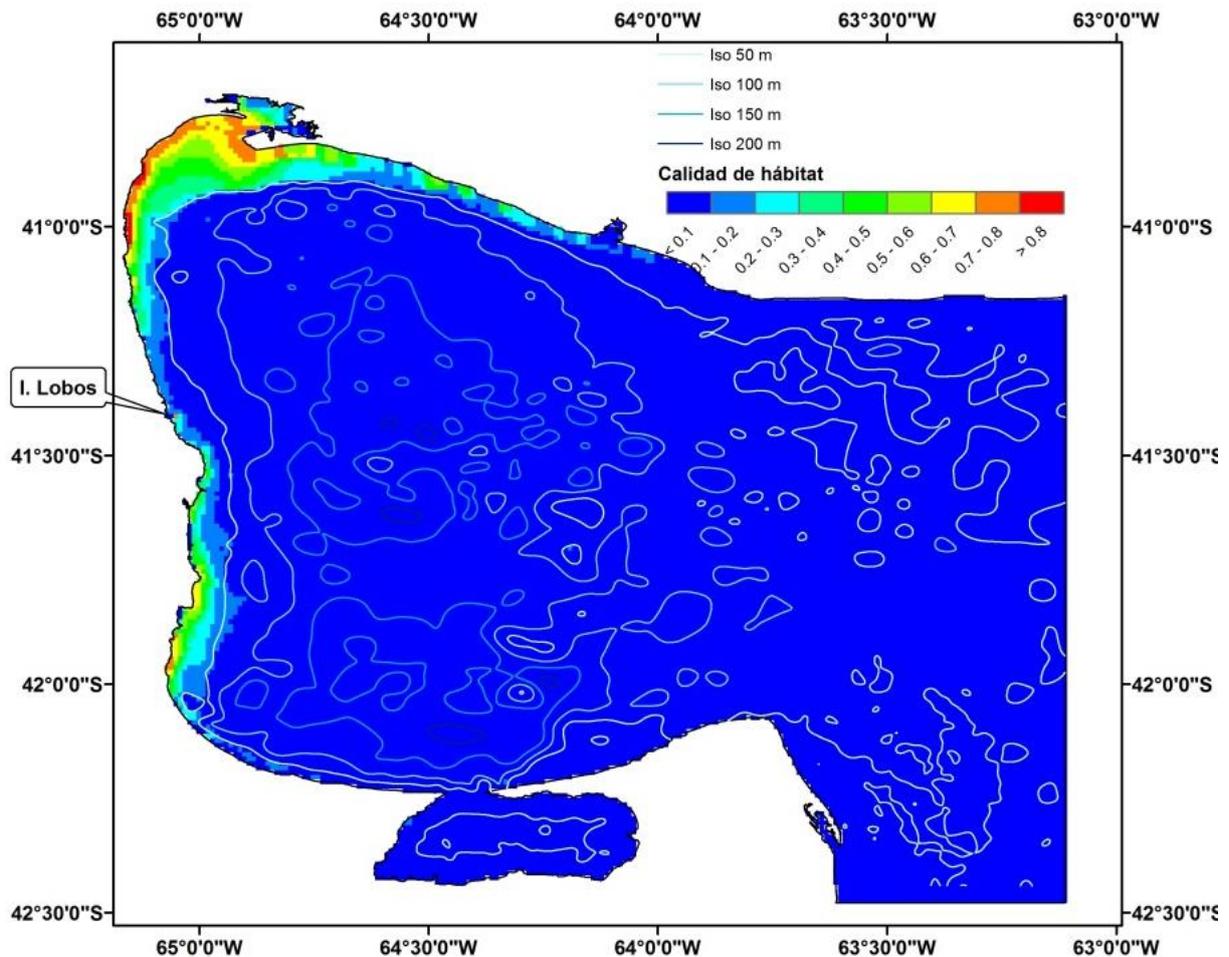


Figura 5.5. Modelo de distribución final (Maxent) de lobos finos sudamericanos en el área de estudio.

La contribución de cada variable al modelo final fue: distancia al Islote Lobos = 48%, profundidad = 45,6%, TSM = 4,9%, distancia a la costa = 1,4% y pendiente de fondo = 0,1%. En base a estos resultados se analizaron las curvas de respuesta de la calidad de hábitat a la distancia al Islote Lobos y a la profundidad (Figs. 5.6 y 5.7).

La calidad de hábitat tiene un máximo en las menores profundidades (< 1 m) y a partir de este máximo disminuye rápidamente hasta hacerse prácticamente nula en profundidades mayores a 80 m (Fig. 5.6). En el mapa de distribución (Fig. 5.5) puede observarse que las áreas con calidad de hábitat media a alta ($> 0,5$) se encuentran entre la línea de costa y la

isobata de 50m, y que la calidad de hábitat aumenta a medida que nos acercamos a la costa (zonas con menor profundidad). Respecto a la distancia al islote lobos, en la Figura 5.7, puede observarse que la calidad de hábitat tiene un máximo en el área adyacente al islote (< 1 km), luego disminuye hasta un rango de 20 km, a partir de esta distancia la calidad de hábitat vuelve a aumentar hasta alcanzar un nuevo máximo a los 58 km, y a partir de este segundo máximo la calidad de hábitat disminuye hasta hacerse prácticamente nula en distancias mayores a los 150 km. El segundo máximo observado correspondería a dos zonas costeras diferentes con alta calidad de hábitat (> 0.7; Fig. 5.5). Una de estas zonas se encuentra al norte del islote Lobos, entre la boca de la Bahía San Antonio y el paralelo 41°S; y la otra al sur entre los paralelos 41.8° y 42° S. Ambas zonas se encuentran en un rango de 40 a 70 km de distancia del Islote Lobos.

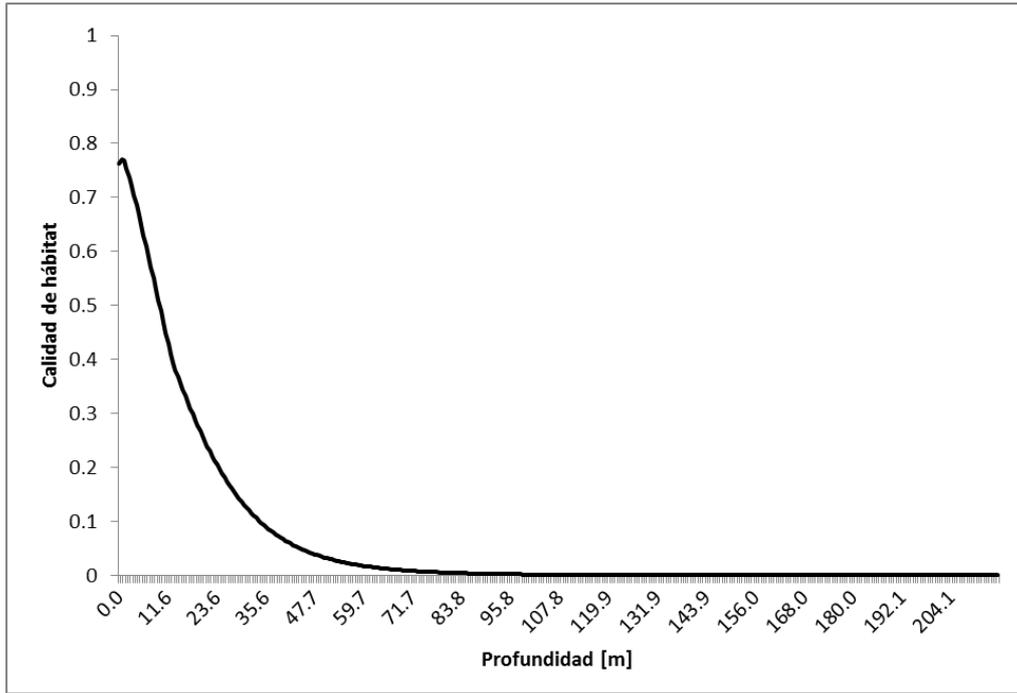


Figura 5.6. Curva de respuesta de los valores de calidad de hábitat de lobos finos sudamericanos a la profundidad del fondo.

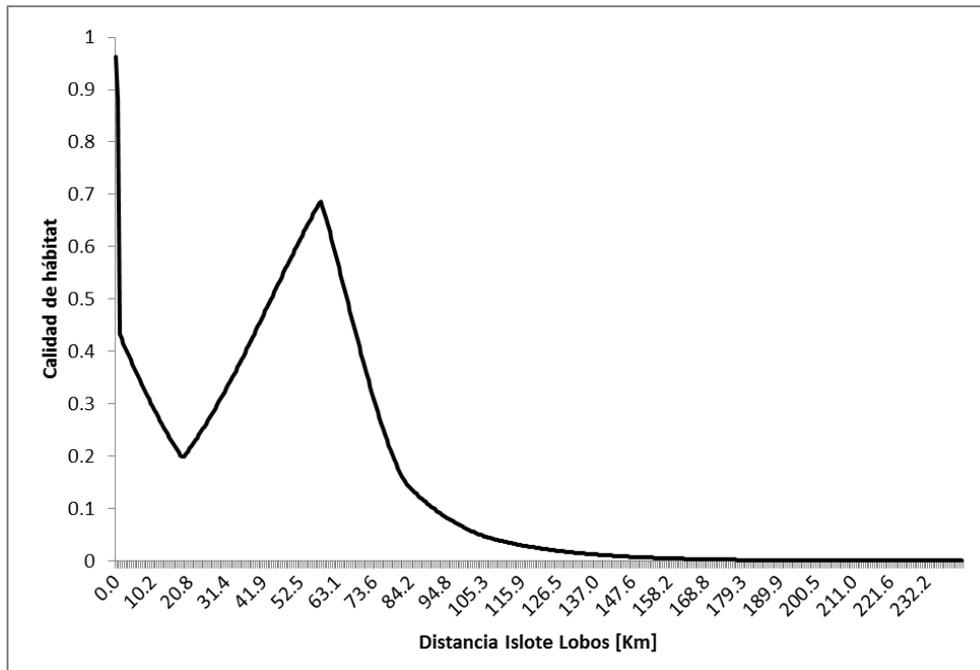


Figura 5.7. Curva de respuesta de los valores de calidad de hábitat de lobos finos sudamericanos a la distancia al Isote Lobos.

5.4. Discusión

Como fue señalado en la introducción de este capítulo, entre los aspectos menos conocidos de la ecología de esta especie se encuentran la dispersión de los individuos en el mar durante la temporada no reproductiva, las zonas de alimentación y las potenciales rutas de migración entre colonias distantes. De este modo los resultados obtenidos en el presente trabajo arrojaron nueva luz acerca de estos aspectos y al mismo tiempo generaron nuevas incógnitas que guiarán la investigación en un futuro inmediato

Puesto que no existen apostaderos reproductivos en el GSM, los lobos finos observados en este golfo provienen necesariamente de otros lugares en donde nacen. Los individuos podrían provenir tanto de las colonias del centro y sur de Patagonia (la más cercana, Isla Escondida, se encuentra a 500 km aproximadamente) o de las colonias de Uruguay (las cuales se encuentran a más de 1.200 km de distancia) o de ambas. A su vez, respecto del último caso se pueden inferir dos escenarios posibles. El primero escenario sería que el GSM constituye un área común a individuos provenientes de ambas regiones pero que luego retornan a sus respectivos apostaderos, y el segundo escenario sería que el GSM constituye un punto intermedio de las potenciales rutas migratorias entre ambas regiones. Sin embargo, con los resultados obtenidos en el presente trabajo y con el conocimiento existente del patrón estacional de otros apostaderos del atlántico puede inferirse que el origen más probable lo constituyen las colonias reproductivas del Uruguay como se describe a continuación.

El patrón estacional de la ocurrencia de lobos finos en el GSM es similar al patrón descrito por Bastida y Rodríguez (1994) para Punta Mogotes. En ambos lugares los individuos comienzan a arribar en el otoño (fines de mayo y principios de junio) y el número de arribos continúa gradualmente hasta alcanzar un máximo a mediados o fines del invierno (julio a septiembre), a partir de este momento comienzan a partir gradualmente hasta el verano, momento en el cual prácticamente no quedan lobos finos en ninguno de los dos lugares. En Punta Mogotes los últimos lobos se observan a fines de diciembre e inicios de enero, mientras que en el GSM durante los meses de enero y febrero todavía se observan algunos lobos. Bastida y Rodríguez (1994) observaron que el patrón estacional de Punta Mogotes está relacionado con el flujo de individuos de las colonias reproductivas de Uruguay: durante el otoño una gran cantidad de individuos abandonan las colonias uruguayas y retornan a las mismas a partir de octubre. En base a esta observación, esos autores sugieren que los individuos observados en Punta Mogotes y el resto de la costa bonaerense provienen de las colonias de Uruguay. Puesto que en el GSM se observa prácticamente el mismo patrón que en Punta Mogotes, es de esperar que los lobos finos observados en este golfo provengan también de Uruguay.

Independientemente de la procedencia de los lobos finos del GSM, los resultados obtenidos en este trabajo sugieren que el mismo **constituye principalmente un área de descanso**: la mayoría (83%) de los grupos observados en el mar durante los relevamientos náuticos costeros se encontraban descansando y el área de estudio presenta un apostadero de la especie, el Islote Lobos.

El Islote Lobos (Fig. 5.8) presenta las características fisonómicas típicas que se han descrito para la mayoría de los apostaderos de lobos finos sudamericanos, esto es, zonas rocosas duras, escarpadas, aisladas del continente y con pozas de marea (Vaz-Ferreira, 1960; Schiavini, 1987; Bastida y Rodríguez, 1994; Crespo *et al.*, 1999; Sanfelice *et al.*, 1999; Stevens y Boness, 2003). Estas características serían seleccionadas por los lobos finos puesto que les confieren un ambiente propicio para llevar a cabo comportamientos termorregulatorios (posas de marea y grietas en el sustrato que brindan sombra y protección del viento) y para evitar predadores o disturbios humanos (zona escarpada y aislada del continente; Stevens y Boness 2003). Específicamente el Islote Lobos es un afloramiento granítico de aproximadamente 2,35 Ha que en las mareas bajas queda unido al continente por una plataforma de abrasión rocosa y arenosa de 2 km de largo (Gelos *et al.*, 1992). En el área de estudio existen otros lugares que reúnen algunas de las características fisiográficas mencionadas, pero hasta ahora no se han detectado lobos finos en las mismas.

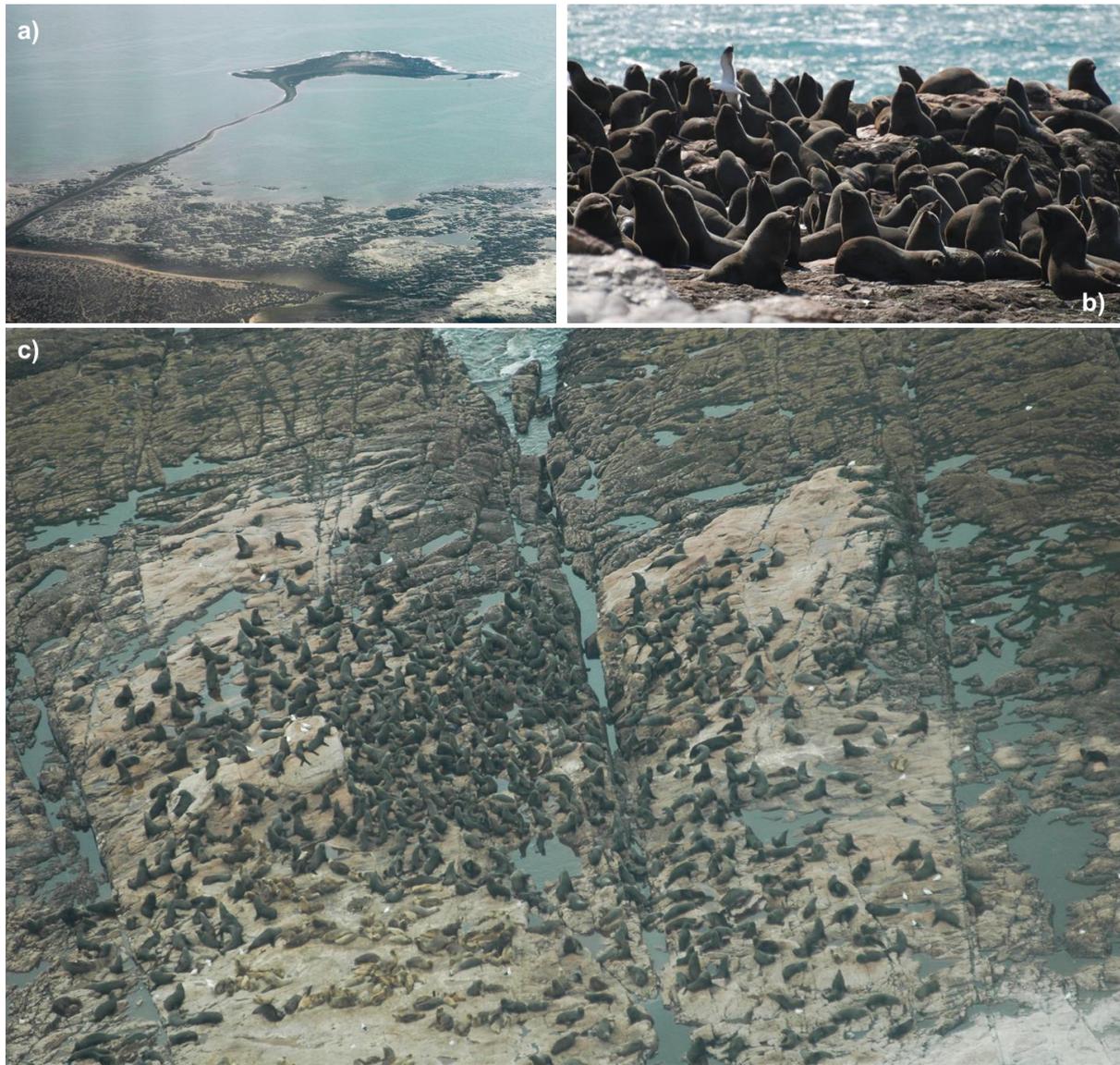


Figura 5.8. Fotografías del Islote Lobos: a) vista panorámica del Islote Lobos; b) fotografía terrestre de lobos de dos pelos; c) fotografía aérea del sector de mayor concentración de lobos de dos pelos (animales de color gris oscuro), también se observan algunos grupos de lobos de un pelo (animales marrón claro).

Por otro lado, el GSM podría constituir un área de alimentación. Esta hipótesis se sustenta en el hecho de que dos de los principales ítems presa de los lobos finos, la anchoita *Engraulis anchoita* y los juveniles de merluza común *Merluccius hubbsi* (Naya *et al.*, 2002; Szteren *et al.*, 2004; Ponce de León y Pin, 2006) son abundantes en el GSM a lo largo de todo el año (Madirolas y Castro Machado, 1997; Hansen *et al.*, 2001; Buratti *et al.*, 2006; González, 2007; Romero *et al.*, 2010; Ocampo Reinaldo *et al.*, 2011). El comportamiento de alimentación fue observado en solo una ocasión en el presente estudio, lo que sugiere que los lobos finos se alimentan ocasionalmente en el GSM. Sin embargo, es probable que la frecuencia de este comportamiento esté subestimada debido a la

metodología empleada en los relevamientos náuticos costeros. Durante estos relevamientos los observadores permanecieron solo unos minutos en las cercanías de cada grupo de lobos. Un diseño de muestreo que contemple el seguimiento de un mismo grupo durante un tiempo considerablemente largo (varias horas), permitiría seguramente obtener una medida más precisa de la frecuencia en que el comportamiento de alimentación ocurre. Por otro lado, es sabido que las hembras de esta especie se alimentan mayormente durante la noche (Thompson *et al.*, 2003; Riet Sapriza *et al.*, 2010), lo cual dificulta aún más la observación de este comportamiento desde una embarcación durante las horas de luz.

El modelo de distribución obtenido predice tres áreas principales con alta calidad de hábitat para la especie: un área pequeña ubicada en las aguas costeras inmediatas al Islote Lobos, y dos áreas mayores, una ubicada sobre la costa noroeste del GSM y otra sobre la costa oeste del GSM, al sur del Islote Lobos. Puesto que la mayoría de los grupos avistados en el mar se encontraban descansando, las áreas de distribución predichas por el modelo al norte y al sur del islote lobos podrían estar indicando zonas favorables para el descanso en el mar. Sin embargo es probable que las mismas también constituyan zonas donde los lobos finos se alimentan durante la noche. Puesto que estas áreas se encuentran cercanos al Islote Lobos, los lobos finos podrían estar intercalando períodos de forrajeo en el mar con período de descanso en tierra durante los meses en que se encuentran en el GSM.

Otros factores ambientales no considerados en el presente trabajo podrían estar condicionando la distribución de los lobos finos en el GSM. Por ejemplo, en un estudio reciente realizado en Punta Mogotes se observó que la distribución diaria de los grupos de lobos finos en el mar está condicionada por el estado del mar y por la dirección de las corrientes superficiales (Dassis *et al.*, 2007). Seguramente, incorporando estas y otras variables (ej. distribución de presas) se podrían obtener mapas más precisos de la distribución de los lobos finos en el GSM. Sin embargo, con la información ambiental empleada en el presente trabajo se obtuvo un mapa de distribución con un valor de precisión alto que puede ser utilizado en el diseño o rediseño de áreas protegidas para la especie en el área de estudio.

Aunque se desconoce con precisión el inicio de la ocupación actual del GSM por el lobo fino sudamericano, es probable que sea reciente, no más allá de 10 o 20 años. Los primeros registros de la especie en el área de estudio lo constituyen un ejemplar hallado muerto en una playa de Las Grutas en el año 1994 (Dr. Raúl González, comunicación personal⁴) y los censos conducidos en el Islote Lobos en Febrero de 1995. Además de estos y otros censos

⁴ Dr. Raúl González. Instituto de Biología Marina y Pesquera Almirante Storni. Güemes 1030, San Antonio Oeste Río Negro.

posteriores de apostaderos, no se cuenta con relevamientos sistemáticos previos al año 2006 en el sector y momento del año en que actualmente se observa esta especie. En consecuencia, se dificulta la tarea de una reconstrucción histórica de la ocupación. Sin embargo, es notorio que durante las década del '80 y principios de la década del '90 se registraron y reportaron avistajes en el mar (durante campañas de investigación pesquera) y varamientos de diferentes especies de mamíferos marinos (incluidas varias especies de pinnípedos) pero nunca de lobos marinos de dos pelos (González, 1990a; González *et al.*, 1992). Incluso, durante mediados del siglo XX varios investigadores reportaron apostaderos de lobos finos sudamericanos en diferentes localidades del norte y sur de la costa Argentina, pero nunca en las costas del GSM, aunque estas costas también fueron relevadas (Carrara, 1952; Vaz-Ferreira, 1982; Schiavini, 1987; Bastida y Rodríguez, 1994; Crespo *et al.*, 1999; Túnez *et al.*, 2008). Esta observación conduce a suponer que la especie estuvo ausente en el GSM al menos desde mediados a fines del siglo XX, lo que refuerza la hipótesis de una ocupación reciente. Por otro lado, estudios arqueológicos y tafonómicos conducidos recientemente en las costa del GSM revelaron que el lobo fino sudamericano constituyó uno de los principales recursos alimenticios de pobladores humanos (cazadores-recolectores) que vivieron en estas costas hace 4.000 a 700 años antes del presente (Borella, 2007). Este hallazgo sugiere que la presencia actual del GSM corresponde a una reocupación del mismo por parte de los lobos finos.

La reocupación de áreas ha sido observada en la mayoría de las especies del género *Arctocephalus* del hemisferio sur que sufrieron una drástica reducción poblacional debido a la explotación comercial en épocas pasadas y que actualmente experimentan un crecimiento poblacional (Arnould, 2002; Hucke-Gaete *et al.*, 2004; Kirkwood *et al.*, 2009). La ocupación reciente de las costas del GSM, de Buenos Aires y del sur de Brasil por parte de los lobos finos sudamericanos, sugiere que esta especie puede estar también ampliando su rango de distribución como consecuencia de su recuperación poblacional. A su vez, la ocupación de nuevas áreas permitiría que la población continúe aumentando.

Un factor común a todas las colonias recientemente formadas de las diferentes especies de lobos finos del hemisferio sur lo constituye su proximidad a áreas en el mar con una alta productividad biológica (Arnould, 2002; Hucke-Gaete *et al.*, 2004; Kirkwood *et al.*, 2009). A su vez, la calidad de estas áreas, en términos de abundancia de presas, constituiría el factor más influyente en la capacidad de recuperación poblacional de los lobos finos. Por ejemplo, la recuperación más lenta, y el menor tamaño de la población del lobo marino de dos pelos australiano *A. pusillus doriferus*, en comparación con la población del lobo de dos pelos sudafricano *A. pusillus pusillus*, se atribuye a una diferencia en la disponibilidad de alimento entre sus respectivas áreas de forrajeo: las colonias del lobo marino australiano se

encuentran en las aguas pobres en nutrientes del Estrecho de Bass, mientras que las colonias del lobo de dos pelos sudafricano se encuentran en las aguas de alta productividad de la Corriente de Benguela (Arnould, 2002). En Perú, por otro lado, muchos apostaderos reproductivos de lobos finos sudamericanos fueron abandonados como consecuencia de la drástica disminución poblacional durante el fenómeno climatológico El Niño (1997-98) que ocasionó una importante merma en la abundancia de sus principales presas (Stevens y Boness, 2003). Esta situación contrasta notablemente con el patrón observado en el Atlántico Sudoccidental para la misma especie, y la comparación entre ambos evidencia la fuerte relación existente entre la distribución de los apostaderos y la dinámica poblacional.

En suma, en el presente trabajo se da a conocer la presencia de un importante número de lobos marinos de dos pelos en el GSM durante la temporada post-reproductiva de la especie y se reporta por primera vez un apostadero dentro de este ecosistema. La importancia del Golfo San Matías en la ecología de esta especie radicaría en tres factores a) ubicación geográfica estratégica en las potenciales rutas migratorias de la especie, b) ambiente físico costero apto para apostadero, y c) disponibilidad de recursos alimenticios.

6. LOBOS MARINOS DE UN PELO

6.1. Introducción

El lobo marino de un pelo *Otaria flavescens* (Fig. 6.1) se distribuye a lo largo de la costa sudamericana desde Recife das Torres en Brasil (29°20'S; 49°43'W), hasta Zorritos (4°S) en Perú (Vaz-Ferreira, 1976). En Argentina esta especie se encuentra presente en más de 120 apostaderos continentales e insulares, que se distribuyen desde Mar del Plata hasta Tierra del Fuego y las islas Malvinas (Dans *et al.*, 1996; Reyes *et al.*, 1999; Schiavini *et al.*, 1999a; Mandiola *et al.*, 2010). En el área de estudio del presente trabajo se encuentran presentes alrededor de 13 apostaderos reproductivos y no reproductivos, algunos de los cuales están conformados por varios subgrupos (Grandi *et al.*, 2008). Al igual que en el resto del mar Argentino, en el área de estudio el lobo marino de un pelo representa la especie de mamífero marino más abundante. En el año 2009 se censaron aproximadamente 18.000 ejemplares en los apostaderos reproductivos y no reproductivos de los golfos San Matías y San José (Grandi *et al.*, 2009; Svendsen *et al.*, 2009).



Figura 6.1. Lobos marinos de un pelo *O. flavescens* fotografiados en la Bahía San Antonio.

Las poblaciones del lobo marino de un pelo en las costas sudamericanas y principalmente en Patagonia fueron objeto de explotación desde comienzos de la conquista del continente americano (Crespo, 1988). Sin embargo, la mayor explotación de esta especie en Argentina se produjo entre 1920 y 1950 (Crespo, 1988; Crespo y Pedraza, 1991). Durante estas décadas se realizó una explotación a gran escala ejercida por permisionarios nacionales en las Provincias de Buenos Aires, Río Negro, Chubut, Santa Cruz y Tierra del Fuego; siendo los apostaderos de Península Valdés y Tierra del Fuego donde se realizó la mayor presión de captura (Crespo, 1988; Crespo y Pedraza, 1991). Se

estima que la población del norte de Patagonia (región comprendida entre la desembocadura del Río Negro, 41°02'S, y la desembocadura del Río Chubut, 43°20'S) estaba reducida a menos del 10% de su tamaño original en la década del 60 cuando se dejó de explotar (Crespo y Pedraza, 1991; Koen-Alonso y Yodzis, 2005; Grandi *et al.*, 2012). Actualmente la población del norte de Patagonia se estima entre 60.500 y 83.500 lobos marinos, y se estaría recuperando a una tasa relativamente alta, cercana al 6 % anual (Dans *et al.*, 2004; Grandi, 2010).

La recuperación poblacional de esta especie en el norte de Patagonia estaría asociada en gran medida por su condición de predador generalista y oportunista. Es de conocimiento común, entre pescadores y científicos pesqueros, que los lobos de un pelo se alimentan de los peces de las redes durante el tiempo que estas son cobradas por el buque, y de los peces que son descartados por la borda luego de la selección de las especies y tallas comerciales. Una de las hipótesis que ha venido cobrando más fuerza en los últimos años es que las pesquerías de arrastre subsidian gran parte de la biomasa consumida por los lobos marinos de un pelo, y que este subsidio favorecería su recuperación poblacional (Koen-Alonso *et al.*, 2000; Koen-Alonso y Yodzis, 2005; Drago *et al.*, 2009; Romero *et al.*, 2011). Sin embargo, este comportamiento parece ser casi exclusivo de los machos de esta especie, y se desconoce qué proporción de la población se alimenta de esta forma (Crespo *et al.*, 1997b; Romero, 2011).

Por otro lado, en el norte de Patagonia se han observado diferencias entre machos y hembras de esta especie en cuanto a sus patrones de desplazamiento en el mar, viajes de alimentación y hábitos alimenticios. Los machos se desplazan entre apostaderos más distantes y realizan viajes de alimentación de mayor duración y más alejados de la costa que las hembras (Campagna *et al.*, 2001; Müller, 2004; Giardino *et al.*, 2008). Los machos consumen principalmente especies demersales y demersal-pelágicas y sus áreas de alimentación se ubicarían preferentemente sobre la plataforma continental e incluso en áreas muy cercanas al talud. Por su parte, las hembras consumen tanto especies demersal-pelágicas como bentónicas y sus áreas de alimentación se ubicarían preferentemente en zonas someras y cercanas a la costa (Koen-Alonso *et al.*, 2000; Campagna *et al.*, 2001; Müller, 2004; Romero, 2011). Sin embargo, en estos estudios se han observado variaciones entre individuos de un mismo sexo. Por ejemplo, se observaron hembras alimentándose en zonas de la plataforma continental muy alejadas de sus apostaderos, y machos alimentándose en zonas cercanas a la costa (Campagna *et al.*, 2001; Müller, 2004). Incluso, se ha sugerido que las hembras de diferentes apostaderos tendrían diferentes áreas de forrajeo (Campagna *et al.*, 2001).

En conjunto, estos estudios sugieren que los lobos comunes utilizan una gran diversidad de áreas de forrajeo y de desplazamiento entre apostaderos, así como una gran diversidad de estrategias de alimentación, en función del sexo, de la ubicación de sus apostaderos y probablemente de otros factores como la edad de los individuos. Sin embargo, en la mayoría de estos estudios se han utilizado un número acotado de individuos para describir los patrones mencionados y, en consecuencia, aún se desconoce si existen áreas discretas donde se alimentan o que son utilizadas como rutas de desplazamiento entre apostaderos por la mayoría de los individuos.

El principal objetivo del presente capítulo fue obtener una primera aproximación de las zonas más utilizadas por los lobos marinos de un pelo en el área de estudio. Los objetivos específicos fueron: a) realizar una caracterización de los grupos de lobos de un pelo en el mar en cuanto a tamaño, composición social y comportamiento, b) construir y evaluar modelos de distribución para toda el área de estudio c) a partir de los modelos inferir potenciales rutas de desplazamiento entre apostaderos y potenciales zonas de alimentación y e) inferir de los modelos cuáles son las variables ambientales, del conjunto seleccionado a priori, que determinan en mayor medida la distribución de la especie en el área de estudio.

6.2. Metodología

6.2.1. Fuente de datos y caracterización de los grupos

Los datos de ocurrencia de lobos marinos de un pelo provienen de diferentes relevamientos conducidos en el período 1983 - 2011 (ver metodología general, pag. 25). La información registrada en cada avistaje durante los diferentes relevamientos incluye especie, fecha, posición geográfica, composición social (excepto en los relevamientos aéreos y en muchos avistajes ocasionales), el número de individuos y el comportamiento predominante del grupo al momento del avistaje (solo en los relevamientos náuticos sistemáticos).

La diferenciación de la clase de edad y sexo de los individuos se realizó en función de las características morfológicas externas que han sido descritas para la identificación de los individuos en tierra (tamaño relativo, coloración, presencia de melena, etc. (Crespo, 1988). Sin embargo, puesto que en el agua las diferencias morfológicas entre clases de edad y sexo son menos evidentes, los grupos fueron clasificados en cuanto a su composición social como grupos de machos adultos y o subadultos (M), grupos de hembras y/o juveniles (H+J) y grupos mixtos de las dos clases anteriores (M+H+J).

Puesto que no se encontró en la bibliografía existente estudios que abordaran específicamente la tipificación del comportamiento de los grupos de esta especie en el mar, en el presente trabajo las categorías que se detallan a continuación se crearon, en mayor

medida, en base a las observaciones realizadas durante los relevamientos sistemáticos. Las actividades de los grupos registradas al momento del avistaje fueron: traslado (natación superficial a velocidad constante y en una dirección), socialización (serie de eventos comportamentales realizados por los lobos cuando interaccionan entre sí tales como el contacto físico o la persecución), alimentación (este comportamiento solo puede ser observado desde la embarcación si ocurre en la superficie; en este caso, los individuos nadan rápidamente y realizan buceos superficiales sobre un cardumen; la presencia de aves y delfines en el mismo lugar que los lobos se utilizó también como indicador de este comportamiento, en algunos casos se observan lobos marinos con peces en la boca), descanso (los individuos permanecen prácticamente quietos sobre la superficie del agua en diferentes posiciones).

Se caracterizaron los grupos de lobos marinos en cuanto a tamaño, composición social y comportamiento predominante utilizando estadísticas descriptivas como frecuencias relativas, rangos (valores mínimos y máximos), y parámetros de tendencia central (media y moda).

6.2.2. Modelos de distribución

La distribución para los lobos marinos de un pelo se modeló con el método Maxent y el mismo se configuró con las características indicadas en metodología general (pag. 31). Las variables ambientales utilizadas en el modelo fueron profundidad del fondo marino, pendiente del fondo, distancia a la costa, distancia a los apostaderos que se encuentran dentro del área de estudio, temperatura superficial del mar (TSM) y desvío estándar de la TSM (DE-TSM). La distribución se modeló para dos estaciones del año que representan diferentes situaciones oceanográficas: la estación cálida (octubre a marzo), durante la cual se encuentra formado el frente termohalino que divide al GSM en dos masas de agua bien diferenciadas en cuanto a sus parámetros físicos, químicos y biológicos; y la estación fría (abril a septiembre), durante la cual no se observa el frente termohalino y prácticamente no existe diferenciación de masas de agua en el GSM (Williams *et al.*, 2010). Este tratamiento de los datos se fundamenta en que tanto la formación y ruptura del frente térmico como la diferenciación de las masas de agua inducirían efectos en la presencia, abundancia y distribución de las presas de los lobos marinos (Williams *et al.*, 2010; Ocampo Reinaldo *et al.*, 2011; Romero, 2011). Así mismo, el período cálido incluye los meses de la temporada reproductiva (mediados de diciembre a inicios de febrero), en donde la mayoría de los lobos se encuentran en tierra (Campagna, 1985; Crespo, 1988). Para modelar las distribuciones en cada estación se construyeron mapas de TSM y DE-TSM utilizando promedios

climatológicos mensuales correspondientes a los meses que abarca cada período (Apéndice).

Los modelos se evaluaron con el índice AUC para el set de datos de testeo y para el set de datos de entrenamiento. La contribución de cada variable a los modelos se analizó mediante el *índice de importancia de permutación*. Se construyeron curvas de respuestas de las variables más importantes. Los tres análisis mencionados se realizaron con el programa Maxent (pág. 31 y 34).

6.3. Resultados

6.3.1. Caracterización de grupos

Se registraron un total de 370 grupos de lobos marinos de un pelo correspondientes al período 1994-2011. El 89,7 % (n = 332) de estos registros se obtuvieron durante los relevamientos sistemáticos, y el 10,3 % (n = 38) restante corresponde a registros ocasionales y capturas incidentales en buques pesqueros. La mayoría de los grupos fueron observados en el sector costero. Por ejemplo, el 63 % de los registros se obtuvieron a una distancia a la costa menor a 1 km.

El rango del tamaño de los grupos observados fue 1 a 75 individuos. El tamaño medio de los grupos fue 7,4 individuos (ES = 0,6) y los registros de lobos solitarios fueron los más frecuentes (36,1 %). De un total de 82 grupos en los que se pudo determinar la clase de edad y sexo de los individuos, un 48,8 % (n = 40) correspondieron a grupos de la clase H+J, un 40,2 % (n = 33) a grupos exclusivos de M, y un 11,0 % (n = 9) correspondieron a grupos M+H+J. En un total de 85 grupos se registró el comportamiento al momento del avistaje y la frecuencia en que se observó cada comportamiento fue: acercamiento a la embarcación = 28,2 % (n = 24), descanso = 28,2 % (n = 24), traslado = 27,1 % (n = 23), alimentación = 12,9 % (n = 11) y socialización = 1,2 % (n = 1). En dos ocasiones (2,4 %) se observaron lobos nadando alrededor de ballenas francas.

En un total de 61 grupos se pudo registrar simultáneamente el comportamiento, la clase de edad y sexo y el número de individuos. A continuación se describen los resultados más relevantes. El traslado y la alimentación se observaron con mayor frecuencia en individuos solitarios, tanto de la clase M como de la clase H+J (Fig. 6.2). Los grupos de mayor tamaño trasladándose correspondieron a la clase H+J (4 y 5 individuos, Fig. 6.2). Los grupos de alimentación de mayor tamaño fueron de 10 y 20 individuos (Fig. 6.2) y correspondieron a las clases H+J y M+H+J respectivamente.

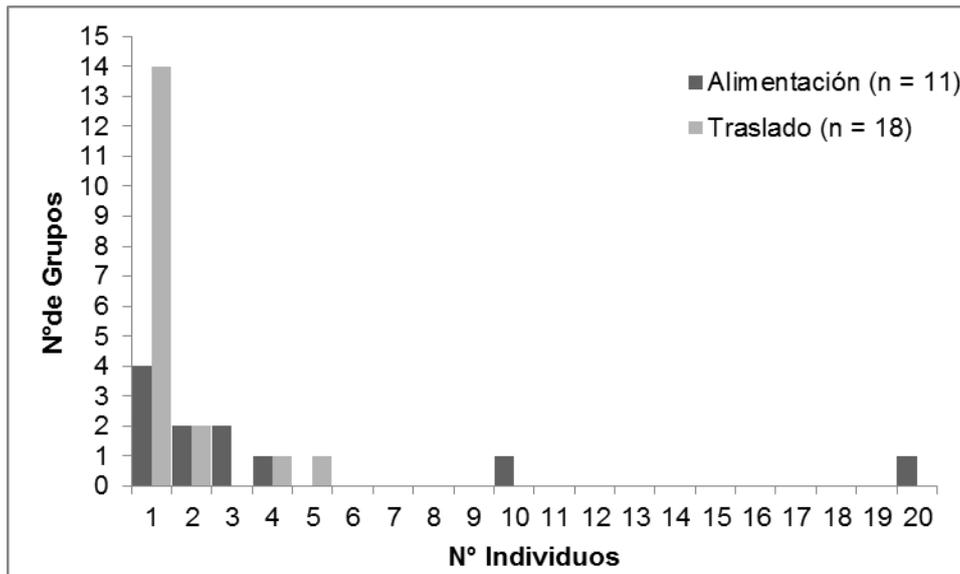


Figura 6.2. Frecuencia de tamaños de grupo observados (Nº Individuos) en grupos de alimentación y traslado de lobos marinos de un pelo.

6.3.2. Modelos de distribución

Los modelos de distribución construidos para cada una de las estaciones del año arrojaron valores altos de precisión (Tabla 6.1). En ambos modelos la distancia a la costa fue la variable de mayor importancia relativa y la pendiente del fondo fue la variable de menor importancia (Tabla 6.1). Tanto en la estación fría como en la cálida, los hábitats más favorables ($> 0,7$) se ubicaron en zonas de mar inmediatas a la costa (< 2 km de distancia a la costa; Figs. 6.2a, 6.3a y 6.4). Aunque en ambas estaciones la distancia a los apostaderos se ubicó en cuarto lugar en el orden de importancia de las variables ambientales (Tabla 6.1), en la estación fría los hábitats más favorables parecen estar más asociados a los apostaderos que en la estación cálida (Figs. 6.2a y 6.3a). Otra diferencia notable entre los modelos de ambas estaciones es la distribución de los hábitats de calidad intermedia (0,3 a 0,6). En la estación fría estos hábitats están circunscriptos a las zonas costeras (Fig. 6.3a). En la estación cálida, además de la franja costera, se observa una segunda franja de hábitats de calidad intermedia alejada de la costa entre 8 y 25 km aproximadamente (Fig. 6.4a). Esta franja de hábitats intermedios estaría respondiendo en gran medida a la profundidad del fondo. En la curva de respuesta de la calidad de hábitat a esta variable (Fig. 6.6) puede observarse una “meseta” entre los 80 y 120 m de profundidad con un valor de 0,3 de calidad de hábitat. Además, en la Figura 6a se observa claramente que los límites externos de esta zona copian en gran medida las isobatas de 40 y 120 m, sobre el sector noroeste del GSM, donde la TSM promedio es mayor a 17°C (masa de agua cálida del GSM, ver isotermas en la Fig. 6.3b).

Tabla 6.1. Número de registros, valores de AUC e índice de Importancia relativa de cada variable ambiental para cada modelo construido. Las variables de mayor importancia se resaltan en negrita. E = datos de entrenamiento del modelo, T = datos de testeo del modelo, Dist. C = distancia a la costa, Dist. A = distancia a los apostaderos, Pen. = pendiente del fondo marino, Prof. = profundidad del fondo marino, DE-TSM = desvío estándar de la temperatura superficial del mar, TSM = temperatura superficial del mar.

Estación	N° Registros		AUC		Importancia relativa %					
	E	T	E	T	Dist.C	Dist. A	Pen.	Prof.	DE-TSM	TSM
Fría	108	46	0,940	0,866	61,3	9,4	0	18,3	10,2	0,8
Cálida	113	48	0,913	0,837	60,4	11,3	0,3	11,9	2	14,1

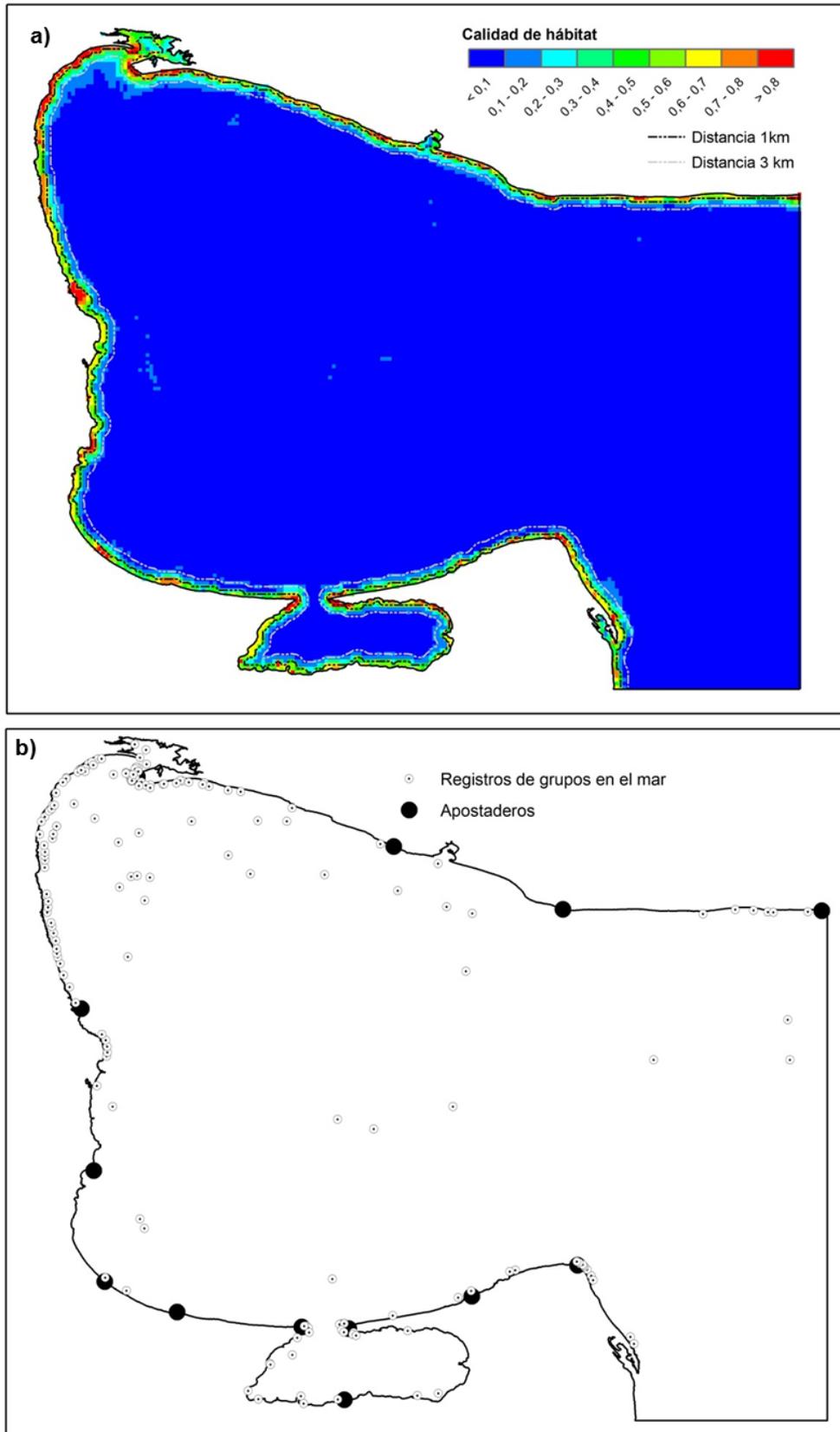


Figura 6.3 a) Mapa de distribución resultante del modelo Maxent para los lobos marinos de un pelo en la estación fría. Se muestran las líneas de distancia a la costa de 1 y 3 km. b) Localización de los grupos en el mar y apostaderos de lobos marinos de un pelo en la estación fría.

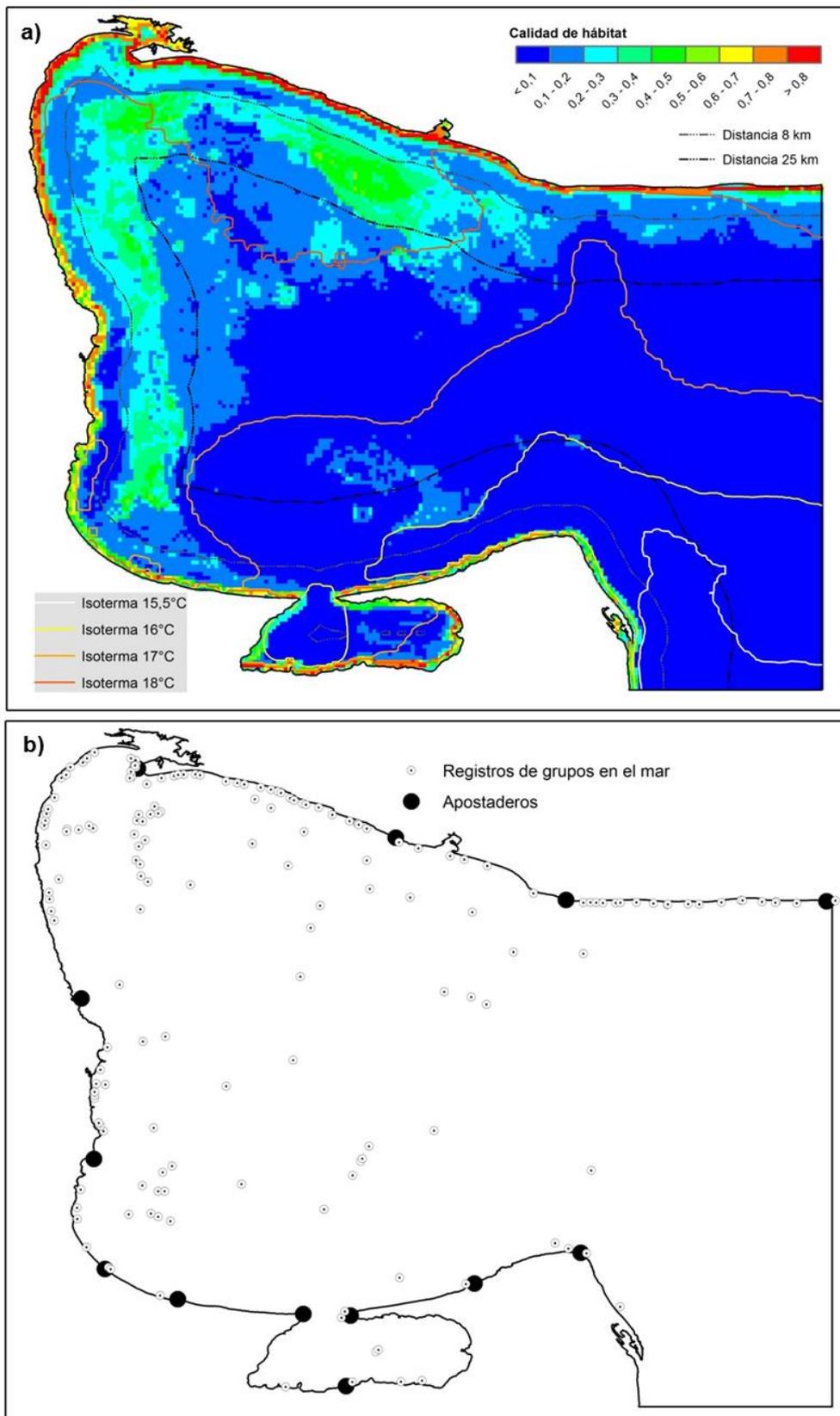


Figura 6.4. a) Mapa de distribución resultante del modelo Maxent para los lobos marinos de un pelo en la estación cálida. Se muestran las líneas de distancia a la costa de 8 y 25 km y las isotermas (TSM promedio para los meses cálidos) de 15,5, 16, 17 y 18°C. b) Localización de los grupos en el mar y apostaderos de lobos marinos de un pelo en la estación cálida.

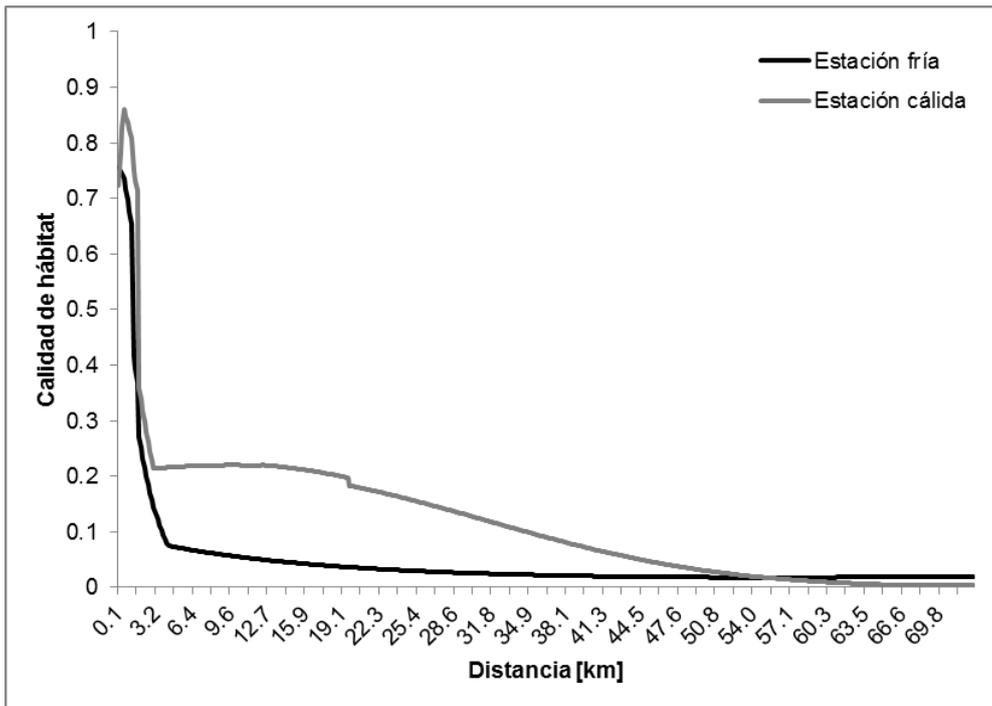


Figura 6.5. Curva de respuesta de los valores de calidad de hábitat de lobos marinos de un pelo a la distancia a la costa en las estaciones cálida y fría.

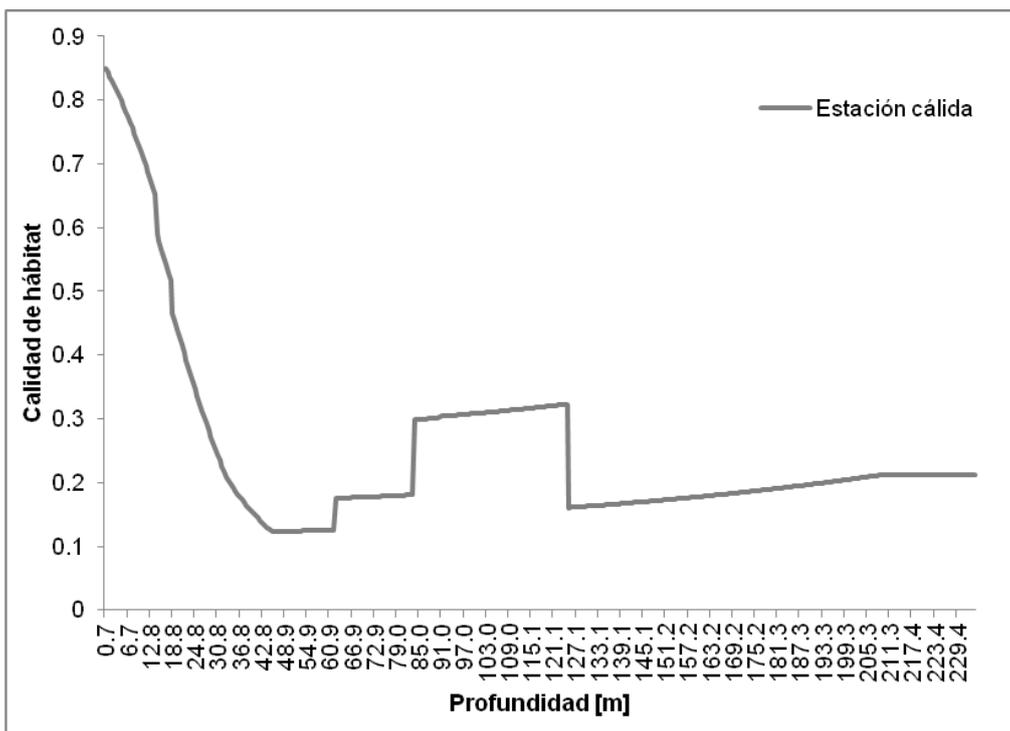


Figura 6.6. Curva de respuesta de los valores de calidad de hábitat de lobos marinos de un pelo a la profundidad del fondo en la estación cálida.

6.4. Discusión

Los lobos marinos de un pelo pasan parte de su vida en tierra, donde descansan y donde tienen lugar todos los eventos reproductivos de la especie (nacimientos, cuidado y amamantamiento de las crías, y apareamientos; Campagna, 1985; Campagna y Le Boeuf, 1988). Debido a esto el estudio de la distribución de esta especie en el mar implica principalmente conocer la localización de las áreas de alimentación y las rutas de desplazamiento entre estas áreas y los apostaderos, y entre apostaderos (Lewis y Ximenez, 1983; Crespo, 1988; Thompson *et al.*, 1998; Campagna *et al.*, 2001; Müller, 2004; Giardino *et al.*, 2008). Puesto que existe información de base que sugiere diferencias en la distribución de los lobos de un pelo en cuanto a su sexo, localización de apostaderos, temporada reproductiva vs. no reproductiva, etc., lo deseable es construir modelos específicos que tengan en cuenta estas diferencias. Sin embargo, el bajo número de registros (<50) de cada una de estas clases (ej. machos y hembras) que se cuenta para el presente trabajo, no permite construir modelos independientes de buena precisión y factibles de ser evaluados y luego comparados. Si bien es posible construir modelos que utilizan solo registros de presencia con un bajo tamaño muestral (entre 10 y 50 registros), los mismos suelen tener una baja precisión y en consecuencia suelen ser poco informativos (Pearson, 2007; Pearson *et al.*, 2007). Además, un tamaño de muestra pequeño impide la tarea de dividirlo para contar con un set de datos de testeo que permita hacer un análisis de precisión robusto (Pearson, 2007). En consecuencia los modelos del presente capítulo se construyeron con el objetivo de obtener una primera aproximación de las áreas más importantes para los lobos comunes en el área de estudio en función de la cantidad de registros disponibles y teniendo en cuenta, al menos, dos estaciones del año.

Los modelos construidos para las dos estaciones sugieren que los ambientes más favorables para la especie ($> 0,7$) se ubican principalmente en una franja marítima costera de 1 a 3 km de ancho sobre prácticamente toda el área de estudio. Estas zonas podrían constituir tanto áreas de alimentación como rutas frecuentes de desplazamiento entre apostaderos. Aunque la precisión global de ambos modelos es alta ($AUC > 0,8$), los mismos estarían subestimando la importancia de las zonas alejadas a más de 3 km de distancia (Figs. 6.3 y 6.4). Principalmente en la estación fría, estas zonas son predichas por el modelo como muy poco favorables ($< 0,3$ de calidad de hábitat) pese a que se tienen un importante porcentaje de registros de grupos de lobos en las mismas (en la estación fría los grupos de lobos comunes observados a más de 3 km de la costa representan el 18,3 % del total de registros y en la estación cálida el 38,8 %). El algoritmo Maxent, en comparación con otros algoritmos, tiende a sobre-ajustar la distribución de la especie en función de los valores ambientales observados predominantes (Ready *et al.*, 2010). En consecuencia, el sesgo observado en los modelos de los lobos comunes se debería en gran medida al predominio

de registros en la zona costera, la cual es relativamente homogénea en cuanto a las variables ambientales a lo largo de toda el área de estudio (la franja marítima costera de 3 km de ancho presenta el mismo rango de profundidades, pendientes y temperaturas a lo largo de prácticamente toda el área de estudio). En cambio, los grupos observados a más de 3 km de distancia de la costa abarcan una gran diversidad de ambientes (mayores rangos de las variables ambientales).

Por otro lado los registros de grupos de lobos en altamar estarían fuertemente subestimados debido a dos factores. En primer lugar el esfuerzo de los relevamientos sistemáticos se concentró en las zonas costeras (Tabla 2.1, pag. 29). Si bien este sesgo es igual para todas las especies estudiadas en la presente tesis, en el caso de los lobos se acentuaría más. Esto se debería a que los mismos se desplazan en el mar preferentemente de manera solitaria o en grupos relativamente más pequeños, lo que ocasionaría una menor probabilidad de detección respecto de las otras especies estudiadas. En segundo lugar, durante las campañas de prospección pesquera de merluza y durante las salidas realizadas por el POP los lobos marinos que se alimentan en las redes o que se trasladaban junto al buque serían registrados solo en muy pocas de todas las ocasiones en que son observados (Dra. Alejandra Romero, comunicación personal⁵).

A pesar de las limitaciones mencionadas, el modelo construido para la estación cálida predice un área de distribución de ambientes con calidad intermedia (0,3 a 0,5) entre las isobatas de 40 y 120 m que podría constituir una de las áreas principales de alimentación de los lobos comunes en esta estación (Fig. 6.7a). Esta hipótesis se sustenta en parte en resultados obtenidos en otras investigaciones que se describen a continuación. Campagna *et al.* (2001) y Müller (2004) equiparon lobos comunes con rastreadores satelitales en distintos apostaderos del norte de Patagonia. Dos de estos apostaderos, Punta Norte y Punta Buenos Aires, se ubican dentro del área de estudio del presente trabajo. El equipamiento y posterior seguimiento de estos animales se realizaron a finales de la temporada reproductiva de los lobos comunes (enero a febrero). Aunque algunos de los animales equipados en Pta. Norte realizaron viajes de alimentación en la zona externa de la boca del GSM, la mayoría lo hicieron en zonas de la plataforma continental alejadas de este golfo (Campagna *et al.*, 2001; Müller, 2004). Por otro lado, todos los animales equipados en Pta. Buenos Aires (cuatro hembras y un macho) realizaron sus viajes de alimentación dentro del GSM. Al contrastar visualmente las posiciones emitidas por estos animales con el mapa de distribución de la estación cálida obtenido en el presente trabajo, se observa una importante correspondencia espacial entre los viajes de alimentación y la franja de

⁵ Dra. Alejandra Romero. IBMPAS. Güemes 1030, San Antonio Oeste, Río Negro Argentina.

ambientes con calidad intermedia que se ubica entre los 40 y 120 m de profundidad (Fig. 6.7). Las hembras equipadas por Campagna *et al.* (2001) realizaron la mayoría de sus viajes de alimentación en el sector suroeste del GSM entre las isobatas de 40 y 140 m. Este sector se solapa en parte con el extremo sur de la franja de ambientes intermedios predicha por el modelo espacial del presente trabajo (Figs. 6.7a y 6.7b). El macho equipado por Müller (2004) realizó todos sus viajes de alimentación en el sector noroeste del GSM, principalmente entre las isobatas de 60 y 100 m. Este sector coincide totalmente con el extremo noroeste de la franja de ambientes de calidad intermedia predicha por el modelo espacial del presente trabajo (Figs. 6.7a y 6.7c).

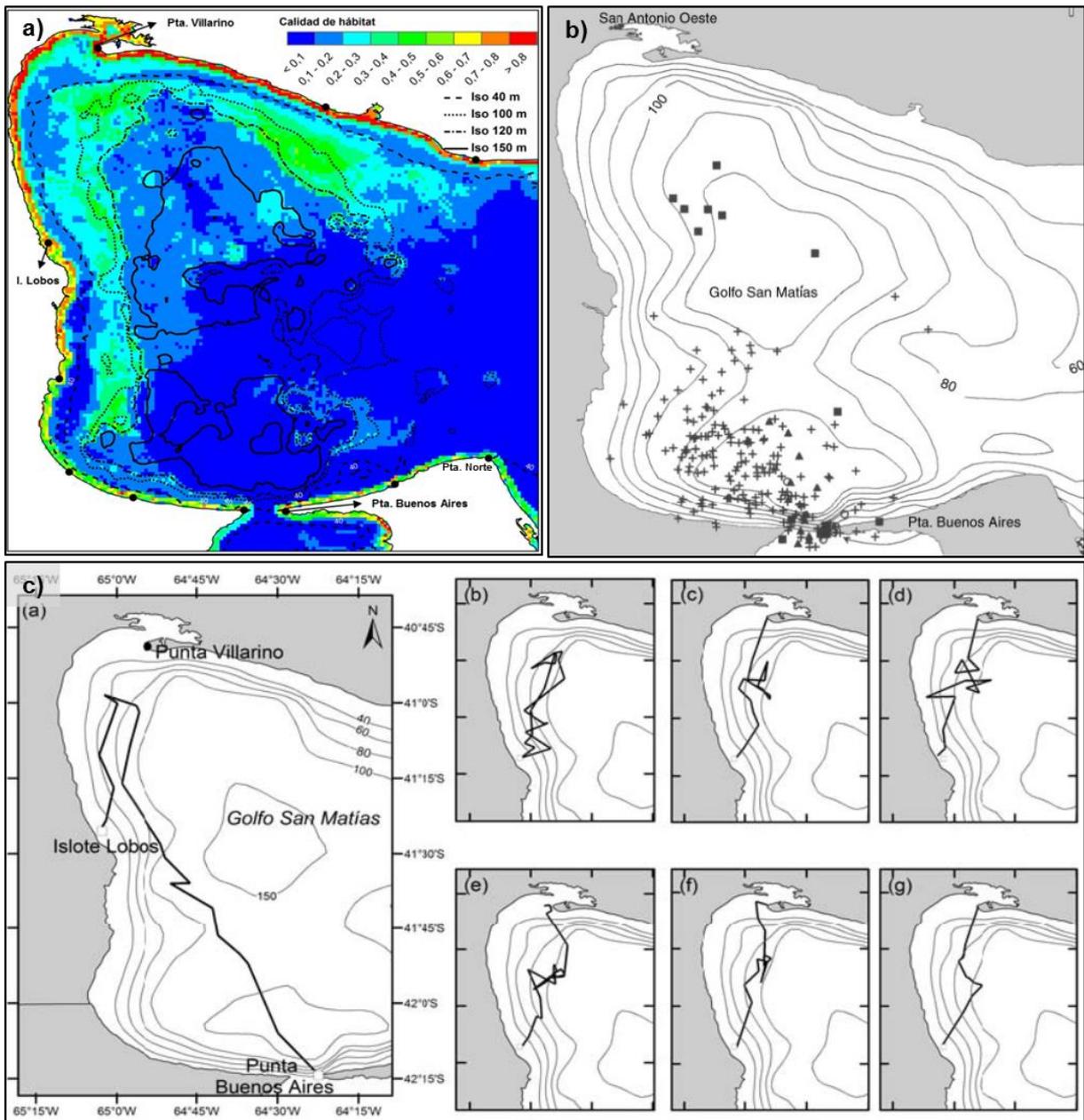


Figura 6.7 a) Mapa de distribución resultante del modelo Maxent para los lobos marinos de un pelo en la estación cálida. Se muestran las isobatas de 40, 100, 120 y 150 m y los principales apostaderos (puntos negros). b) Posiciones geográficas de 4 hembras de lobo marino de un pelo equipadas con rastreadores satelitales. Las posiciones se muestran con un símbolo diferente para cada hembra (gráfico tomado de Campagna *et al.* 2001). c) Viajes de alimentación realizados por un lobo marino de un pelo macho, equipado con un rastreador satelital en Punta Buenos Aires. El primer viaje (a) tiene su origen en Pta. Buenos Aires y finaliza en el Islote Lobos, y en los viajes subsiguientes (b-g) el individuo se desplazó entre el islote Lobos y Pta. Villarino (gráfico tomado de Müller *et al.* 2004).

Sumado a lo anterior, existe una importante correspondencia espacial entre la franja de ambientes de calidad intermedia de la estación cálida y las zonas de pesca de la flota de arrastre comercial. Ocampo Reinaldo (2010), calculó y mapeó un índice de intensidad pesquera de la flota de arrastre comercial del GSM a partir de datos de posicionamiento satelital de los buques pesqueros y de estadísticas pesqueras oficiales. A partir de este índice observó que a lo largo del año la flota presenta cambios estacionales en su distribución e intensidad pesquera en función de la disponibilidad de sus especies blanco y de la existencia de zonas de veda (Fig. 6.8). De diciembre a julio la flota de arrastre tiene como principal especie blanco a la merluza común *Merluccius hubssi* y de agosto a septiembre al savorín *Seriolella porosa*. Durante octubre y noviembre la flota opera al sur del paralelo 41°30'S, debido a la imposición de una zona de veda al norte de este paralelo. La mayor intensidad pesquera en esos meses se produce en el sector sudoeste entre las isobatas de 100 y 150 m (ver mapa de octubre en Fig. 6.8). De diciembre a marzo la flota opera sobre todo el perímetro del GSM comprendido entre las isobatas de 40 y 150 m, pero la mayor intensidad de pesca se concentra en el sudeste del GSM en un sector solapado fuertemente con el frente térmico (ver mapa de enero en Fig. 6.8). De abril a junio la flota se dispersa y la intensidad de pesca disminuye en todo el golfo. Durante estos meses, aunque no se observan zonas de alta concentración pesquera, los lances de pesca continúan realizándose sobre el perímetro del golfo comprendido entre las isobatas de 40 y 150 m (ver mapa de abril en Fig. 6.8). A partir de julio la flota comienza a concentrarse en el sector norte del GSM y permanece en el mismo durante agosto y septiembre. Durante estos meses la mayor intensidad pesquera se produce entre las isobatas de 40 y 150 m (ver mapa de agosto en Fig. 6.8). El mayor solapamiento entre las zonas de pesca y el mapa de distribución de los lobos comunes en los meses cálidos se produce entre las isobatas de 40 y 120 m de profundidad de los sectores norte y oeste del GSM (Figs. 6.7a y 6.8). Sin embargo, la mayor intensidad pesquera se produce de diciembre a marzo en el sector sudeste del GSM, donde el modelo de los lobos comunes predice una calidad ambiental muy baja (Fig. 6.7a y 6.8).

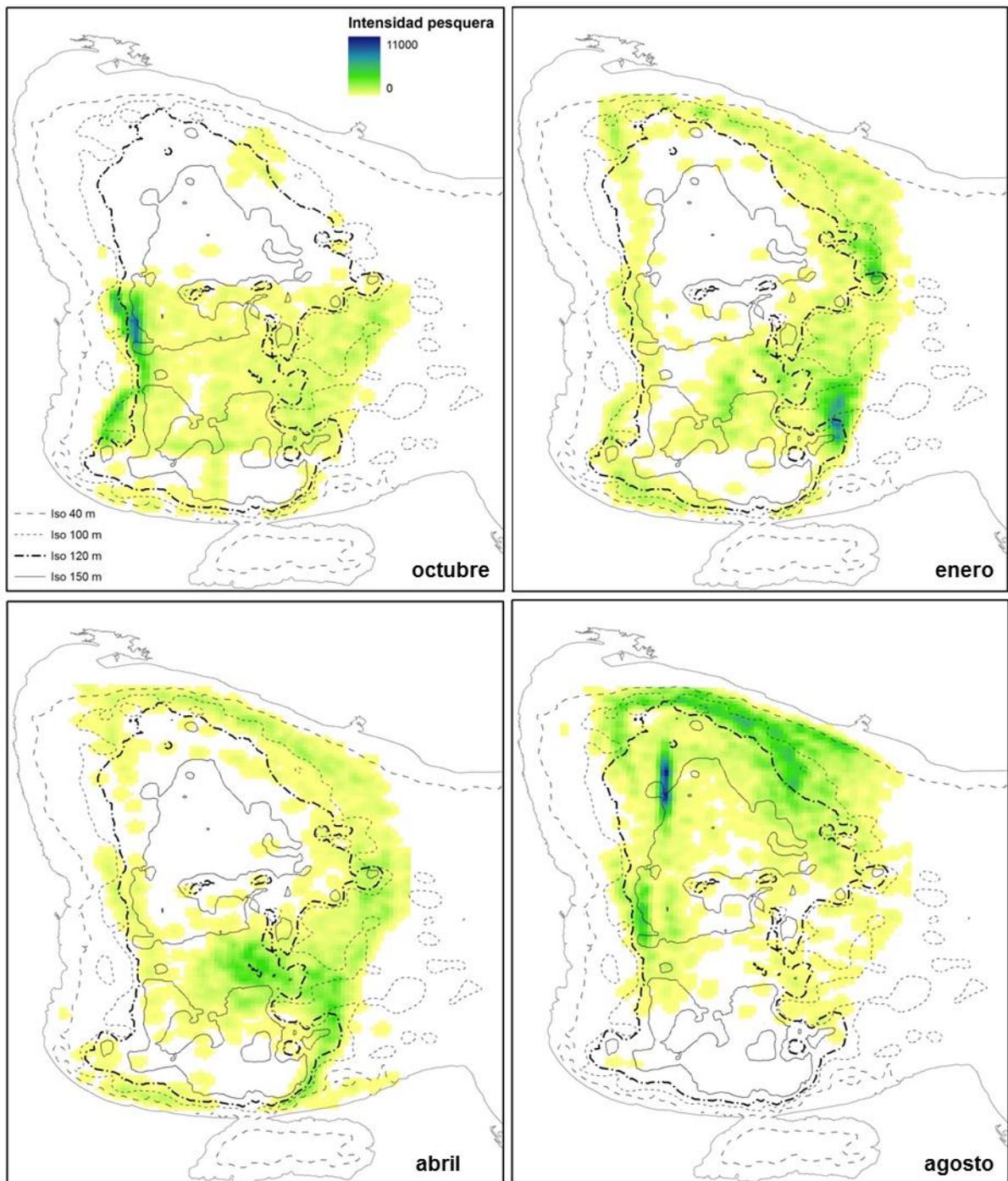


Figura 6.8. Distribución de la intensidad pesquera de la flota de arrastre comercial en el GSM. Cada uno de los mapas mensuales que se muestran es representativo de cada una de las cuatro temporadas de pesca descritas por Ocampo Reinaldo (2010). Se muestran las isobatas de 40, 100, 120 y 150 m. Las imágenes de intensidad pesquera fueron provistas por el Dr. Matías Ocampo Reinaldo⁶.

⁶ Dr. Matías Ocampo Reinaldo. IBMPAS. Güemes 1030, San Antonio Oeste, Río Negro Argentina.

La correspondencia entre las áreas de pesca de la flota de arrastre comercial y la distribución modelada de los lobos comunes reflejaría las áreas de alimentación de estos últimos debido a dos situaciones probables, ambas relacionadas con el hecho de que la principal presa de los lobos comunes en el GSM es la merluza común *M. hubssi* (Romero *et al.*, 2011). La primera situación se refiere a que la distribución de la actividad pesquera de la flota de arrastre comercial es un fuerte indicador de la ubicación de las mayores concentraciones de la merluza. En el GSM se ha estimado mediante otros métodos de pesca que el rango de distribución batimétrica de la merluza es desde los 50 m a los 160m, con una mayor presencia de la especie entre las isobatas de 80 m y 150 m (González *et al.*, 2003b), el cual es prácticamente el mismo rango que presenta la pesca de arrastre de fondo. Esto se debe a que “gran parte de la pesca de arrastre del GSM se basa en procedimientos de prueba y error y el éxito en un lance de pesca genera la repetición de la experiencia en la misma zona; en sentido contrario, un lance fallido (de poca captura) motiva a la búsqueda de otra zona” (Ocampo Reinaldo, 2010). En consecuencia, la distribución de la actividad pesquera de arrastre sería un indicador indirecto de las áreas de alimentación de los lobos comunes puesto que ambos se “alimentan” de lo mismo. La segunda situación se refiere a la hipótesis de que los lobos comunes del GSM se alimentan en gran medida del descarte pesquero. A su vez, esta hipótesis se sustenta en que las tallas de merluza consumidas por los lobos comunes se corresponden fuertemente con las tallas de las merluzas que son descartadas por los buques pesqueros que operan con redes de arrastre de fondo (Romero *et al.*, 2011). En consecuencia, si la mayoría de los lobos se alimentan de esta forma, la distribución de la flota arrastrera constituiría un buen predictor de la ubicación de sus zonas de alimentación. En futuros modelos de distribución del lobo común se evaluará la inclusión de la distribución de la actividad pesquera como una variable de predicción adicional.

7. BALLENAS FRANCAS

7.1. Introducción

La ballena franca austral *Eubalaena australis* (Fig. 7.1), tiene una distribución circumpolar sobre el hemisferio sur, entre los 20° y 60°S aproximadamente (Kenney, 2002). Esta especie fue objeto de explotación comercial entre los siglos XVIII y XX. Hasta fines de la pasada década, el número de ejemplares en las principales áreas reproductivas de la especie presentaba un incremento del 7% anual (IWC, 2001). Asociado a este incremento es probable que la especie comience a colonizar áreas que ocupaba previo a su explotación comercial. Sin embargo, existe un importante vacío de información acerca de cuál era la distribución geográfica de todas las áreas reproductivas y de alimentación de la especie con anterioridad a su explotación (IWC, 2001). En este sentido, la comisión ballenera internacional apuntó que existe un importante interés en identificar las áreas de reproducción y alimentación, históricas y actuales, para definir unidades básicas de manejo (IWC, 2001).



Figura 7.1. Ballenas francas *E. australis* fotografiadas en la boca de la Bahía San Antonio (fotografía tomada por Martín Brunella).

Las aguas que rodean a la Península Valdés constituyen una de las principales áreas reproductivas de la especie a nivel global (IWC, 2001). El *stock* reproductivo de ballenas francas de Península Valdés constituye a su vez uno de los mejor estudiados dado que se

cuenta con información poblacional sistematizada desde 1970 (Payne, 1986). Además, en los últimos años diferentes grupos de investigación han desarrollado estudios en distintos aspectos ecológicos de la especie sobre dicho *stock* (IWC, 2001). Las ballenas francas se congregan en esta área entre los meses de mayo y diciembre de cada año, y ocupan principalmente una franja costera de aproximadamente 1 km de ancho (Payne, 1986; Crespo *et al.*, 2011).

Con excepción del área circundante a la Península Valdés, la distribución de ballenas francas en el GSM, principalmente en el área marítima comprendida al norte del paralelo 42°S, era prácticamente desconocida hasta hace una década atrás. A partir del año 2006 comenzaron a realizarse diversos estudios que permitieron obtener información de base sobre distintos aspectos ecológicos de la especie en toda la extensión del GSM (Cammareri y Vermeulen, 2008; Crespo y Dans, 2008; Svendsen *et al.*, 2008a; Crespo *et al.*, 2011). Las ballenas francas ocurren sobre prácticamente toda la costa del GSM y durante la misma época en que son observadas en la Península Valdés (Crespo y Dans, 2008; Svendsen *et al.*, 2008a). Estos resultados, sumado a que se registraron grupos de cópula y madres con crías, sugieren que el GSM constituye una extensión del área reproductiva de Península Valdés (Crespo y Dans, 2008; Svendsen *et al.*, 2008a). La presencia de ballenas francas en el GSM condujo a una incipiente actividad turística de avistaje desde embarcaciones en la zona externa de la Bahía San Antonio, que podría extenderse a otras zonas de la Provincia de Río Negro (Crespo y Dans, 2008). En este sentido existe un especial interés por parte del Gobierno de la Provincia de Río Negro en regular dicha actividad, la cual se encuentra enmarcada dentro de la Ley provincial N° 4066 desde el año 2006. Esta Ley no se encuentra reglamentada aún y en el presente el IBMPAS, a pedido de la Secretaría de Medio Ambiente de la Provincia de Río Negro (Resolución: 400/SMA/2012), lleva a cabo un monitoreo piloto del avistaje de ballenas desde embarcaciones turísticas en la Bahía San Antonio.

El impacto de las embarcaciones turísticas sobre la población de ballenas podría ocurrir a diferentes escalas espaciales, y el grado de perturbación podría ser diferente según la clase de edad de individuos sobre los cuales se esté realizando la actividad (Rowntree *et al.*, 2001). En consecuencia es necesario conocer, entre otros aspectos, sobre qué tipo de áreas se realiza la actividad turística, es decir si se trata de áreas de cría, de apareamiento o de tránsito de individuos, y si existen otras áreas importantes para los distintos grupos de ballenas en sectores aledaños.

Por otro lado se ha observado que las ballenas francas pueden cambiar sus áreas reproductivas con el transcurrir de los años (Rowntree *et al.*, 2001). Estos cambios podrían

tener implicancias significativas en el manejo y conservación de la población de ballenas francas, sin embargo se desconoce que factores ambientales los producen.

En función del contexto planteado en los párrafos anteriores el principal objetivo del presente capítulo fue identificar áreas de cría y de apareamiento de ballenas francas en el GSM. Los objetivos específicos fueron: a) identificar la clase de grupos presentes en toda el área de estudio, b) construir un modelo general de distribución para toda el área de estudio; c) construir modelos de distribución de madres con crías y de grupos de cópula con el objetivo de identificar áreas de cría y áreas de apareamiento en el GSM y d) a partir de los modelos identificar las variables ambientales, del conjunto seleccionado a priori, que condicionan en mayor medida las distribuciones modeladas.

7.2. Metodología

7.2.1. Fuente de datos y caracterización de grupos

Los datos de ocurrencia de ballenas francas utilizados en el presente capítulo provienen de diferentes relevamientos conducidos en el período 1983-2011 (ver metodología general, pag. 25). La información registrada en cada avistaje durante los diferentes relevamientos incluye especie, fecha, posición geográfica, composición social, el número de individuos y el comportamiento predominante del grupo al momento del avistaje (solo en los relevamientos náuticos sistemáticos). En todos los relevamientos sistemáticos (tanto náuticos como aéreos) los grupos de ballenas fueron clasificados como individuos solitarios, madres con crías (pareja de ballenas en la cual el largo de uno de los individuos, la cría, es menor a la mitad del largo del individuo que lo acompaña, la madre), grupos de cópula (grupos en donde se observa actividad en superficie, destacándose los contactos corporales entre individuos), grupos indeterminados (individuos muy próximos entre sí, pero en los cuales no se observaron contactos cuerpo a cuerpo u otro tipo de actividad en superficie).

7.2.2. Modelos de distribución

Se construyeron tres modelos diferentes para las ballenas francas. En el primer modelo se utilizaron los registros de todos los tipos de grupos de ballenas con el objetivo de obtener una primera aproximación global de la distribución de la especie en el área de estudio (de aquí en adelante modelo “todos”). En el segundo modelo solo se utilizaron los registros de los potenciales grupos de cópula con el objetivo de identificar áreas de apareamiento (de aquí en adelante modelo “grupos de Cópula”). En el tercer modelo solo se utilizaron los registros de madres con crías con el objetivo de identificar áreas de cría (de aquí en adelante modelo “madres con crías”).

Los modelos de distribución de la ballena franca austral en el sector marítimo del área de estudio se construyeron con el programa Maxent, y los mismos se configuraron con las características indicadas en metodología general (pag. 31). Las variables ambientales utilizadas en los modelos fueron: distancia a la costa, profundidad del fondo marino, pendiente del fondo marino, temperatura superficial del mar (TSM) y desvío estándar de la temperatura superficial del mar (DE-TSM). Las capas de TSM y DE-TSM se construyeron utilizando imágenes satelitales de los meses en los cuales se observó la presencia de esta especie en el mar (Apéndice).

Los modelos se evaluaron con el índice AUC para el set de datos de testeo y para el set de datos de entrenamiento. La contribución de cada variable a los modelos se analizó mediante el *índice de importancia de permutación*. Se construyeron curvas de respuestas de las variables más importantes. Los tres análisis mencionados se realizaron con el programa Maxent (ver metodología general pág. 31 y 34).

7.3. Resultados

7.3.1. Caracterización de grupos

Se compilaron un total de 1.924 registros de grupos de ballenas francas. En su mayoría los registros corresponden al período 2004-2010, con la excepción de dos registros tomados en el año 1988 y un registro tomado en el año 1995. Para las décadas del '80 y '90 se cuenta con más registros, incluso para el sector noreste del GSM, pero los mismos no fueron considerados en el presente trabajo porque para ninguno de ellos se cuenta con información de posicionamiento geográfico y un gran número carece de información sobre el tipo de grupo. El 91,1% (n = 1.752) de los registros analizados fueron tomados durante los relevamientos aéreos costeros. A su vez, de ese total, el 94,5% (n = 1.656) de los registros se tomaron al sur del paralelo 42°S. En todos los casos, las ballenas francas se observaron en el área de estudio de abril a diciembre.

De un total de 4.753 individuos registrados en todos los relevamientos, el 12,9 % (n = 615) correspondió a individuos conformando grupos de cópula, el 35,4% (n = 1.682) correspondió a individuos solitarios, el 48,1% correspondió a madres y crías (1.143 parejas) y el 3,6% (n = 169) restante correspondió a individuos conformando grupos indeterminados. La localización de los registros de las distintas categorías se muestra en las Figuras 7.2 a 7.5.

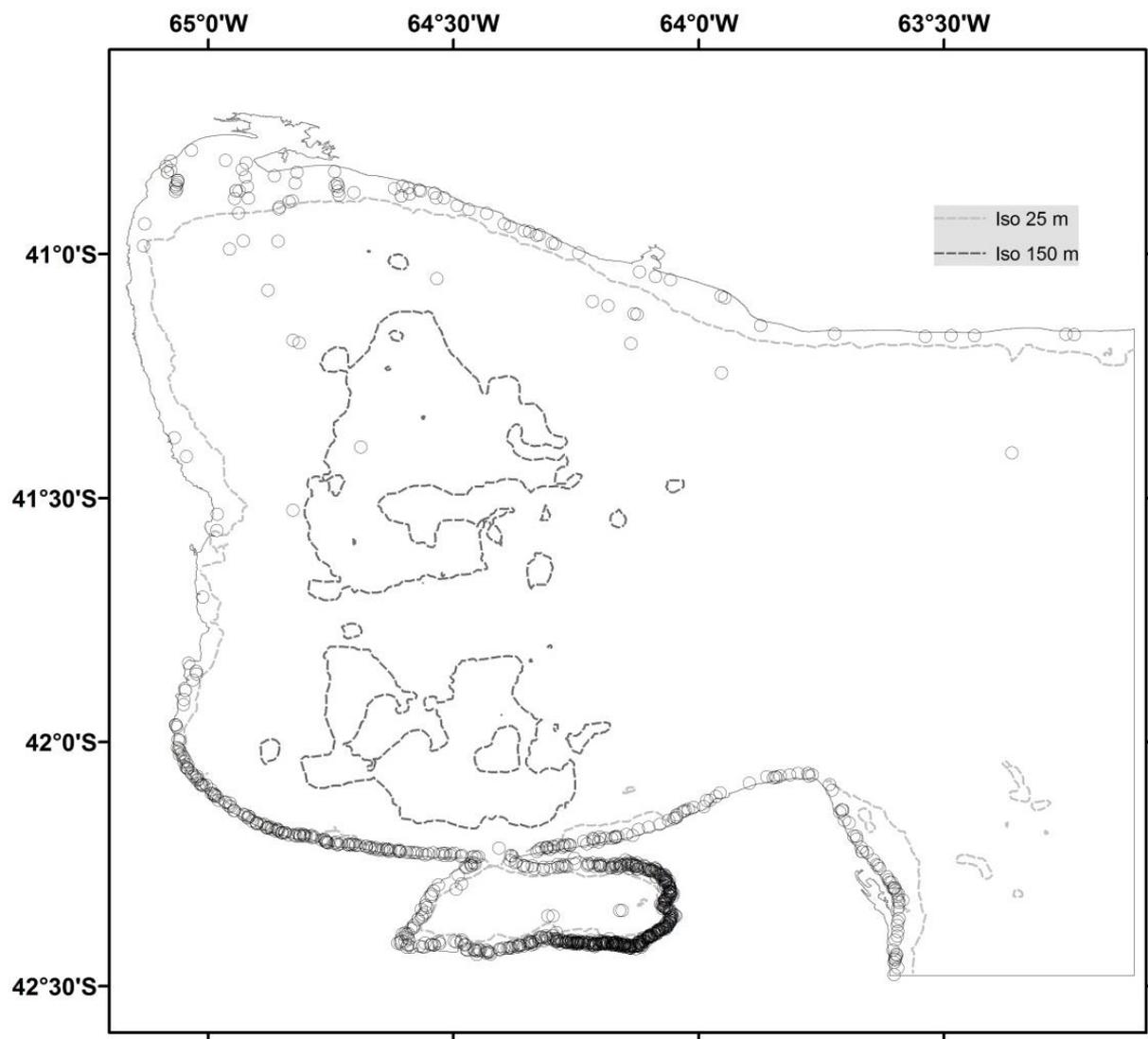


Figura 7.2. Registros de ballenas francas solitarias obtenidos para el área de estudio durante el período 1988-2010.

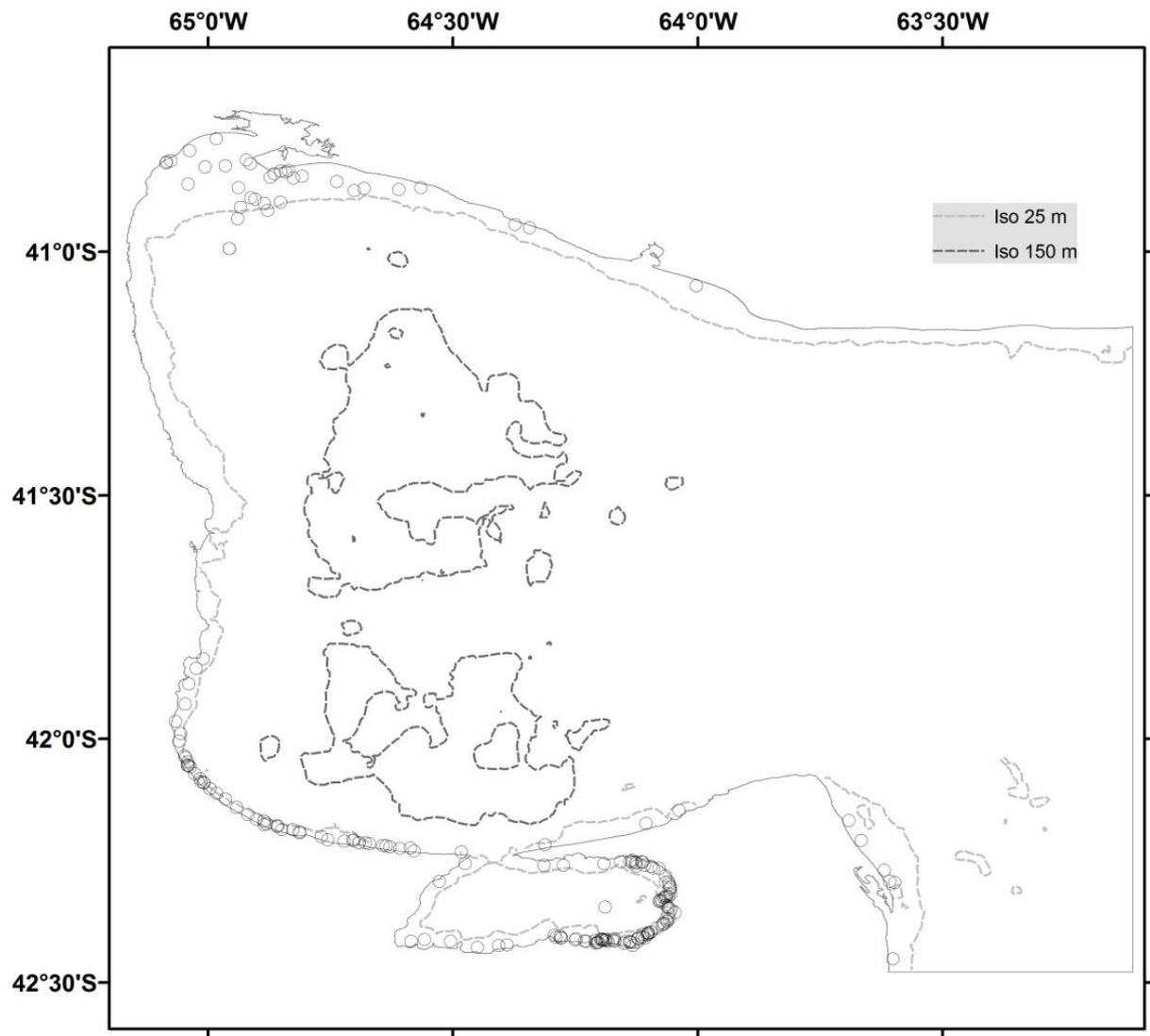


Figura 7.3. Registros de grupos de cópula de ballenas francas obtenidos para el área de estudio durante el período 2004-2010.

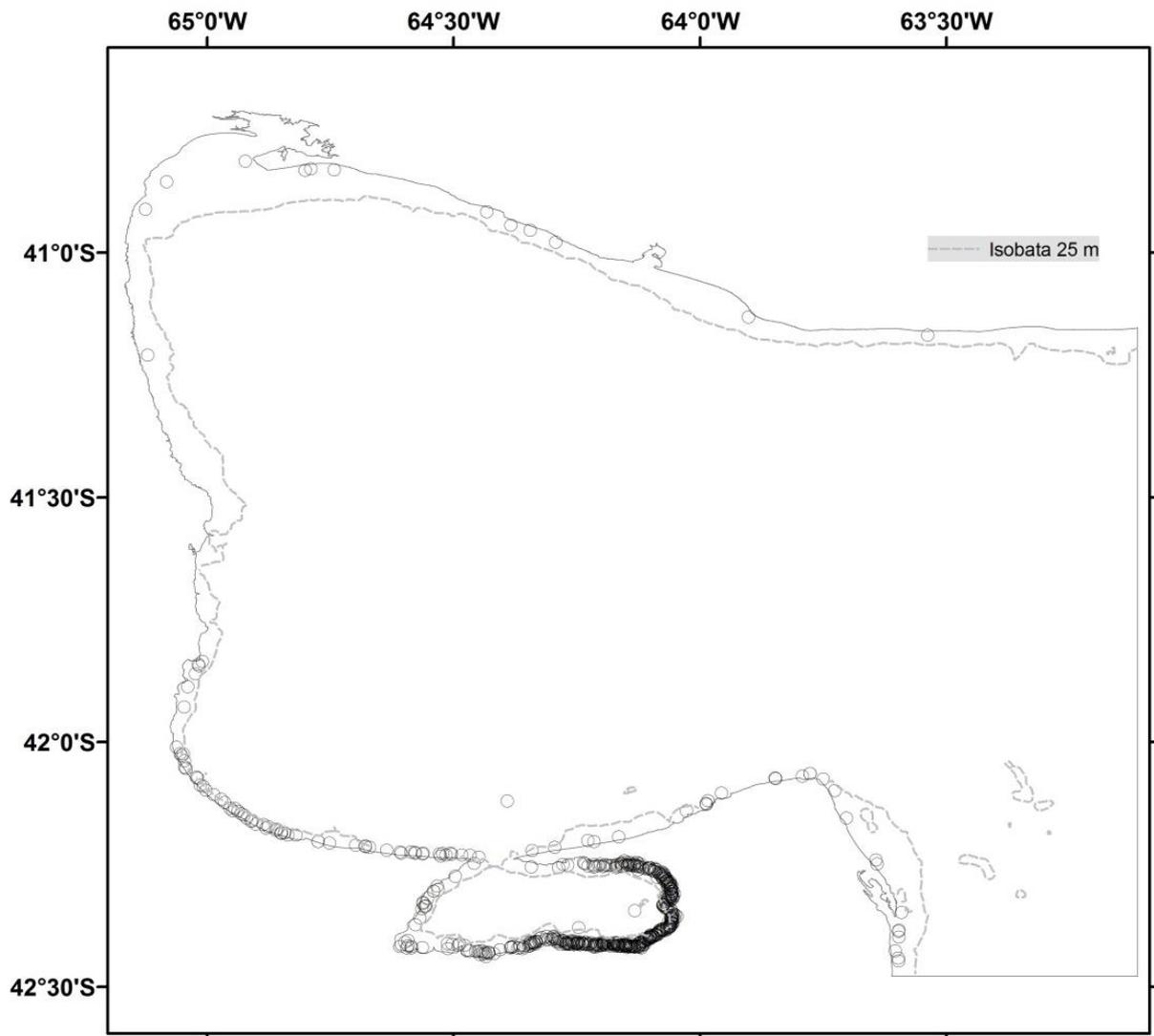


Figura 7.4. Registros de madres con crías de ballenas francas obtenidos para el área de estudio durante el período 2004-2010.

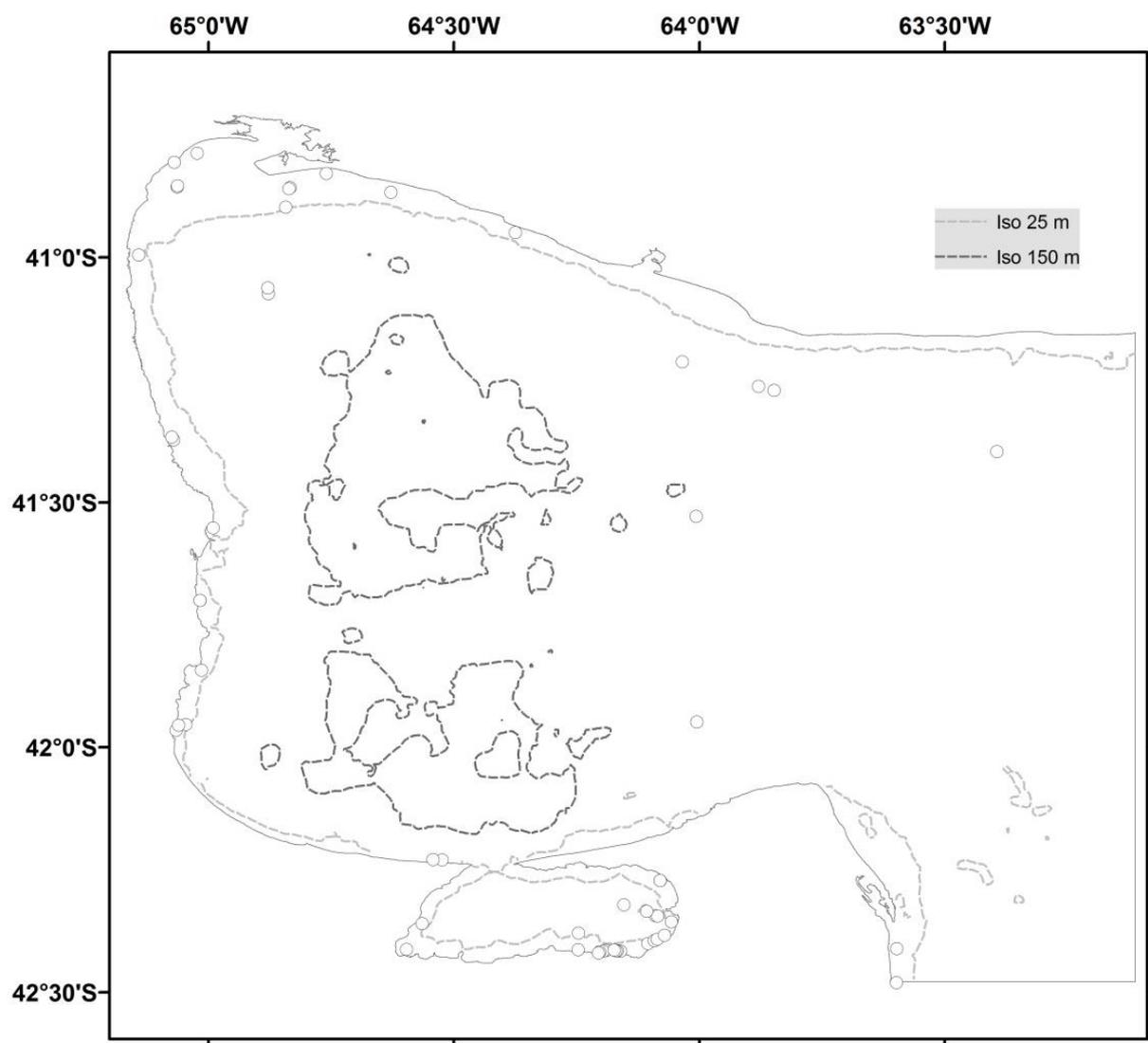


Figura 7.5. Registros de grupos indeterminados de ballenas francas obtenidos para el área de estudio durante el período 1988-2010.

7.3.2. Modelos de distribución

Los tres modelos construidos arrojaron valores considerablemente altos de precisión (>0,9; Tabla 7.1). Los mapas resultantes de los tres modelos muestran que las zonas más favorables para las ballenas francas se encuentran aledañas a la costa (Figs. 7.6 a 7.8). Los tres mapas muestran además una mayor concentración de ambientes con calidad mayor a 0,6 (amarillo a rojo) sobre la costa sur del área de estudio, es decir, toda la costa que rodea a la Península Valdés mas el sector suroeste del GSM hasta aproximadamente el paralelo 41°30'S. El modelo de distribución “todos” sugiere que las ballenas francas se distribuyen sobre toda la costa del área de estudio hasta los 25 m de profundidad (Fig. 7.6). El mismo patrón general se obtiene al modelar los grupos de cópula (Fig. 7.7). En cambio, el modelo “madres con crías” sugiere una distribución de ambientes con calidad intermedia a alta más

acotada que los otros modelos y delimitada principalmente por el contorno de distancia a la costa de 3 km (Fig. 7.8). Además, en el modelo “madres con crías” los ambientes de calidad intermedia (0,5) se ven interrumpidos por sectores con calidad muy baja (<0,1) sobre la costa oeste del GSM al norte del paralelo 41°30’S (Fig. 7.8).

Tabla 7.1. Número de registros utilizados (sin repetición), valores de AUC e índice de Importancia relativa de cada variable ambiental para cada modelo construido. Entr. = entrenamiento; Test. = testeo.

Modelo	N° Registros		AUC		Importancia relativa de las variables ambientales				
	Entr.	Test.	Entr.	Test.	Distancia	Profundidad	Pendiente	TSM	DE-TSM
<i>Todos</i>	370	160	0,943	0,936	86,9	10	1,6	0,5	1
<i>Grupos de cópula</i>	96	41	0,968	0,973	57,1	37,4	3,8	0,1	1,5
<i>Madres con crías</i>	160	68	0,980	0,970	86,4	7,2	5,3	0,7	0,4

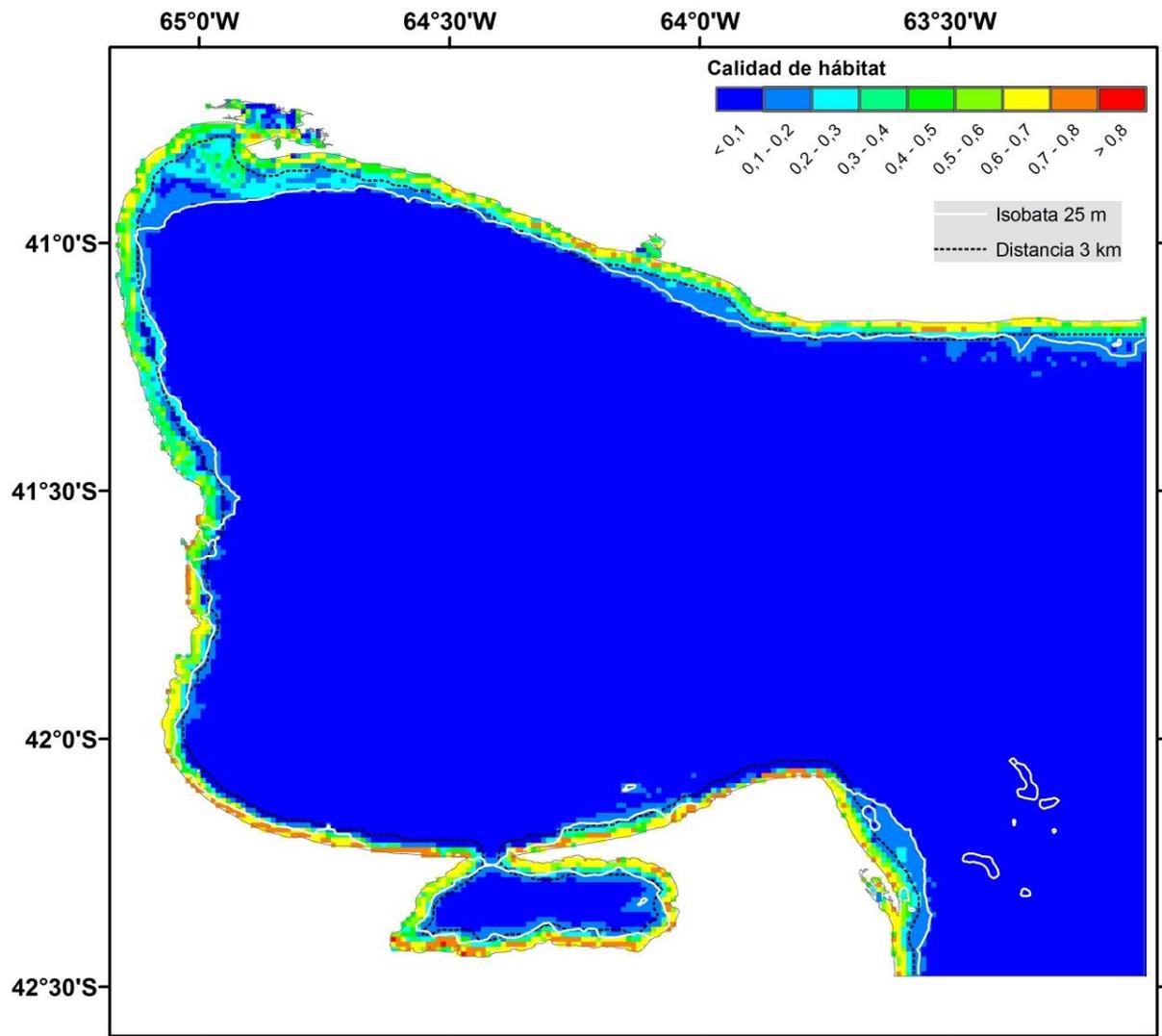


Figura 7.6. Modelo de distribución “Todos” (Maxent) de ballenas francas en el área de estudio. Se muestra la isobata de 25 m y el contorno de distancia a la costa de 3 km.

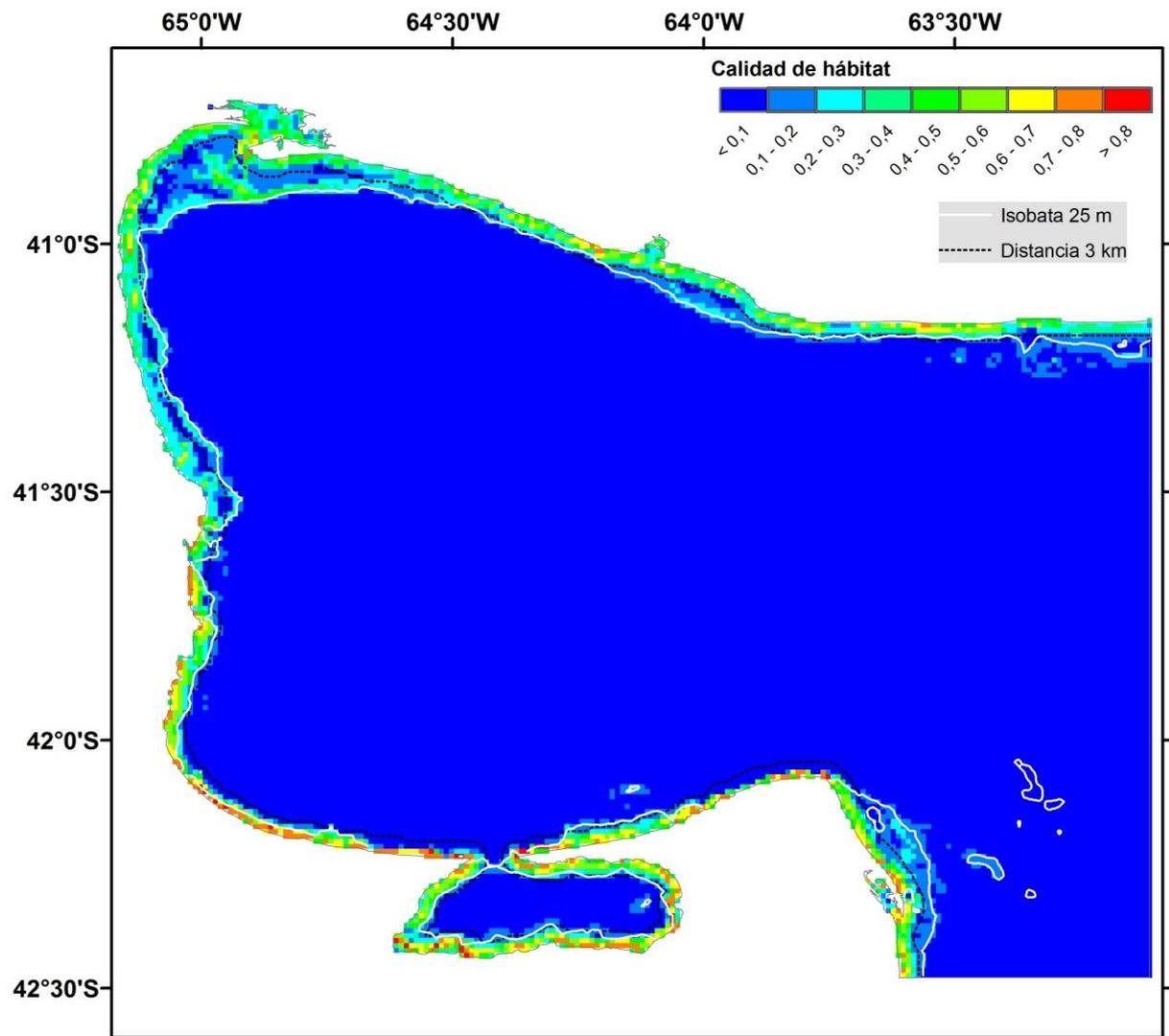


Figura 7.7. Modelo de distribución “Grupos de Cópula” (Maxent) de ballenas francas en el área de estudio. Se muestra la isobata de 25 m y el contorno de distancia a la costa de 3 km.

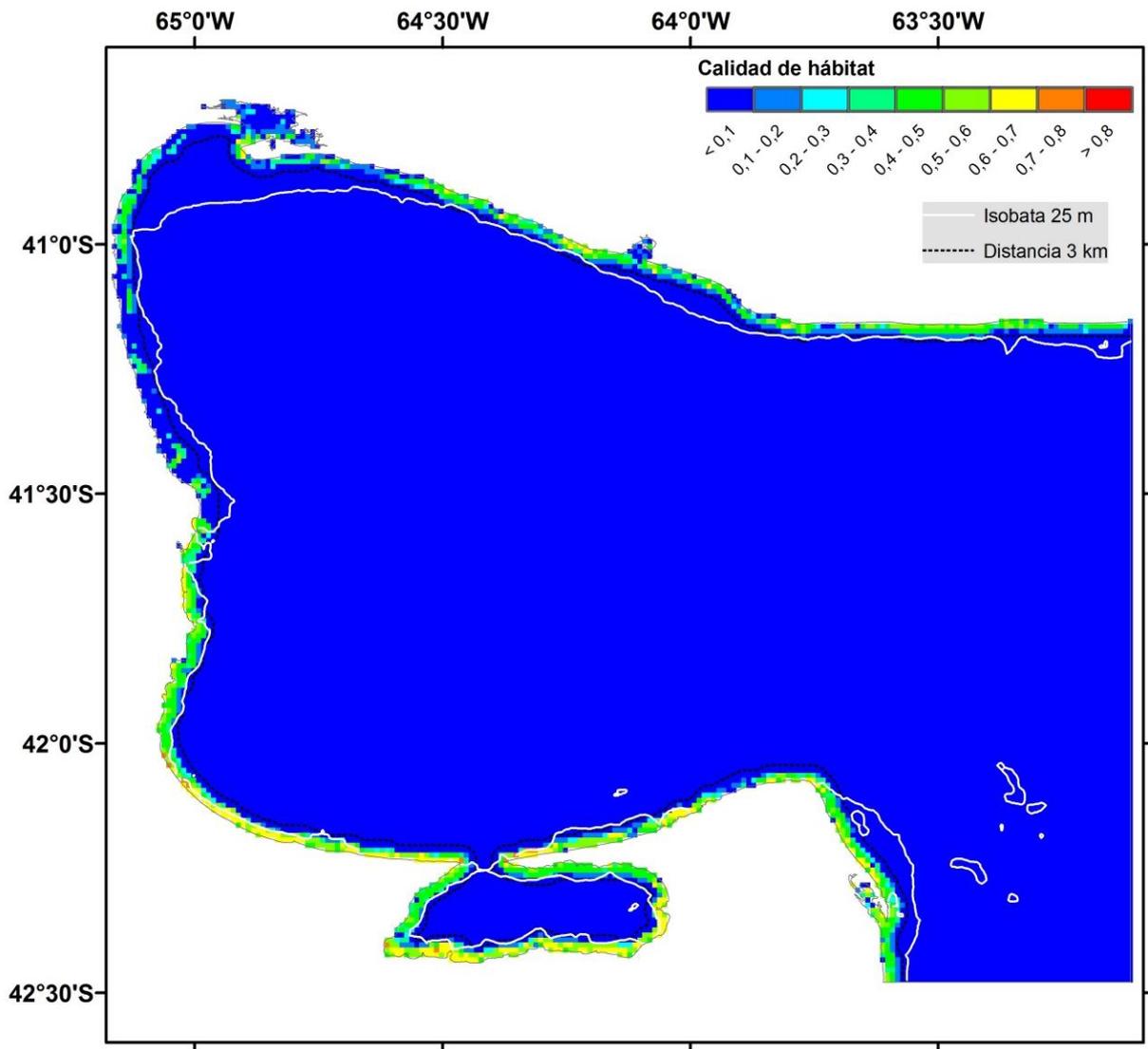


Figura 7.8. Modelo de distribución “Madres con crías” (Maxent) de ballenas francas en el área de estudio. Se muestra la isobata de 25 m y el contorno de distancia a la costa de 3 km.

Los análisis de las variables ambientales sostienen en gran medida el análisis visual de los mapas resultantes de los modelos. En los tres modelos se obtuvo el mismo orden de importancia de las tres primeras variables (Distancia > Profundidad > Pendiente; Tabla 7.1). La TSM y DE-TSM se ubicaron en 4° y 5° lugar según el modelo (Tabla 7.1). Los tres modelos presentan patrones similares de cada una de las tres principales variables ambientales (Figs. 7.9 a 7.11). Aunque el orden de importancia de las variables es el mismo y las curvas de respuesta de las mismas son similares entre los modelos, cada una de estas tres variables arrojó índices de importancia distintos en cada uno de los modelos. La distancia a la costa arrojó un índice muy similar entre el modelo “todos” y el modelo “madres con cría” y en ambos este índice es considerablemente mayor que en el modelo “grupos de cópula” (Tabla 7.1). En los tres modelos la curva de respuesta de esta variable muestra que

los ambientes con calidad media a alta ($> 0,5$) se encuentran en distancias a la costa menores a los 3 km (Fig. 7.9). A partir de esta distancia, la calidad de hábitat disminuye abruptamente, y esta caída es más pronunciada en el modelo “madres con crías” (Fig. 7.9). La profundidad fue más importante para el modelo “grupos de cópula”, seguido por el modelo “todos” y luego por el modelo “madres con crías” (Tabla 7.1). En los tres modelos los ambientes con calidad media a alta ocurren en profundidades menores a los 25 m; y también en los tres modelos se observa un pico de calidad ambiental alrededor de los 9 m (Fig. 7.10). La pendiente fue más importante para el modelo “madres con crías”, seguido por el modelo “grupos de cópula” y luego por el modelo “todos” (Tabla 7.1). En los tres modelos la calidad de hábitat aumenta a medida que aumenta la pendiente (Fig. 7.11).

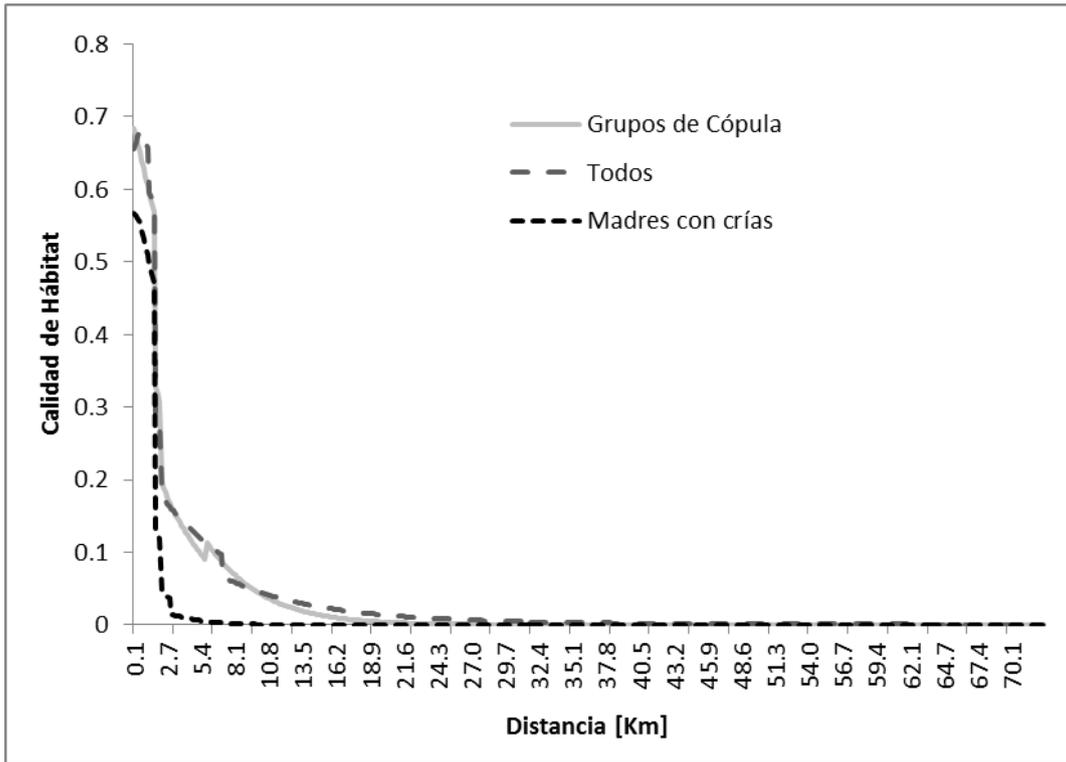


Figura 7.9. Curvas de Respuesta: valores de calidad de hábitat estimados para los tres modelos de ballenas francas en función de la distancia a la costa.

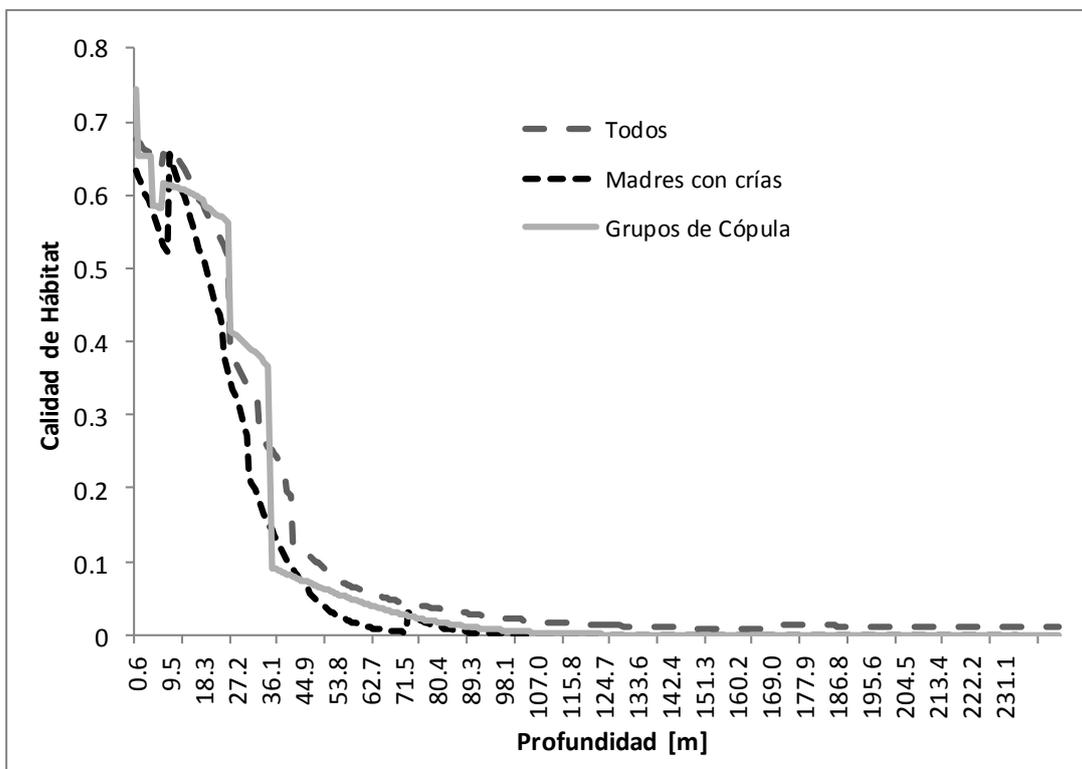


Figura 7.10. Curvas de Respuesta: valores de calidad de hábitat estimados para los tres modelos de ballenas francas en función de la profundidad.

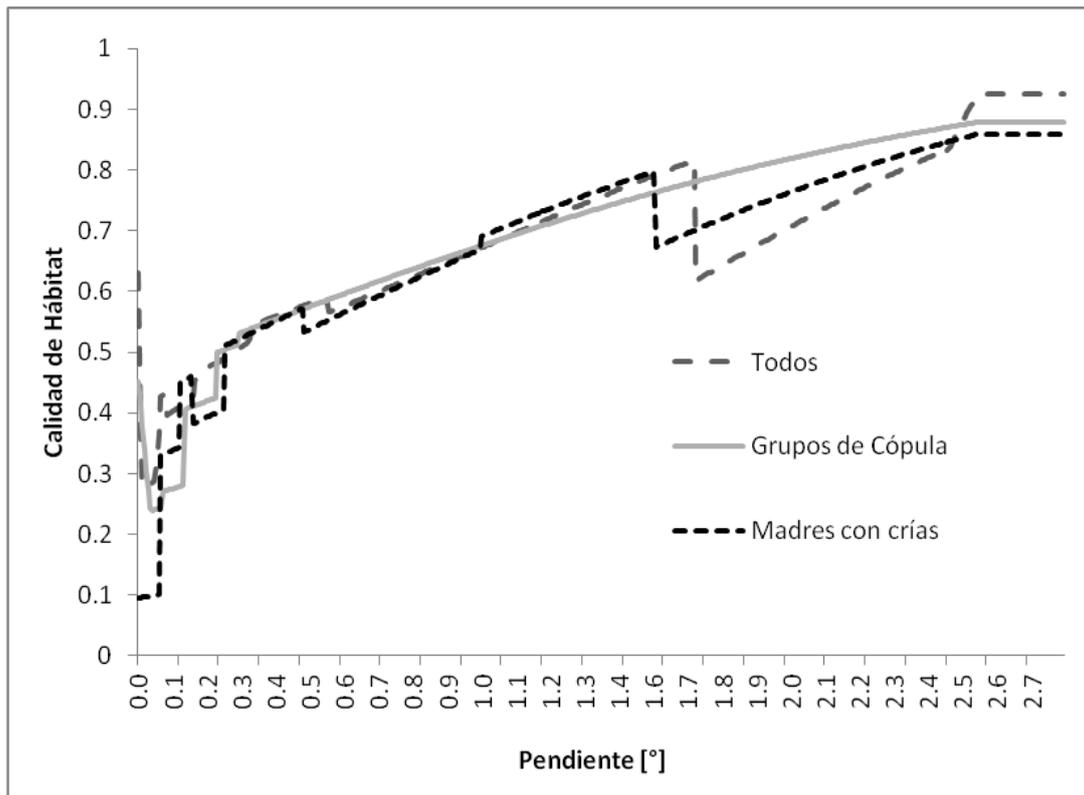


Figura 7.11. Curvas de Respuesta: valores de calidad de hábitat estimados para los tres modelos de ballenas francas en función de la pendiente del fondo.

7.4. Discusión

Los modelos construidos para ballenas francas en el presente trabajo sugieren que prácticamente toda la zona costera del área de estudio presenta ambientes medianamente favorables para la especie dadas las variables ambientales impuestas a los mismos. Sin embargo, en términos generales, el sector costero al sur del paralelo 41°30'S, presentaría mejores condiciones ambientales que el sector costero ubicado al norte de ese paralelo. Este patrón se evidencia más claramente en el modelo "madres con crías". Este modelo predice que los mejores ambientes (> 0,6) se ubican principalmente sobre las costas sur y este del GSJ y sobre la costa suroeste del GSM al sur del paralelo 42°S (ver áreas amarillas en Fig. 7.8). Esta diferencia entre sectores podría deberse al predominio de registros de ballenas al sur del paralelo 42°S y a su vez este predominio podría deberse al mayor esfuerzo de observación que existe sobre esta costa (Tabla 2.1, pag. 29). Sin embargo, la mayor concentración de ballenas al sur del paralelo 42°S pudo constatararse a partir de un análisis ad hoc de dos series de dos vuelos consecutivos cada una, realizadas en el año 2007, en donde se cubrió la totalidad de la costa del área de estudio. En la primera serie de vuelos (22 y 23 de agosto) se obtuvo un total de 172 registros de ballenas de los cuales el 78,5% correspondieron a registros tomados al sur del 42°S; y en la segunda serie (02 y 03 de octubre) se obtuvo un total de 157 registros de los cuales el 84,7 % correspondieron a

registros tomados al sur del 42°S. El número de registros por km de transecta fue aproximadamente 6 veces mayor en el sector sur (0,51 registros/km en el sector sur y 0,08 registros/km en el sector norte del área de estudio). Es decir, que a pesar del esfuerzo diferencial, las predicciones de los modelos son consistentes con las densidades de ballenas estimadas para cada sector.

Por otro lado, puesto que los modelos se construyeron utilizando registros de un período de varios años (2004-2010), los mismos podrían estar enmascarando posibles cambios interanuales en la distribución de los sectores costeros donde se producen las principales áreas de cría y apareamiento. En la Península Valdés se observó que a lo largo de tres décadas las áreas de mayor concentración de ballenas francas fueron cambiando su distribución (Rowntree *et al.*, 2001). En la primera década de su trabajo (1971-1980) Rowntree *et al.* (2001) observaron que la mayoría de las ballenas se encontraban en el GSJ y a lo largo de la costa externa de la Península Valdés. Al mismo tiempo, la costa externa de la península constituía en esa década la región con la mayor concentración de madres con crías, seguida por el GSJ y luego por el GN. En la segunda década de estudio (1981-1990), las ballenas abandonaron la costa externa de la península y establecieron una nueva área de cría en el GN. En la tercer década (1991-1997) el GN constituía la principal área de cría, seguida por el GSJ, y sobre la costa externa de la península solo se observaban unas pocas ballenas (Rowntree *et al.*, 2001). Notoriamente, los modelos construidos en el presente trabajo predicen una zona continua de ambientes con calidad media a alta ($> 0,5$) sobre la costa externa de la Península Valdés y sobre el GSJ, es decir sobre todas las áreas, históricas y actuales, de mayor concentración de ballenas.

Cabe destacar que los modelos resultantes no predicen áreas con ambientes altamente favorables ($> 0,8$; salvo algunos píxeles aislados de color rojo en los modelos “todos” y “grupos de cópula”, Figs. 7.6 a 7.8). Este resultado podría deberse a que existe una variable ambiental, no contemplada en este estudio, que esté siendo seleccionada por las ballenas francas. Por ejemplo, la acción combinada del viento y las olas y la exposición a tormentas, las cuales podrían separar a las crías de sus madres, serían factores ambientales importantes para incluir en los modelos (Corkeron y Connor, 1999).

Pese a estas limitaciones, las predicciones de los modelos son consistentes con un estudio realizado por Payne (1986) acerca de las preferencias batimétricas de las ballenas francas en el GSJ. Este autor observó que aunque todos los tipos de grupos de ballenas prefieren aguas costeras de 5 m de profundidad, las madres con crías abarcan un rango más acotado de profundidades (hasta los 10 m) que los otros tipos de grupos (hasta los 15 m para los grupos que presentan actividad en superficie y hasta los 65 m para los grupos

inactivos). En el presente trabajo los ambientes favorables ($> 0,5$) para las madres con crías presentan un rango más acotado de profundidades que los ambientes favorables para los grupos de cópula (Fig. 7.10). En el presente trabajo se encontró además que la pendiente del fondo podría también estar condicionando la distribución de las ballenas, principalmente de las madres con crías. Las curvas de respuesta de esta variable predicen una mayor calidad de hábitat a medida que aumenta la pendiente. Puesto que el modelo predice la distribución de las madres con crías sobre una franja costera menor a los 3 km de ancho y con profundidades menores a los 25 m, el incremento en la calidad de hábitat con la pendiente, sugiere que las madres estarían seleccionando aquellas áreas costeras donde las isobatas menores a 25 m se encuentran muy próximas a la costa, es decir zonas costeras relativamente profundas.

Los modelos construidos en el presente trabajo permiten identificar algunas áreas potencialmente críticas para el manejo eco-turístico de la especie. Por ejemplo, la actividad de avistajes desde embarcación que se inició recientemente en Río Negro opera desde el Puerto de San Antonio Oeste (sobre la Península Villarino, Fig. 7.12), y los avistajes de ballenas se concentran en el sector exterior de la Bahía San Antonio (observación personal). Para esta zona, en el presente trabajo solo se obtuvieron tres registros de madres con crías (Fig. 7.12). Sin embargo, el modelo construido para este tipo de grupos predice una zona de ambientes con calidad relativamente buena (0,4 a 0,7) que rodea a la Península Villarino (Fig. 7.12). Para esta zona se cuenta con un registro adicional en el mes de agosto del 2001 de una madre con una cría que no fue considerado en los modelos por carecer de posicionamiento geográfico preciso. Esta pareja fue observada durante tres días consecutivos en el sector interno de la bahía frente a las costas de la Península Villarino⁷. En conjunto estos datos sugieren que en el futuro esta zona podría convertirse en un área de cría de ballenas francas.

Además, el área exterior de la Bahía San Antonio actualmente ya constituiría un área importante de apareamiento. Sobre esta zona se registró un importante número de grupos de cópula y el modelo construido para este tipo de grupo predice un área extensa de ambientes con calidad intermedia a alta (0,4 a 0,8) e incluso más alejada de la costa que en cualquier otro sector del área de estudio (Fig. 7.13). La predicción de ambientes con buena calidad alejados de la costa se debería a que la profundidad en todo este sector no supera los 20 m debido a que está caracterizado por extensos bancos arenosos que conforman un gran delta de mareas (Alliota *et al.*, 2000).

⁷ Comunicación personal. Dr. Raúl González. IBMPAS. Güemes 1030, San Antonio Oeste, Río Negro Argentina

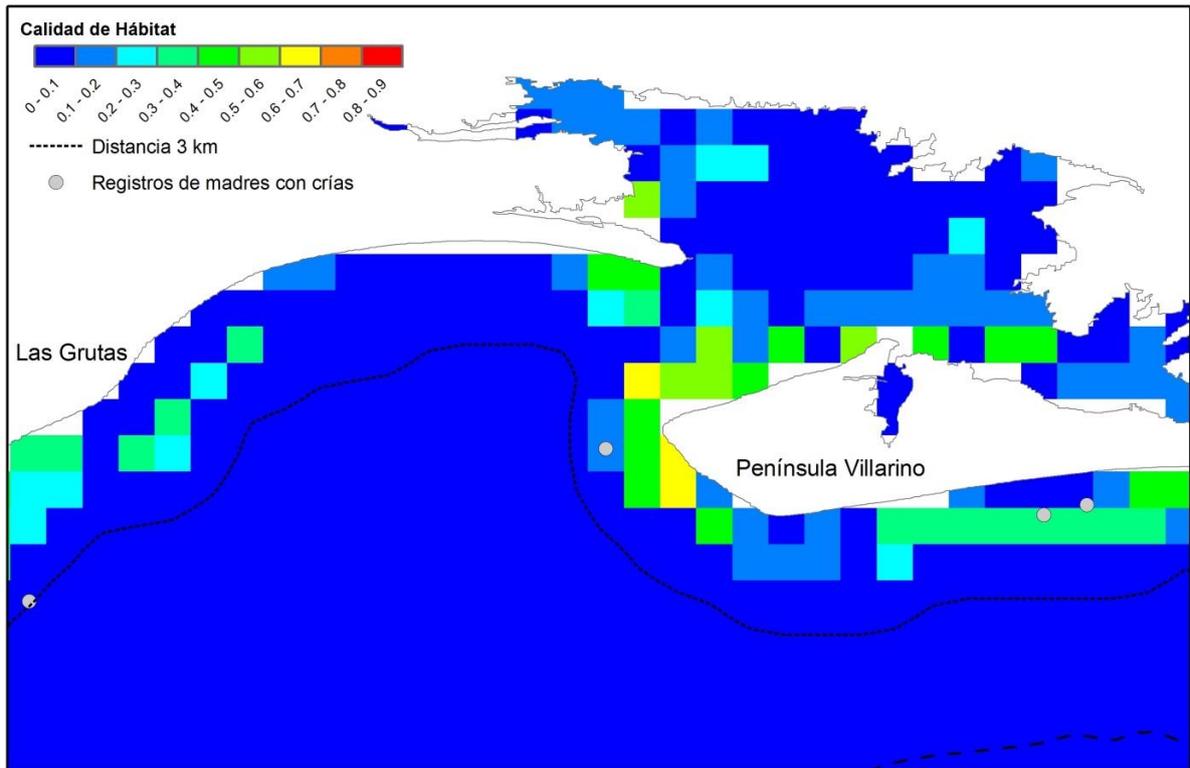


Figura 7.12. Zonas potenciales de cría de ballenas francas en el exterior de la Bahía San Antonio.

Por otro lado, los modelos predicen grandes extensiones costeras en el GSM favorables para el apareamiento y la cría que no habían sido descriptos hasta el momento. Específicamente, los modelos predicen zonas de calidad ambiental intermedia (valores de 0,5 a 0,8 según el modelo) sobre la totalidad de la costa norte del GSM y sobre la costa oeste comprendida entre los paralelos 42°S y 41°30'S, que podrían constituir importantes áreas de apareamiento y cría.

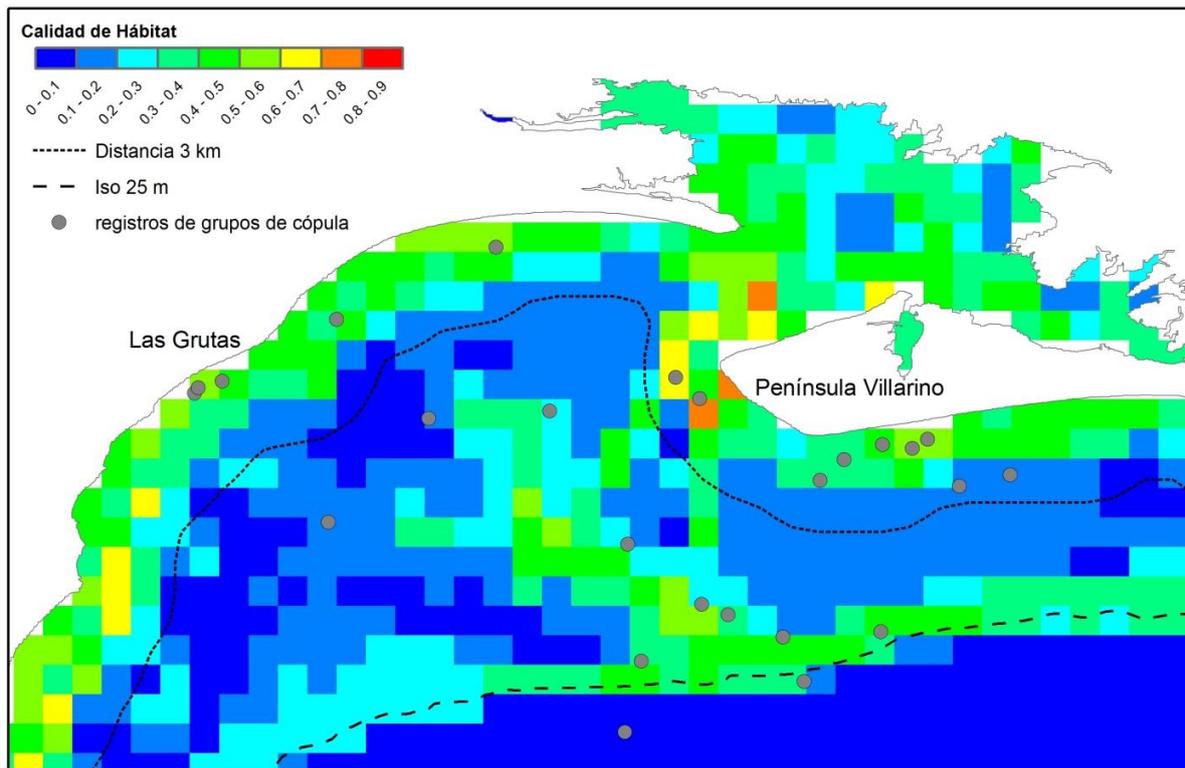


Figura 7.13. Zonas potenciales de apareamiento de ballenas francas en el exterior de la Bahía San Antonio.

Los modelos de ballenas francas construidos en el presente capítulo sugieren que prácticamente la totalidad de la costa del GSM constituye una expansión del área reproductiva de Península Valdés. Esta expansión estaría dada por el aumento poblacional que experimenta la especie en la región (Cook *et al.*, 2001; Crespo *et al.*, 2011). En las áreas reproductivas de la Península Valdés podrían estar ocurriendo mecanismos denso-dependientes que limitan el número de individuos en dichas áreas y que en consecuencia producen la migración de animales hacia zonas contiguas menos densas. Si la población de ballenas francas que arriba cada año a las costas patagónicas continúa creciendo, el GSM podría convertirse en un área de alta concentración de individuos de esta especie.

8. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

8.1. Discusión

8.1.1. Consideraciones sobre los alcances y limitaciones de los modelos de distribución

Por tratarse de modelos basados en datos de solo presencias, las distribuciones obtenidas en el presente trabajo están sujetas inherentemente a sesgos ocasionados por un esfuerzo heterogéneo en el área de estudio (Elith *et al.*, 2011). Aunque este sesgo se minimiza considerablemente al eliminar las presencias repetidas no es posible analizar con total precisión qué influencia tuvo el esfuerzo diferencial en las distribuciones predichas (Raum-Suryan *et al.*, 2002; Stockwell y Peterson, 2002; Elith *et al.*, 2011). Idealmente, para conocer la distribución real de una especie se debería contar no solo con datos de ocurrencias, sino también con un set de datos de ausencias verdaderas de las especies. Es decir, para modelar con absoluta precisión la distribución de una especie es tan importante saber dónde está, como saber donde no está presente. Sin embargo, los datos de ausencia con los que generalmente se cuenta en las investigaciones están sujetos a problemas de probabilidad de detección (Elith *et al.*, 2011). Además, la tarea de obtener un set de datos de ausencias verdaderas de especies altamente móviles como los mamíferos marinos sobre una gran extensión geográfica resulta logísticamente impracticable.

Para obtener una buena estimación de las áreas marinas donde la especie se encuentra ausente se requiere de un esfuerzo de muestreo considerablemente grande. Realizar este tipo de relevamientos en un área geográfica extensa como el GSM implica un gran costo económico puesto que es necesario contar con embarcaciones y aeronaves que no siempre están al alcance de los presupuestos de los proyectos de investigación. Las campañas científicas dirigidas a evaluar la presencia y abundancia de mamíferos marinos en el Mar Argentino se encuentran circunscriptas a proyectos de investigación de corto y mediano plazo que, aunque en muchos casos son solventados por agencias del Estado, son propuestos e impulsados por los grupos de investigación. En consecuencia los métodos de modelado de distribución basados en datos de solo presencia cobran un valor adicional en regiones en las que se cuenta con presupuestos bajos de investigación, dado que permiten utilizar información proveniente de diversas fuentes (diferentes relevamientos de proyectos de investigación con diferentes objetivos) y son altamente útiles tanto para fines aplicados de manejo y conservación, como para fines teóricos como la inferencia de procesos ecológicos.

Por otro lado, si bien Maxent se encuentra entre los métodos de mayor poder de predicción (Elith *et al.*, 2006; Phillips *et al.*, 2006; Pearson *et al.*, 2007), se deben tener en cuenta algunas consideraciones importantes cuando se trabaja con este método. En primer lugar Maxent constituye un algoritmo altamente complejo y la interpretación del modelo final que el método ajusta a los datos constituye una especie de “caja negra” que dificulta la tarea de hacer una interpretación ecológica directa (Ready *et al.*, 2010; Jones *et al.*, 2012). Pese a esto, el programa Maxent permite hacer una serie de análisis paralelos a partir de los cuales se pueden realizar inferencias ecológicas a cerca de las asociaciones entre las variables ambientales y la distribución de las especies (asociaciones especie-hábitat). En el presente trabajo se utilizó el *Índice de importancia de permutación*, para inferir qué variables físicas del ambiente condicionan en mayor medida la distribución de cada especie en el área de estudio, y las curvas de respuesta para inferir el modo en que estas variables afectan a la distribución.

En segundo lugar, varios investigadores puntualizan que Maxent tiende a producir predicciones espaciales más restringidas que otros métodos de similares características (Peterson *et al.*, 2007; Ready *et al.*, 2010; Jones *et al.*, 2012). Esto se refiere a que las áreas que Maxent predice con alta calidad ambiental tienden a ser de menor tamaño que las áreas con alta calidad ambiental predichas por otros métodos. Además, estos autores sugieren que en Maxent esas áreas suelen estar notablemente circunscriptas a la distribución conocida de la especie (es decir, a las condiciones ambientales de los datos de ocurrencia de la especie). Esto significa que este método puede sobre-ajustar (castellanización del término *over-fit*) las predicciones a los datos de ocurrencia utilizados para construir el modelo (Peterson *et al.*, 2007; Ready *et al.*, 2010; Jones *et al.*, 2012). En función de esta observación estos autores remarcan la baja capacidad que tiene Maxent, en comparación con otros métodos, en describir la distribución potencial de la especie (es decir, predecir las regiones que podría ocupar la especie pero que actualmente no ocupa, o predecir su ocupación en regiones totalmente inexploradas o predecir la distribución bajo escenarios ambientales distintos a los utilizados para construir el modelo). Respecto a este punto, esos investigadores sostienen que lo que Maxent modela es la distribución realizada de la especie (el área geográfica que efectivamente ocupa en la realidad). Si bien uno de los creadores de Maxent, Steven Phillips, concuerda en parte con esta última observación, sugiere que en muchos de los casos de estudios donde se observa el sobre-ajuste, el mismo se debe a sesgos de muestreo de los datos de ocurrencia utilizados más que a una propiedad inherente del algoritmo (Phillips, 2008).

En cierta medida los modelos construidos en el presente trabajo presentan una tendencia a predecir los ambientes más favorables sobre las áreas que presentan la mayor concentración de registros de ocurrencia, es decir, tienden a sobre-ajustar. Sin embargo, en todos los casos, los modelos fueron útiles para identificar zonas potenciales de ocupación teniendo en cuenta valores intermedios de calidad ambiental. Incluso, en algunos casos los modelos predijeron ambientes altamente favorables en áreas para las cuales se tienen muy pocos o ningún registro de la especie. Tal es el caso de los delfines comunes en la estación fría, para los que el modelo predice ambientes altamente favorables en el GSJ, sector en el cual no se cuenta con registros de la especie. Esta observación pone en evidencia que el método empleado no necesariamente sobre-ajusta las predicciones a los datos de ocurrencia y que incluso tiene la capacidad de predecir áreas de distribución potencial.

Los alcances y limitaciones teóricas y aplicadas de Maxent y demás métodos que estiman la distribución geográfica de las especies, constituyen tópicos de actual debate. Una parte de este debate se ha enfocado en los criterios o estadísticos utilizados para elegir entre un método u otro; y en términos generales se podría decir que no existe un único criterio u estadístico que permita esta selección (Fielding, 2002; Elith *et al.*, 2006; Pearson *et al.*, 2007; Jones *et al.*, 2012). En este sentido, existe un cierto consenso en que la selección de un método se debe basar en gran medida en los propósitos de la investigación y en la cantidad y calidad de los datos disponibles. Por otro lado, Jones *et al.* (2012) proponen que lo más apropiado para investigar los rangos de distribución es utilizar un conjunto de métodos de modelado (enfoque multi-modelo), especialmente en el ambiente marino donde es probable que el modelado se vea obstaculizado por problemas en la calidad de los datos.

El enfoque multi-modelo podría realizarse también con modelos alternativos construidos con un mismo método. Por ejemplo, con Maxent se podrían construir diferentes modelos para una misma especie, y con el mismo set de datos de esa especie, cambiando las configuraciones iniciales de los diferentes parámetros y evaluando el posible mejoramiento del poder predictivo de cada modelo (Phillips y Dudík, 2008). A su vez, la evaluación del poder predictivo de los modelos se podría realizar con diferentes estadísticos, con diferentes aproximaciones de pseudo-ausencias y/o utilizando un set de datos de ocurrencia para testeado totalmente independiente del set de datos de entrenamiento (ej. utilizando las ocurrencias de un relevamiento que abarque la totalidad del área de estudio) (Fielding y Bell, 1997; Fielding, 2002; Pearson, 2007). En el presente trabajo se priorizó la construcción de modelos estandarizados (con igual configuración de parámetros) con el objetivo de que sean comparables entre especies

o entre modelos de diferentes épocas de una misma especie. En consecuencia, no se probaron en el presente trabajo, diferentes configuraciones de Maxent para una misma especie, y no se realizaron evaluaciones alternativas de los modelos obtenidos. De todas maneras, estas tareas constituyen objetivos de trabajo de la continuación de los estudios de distribución de especies marinas en el GSM.

Por otro lado los modelos construidos son estáticos, es decir que no representan la dinámica temporal de los patrones de distribución. Al utilizar registros de ocurrencia e información ambiental (TSM) de varios años probablemente se están enmascarando cambios en la distribución de las especies y también cambios en las condiciones del mar que a su vez podrían influir en las especies. Además, el set de imágenes satelitales utilizado corresponde a un período de años más acotado que el set de registros de ocurrencia. Este tratamiento de los datos se consideró válido porque los registros de TSM para el océano atlántico sudoccidental, especialmente para el área de estudio, muestran un patrón interanual estable y, aunque se ha detectado un aumento de la TSM en el Mar Argentino, el mismo sería despreciable ($0,06$ a $0,08$ °C década⁻¹; Acha *et al.*, 2004; Piola, 2008; Belkin, 2009; Rivas, 2010; Williams *et al.*, 2010). Sin embargo, en futuros estudios deberían considerarse los potenciales cambios interanuales que pudieran estar ocurriendo a diferentes escalas temporales y espaciales.

Asimismo, e independientemente de los cambios dentro o entre los años, al utilizar condiciones medias de TSM se podría estar enmascarando la verdadera asociación entre la especie, o sus presas, y dicha variable ambiental. En consecuencia si se quiere estudiar la posible respuesta de una especie a la TSM u otra variable oceanográfica como salinidad o clorofila, lo ideal sería contar con mediciones in situ de dichas variables sobre toda el área de estudio. En futuros modelos se podrían incorporar además mapas de las condiciones extremas ambientales del área de estudio, es decir imágenes de TSM mínimas y máximas observadas en el año. Las mismas podrían ser indicadores de los límites de distribución de algunas especies como por ejemplo los delfines comunes, para los cuales en este estudio se halló que las variaciones en la TSM (variable DE-TSM) influyen en forma significativa sobre su distribución espacial durante la estación fría. Por otro lado, los potenciales cambios estacionales o interanuales podrían estudiarse a través de la construcción de varios modelos (un modelo para cada mes, estación o año) como se hizo en el caso de los delfines oscuros y comunes y en los lobos de un pelo para los cuales se modeló la distribución en dos estaciones del año. Cabe aclarar que un análisis de este tipo no fue posible de realizar durante el presente estudio habida cuenta de la escasa cantidad de registros disponibles para cada intervalo temporal de interés, y porque el grado de precisión de los modelos depende en gran

medida de dicha cantidad (Pearson *et al.*, 2007). En consecuencia, el mejoramiento de los modelos en cuanto a la resolución temporal en el GSM requiere indefectiblemente de la realización de nuevos relevamientos periódicos y sostenidos en el tiempo.

8.1.2. Aplicaciones de los modelos de distribución

Tomando en cuenta las consideraciones señaladas anteriormente, los modelos construidos en la presente tesis resultaron sustancialmente informativos. Aunque variable según la especie, la información que se disponía previamente al desarrollo de esta tesis de los mamíferos marinos que utilizan el GSM, era escasa en lo que respecta a las relaciones entre las variables ambientales y su distribución, así como de los mecanismos ecológicos subyacentes a estas relaciones. El presente trabajo constituye en términos generales la inferencia de asociaciones entre la ocurrencia de la especie y las condiciones físicas del ambiente a través de modelos de hábitat. Las asociaciones identificadas en los diferentes capítulos constituyen un punto sólido de partida para el diseño de estudios que aborden hipótesis ecológicas específicas.

Como fue señalado en la sección anterior, es muy difícil evaluar hasta qué punto el esfuerzo diferencial realizado en el área de estudio afecta el modelo de distribución de cada especie. Sin embargo, puesto que los registros de las diferentes especies provienen de las mismas fuentes de información, se puede asumir que el esfuerzo de observación fue el mismo para cada una de ellas, y por lo tanto, cualquier diferencia detectada entre las distribuciones modeladas es probable que se deba a diferencias reales entre las especies (MacLeod *et al.*, 2008). La Figura 8.1 representa un posible escenario comparativo de las distribuciones de las seis especies de mamíferos marinos estudiadas en la presente tesis. En esta figura se muestran las áreas con calidad ambiental igual o mayor a 0,5 para cada especie. Como fue explicado en el capítulo 3, al seleccionar un umbral de corte se obtiene un área de presencia estimada más acotada y en consecuencia con un grado de predicción de las presencias observadas menor (menor sensibilidad). Puesto que a un mismo umbral de corte la sensibilidad de los modelos podría ser muy diferente para cada especie, las áreas estimadas no serían comparables cuantitativamente entre las especies. Sin embargo, la variable de respuesta de Maxent puede interpretarse como una probabilidad condicional y entonces las áreas seleccionadas bajo un mismo umbral estarían representando probabilidades de ocurrencia que serían equivalentes entre especies (áreas donde la posibilidad de encontrar una especie bajo las condiciones ambientales es del 50% o mayor). Este ejercicio analítico permite, al menos, hacer una comparación cualitativa entre las distribuciones de las especies estudiadas.

Bajo el escenario propuesto en la Figura 8.1 los delfines comunes y oscuros presentan las distribuciones más pelágicas (más alejadas de la costa) entre todas las especies estudiadas. Por el contrario, las distribuciones modeladas de las ballenas francas, los delfines nariz de botella y los lobos de uno y dos pelos, son netamente costeras. Los lobos marinos de dos pelos y los delfines nariz de botella, parecen ocurrir en áreas discretas y acotadas de la costa. Es decir, que entre todas las especies, estas dos serían las más específicas en seleccionar ambientes dentro del área de estudio. Aunque preliminar, esta comparación permite tener una aproximación del modo en que las diferentes especies de mamíferos marinos hacen un uso diferencial de una misma área geográfica. Aunque las mismas variables ambientales pueden ser las que condicionen en mayor medida los patrones de distribución de diferentes especies, el significado ecológico de este condicionamiento no necesariamente es el mismo.

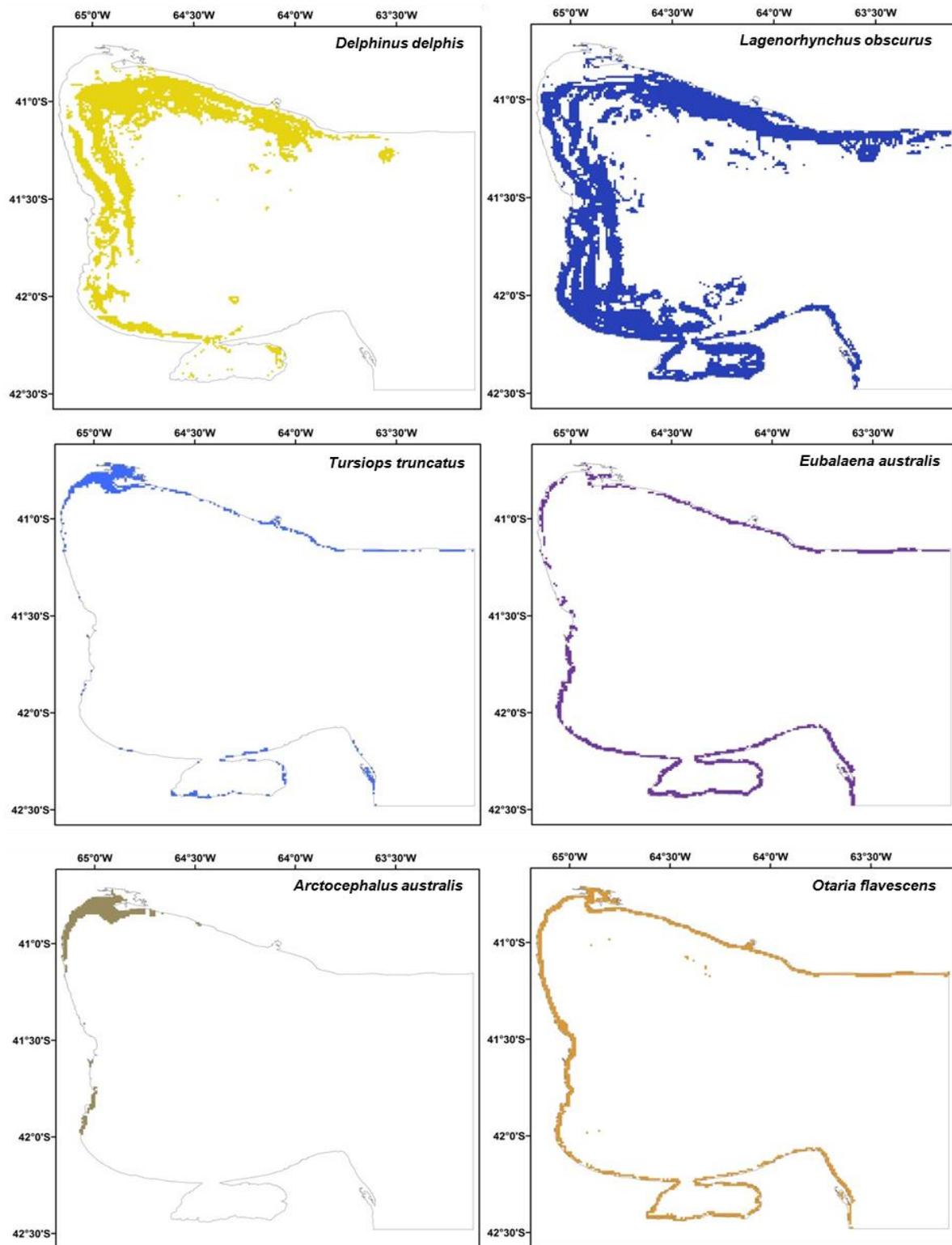


Figura 8.1. Mapas de predicción de presencia de cada una de las especies estudiadas en el presente trabajo. Cada mapa resulta de seleccionar un umbral de corte igual a 0,5 de los modelo finales construidos en cada capítulo. Es decir que los mapas representan los ambientes con calidad intermedia a alta ($\geq 0,5$) para cada especie. En el caso de los lobos de un pelo y los delfines comunes y oscuros en los que se modeló su distribución en dos estaciones de año, los mapas resultan de incluir los ambientes favorables de ambas estaciones. En el caso de las ballenas solo se muestra el modelo construido a partir de todos los tipos de grupo.

Una de las primeras aplicaciones que emergen de las distribuciones modeladas en este estudio para las diferentes especies, es la que refiere al desarrollo de indicadores geográficos para el diseño y planificación de áreas marinas protegidas. Desde el enfoque conceptual de la biología de la conservación, un área marina protegida debería abarcar idealmente la mayor parte del rango de distribución de la/las especies que se pretende proteger. Sin embargo, desde el enfoque alternativo de la gestión de ecosistemas, la protección de ciertas áreas críticas o de uso intensivo por parte de la especie puede también ser altamente beneficioso para la protección de los procesos ecológicos en los que dicha especie está involucrada, aunque el espacio protegido no abarque una gran parte de su rango de distribución (Hooker, 2006). En este sentido las áreas de cría o de alimentación identificadas constituyen áreas con un importante valor de conservación. Por ejemplo, en el presente trabajo se identificó que la zona externa de la Bahía San Antonio, donde actualmente se desarrolla la actividad turística de avistajes, reúne los atributos de un área de apareamiento, y potencialmente un área de cría, de las ballenas francas.

Por otro lado, un área marina protegida ofrece mayores beneficios si protege al mismo tiempo diferentes componentes clave del ecosistema. En este sentido, los mamíferos marinos, al igual que otros taxones de predadores tope, constituyen un indicador propicio de áreas críticas del ecosistema. Sus bajas tasas de regeneración y su dinámica poblacional determinan, por definición, que su presencia dentro del ecosistema es indicador de una estructura trófica consolidada (Hooker, 2006). En consecuencia la identificación de áreas donde co-ocurren varias especies de mamíferos marinos constituiría un indicador altamente valioso para el diseño de áreas protegidas. Por ejemplo, realizando el solapamiento espacial de las áreas de predicción de la Figura 8.1 se obtiene un estimador de la riqueza de especies de mamíferos marinos en el área de estudio (Fig. 8.2). A partir de este mapa se pueden identificar zonas discretas donde co-ocurren el mayor número de especies de mamíferos marinos (no necesariamente en la misma época del año) que podrían estar indicando ambientes particulares con un alto valor para la conservación (áreas críticas).

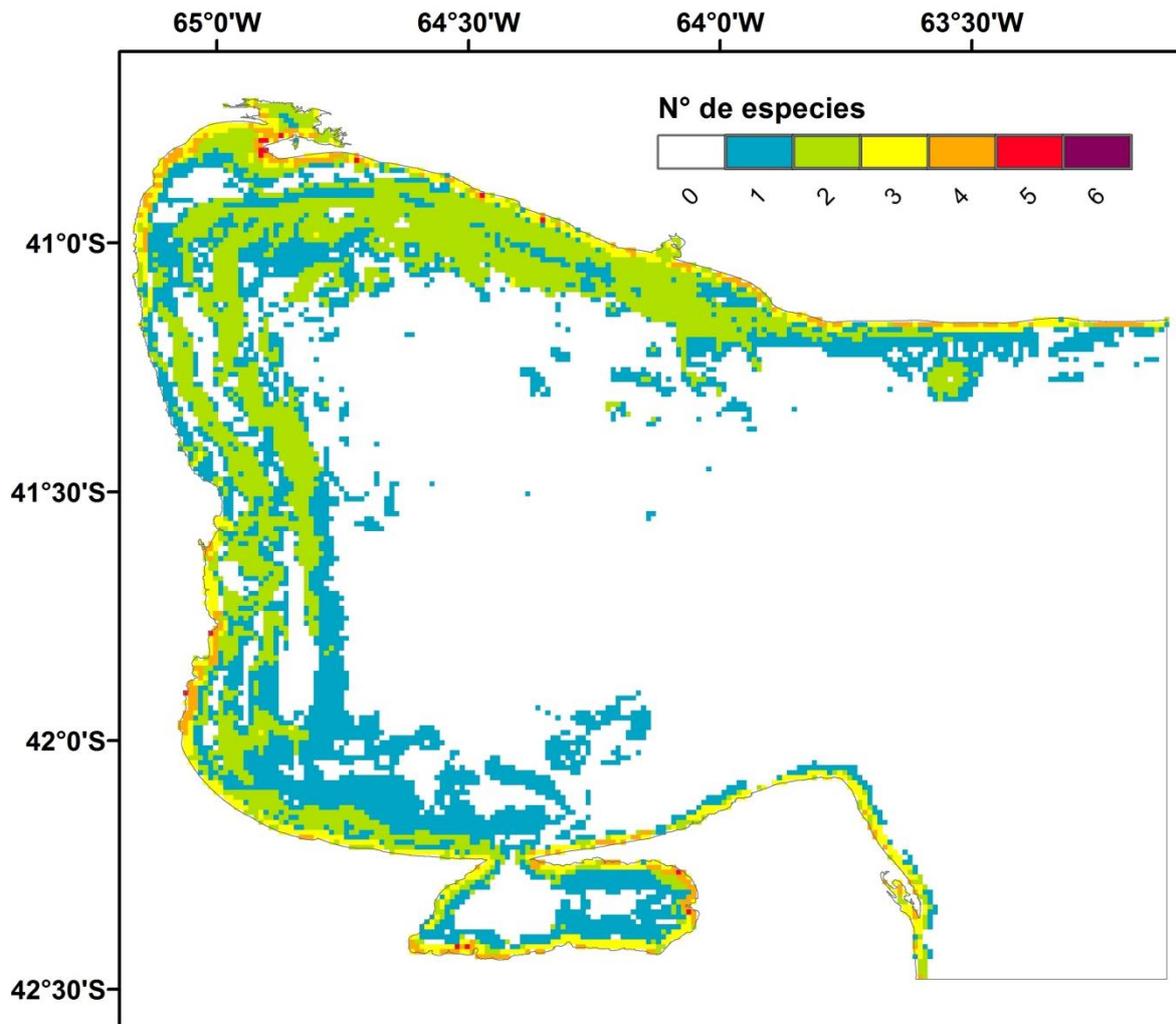


Figura 8.2. Predicción de áreas con mayor riqueza de especies de mamíferos marinos. Este mapa se construyó sumando las áreas de predicción con una probabilidad de ocurrencia condicional $\geq 0,5$ de las seis especies estudiadas (Fig. 1).

8.2. Conclusiones

En este estudio se planteó como hipótesis central que las condiciones físicas del ambiente permiten predecir la distribución espacial y estacional de las diferentes especies de mamíferos marinos en el GSM. A partir de la misma se puede predecir además que el patrón de distribución de cada especie estará condicionado por ciertos atributos relacionados con su historia de vida, el tipo morfológico y los requerimientos ecológicos; por lo que especies con mayor semejanza en dichos atributos, deberían exhibir patrones de distribución similares. Los resultados obtenidos permitieron comprobar que la distribución espacial y estacional de todas y cada una de las especies estudiadas estuvo condicionada en mayor o menor medida por alguna de las variables físicas del ambiente. Asimismo, se observó que especies con historias de vida, morfología y requerimientos ecológicos similares, mostraron a su vez patrones similares

en el uso del hábitat. Ejemplos de ello son la coexistencia simpátrica (conformación de manadas mixtas y solapamiento de áreas de distribución) de los delfines comunes y oscuros, y en menor medida, la preferencia por espacios costeros cercanos a los apostaderos y a las potenciales áreas de alimentación por parte de ambas especies de lobos marinos).

Por otro lado, en la presente tesis, a partir del análisis conjunto de la caracterización de los grupos, de los modelos de distribución e información ecológica de otros estudios, se propusieron hipótesis acerca de los posibles mecanismos ecológicos subyacentes a las relaciones entre la ocurrencia de las especies y las variables ambientales, y se propusieron áreas relevantes para su conservación, tales como potenciales áreas de cría, de reproducción, de alimentación y áreas donde se produce la ocurrencia de varias especies. Las hipótesis derivadas de la tesis constituyen las directrices de la continuidad en la investigación de la distribución y hábitat de los mamíferos marinos en el GSM. Por su parte, los modelos construidos junto con las áreas críticas propuestas constituyen herramientas de manejo y conservación para los mamíferos marinos del GSM con las que no se contaba previo al desarrollo de esta tesis. Específicamente, esta información podrá ser utilizada para el diseño o rediseño de áreas marinas protegidas y áreas marinas de uso turístico y pesquero en el GSM.

A continuación se detallan las principales conclusiones obtenidas en esta tesis en relación con la hipótesis planteada. En algunos casos estas conclusiones permiten a su vez abrir nuevas hipótesis respecto de los mecanismos subyacentes a las asociaciones especies-hábitat inferidas de los patrones observados y que también se incluyen a continuación.

- Los resultados de la presente tesis confirman y profundizan los patrones estacionales de ocurrencia y actividad observados en estudios previos:
 - Los lobos marinos de dos pelos y las ballenas francas australes ocurren en el área de estudio de manera estacional. Un importante número de lobos finos se encuentran presentes en el Islote Lobos y en los sectores marítimos costeros oeste y noroeste del GSM entre los meses de mayo y octubre, aunque unos pocos se observan también de diciembre a febrero en el Islote Lobos. Por su parte, la ballena franca se encuentra presente entre los meses de mayo y diciembre.
 - Los lobos marinos de un pelo, y los delfines comunes, oscuros y nariz de botella se encuentran presentes en el área de estudio a lo largo de todo el año

y todas estas especies utilizan el área tanto para reproducirse como para alimentarse.

- En el presente trabajo se reporta y describe por primera vez la ocupación estacional actual del lobo marino de dos pelos sudamericano en el GSM, la misma correspondería a una reocupación relativamente reciente (iniciada hace aproximadamente 20 años atrás).
- Puesto que no existen apostaderos reproductivos de lobos finos en el GSM, los mismos provienen necesariamente de otros lugares en donde nacen. Los individuos podrían provenir tanto de las colonias del centro y sur de Patagonia o de las colonias de Uruguay o de ambas regiones. Respecto del último caso se pueden inferir dos escenarios posibles. El primero escenario sería que el GSM constituye un área común a individuos provenientes de ambas regiones pero que luego retornan a sus respectivos apostaderos, y el segundo escenario sería que el GSM constituye un punto intermedio de las potenciales rutas migratorias entre ambas regiones. De todas maneras, a partir del patrón de ocurrencia estacional observado en el presente trabajo y del conocimiento existente del patrón estacional de otros apostaderos del atlántico puede inferirse que el origen más probable lo constituyen las colonias reproductivas del Uruguay.
- Los lobos finos utilizan el GSM principalmente como una zona de descanso. Por otro lado, el GSM presenta una importante abundancia de dos de sus principales presas, lo que conduce a inferir que los lobos finos también se alimentan en esta región.
- El modelo de distribución de lobos finos predice dos áreas de alimentación potenciales, una ubicada sobre la costa noroeste del GSM (sector externo de la Bahía San Antonio) y otra sobre la costa oeste del GSM, al sur del Islote Lobos.
- Las costas oeste y norte del GSM constituyen una expansión del área reproductiva de ballenas francas de la Península Valdés. Esta expansión estaría dada por el aumento poblacional que experimenta la especie en la región. Probablemente, en las áreas reproductivas de mayor concentración de individuos de la Península Valdés estén ocurriendo mecanismos densos dependientes que producen la migración de algunas ballenas hacia zonas aledañas con características ambientales similares.
- Las ballenas francas, principalmente las madres con crías, estarían seleccionando los ambientes costeros con mayor pendiente de fondo; es decir, zonas relativamente profundas (entre los 10 y 20 m aproximadamente) muy cercanas a la línea de costa.

- En la estación cálida (octubre a marzo) se identificó una de las principales áreas de alimentación de lobos marinos de un pelo. Esta zona se encuentra solapada especialmente con las áreas de pesca de la flota de arrastre comercial, con la distribución batimétrica natural estimada para la merluza común y, en cierto grado, con viajes de alimentación de lobos equipados con rastreadores satelitales en otros estudios.
- El solapamiento espacial que presenta la franja de ambientes de calidad intermedia para los lobos comunes en la estación cálida con las áreas de pesca de la flota de arrastre comercial, con la distribución batimétrica natural estimada para la merluza común y, en cierto grado, con viajes de alimentación de lobos equipados con rastreadores satelitales en otros estudios, sugiere que dicha franja representa un área de alimentación de esta especie en el GSM.
- Los delfines comunes y oscuros presentan las distribuciones más pelágicas entre todas las especies estudiadas en este trabajo. Por el contrario, las distribuciones modeladas de las ballenas francas, los delfines nariz de botella y los lobos de uno y dos pelos, son netamente costeras.
- Los delfines comunes realizan un uso más restringido de los recursos del área de estudio que los delfines oscuros y la porción de nicho compartido es mayor para los primeros que para los segundos.
- Las áreas de solapamiento de los delfines oscuros y comunes estimadas para el GSM podrían estar reflejando la distribución de la mayor concentración de anchoíta (o donde es más accesible para los delfines) en cada estación del año estudiada en el presente trabajo.
- De las diferencias en dieta (obtenidas en otro trabajo) y rangos de distribución, podría inferirse que los delfines oscuros realizan mayores desplazamientos horizontales en el área de estudio que los delfines comunes; y que estos desplazamientos estarían asociados con la búsqueda de lugares de mayor concentración de presas alternativas a la anchoíta por parte de los delfines oscuros.
- No sería la competencia sino la cooperación para acceder a un mismo recurso el mecanismo biológico (comportamental) que subyace a los patrones de solapamiento trófico y espaciotemporal observados en el GSM entre los delfines comunes y oscuros. Es decir, el comportamiento de cooperación favorecería la coexistencia simpátrica. De acuerdo a esta hipótesis, las diferencias observadas entre las dos especies podrían deberse a adaptaciones particulares al ambiente y/o mecanismos de especiación que surgieron a lo largo de las historias evolutivas de cada una de ellas, y no como una respuesta para evitar la competencia.

- Además de la coincidencia en sus principales ítems presa, la coocurrencia de las dos especies de delfines en el área de estudio estaría favorecida por la ocurrencia de dos masas de agua diferentes que no necesariamente tendría un efecto en la distribución de sus presas. El agua fría y menos salina que ingresa al GSM proveniente de la Corriente Costera Patagónica (de origen subantártico), favorecería la presencia de los delfines oscuros; mientras que la masa de agua que se origina en el sector noroeste del GSM, más cálida y salina, favorecería la presencia de los delfines comunes.
- Las dos áreas de mayor calidad de hábitat de delfines nariz de botella identificadas a través del modelo (la Bahía San Antonio y el GSJ) podrían estar reflejando, cada una, la distribución de dos unidades poblacionales diferentes.
- El presente trabajo constituye uno de los primeros en abordar el estudio conjunto de la distribución de varias especies de mamíferos marinos, y también uno de los primeros en utilizar modelos basados en datos de solo presencias, en el Mar Argentino. Incluso, en la presente tesis se modeló por primera vez en un espacio del mar argentino, el hábitat de los delfines comunes, de los lobos marinos de un pelo y de los lobos marinos de dos pelos.
- Los modelos construidos constituyen una herramienta con un gran potencial de aplicación en materia de conservación y manejo del ecosistema marino del GSM. Es decir, se podría utilizar esta información en el planeamiento espacial teniendo en cuenta al mismo tiempo la valoración del ecosistema y sus servicios ecosistémicos. Por ejemplo, el avistaje turístico de ballenas en la Bahía San Antonio (servicio ecosistémico) debería desarrollarse de tal manera que no impida la formación de un área reproductiva de esta especie (valoración ecosistémica).
- Los modelos construidos en el presente trabajo podrán mejorarse en un futuro con la inclusión de nuevas variables ambientales, con la incorporación de nuevos registros de las especies, y con la evaluación de diferentes escalas espaciales y temporales. Por otro lado, un enfoque multi-modelo (diferentes métodos y diferentes configuraciones de un mismo método) permitiría mayores alcances tanto teóricos como aplicados.

9. BIBLIOGRAFÍA

- Acha, E.M., H. Mianzan, R.A. Guerrero, M. Favero y J. Bava, 2004. Marine fronts at the continental shelves of austral South America: Physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems*, 44: 83-105.
- Alliata, S., E.J. Schnack, F.I. Isla y G.O. Lizasoain, 2000. Desarrollo secuencial de formas de fondo en un régimen macromareal. *AAS revista*, 7(1-2): 95-107.
- Amoroso, R.O., 2004. Heterogeneidad espacial en la dinámica de la metapoblación de vieira tehuelche (*Aequipecten tehuelchus*) del Golfo San José. en: Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Pto. Madryn: pp: 55.
- Arnould, J.P.Y., 2002. Southern fur seals, *Arctocephalus spp.* En: *Encyclopedia of marine mammals*, W. R. Perrin, B. Wiirsig y J. G. M. Thewissen, (Eds.). Academic Press, An Imprint of Elsevier, The United States of America: pp: 1146-1151.
- Balech, E. y M.D. Ehrlich, 2008. Esquema biogeográfico del Mar Argentino. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, 19: 45-75.
- Ballance, L.T., R.L. Pitman, P.C. Fiedler y 2006. Oceanographic influences on seabirds and cetaceans of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69: 360-390.
- Bastida, R. y V. Lichtschein, 1984. Avistajes de cetáceos realizados por buques balleneros en aguas argentinas. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales, Zoología*, 13(22): 211-224.
- Bastida, R. y D. Rodríguez, 1994. Hallazgo de un apostadero estacional de lobos marinos de dos pelos, *Arctocephalus australis* (Zimmerman, 1783), en bajos fondos frente a la costa de Mar del Plata (provincia de Buenos Aires, Argentina). *Centro de Investigación y Manejo de Mamíferos Marinos, CONICYT*. pp: 1-22
- Bastida, R. y D. Rodríguez, 2003. *Mamíferos marinos de Patagonia y Antártida*. 1° Edición Edn., Buenos Aires, Argentina: Vazquez Mazzini Editores.
- Bearzi, M., 2003. Habitat partitioning by three species of dolphins in Santa Monica Bay, California.
- Bearzi, M., 2005. Dolphin sympatric ecology. *Marine Biology Research*, 1: 165-175.
- Belkin, I.M., 2009. Rapid warming of large marine ecosystems. *Prog. Oceanogr.*, 81: 207-213.
- Borella, F., 2007. ¿Dónde están los lobos en la costa atlántica de norpatagonia? Explorando vías para resolver el registro arqueofaunístico. *Revista Werken*, 9: 97-114.
- Boyd, I.L., S. Wanless y C.J. Camphuysen (Ed.)^(Eds.), 2006. *Top predators in marine ecosystems. Their role in monitoring and management*. New York: Cambridge University Press.
- Bräger, S. y K. Schneider, 1998. Near shore distribution and abundance of dolphins along the west coast of the South Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 32(1): 105-112.
- Buratti, C.C., A.G. Cabreira y P. Martos, 2006. Patrones de distribución del efectivo patagónico de anchoita (*Engraulis anchoita*) en primavera tardía durante los años 1998, 1999 y 2004. *INIDEP*, 45. pp: 16
- Cammareri, A. y E. Vermeulen, 2008. Southern right whales (*Eubalaena australis*): A new touristic attraction in the natural protected area Bahía de San Antonio, northeast Patagonia. *International Whaling Commission, SC/60/BRG2*. pp: 7
- Campagna, C., 1985. The breeding cycle of the southern sea lion, *Otaria byronia*. *Mar. Mamm. Sci*, 3: 210-218.
- Campagna, C. y B.J. Le Boeuf, 1988. Reproductive behaviour of southern sea lions. *Behaviour*, 104: 233-280.
- Campagna, C., R. Werner, W. Karesh, M.R. Marín, F. Koontz, R. Cook y C. Koontz, 2001. Movements and location at sea of South American sea lions (*Otaria flavescens*). *J. Zool.*, 257: 205-220.
- Carrara, I.S., 1952. Lobos marinos, pingüinos y guaneras de las costas del litoral marítimo e islas adyacentes de la República Argentina. *Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata*. pp: 80
- Carreto, J.I., C.A. Verona, A.B. Casal y M.A. Laborde, 1974. Fitoplancton, pigmentos y condiciones ecológicas del Golfo San Matías III. *Instituto de Biología Marina de Mar del Plata*. pp: 49-76

- Certain, G., J. Masse, O.V. Canneyt, P. Petitgas, G. Doremus, M.B. Santos y V. Ridoux, 2011. Investigating the coupling between small pelagic fish and marine top predators using data collected from ecosystem-based surveys. *Marine Ecology Progress Series*, 422: 23–39.
- Cipriano, F. y M. Webber, 2010. Dusky dolphin life history and demography. En: *The Dusky Dolphin. Master Acrobat off Different Shores*, B. Würsig y M. Würsig (Eds.). Elsevier: pp: 21-48.
- Cook, J.G., V.J. Rowntree y R.S. Payne, 2001. Estimates of demographic parameters for southern right whales (*Eubalaena australis*) observed off Península Valdés, Argentina. *Journal of Cetacean Research and Management*, 2 (Special Issue): 125-132.
- Corkeron, P.J. y R.C. Connor, 1999. Why do baleen whales migrate?. *Marine Mammal Science*, 15: 1228-1245.
- Coscarella, M.A., S.L. Dans, M. Degradi, G.V. Garaffo y E.A. Crespo, 2011. Bottlenose dolphins at the southern extreme of the south-western Atlantic: Local population decline? *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*: 1-7. DOI 10.1017/S0025315411001901.
- Crespo, E.A., 1988. Dinámica poblacional del lobo marino del sur *Otaria flavescens* (Shaw, 1800), en el norte del litoral patagónico. en: *Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires*: pp: 275.
- Crespo, E.A. y S.L. Dans, 2008. Bases para el monitoreo y herramientas de gestión para el manejo de las poblaciones de mamíferos marinos afectadas por las actividades turísticas y recreativas en el litoral patagónico. Centro Nacional Patagónico (CENPAT-CONICET), Informe Final. Subproyecto Competitivo de los Proyectos FMAM/BIRF 28385-AR y PNUD ARG 02/018. SAyDS. pp: 62
- Crespo, E.A., S.L. Dans, M.A. Romero, R. González, M. Koen Alonso y S.N. Pedraza, 2009a. Interacciones entre lobos marinos comunes y pesquerías en la costa Argentina. en: *Taller de trabajo: Estado de situación del lobo marino común en su área de distribución. Valparaíso, Chile*.
- Crespo, E.A., M. Koen Alonso, S.L. Dans, N.A. García, S.N. Pedraza, M.A. Coscarella y R. González, 2000. Incidental catch of dolphins in mid-water trawls for argentine anchovy (*Engraulis anchoita*) off the argentine shelf. *Journal of Cetacean Research Management*, 2: 11-16.
- Crespo, E.A. y S.N. Pedraza, 1991. Estado actual y tendencia de la población de lobos marinos de un pelo (*Otaria flavescens*) en el litoral norpatagónico. *Ecología Austral*, 1: 87-95.
- Crespo, E.A., S.N. Pedraza, M.A. Coscarella, N.A. García, S.L. Dans, M. Iñiguez, L.M. Reyes, M. Koen Alonso, A.C.M. Schiavini y R. González, 1997a. Distribution and school size of dusky dolphins, *Lagenorhynchus obscurus* (Gray, 1928), in the southwestern south atlantic ocean. *Rep Int Whal Comm*, 47: 693-697.
- Crespo, E.A., S.N. Pedraza, S.L. Dans, M.A. Coscarella, G.M. Svendsen y M. Degradi, 2011. Number of southern right whales *Eubalaena australis* and population trend in the neighbourhood of península valdés during the period 1999-2011 by means of aerial and boat surveys. *International Whaling Commission*, SC/S11/RW4. pp: 15
- Crespo, E.A., S.N. Pedraza, S.L. Dans, M. Koen Alonso, L.M. Reyes, N.A. García, M. Coscarella y A.C.M. Schiavini, 1997b. Direct and indirect effects of the highseas fisheries on the marine mammal populations in the northern and central patagonian coast. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, 22: 189-207.
- Crespo, E.A., S.N. Pedraza, M.F. Grandi, S.L. Dans y G.V. Garaffo, 2004. Abundance of franciscana dolphins, *Pontoporia blainvillei*, in the argentine coast , from aerial surveys. *International Whaling Comision*, SC/56/SM9. pp: 13
- Crespo, E.A., A.C.M. Schiavini, F.H. Pérez y H.L. Cappozzo, 1999. Distribution, abundance and seasonal changes of South American fur seals, *Arctocephalus australis*, along the coasts of Argentina. en: *Proceedings of 13th Annual Conference of the European Cetacean Society*, E. C. Society (Ed.). European Cetacean Society, Valencia: pp: 36.
- Crespo, E.A., A.C.M. Schiavini, L. Rosa de Oliveira, N.A. García y J.S. Morgante, 2009b. Status, population trend and population structure of South American fur seals *Arctocephalus australis* in southwestern atlantic waters. en: *23rd. Annual conference of the European Cetacean Society. Istanbul, Turkey*.

- Dans, S.L., E.A. Crespo, S.N. Pedraza, M. Degradi y G.V. Garaffo, 2008. Dusky dolphin and tourist interaction: Effect on diurnal feeding behavior. *Marine Ecology Progress Series*, 369: 287–296.
- Dans, S.L., E.A. Crespo, S.N. Pedraza, R. González y N. García, 1996. Estructura y tendencia de los apostaderos de lobos marinos de un pelo (*Otaria flavescens*) en el norte de Patagonia. *Informes Técnicos del Plan de Manejo Integrado de la Zona Costera Patagónica*, 13: 1-17.
- Dans, S.L., E.A. Crespo, S.N. Pedraza y M. Koen Alonso, 2004. Recovery of the South American sea lion population (*Otaria flavescens*) in northern patagonia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 61: 1681-1690.
- Dassis, M., M. Farenga y D. Rodríguez, 2007. Utilización del hábitat costero de Mar del Plata por lobos marinos de dos pelos (*Arctocephalus australis*): Su análisis a partir de un sistema de información geográfica. XII Congreso Latino-Americano de Ciências do Mar - XII COLACMAR. Florianópolis, Brasil.
- Degrati, M., S.L. Dans, S.N. Pedraza, E.A. Crespo y G.V. Garaffo, 2008. Diurnal behavior of dusky dolphins, *Lagenorhynchus obscurus*, in Golfo Nuevo, Argentina. *Journal of Mammalogy*, 89(5): 1241-1247.
- Doksæter, L., E. Olsen, L. Nøttestad y A. Fernö, 2008. Distribution and feeding ecology of dolphins along the mid-atlantic ridge between Iceland and the Azores. *Deep-Sea Research II*, 55: 243–253.
- Drago, M., E.A. Crespo, A. Aguilar, L. Cardona, N.A. García, S.L. Dans, N. Goodall y 2009. Historic change of the diet of the South American sea lion in Patagonia as revealed by isotopic analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 384: 273-286.
- Elith, J., C.H. Graham, R.P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R.J. Hijmans, F. Huettmann, J.R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L.G. Lohmann, B.A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, Jacob McC. Overton, A.T. Peterson, S.J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R.E. Schapire, J. Soberón, S. Williams, M.S. Wisz y N.E. Zimmermann, 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29: 129-151.
- Elith, J., S.J. Phillips, T. Hastie, Miroslav Dudík, Y.E. Chee y C.J. Yates, 2011. A statistical explanation of maxent for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17: 43-57.
- Fielding, A.H., 2002. What are the appropriate characteristics of an accuracy measure. En: *Predicting species occurrences: Issues of accuracy and scale*, J. M. Scott P. J. Heglund M. L. Morrison J. B. Haufler M. G. Raphael W. A. Wall y F. B. Samsom, (Eds.). Island Press, Washington, DC: pp: 271–280.
- Fielding, A.H. y 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.
- Forcada, J., 2002. Distribution. En: *Encyclopedia of marine mammals*, W. F. Perrin, B. Würsig y J. G. M. Thewissen, (Eds.). Academic Press, United States of America: pp: 327-333.
- Gagliardini, D.A. y A.L. Rivas, 2004. Environmental characteristics of San Matías Gulf obtained from LANDSAT-TM and ETM+ data. *Gayana*, 68(2): 186-193.
- Garaffo, G., S. Dans, S. Pedraza, M. Degradi, A. Schiavini, R. González y E.A. Crespo, 2011. Modeling habitat use for dusky dolphin and commerson's dolphin in Patagonia. *Marine Ecology Progress Series*, 421: 217-227.
- Garaffo, G.V., S.L. Dans, E.A. Crespo, M. Degradi, P. Giudici y D.A. Gagliardini, 2010. Dusky dolphin: Modeling habitat selection. *Journal of Mammalogy*, 91(1): 54-65.
- Garaffo, G.V., S.L. Dans, S.N. Pedraza, E.A. Crespo y M. Degradi, 2007. Habitat use by dusky dolphin in Patagonia: How predictable is their location? *Marine Biology*, 152(1): 165-177.
- García-Godos, I., K. Van Waerebeek, J. Reyes y J. Alfaro, 2004. A comparative analysis of the diet of the long-beaked common dolphin (*Delphinus capensis*) with three other small cetaceans off central Peru. *International Whaling Comisión*, SC/56/SM2. pp: 20
- Gaskin, 1968. Distribution of *Delphinidae* (cetacea) in relation to sea surface temperatures off eastern and southern New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 2(3): 527-534.

- Gelos, E.M., J. Spagnuolo y R.A. Schillizzi, 1992. Las unidades morfológicas de la costa oeste del Golfo San Matías y su evolución. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 47(4): 365-371.
- Giardino, G., M.A. Mandiola, R. Bastida y D. Rodríguez, 2008. Movimientos estivales de machos de otaria *flavescens* provenientes del Puerto Quequén (Argentina). en: XII Reunión de Trabajo de Especialistas en Mamíferos Acuáticos de América del Sur. 7° Congreso de la Sociedad Latinoamericana de Especialistas de Mamíferos Acuáticos, SOLAMAC (Ed.). Montevideo, Uruguay: pp: 68.
- González, R., 2007. Informe ad hoc sobre la factibilidad técnico biológica de pesca comercial de anchoita (*Engraulis anchoita*) en el área de la jurisdicción provincial adyacente a la desembocadura del Río Negro. IBMPAS, Inf. Téc. 10/2007. pp: 7
- González, R., S. Acosta y L. Curtolo, 1992. Avistajes y varamientos de cetáceos en aguas y costas rionegrinas (período 1985-1992). en: 5ta. Reunión de Especialistas en Mamíferos Acuáticos de América de América del Sur. Buenos Aires (Argentina): pp: 30.
- González, R., M. Narvarte y M. Morsan, 2004. Estado de situación de los recursos pesqueros del golfo san matías, sus pesquerías, especies asociadas y ambiente: Informe ad hoc para la evaluación preliminar de las pesquerías marinas de Río Negro con vistas a la certificación de su sustentabilidad. IBMP "Alte. Storni". pp: 51
- González, R., M. Narvarte, M. Perier, S. Sawicky, P. Filippo, L. Curtolo y M. Carbajal, 2003a. Propuesta de gestión para el área natural protegida Bahía de San Antonio, a partir de los conceptos y metodologías del manejo costero integrado (mci). en: IV Congreso Anual ASAE (Asociación Argentina de Estudios Canadienses). Las Areas Protegidas y la Gente. Neuquén.
- González, R.A., F.P. Osovnikar y M.N. Saiz, 2003b. Distribución y rendimiento del efectivo pesquero de merluza común *Merluccius hubbsi* y otras especies demersales a partir de los resultados de las campañas de prospección pesquera con palangre de media agua realizadas en el Golfo San Matías entre los años 1996 y 1999. IBMP Serie Publicaciones, 2: 17-35.
- González, R.A.C., 1990a. Distribución espacio temporal y composición de las manadas de delfín común, *Delphinus delphis* linn 1758, en el Golfo San Matías. en: Comunicación de la 4ta. Reunión de Trabajo de Especialistas en Mamíferos Acuáticos de América del Sur. Valdivia (Chile): pp: 27.
- González, R.A.C., S.O. Acosta, M.A. Navarte y L. Curtolo, 1988. Varamiento de un delfín de frente plana *Hyperoodon planiformis* (Odontoceti, Ziphiidae) en la Caleta de los Loros. Informe preliminar. Instituto de Biología Marina y Pesquera "Alte. Storni". pp: 5
- Goodall, R.N.P., M.C. Marchesi, L.E. Pimper, N. Dellabianca, L.G. Benegas, M.A. Torres y L. Ricciardelli, 2011. Southernmost records of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Polar Biology*, 34: 1085-1090.
- Grandi, M.F., 2010. Dinámica poblacional y cambios estructurales en una población en crecimiento del lobo marino común, *Otaria flavescens*, del litoral norpatagónico. en: Centro Regional Universitario Bariloche. Universidad Nacional del Comahue, Pto. Madryn, Chubut, Argentina: pp: 181.
- Grandi, M.F., E.A. Crespo y S.L. Dans, 2009. Informe del relevamiento de los apostaderos de lobos marinos de un pelo, *Otaria flavescens*, del norte de Chubut durante enero de 2009. Laboratorio de Mamíferos Marinos, Centro Nacional Patagónico., Inf. Téc. pp: 12
- Grandi, M.F., S.L. Dans y E.A. Crespo, 2008. Social composition and spatial distribution of colonies in an expanding population of South American sea lions. *Journal of Mammalogy*, 89(5): 1218–1228.
- Grandi, M.F., L. Rosa de Oliveira, S.L. Dans y E.A. Crespo, 2012. A hunted population in recovery: Effective population size for South American sea lions from Patagonia. *Animal Biology*, 62: 433–450.
- Guerra A., 1992. Mollusca. Cephalopoda. En: Ramos M.A. et al (eds) Fauna Ibérica, vol 1. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid. pp: 327.

- Guerrero, E. y G.M. Svendsen, 2007. Resultados preliminares de dos campañas oceanográficas (golfos norpat-2007 1 y 2) en los golfos San Matías y San José. IBMPAS, Inf. Téc. 09/2007. pp: 16
- Guerrero, E., G.M. Svendsen, J.P. Pisoni y G. Williams, 2008. Resultados de la campaña de investigación oceanográfica golfos Norpat 3/2008 (junio de 2008), en los golfos San Matías y San José. IBMPAS, Inf. Téc. 19/2008. pp: 29
- Guisan, A. y N.E. Zimmermann, 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147-186.
- Hansen, J.E., 2006. Eh-09/06. Evaluación de anchoíta patagónica (41°- 45°20's) e investigación del Golfo San Matías en la primavera de 2006. INIDEP, Informe Técnico 01/07. pp: 20
- Hansen, J.E., P. Martos y A. Madirolas, 2001. Relationship between spatial distribution of the patagonian stock of argentine anchovy, *Engraulis anchoíta*, and sea temperatures during late spring to early summer. *Fisheries Oceanography*, 10(2): 193-206.
- Heinrich, S., S. Elwen y S. Bräger, 2010. Patterns of sympatry in *Lagenorhynchus* and *Cephalorhynchus*: Dolphins in different habitats. En: *The dusky dolphin. Master acrobat off different shores*, B. Würsig y M. Würsig, (Eds.). Elsevier: pp: 313-332.
- Hooker, S.H., 2006. Marine reserves and higher predators. En: *Top predators in marine ecosystems. Their role in monitoring and management*, I. L. Boyd, S. Wanless y C. J. Camphuysen, (Eds.). Cambridge University Press, New York, USA: pp: 347-360.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology* 22: 415-427.
- Hutchinson, G. E. 1965. *The Ecological Theater and the Evolutionary Play*. Yale University Press, New Haven. pp: 164
- Hucke-Gaete, R., L.P. Osman, C.A. Moreno y D. Torres, 2004. Examining natural population growth from near extinction: The case of the antarctic fur seal at the South Shetlands, Antarctica. *Polar Biology*, 27: 304-311.
- IWC, 2001. Report of the workshop on the comprehensive assessment of right whales: A worldwide comparison. *Journal of Cetacean Research and Management*. (Special Issue 2): 1-35.
- Jefferson, T.A., D. Fertl, J. Bolaños-Jiménez y A.N. Zerbini, 2009. Distribution of common dolphins (*Delphinus spp.*) in the western atlantic ocean: A critical re-examination. *Marine Biology*, 156: 1109-1124.
- Jones, M.C., S.R. Dye, J.K. Pinnegar, R. Warren y W.W.L. Cheung, 2012. Modelling commercial fish distributions: Prediction and assessment using different approaches. *Ecological Modelling*, 225: 133-145.
- Kaschner, K., R. Watson, A.W. Trites y D. Pauly, 2006. Mapping world-wide distributions of marine mammal species using a relative environmental suitability (Res) model. *Marine Ecology Progress Series*, 316: 285-310.
- Kenney, R.D., 2002. North atlantic, north pacific, and southern right whales. *Eubalaena glacialis*, *E. Japonica*, and *E. Australis*. En: *Encyclopedia of marine mammals*, F. W. Perrin, B. Würsig y J. G. M. Theissen, (Eds.). Academic Press, United States of America: pp: 806-813.
- Kirkwood, R., R.M. Warneke y J.P.Y. Arnould, 2009. Recolonization of Bass Strait, Australia, by the New Zealand fur seal, *Arctocephalus forsteri*. *Marine Mammals Science*, 25(2): 441-449.
- Kiszka, J., B. Simon-Bouhet, L. Martinez, C. Pusineri, P. Richard y V. Ridoux, 2011. Ecological niche segregation within a community of sympatric dolphins around a tropical island. *Marine Ecology Progress Series*, 433: 273-288.
- Koen-Alonso, M., E.A. Crespo, S.N. Pedraza, N.A. García y M. Coscarella, 2000. Food habits of the South American sea lion, *Otaria flavescens*, off patagonia, argentina. *Fish. Bull*, 98: 250-263.
- Koen-Alonso, M. y P. Yodzis, 2005. Multispecies modelling of some components of the marine community of northern and central patagonia, argentina. *Can. J. Fish. Aquat. Sci*, 62: 1490-1512.
- Krausman, P.R., 1999. Some basic principles of habitat use. En: *Grazing behaviour of livestock and wildlife*, K. L. Launchbaugh, K. D. Sanders and J. C. Mosley, (Ed.). University of Idaho, Forest Wildlife and Range Experiment Station, Moscow: pp: 85-90.

- Lewis, M.N. y I. Ximenez, 1983. Dinámica de la población de *Otaria flavescens* (Shaw) en el área de Península Valdés y zonas adyacentes (segunda parte). Centro Nacional Patagónico, Contribución N°79. pp: 21
- Litvaitis, J.A., K. Titus y E.M. Anderson, 1994. Measuring vertebrate use of terrestrial habitats and foods. En: Research and management techniques for wildlife and habitats, T. A. Bookhout, (Ed.). The Wildlife Society, Bethesda Maryland: pp: 254-274.
- Lucas, A.J., R. A.Guerrero, H. W.Mianzan, E.M. Acha, C. A.Lasta y 2005. Coastal oceanographic regimes of the northern Argentine continental shelf (34-43° s). Estuarine, Coastal and Shelf Science.
- MacLeod, C.D., L. Mandleberg, C. Schweder, S.M. Bannon y G.J. Pierce, 2008. A comparison of approaches for modelling the occurrence of marine animals. Hydrobiologia, 612: 21-32.
- Machado-Schiaffino, G., F. Juanes y E. Garcia-Vazquez, 2011. Identifying unique populations in long-dispersal marine species: Gulfs as priority conservation areas. Biol. Conserv. Biological Conservation, 144(1): 330-338.
- Madirolas, A. y F. Castro Machado, 1997. Campaña H-0797: Prospección hidroacústica del Golfo San Matías (i.B.M.P. " Alte. Storni "). INIDEP. pp: 6
- Mandiola, M.A., G. Giardino, R. Bastida y D. Rodríguez, 2010. Variación espacio-temporal en la distribución del lobo marino de un pelo (*Otaria flavescens*) en el Puerto Mar del plata (Argentina) durante los últimos 30 años. en: XIV Reunião de Trabalho de Especialistas em Mamíferos Aquáticos da América do Sul. 8º Congresso da Sociedade Latinoamericana de Especialistas em Mamíferos Aquáticos, SOLAMAC (Ed.). Florianópolis, Brasil.
- Mann, J., 1999. Behavioral sampling methods for cetaceans: A review and critique. Marine Mammal Science, 15(1): 102-122.
- Mazio, C.A. y C.D. Vara, 1983. Las mareas del golfo san matías. Servicio de Hidrografía Naval. Armada Argentina. pp: 32.
- Milesi, F.A. y J. Lopez de Casanave, 2005. El nicho y la ecología aplicada. Ecología Austral, 15: 1331-1148.
- Mitchell, S.C. y 2005. How useful is the concept of habitat? - a critique. OIKOS, 110(3): 364-638.
- Moura, A.E., N. Sillero y A. Rodrigues, 2012. Common dolphin (*Delphinus delphis*) habitat preferences using data from two platforms of opportunity. Acta Oecologica, 38: 24-32.
- Müller, G., 2004. The foraging ecology of South American sea lions (*Otaria flavescens*) on the patagonian shelf. en: Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel. pp: 126.
- Naya, D., M. Arim y R. Vargas, 2002. Diet of South American fur seals (*Arctocephalus australis*) in Isla de Lobos, Uruguay. Marine Mammal Science, 18(3): 734-754.
- Nybakken, J.W., 1998. Marine biology: An ecological approach. Second Edn., New York: Harper & Row.
- Ocampo Reinaldo, M., 2010. Evaluación pesquera integral de la merluza común (*Merluccius hubbsi* marini, 1933) del Golfo San Matías y efectos de la explotación de esta especie sobre otros componentes de la trama trófica. en: Facultad de Ciencias Exáctas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba: pp: 156.
- Ocampo Reinaldo, M., R. González y M.A. Romero, 2011. Feeding strategy and cannibalism of the argentine hake *Merluccius hubbsi*. Journal of Fish Biology, 79(7): 1795-1814. DOI doi:10.1111/j.1095-8649.2011.03117.x.
- Páez, E., 2006. Situación de la administración del recurso lobos y leones marinos en uruguay. En: Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya, R. MenafraL. Rodríguez-GallegoF. Scarabino y D. Conde, (Eds.). Vida Silvestre, Sociedad Uruguaya para la Conservación de la Naturaleza, Montevideo, Uruguay: pp: 7.
- Palma, E.D., R.P. Matano y A.A. Piola, 2008. A numerical study of the southwestern atlantic shelf circulation: Stratified ocean response to local and offshore forcing. Journal of Geophysical Research, 113. DOI 10.1029/2007JC004720.
- Parra, G.J., 2006. Resource partitioning in sympatric delphinids: Space use and habitat preferences of australian snubfin and indo-pacific humpback dolphins. Journal of Animal Ecology, 75: 862-874.

- Payne, R., 1986. Long term behavioral studies of the southern right whale (*Eubalaena australis*). Rep. Int. Whal. Commn, 10(Special issue): 161-167.
- Pearson, R.G., 2007. Species' distribution modeling for conservation educators and practitioners. American Museum of Natural History Available at <http://ncep.amnh.org>.
- Pearson, R.G., C.J. Raxworthy, M. Nakamura y A.T. Peterson, 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: A test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34(102-117).
- Perrin, W.F., 2002. Common dolphins *Delphinus delphis*, *D. Capensis*, and *D. Tropicalis*. En: *Encyclopedia of marine mammals*, W. F. Perrin, B. Würsig y J. G. M. Thewissen, (Eds.). Academic Press,, San Diego, California, USA: pp: 245-248.
- Peterson, A.T., M. Papes y M. Eaton, 2007. Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: A comparison of Garp and Maxent. *Ecography*, 30: 550-560.
- Phillips, S.J., 2008. Transferability, sample selection bias and background data in presence-only modelling: A response to peterson et al. (2007). *Ecography*, 31: 272-278.
- Phillips, S.J., 2012. A brief tutorial on Maxent. AT&T Research. <http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent>.
- Phillips, S.J., R.P. Anderson y R.E. Schapire, 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231-259.
- Phillips, S.J. y M. Dudík, 2008. Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31: 161-175.
- Phillips, S.J., M. Dudík y R.E. Schapire, 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. en: *Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning*. Banff, Canada: pp: 655-662.
- Pinedo, M.C., 1990. Ocorrência de piníedes na costa brasileira. *Garcia de Orta, Série Zoología*, 15: 37-48.
- Piola, A., 2008. Oceanografía física. Foro para la Conservación del Mar Patagónico y Áreas de Influencia. pp: 8-12
- Piola, A.A. y A. Rivas, 1997. Corrientes en la plataforma continental. *El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros*, 1: 119-132.
- Piola, A.R. y L.M. Scasso, 1988. Circulación en el Golfo San Matías. *Geoacta*, 15(1): 33-51.
- Pizarro, M.J., 1975. Análisis de los resultados de la primera campaña oceanográfica en el Golfo San José. Centro Nacional Patagónico. pp: 19
- Ponce de León, A. y O. Pin, 2006. Distribución, reproducción y alimentación del lobo fino *Arctocephalus australis* y del león marino *Otaria flavescens* en Uruguay. En: *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya*, R. Menafra, L. Rodríguez-Gallego, F. Scarabino y D. Conde, (Eds.). Vida Silvestre, Sociedad Uruguaya para la Conservación de la Naturaleza, Montevideo, Uruguay: pp: 9.
- Praca, E., A. Gannier, K. Das y S. Laran, 2009. Modelling the habitat suitability of cetaceans: Example of the sperm whale in the northwestern mediterranean sea. *Deep-Sea Research I*, 56: 648–657.
- Raum-Suryan, K.L., K.W. Pitcher, D.G. Calkins, J.L. Sease y T.R. Loughlin, 2002. Dispersal, rookery fidelity, and metapopulation structure of steller sea lions (*Eumatopias jubatus*) in an increasing and a decreasing population in Alaska. *Mar. Mamm. Sci*, 18(3): 746-764.
- Ready, J., K. Kaschner, A.B. South, P.D. Eastwood, T. Rees, J. Rius, E. Agbayani, S. Kullander y R. Froese, 2010. Predicting the distributions of marine organisms at the global scale. *Ecological Modelling*, 221: 467-478.
- Redfern, J.V., M.C. Ferguson, E.A. Becker, K.D. Hyrenbach, C. Good, 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, A. Read, S.B. Reilly, L. Torres y F. Werner, 2006. Techniques for cetacean–habitat modeling. *Marine Ecology Progress Series*, 310: 271–295.
- Reyes, L., E. Crespo y V. Szapkievich, 1999. Distribution and population size of the southern sea lion (*Otaria flavescens*) in central and southern Chubut, Patagonia, Argentina. *Mar. Mamm. Sci*, 15: 478-493.

- Riet Sapriza, F.G., V. Franco Trecu, D.P. Costa, B.L. Chilvers y L.A. Hückstadt, 2010. ¿Existe plasticidad en el comportamiento de buceo en hembras lactantes del lobo fino sudamericano *Arctocephalus australis* de Isla de Lobos, Uruguay? en: XIV Reunión de Trabajo de Especialistas en Mamíferos Acuáticos de América del Sur. VIII Congreso SOLAMAC, SOLAMAC (Ed.). Florianópolis, Brasil.
- Rivas, A.L., 2010. Spatial and temporal variability of satellite derived sea surface temperature in the southwestern atlantic ocean. *Continental Shelf Research*, 30: 752-760.
- Rivas, A.L. y E.J. Beier, 1990. Temperature and salinity fields in the northpatagonic gulfs. *Oceanologica Acta*, 13(1): 15-20.
- Romero, M.A., 2011. Rol de los mamíferos marinos en el contexto de la trama trófica del ecosistema del Golfo San Matías e interacciones con la pesquería de especies demersales. en: Centro Regional Universitario Bariloche. Universidad Nacional del Comahue, San Antonio Oeste, Río Negro: pp: 256.
- Romero, M.A., S.L. Dans, R. González, G.M. Svendsen, N.A. García y E.A. Crespo, 2011. Solapamiento trófico entre el lobo marino de un pelo *Otaria flavescens* y la pesquería de arrastre demersal del golfo san matías, patagonia, argentina. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 39(2): 344-358.
- Romero, M.A., S.L. Dans, G.M. Svendsen, R. González y E.A. Crespo, 2012. Feeding habits of two sympatric dolphin species off north Patagonia, Argentina. *Marine Mammal Science*, 28(2): 364-377. DOI 10.1111/j.1748-7692.2011.00477.x.
- Romero, M.A., R. González y M. Ocampo Reinaldo, 2010. When conventional fisheries management fails to reduce the catch and discard of juvenile fish: A case study of the argentine hake trawl fishery in San Matías Gulf. *North American Journal of Fisheries Management*, 30: 702-712.
- Romero, M.A. y G.M. Svendsen, 2008. Progress report on cetacean research, april 2007 to march 2008, with statistical data for the calendar year 2007 or season 2006/07. International Whaling Commission. Secretaria de Ambiente y Desarrollo Sustentable. Jefatura de Gabinete de Ministros de la Nación Argentina, SC/60/ProgRepArgentina. pp: 16
- Rowntree, V.J., R.S. Payne y D.M. Schell, 2001. Changing patterns of habitat use by southern right whales (*Eubalaena australis*) on their nursery ground at Península Valdés, Argentina, and in their long-range movements. *Journal of Cetacean Research and Management*, 2 (Special Issue): 133-143.
- Rubin, J.P., 1997. La influencia de los procesos físico-químicos y biológicos en la composición y distribución del ictioplancton estival en el mar de Alborán y estrecho de Gibraltar. Informe Técnico del Instituto Español de Oceanografía 24. pp: 88.
- Sanfelice, D., V. De Castro Vasques y E.A. Crespo, 1999. Ocupação sazonal por duas espécies de otariidae (Mammalia - Carnivora) da reserva ecológica da Ilha dos Lobos, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, Série Zoologia*, 87: 101-110.
- Sardella, N. y J. Timi, 2004. Parasites of argentine hake in the Argentine Sea: Population and infracommunity structure as evidence for host stock discrimination. *Journal of Fish Biology* 65: 1472-1488.
- Schiavini, A.C.M., 1987. Avances en el conocimiento del status del lobo de dos pelos sudamericano *Arctocephalus australis* en tierra del fuego, Argentina. en: Anais da 2a. Reuniao de Trabalho de Especialistas em Mamíferos Aquáticos da América do Sul, F. B. p. a. C. d. Natureza (Ed.). Río de Janeiro, Brasil: pp: 83-84.
- Schiavini, A.C.M., E.A. Crespo y V.B. Szapkievich, 1999a. Status de los apostaderos del lobo marino de un pelo (*Otaria flavescens*) en las provincias de Santa Cruz y Tierra del Fuego. Informes Técnicos del Plan de Manejo Integrado de la Zona Costera Patagónica GEF/PNUD/WCS/FPN pp: 1-29
- Schiavini, A.C.M., S.N. Pedraza, E.A. Crespo, R. González y S.L. Dans, 1999b. Abundance of dusky dolphins (*Lagenorhynchus obscurus*) off north and central Patagonia Argentina in spring and a comparison of incidental catch in fisheries. *Marine Mammal Science*, 15: 828-840.
- Schnack, E., S. Aliotta, F. Isla y G. Lizasoain, 1996. Formas de fondo asociadas a un delta de reflujos macromareal, San Antonio Oeste, provincia de Río Negro, Argentina. *Thalassas*, 12: 121-135.
- Schneider, C., 2009. Sistema de composición cartográfica del Instituto de Biología Marina y Pesquera Alte. Storni. IBMPAS.

- Selzer, L.A. y P.M. Payne, 1988. The distribution of white-sided (*Lagenorhynchus acutus*) and common dolphins (*Delphinus delphis*) vs. environmental features of the continental shelf of the northeastern United States. *Marine Mammals Science*, 4(2): 141-153.
- Sillero, N., 2011. What does ecological modelling model? A proposed classification of ecological niche models based on their underlying methods. *Ecological Modelling*, 222: 1343-1346.
- Stevens, M.A. y D.J. Boness, 2003. Influences of habitat features and human disturbance on use of breeding sites by a declining population of southern fur seals (*Arctocephalus australis*). *Journal of Zoology*, 260: 145-152.
- Stockin, K.A., G.J. Pierce, V. Binedell, N. Wiseman y M.B. Orams, 2008. Factors affecting the occurrence and demographics of common dolphins (*Delphinus sp.*) in the Hauraki gulf, New Zealand. *Aquatic Mammals*, 34(2): 200-211.
- Stockwell, D. y D. Peters, 1999. The gap modelling system: Problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science*, 13(2): 143-158.
- Stockwell, D.R.B. y A.T. Peterson, 2002. Controlling bias in biodiversity data. En: *Predicting species occurrences: Issues of accuracy and scale*, J. M. Scott P. J. Heglund M. L. Morrison J. B. Haufler M. G. Raphael W. A. Wall y F. B. Samsom, (Eds.). Island Press, Washington, DC: pp: 537-546.
- Sutcliffe, W.H. y P.F. Brodie, 1977. Whale distributions in Nova Scotia waters. *Fish Mar Serv Tech Rep*. 722:1-89.
- Svendsen, G.M., S.L. Dans, R. González, E.A. Crespo y M.A. Romero, 2008a. Distribución y caracterización de grupos de mamíferos marinos en el Golfo San Matías. en: XIII Reunión de Trabajo de Especialistas en Mamíferos Acuáticos de América del Sur. 7° Congreso SOLAMAC, SOLAMAC (Ed.). Montevideo, Uruguay: pp: 205.
- Svendsen, G.M., S.L. Dans, R. González, E.A. Crespo, M.A. Romero, G. Williams y D.A. Gagliardini, 2010. Estudio de distribución espacial y preferencia de hábitat de dos especies de delfines simpátricos, utilizando modelos de nicho ecológico. En: 8° Congresso da Sociedade Latino Americana de Especialistas em Mamíferos Aquáticos (SOLAMAC). Florianópolis, Brasil.
- Svendsen, G.M., R. González y M. Gastaldi, 2011. Reporte del varamiento y necropsia de un cachalote *Physeter macrocephalus* en Punta Villarino, Río Negro. *IBMPAS, Inf. Téc.* 05/2011. pp: 5
- Svendsen, G.M., M.A. Romero, F. Borella, J.C. Inostroza y R. González, 2009. Informe del relevamiento de los apostaderos de lobos marinos de un pelo, *Otaria flavescens*, de la provincia de Río Negro durante enero de 2009. Instituto de Biología Marina y Pesquera Almirante Storni, *Inf. Téc.* N° 1/2009. pp: 8
- Svendsen, G.M., M.A. Romero y R. González, 2008b. Reporte del varamiento y necropsia de un ejemplar de ballena sei *Balaenoptera borealis* en la Bahía de San Antonio, Río Negro. *IBMPAS, Inf. Téc.* 23/2008. pp: 6
- Szteren, D., D.E. Naya y M. Arim, 2004. Overlap between pinniped summer diet and artisanal fishery catches in Uruguay. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 3(2): 119-125.
- Tavares, M., I.B. Moreno, S. Siciliano, D. Rodríguez, M.C.D.O. Santos, J. Lailson-Britos Jr y M.E. Fabián, 2010. Biogeography of common dolphins (Genus *Delphinus*) in the southwestern atlantic ocean. *Mammal Rev.*, 40(1): 40-64.
- Thompson, D., C.D. Duck, B.J. McConell y J. Garrett, 1998. Foraging behaviour and diet of lactating female southern sea lions (*Otaria flavescens*) in the Falkland Islands. *Journal of Zoology*, London, 246: 135-146.
- Thompson, D., S.E.W. Moss, P. Lovell y 2003. Foraging behaviour of South American fur seals *Arctocephalus australis*: Extracting fine scale foraging behaviour from satellite tracks. *Marine Ecology Progress Series*, 260: 285-296.
- Tonini, M., 2010. Modelado numérico del ecosistema de los golfos norpatagónicos. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca: pp: 260.
- Tonini, M., E.D. Palma y A.L. Rivas, 2007. Simulación numérica de la circulación y frentes térmicos en los golfos norpatagónicos. *Mecánica Computacional*, 26: 3757-3768.

- Túnez, J.I., H.L. Cappozzo y M.H. Cassini, 2008. Regional factors associated with the distribution of South American fur seals along the atlantic coast of South America. *ICES Journal of Marine Science of the Total Environment*, 65: 1733–1738.
- Vaz-Ferreira, R., 1960. Islas de lobos y lobos marinos del Uruguay. Servicio Oceanográfico y de Pesca. pp: 8
- Vaz-Ferreira, R., 1976. *Otaria flavescens* (Shaw) South American sea lion. Advisory Committee on Marine Resources Research: 1 - 20.
- Vaz-Ferreira, R., 1982. *Arctocephalus australis* (Zimmermann), South American fur seal. FAO pp: 497–508
- Vaz-Ferreira, R. y A. Ponce de León, 1984. Estudio sobre *Arctocephalus australis* (Zimmermann 1783) lobo de dos pelos sudamericano en el Uruguay. Universidad de la República, 8. pp: 18
- Vermeulen, E. y A. Cammareri, 2009a. Residency patterns, abundance, and social composition of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Bahía San Antonio, Patagonia, Argentina. *Aquatic Mammals*, 35(3): 378-385.
- Vermeulen, E. y A. Cammareri, 2009b. Variation in external morphology of resident bottlenose dolphins in Bahía San Antonio, Patagonia, Argentina. *Journal of Marine Animals and Their Ecology*, 2(2): 3-6.
- Wells, R.S. y J.M. Scott, 2002. Bottlenose dolphins. *Tursiops truncatus* and *T. Aduncus*. En: *Encyclopedia of marine mammals*, W. F. Perrin, B. Würsig y J. G. M. Thewissen, (Eds.). Academic Press, San Diego, California, USA: pp: 122-128.
- Wiley, E.O., K.M. McNyset, A.T. Peterson, C.R. Robins y A.M. Stewart, 2003. Niche modeling and geographic range predictions in the marine environment using a machine-learning algorithm. *Oceanography*, 16(4): 120-127.
- Williams, G., M. Sapoznik, M. Ocampo-Reinaldo, M. Solis, M. Narvarte, R. González, J.L. Esteves y D. Gagliardini, 2010. Comparison of AVHRR and SeaWiFS imagery with fishing activity and in situ data in San Matías Gulf, Argentina. *International Journal of Remote Sensing*, 31(17): 4531-4542.
- Würsig, B., 1978. Occurrence and group organization of atlantic bottlenose porpoises (*Tursiops truncatus*) in argentine bay. *Biological Bulletin*, 154: 348-359.
- Würsig, B. y R. Bastida, 1986. Long-range movement and individual associations of two dusky dolphins (*Lagenorhynchus obscurus*) off Argentina. *Journal of Mammalogy*, 67(4): 773-774.
- Würsig, B. y G. Harris, 1990. Site and association fidelity in bottlenose dolphins off Argentina.
- Würsig, B. y M. Würsig, 1977. The photographic determination of group size, composition, and stability of coastal porpoises, *Tursiops truncatus*. *Science*, 198: 755-765.
- Würsig, B. y M. Würsig, 1979. Behavior and ecology of the bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, in the south atlantic. *Fishery Bulletin*, 77: 399-412.
- Würsig, B. y M. Würsig, 1980. Behavior and ecology of the dusky dolphin, *Lagenorhynchus obscurus*, in the south atlantic. *Fish. Bull.*, 77(4): 871-890.

10. APÉNDICE

Mapas de las variables ambientales utilizadas en la construcción de los modelos.

