

Influence of environmental variability on the distribution and abundance of the pantropical spotted dolphin (*Stenella attenuata*) in the Mexican Central Pacific

Influencia de la variabilidad ambiental sobre la distribución y la abundancia del delfín moteado pantropical (*Stenella attenuata*) en el Pacífico central mexicano

Evelyn R Díaz-Torres¹, Emigdio Marín-Enríquez², Antonio Corgos^{1*}, Aramis Olivos-Ortiz³, Christian D Ortega-Ortiz³

¹Departamento de Estudios para el Desarrollo Sustentable de Zonas Costeras–CUCSUR, Universidad de Guadalajara, San Patricio Melaque, Jalisco, Mexico.

²Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología-Universidad Autónoma de Sinaloa, Facultad de Ciencias del Mar, Mazatlán, Sinaloa, Mexico.

³Facultad de Ciencias Marinas, Universidad de Colima, Manzanillo, Colima, Mexico.

* Corresponding author. E-mail: antonio.corgos@academicos.udg.mx

ABSTRACT. The Mexican Central Pacific (MCP) has complex oceanographic dynamics, with a well-defined seasonal pattern and influence of interannual sea surface temperature anomalies. The present study investigated the relationship between the distribution/abundance of spotted dolphins and the environmental conditions in the MCP. Dolphin sighting data were collected during January 2010–December 2015; distance to coast, sea surface temperature, and chlorophyll *a* (Chl*a*) were obtained for each sighting location through georeferenced maps and satellite images. A total of 746 spotted dolphin sightings were obtained with a survey effort of 31,695 km. Spotted dolphins in the MCP showed a predominantly coastal distribution regardless of environmental conditions. Significant differences were detected concerning regional seasonal variation, with higher mean sighting rate during the stratified periods and higher density/abundance estimates during the mixed periods. Spotted dolphins showed preference for warmer conditions, with higher mean sighting rate, abundance, and distance to coast during the neutral and warm interannual periods. During the coolest conditions (cold periods), mean sighting rate and abundance decreased and spotted dolphins were located closer to the coast, where Chl*a* concentration increased. These results suggest that changes in the distribution/abundance of these dolphins could be associated with habitat quality related to tropical (El Niño/Southern Oscillation) and extratropical (The Blob) oceanographic phenomena, which could be modulating their foraging activities.

Key words: odontocetes, El Niño, The Blob, sea surface temperature, chlorophyll *a*.

RESUMEN. El Pacífico central mexicano (PCM) presenta una dinámica oceanográfica compleja, con un patrón de variación estacional bien definido e influencia de anomalías interanuales de la temperatura de la superficie del mar. El presente estudio investigó la relación entre la distribución/abundancia de delfines moteados y las condiciones ambientales del PCM. Los datos de avistamiento de delfines se recopilaban entre enero de 2010 y diciembre de 2015; la distancia a la costa, la temperatura de la superficie del mar y la clorofila *a* (Chl*a*) se obtuvieron para cada lugar de avistamiento a través de mapas georreferenciados e imágenes de satélite. Se obtuvieron un total de 746 avistamientos de delfines moteados con un esfuerzo de prospección de 31,695 km. Los delfines moteados en el PCM mostraron una distribución predominantemente costera independientemente de las condiciones ambientales. Se observaron diferencias significativas entorno a la variación estacional de la región, con una tasa media de avistamiento más alta durante los periodos estratificados y estimaciones de densidad/abundancia más altas durante los periodos de mezcla. Los delfines moteados mostraron una preferencia por las condiciones más cálidas, con una mayor tasa media de avistamiento, abundancia y distancia a la costa durante los periodos interanuales neutrales y cálidos. Durante las condiciones más frescas (periodos fríos), la tasa media de avistamiento y la abundancia disminuyeron, y los delfines moteados se ubicaron más cerca de la costa, donde aumentó la concentración de Chl*a*. Estos resultados sugieren que los cambios en la distribución/abundancia de estos delfines podrían estar asociados con fenómenos oceanográficos tropicales (El Niño/Oscilación del Sur) y extra tropicales (“El Blob”), que podrían estar modulando sus actividades de alimentación.

Palabras clave: odontocetos, El Niño, “El Blob”, temperatura superficial del mar, clorofila *a*.



INTRODUCTION

The pantropical spotted dolphin (*Stenella attenuata*) is found in all oceans, from tropical to temperate waters between 40° N and 40° S (Jefferson et al. 1993). In the Eastern Tropical Pacific there are 2 offshore stocks and a coastal stock that has been classified as a subspecies (*Stenella attenuata graffmani*) having limited distribution from the coast to 200 km offshore, from Mexico to Peru (Dizon et al. 1994). All 3 stocks have been greatly impacted by the purse seine and pelagic longline tuna fisheries, which led to a decrease of about 85% of the offshore stocks and about 58% of the coastal stock during the 1990s due to bycatch (Gerrodette and Forcada 2002, 2005; García and Dawson 2003). In the Mexican Central Pacific (MCP) the spotted dolphin is the dominant cetacean species, with relatively constant density of individuals throughout the year (Juárez-Ruiz 2014, González-Salguero 2017, Kono-Martínez et al. 2017), but research on its ecology has not been extensively addressed.

Spatial and temporal oceanographic changes exert influence on the distribution and abundance of cetaceans, affecting their ecological aspects directly (metabolic processes) and indirectly (through prey distribution) (Ballance et al. 2006, Durant et al. 2007, Sprogis et al. 2018). Seasonal environmental variability in the MCP region is characterized by 2 main periods (Ambriz-Arreola et al. 2018): (1) mixed (February–June), characterized by intense coastal upwelling, high phytoplankton biomass, and noticeable decrease in sea surface temperature (<25 °C); and (2) stratified (July–January), characterized by a pronounced thermocline, low primary productivity, and high sea surface temperature (>28 °C, López-Sandoval et al. 2009). Interannual variability in the MCP is primarily associated with basin-scale oceanographic phenomena such as El Niño Southern/Oscillation (ENSO) and the northeast Pacific marine heatwave also known as “The Blob” (Fiedler 2002, Bond et al. 2015). Fiedler (2002) defines ENSO as “an unstable interaction between sea surface temperature and atmospheric pressure that results in variations in oceanographic conditions in the central and eastern tropical Pacific Ocean” and describes it as having 3 phases: El Niño, characterized by an unusual increase in sea surface temperature (SST, warm conditions), weak trade winds, reduced nutrient advection, and a deeper mixed layer; La Niña, characterized by strong trade winds, a shallow thermocline, increased primary productivity, and a decrease in SST (cold conditions); and neutral conditions (Fiedler 2002). The Blob was defined as an SST anomaly of ~2.50 °C above the long-term mean (1982–2015) of the near-surface waters (upper ~100 m) that affected the Pacific northeast from 2013 to 2015, with an intense peak in 2014 (Bond et al. 2015). SST anomalies like ENSO and The Blob influence the distribution (Benson et al. 2002, Sprogis et al. 2018), abundance (Sprogis et al. 2018), reproductive rates (Cartwright et al. 2019), and migration (Ramp et al. 2015) of cetaceans either directly or indirectly through the effects on prey distribution

INTRODUCCIÓN

El delfín moteado pantropical (*Stenella attenuata*) se encuentra en todos los océanos, desde aguas tropicales hasta templadas entre 40° N y 40° S (Jefferson et al. 1993). En el Pacífico Oriental Tropical existen 2 unidades de manejo oceánicas y 1 unidad de manejo costera que ha sido clasificada como subespecie (*Stenella attenuata graffmani*), la cual presenta una distribución limitada desde la costa hasta 200 km mar adentro, de México a Perú (Dizon et al. 1994). Estas 3 unidades de manejo se han visto afectadas por las pesquerías de atún con redes de cerco y palangre pelágico, que han provocado una disminución de alrededor del 85% de las unidades oceánicas y de alrededor del 58% de la unidad costera durante la década de los noventa debido a la captura incidental (Gerrodette y Forcada 2002, 2005; García y Dawson 2003). En el Pacífico central mexicano (PCM) el delfín moteado es la especie de cetáceo dominante, con una densidad de individuos relativamente constante a lo largo del año (Juárez-Ruiz 2014, González-Salguero 2017, Kono-Martínez et al. 2017); sin embargo, la investigación sobre su ecología no ha sido ampliamente abordada.

Los cambios oceanográficos espaciales y temporales influyen en la distribución y la abundancia de los cetáceos y, por tanto, afectan sus aspectos ecológicos de forma directa (procesos metabólicos) e indirecta (a través de la distribución de presas) (Ballance et al. 2006, Durant et al. 2007, Sprogis et al. 2018). La variabilidad ambiental estacional en la región del PCM se caracteriza por 2 periodos principales (Ambriz-Arreola et al. 2018): (1) mezclado (febrero–junio), caracterizado por un afloramiento costero intenso, una biomasa elevada de fitoplancton y un notable descenso en la temperatura superficial del mar (<25 °C); y (2) estratificado (julio–enero), caracterizado por una termoclina pronunciada, una productividad primaria baja y una temperatura superficial del mar elevada (>28 °C, López-Sandoval et al. 2009). La variabilidad interanual del PCM se asocia, principalmente, con fenómenos oceanográficos a escala de cuenca como El Niño/Oscilación del Sur (ENOS) y la ola de calor marina del Pacífico noreste también conocida como El “Blob” (Fiedler 2002, Bond et al. 2015). Fiedler (2002) define ENOS como “una interacción inestable entre la temperatura superficial del mar y la presión atmosférica que da lugar a variaciones en las condiciones del océano Pacífico central y oriental tropical” y lo describe en 3 fases: El Niño, caracterizado por un aumento inusual de la temperatura superficial del mar (TSM, condiciones cálidas), vientos alisios débiles, una reducción de la advección de nutrientes y una capa mixta más profunda; La Niña, caracterizada por vientos alisios fuertes, una termoclina poco profunda, un aumento de la productividad primaria y una disminución de la TSM (condiciones frías); y condiciones neutras (Fiedler 2002). El Blob se definió como una anomalía de la TSM de ~2.50 °C por arriba de la media a largo plazo (1982–2015) de las aguas cercanas a la superficie (aproximadamente los primeros 100 m) que afectó al

(Durant et al. 2007; Salvadeo et al. 2010, 2011; Bond et al. 2015; Cavole et al. 2016). Overall, these environmental variations (seasonal and interannual) could influence the distribution and abundance of spotted dolphins in the MCP. Furthermore, as climate change is expected to increase the frequency and intensity of these oceanographic phenomena, understanding their potential effects on marine mammals will become crucial (Cai et al. 2014). However, research on the effect of SST anomalies on the ecology of cetaceans in the MCP region is null.

We hypothesized that oceanographic conditions resulting from SST anomalies and regional seasonal patterns, which often result in changes in primary productivity in the MCP and affect prey availability for top predators, may change the distribution and abundance of the spotted dolphin. Therefore, the present study investigated the relationship between the distribution/abundance of spotted dolphins and environmental variability in the MCP considering seasonal periods (mixed and stratified) and interannual SST anomalies (cold, neutral, and warm).

MATERIALS AND METHODS

Study area

This study was conducted in the MCP, in a region encompassing 16.50° to 21.50° N and 102.33° to 107.69° W, covering approximately 68,200 km². The study area was divided into 2 strata: the coastal stratum, which included the continental shelf and slope waters, up to 31.0 km off the coast; and the oceanic stratum, which included deeper waters, from 31.1 to 180.0 km offshore (Fig. 1).

Survey data

During January 2010 through November 2015, a total of 16 semisystematic surveys were conducted aboard a large boat (LB; 10.67 m in length, 4.30 m platform height), covering both the coastal and the oceanic strata. In addition, biweekly coastal surveys ($n = 134$) were conducted from a small boat (SB, 7.62 m in length, 2.50 m platform height) in Colima and southern Jalisco. A total survey effort of 31,694.66 km was completed (LB surveys = 16,376.34 km and SB surveys = 15,318.31 km).

Survey speed was kept constant at 10–12 knots, and tracks were recorded using a Garmin map 76CS global positioning system. Two observers using 7 × 50 Fujinon binoculars were situated on the highest platform of the boat. Spotted dolphin sightings were made during daylight hours (7:00 AM to 7:00 PM) with preset rotations (40-min observation time and 40-min rest time per person to avoid fatigue bias). Another person in the center position recorded observer status (1 = active or 0 = inactive), sea condition based on the Beaufort scale, and sighting data (detailed below). Active observations were carried out only when sea/wind conditions were ≤ 3 on

noreste del Pacífico de 2013 a 2015, con un pico intenso en 2014 (Bond et al. 2015). Las anomalías de la TSM, como las del ENOS y El Blob, influyen en la distribución (Benson et al. 2002, Sprogis et al. 2018), la abundancia (Sprogis et al. 2018), las tasas de reproducción (Cartwright et al. 2019) y la migración (Ramp et al. 2015) de los cetáceos, ya sea directa o indirectamente a través de los efectos sobre la distribución de presas (Durant et al. 2007; Salvadeo et al. 2010, 2011; Bond et al. 2015; Cavole et al. 2016). En general, estas variaciones ambientales (estacionales e interanuales) podrían influir en la distribución y la abundancia de los delfines moteados en el PCM. Además, dado que se espera que el cambio climático aumente la frecuencia y la intensidad de estos fenómenos oceanográficos, resulta crucial comprender sus efectos potenciales sobre los mamíferos marinos (Cai et al. 2014). Sin embargo, la investigación centrada en el efecto de las anomalías de TSM sobre la ecología de los cetáceos del PCM es nula.

Nuestra hipótesis es que las condiciones oceanográficas resultantes de las anomalías de TSM y los patrones regionales estacionales, que a menudo resultan en cambios en la productividad primaria en el PCM y afectan la disponibilidad de presas para los depredadores tope, pueden cambiar la distribución y la abundancia del delfín moteado. Por lo tanto, el presente estudio investigó la relación entre la distribución/abundancia del delfín moteado y la variabilidad ambiental del PCM considerando los periodos estacionales (mezclado y estratificado) y las anomalías interanuales de TSM (fría, neutral y cálida).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio se realizó en el PCM, dentro de una región que abarcó desde los 16.50° hasta los 21.50° N y desde los 102.33° hasta los 107.69° W, con una extensión aproximada de 68,200 km². La zona de estudio se dividió en 2 estratos: el estrato costero, que incluyó las aguas de la plataforma continental y del talud, hasta 31.0 km de la costa; y el estrato oceánico, que incluyó las aguas más profundas, desde 31.1 km hasta 180.0 km de la costa (Fig. 1).

Datos de los muestreos

Entre enero de 2010 y noviembre de 2015 se realizaron un total de 16 muestreos semisistemáticos en una embarcación grande (EG; 10.67 m de longitud, 4.30 m altura de plataforma) abarcando tanto el estrato costero como el oceánico. Además, se realizaron muestreos costeros ($n = 134$) quincenales a bordo de una embarcación pequeña (EP; 7.62 m de longitud, 2.50 m altura de plataforma) en Colima y el sur de Jalisco. Se completó un esfuerzo total de 31,694.66 km (muestreos EG = 16,376.34 km y muestreos EP = 15,318.31 km).

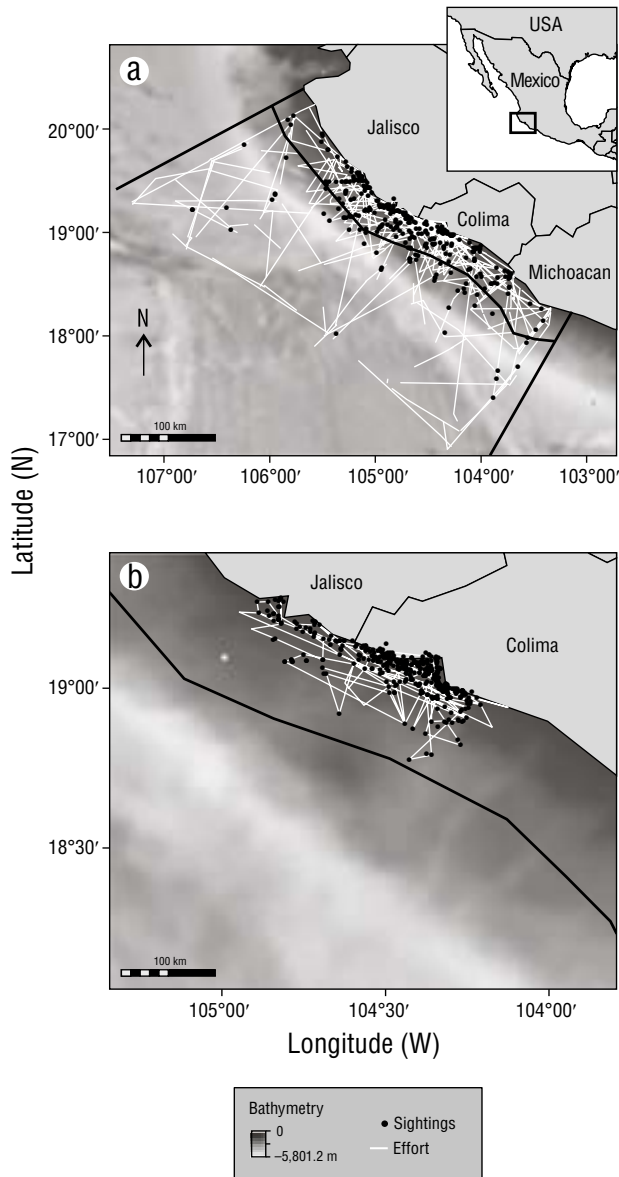


Figure 1. Location of the study area in the Mexican Central Pacific and spotted dolphin sightings (*Stenella attenuata*), divided into 2 strata (coastal and oceanic), recorded during the large-boat (a) and small-boat (b) surveys across the study period from 2010 to 2015. The line running parallel to the coast represents the boundary between the coastal and oceanic strata. The black dots indicate sightings; the white lines, survey transects; and the background color, the bathymetry of the region.

Figura 1. Ubicación del área de estudio en el Pacífico central mexicano y avistamientos de delfines moteados (*Stenella attenuata*), divididos en 2 estratos (costero y oceánico), registrados durante los muestreos con embarcación grande (a) y los muestreos con embarcación pequeña (b) durante el periodo de estudio (2010–2015). La línea paralela a la costa representa el límite entre los estratos costero y oceánico. Los puntos negros indican los avistamientos; las líneas blancas, los transectos del estudio; y el color de fondo, la batimetría de la región.

La velocidad de muestreo se mantuvo constante entre 10 y 12 nudos, y los transectos fueron registrados con un sistema de posicionamiento global Garmin map 76CS. Se colocaron 2 observadores con binoculares Fujinon 7 × 50 en la plataforma más alta del barco. Los avistamientos de delfines se realizaron durante las horas con luz (7:00 AM a 19:00 PM), con rotaciones preestablecidas (40 min de observación y 40 min de descanso por persona para evitar sesgo por fatiga). Otra persona en posición central registraba el estado de los observadores (1 = activo, 0 = inactivo), las condiciones del mar según la escala de Beaufort y datos de los avistamientos (detallados a continuación). Las observaciones activas se llevaron a cabo solo en condiciones de mar/viento con escala de Beaufort ≤ 3 ; de lo contrario, los observadores estaban inactivos y solo registraban los delfines cercanos al barco. La información registrada para cada avistamiento de delfín moteado incluyó fecha, hora, estado de observación, posición geográfica, ángulo radial y retícula del binocular, número de avistamiento y tamaño estimado del grupo.

Análisis de la distribución

Los datos de avistamiento fueron estandarizados para eliminar sesgo debido a las diferencias en el esfuerzo de muestreo (kilómetros recorridos) siguiendo la metodología propuesta por Kiszka et al. (2007). Se determinó la tasa de avistamiento de delfín (i.e., el número de avistamientos \cdot esfuerzo $^{-1}$, en kilómetros). Se estimó una tasa de avistamiento diaria tanto para los muestreos EG y como para los muestreos EP. Solo se utilizaron los datos de muestreos EG para los análisis por estrato (análisis espacial). Los análisis a escala temporal se realizaron utilizando los datos de tasa de avistamiento para los muestreos EG y los muestreos EP, por separado, debido a las diferencias en la periodicidad y el área muestreada. Los datos no mostraron normalidad ni homocedasticidad; por lo tanto, se utilizaron pruebas no paramétricas para evaluar las diferencias significativas en la tasa de avistamiento. Todos los análisis estadísticos se realizaron con un nivel de significación de 0.05 utilizando el paquete computacional Statistica v.12.0.

Distribución de los delfines moteados y su relación con el medio ambiente

Para relacionar la distribución del delfín moteado con las condiciones ambientales, primero se determinaron los periodos de escala temporal. Los datos se agruparon por periodos estacionales regionales considerando la definición proporcionada por Ambriz-Arreola et al. (2018): (1) mezcla (febrero–junio) y (2) estratificación (julio–enero) (Fig. 2). Se utilizó la versión 5 de Extended Reconstructed Sea Surface Temperature (ERSST V5) de la Oficina Nacional de Administración Oceánica y Atmosférica (NOAA, por sus siglas en inglés; EE. UU.) para obtener las anomalías de TSM (Huang et al. 2017). Estos datos están disponibles en

the Beaufort scale; otherwise, observers were inactive and only dolphins close to the boat were recorded. The information recorded for each spotted dolphin sighting included date, time, observation status, geographical position, radial angle and reticule on the binoculars, sighting number, and estimated group size.

Distribution analyses

Sighting data were standardized to eliminate bias due to differences in survey effort (traveled kilometers) following the methodology proposed by Kiszka et al. (2007). Dolphin sighting rate (i.e., the number of sightings·effort⁻¹, in kilometers) was determined. Daily sighting rate was estimated for both LB and SB surveys. Only LB survey data were used for analyses by stratum (spatial analysis). Timescale analyses were made using sighting rate data separately for LB and SB surveys because of differences in periodicity and the sampled area. Data showed no normality or homoscedasticity; therefore, nonparametric tests were used to assess significant differences in sighting rate. All statistical analyses were carried out with a significance level of 0.05 using the Statistica v.12.0 software.

Spotted dolphin distribution and relationship with the environment

To relate spotted dolphin distribution with environmental conditions, time-scale periods were first determined. The regional seasonal periods were grouped considering the definition provided by Ambriz-Arreola et al. (2018): (1) mixed (February–June) and (2) stratified (July–January) (Fig. 2). The National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA, USA) Extended Reconstructed Sea Surface Temperature Version 5 (ERSST V5) was used to build anomaly composites of SST (Huang et al. 2017). These data are available at <https://www.ncdc.noaa.gov/data-access/marineocean-data/extended-reconstructed-sea-surface-temperature-ersst-v5>. The reconstructed monthly surface temperature anomalies in ten $2 \times 2^\circ$ quadrants (from 15° to 21° N and from 101° to 109° W) were extracted from the ERSST database. Anomalies were calculated by subtracting the long-term (1971–2000) climatology value from each monthly value in each quadrant. A monthly time series was then calculated by averaging the value of the 10 quadrants, thus obtaining an SST anomaly value for each month in our study period. Monthly SST anomaly averages were then classified into warm, neutral, and cold considering a threshold of $\pm 0.50^\circ\text{C}$ (Huang et al. 2017).

SST and chlorophyll *a* (Chl*a*) values were obtained from NOAA's ERDDAP (<https://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/index.html>) for each spotted dolphin sighting location. SST and Chl*a* values were collected by the Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS Aqua) with a 4-km spatial resolution and a monthly temporal resolution.

<https://www.ncdc.noaa.gov/data-access/marineocean-data/extended-reconstructed-sea-surface-temperature-ersst-v5>. Las anomalías de temperatura superficial mensuales reconstruidas en 10 cuadrantes de $2 \times 2^\circ$ (de 15° a 21° N y de 101° a 109° W) se extrajeron de la base de datos ERSST. Las anomalías se calcularon restando el valor de la climatología a largo plazo (1971–2000) a cada valor mensual, en cada uno de los cuadrantes. Después se calculó una serie temporal mensual promediando el valor de los 10 cuadrantes, y se obtuvo así un valor de anomalía de la TSM para cada mes del periodo de estudio. Los promedios mensuales de la anomalía de la TSM se clasificaron en cálidos, neutros y fríos considerando un umbral de $\pm 0.50^\circ\text{C}$ (Huang et al. 2017).

Los valores de TSM y clorofila *a* (Chl*a*) se obtuvieron del ERDDAP de la NOAA (<https://coastwatch.pfeg.noaa.gov/erddap/index.html>) para cada punto de avistamiento de delfín moteado. Los valores de TSM y Chl*a* fueron recogidos por el Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS Aqua) con una resolución espacial de 4 km y una resolución temporal mensual. Se descargaron los datos semanales y se estimaron los valores medios mensuales. Los valores de TSM y Chl*a* del nodo más cercano en la cuadrícula del satélite a cada punto de observación de delfines se utilizaron como aproximación de las condiciones ambientales en las que se encontraban estos organismos. Además, se utilizó el paquete computacional ArcGis v.10.2 para obtener la distancia más cercana a la costa (en kilómetros) de cada posición de avistamiento de delfín moteado.

Tomando en cuenta que el 92.75% de los avistamientos se produjeron en el estrato costero (Fig. 1), los análisis de los datos ambientales (i.e., valores de la distancia media a la costa, TSM y Chl*a* para cada punto de avistamiento) se realizaron utilizando solo los avistamientos costeros y agrupando los datos de ambas plataformas, para ambos periodos estacionales (mezcla y estratificación) y las 3 anomalías de TSM (fría, neutral y cálida). Asimismo, se utilizaron pruebas no paramétricas con un nivel de significación de 0.05 para analizar las posibles diferencias. La relación de la tasa de avistamiento de los delfines moteados con las variables ambientales se probó utilizando correlaciones de Spearman.

Estimaciones de densidad y abundancia

Se utilizaron un total de 202 avistamientos de delfines moteados registrados durante los 16 muestreos EG activos (esfuerzo = 14,947.64 km) para estimar la abundancia de la población. La densidad y la abundancia de los delfines moteados se estimaron utilizando el método de muestreo a distancia por transecto lineal (Buckland et al. 2001), que utiliza la distancia perpendicular al objeto de estudio desde la línea del transecto para cuantificar la probabilidad de avistamiento. Se utilizaron el ángulo y la retícula registrados para cada avistamiento de delfín para calcular la distancia perpendicular del avistamiento respecto a la

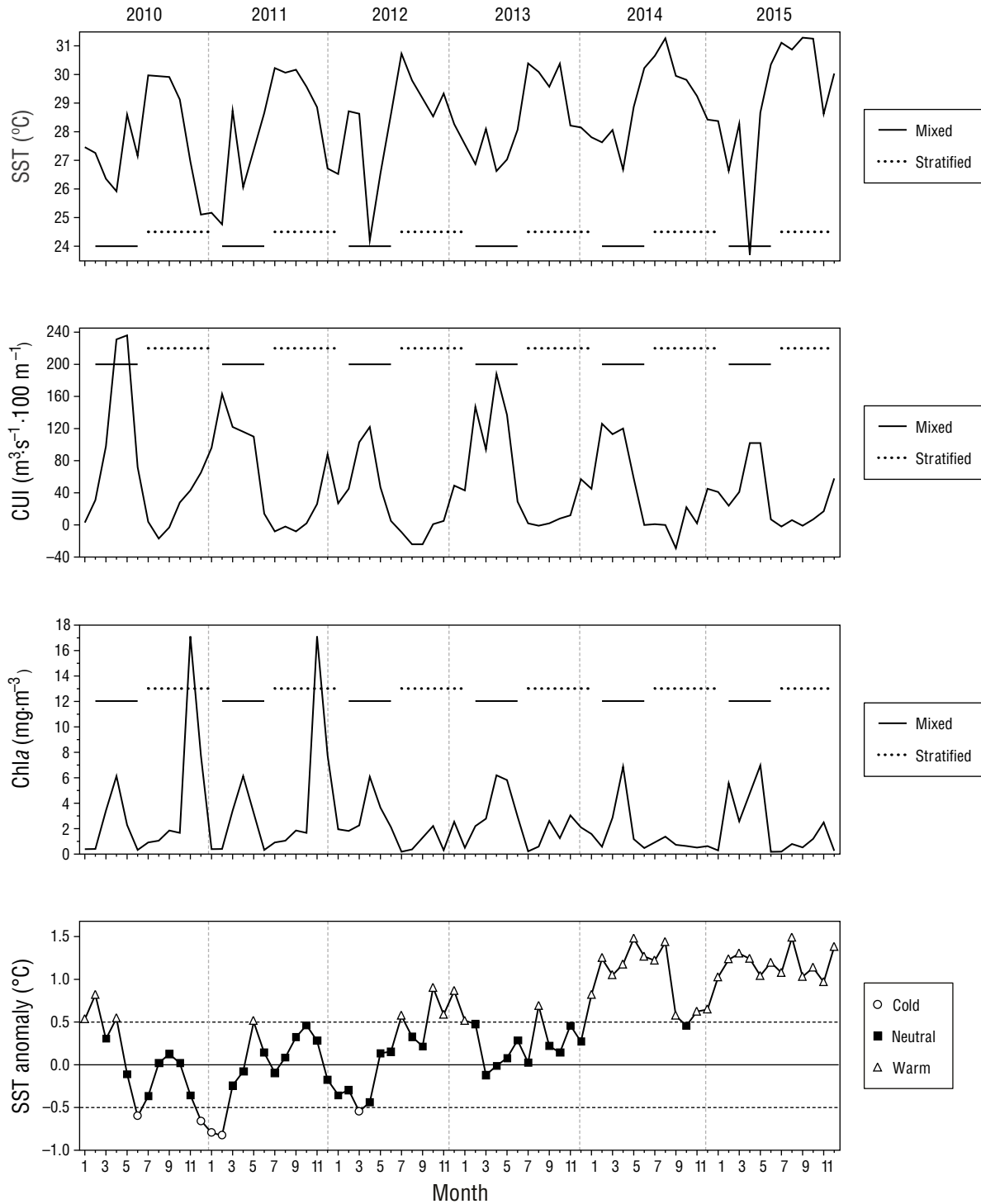


Figure 2. Environmental conditions in the study area in the Mexican Central Pacific across the study period (2010–2015). Mean monthly sea surface temperature (SST), coastal upwelling index (CUI), chlorophyll *a* concentration (Chla), and SST anomalies (cold, neutral, and warm) are shown. The solid horizontal line indicates the seasonal mixed period, and the dashed line the seasonal stratified period.

Figura 2. Condiciones ambientales del área de estudio en el Pacífico central mexicano a lo largo del periodo de estudio (2010–2015). Se muestra la temperatura media mensual de la superficie del mar (SST), el índice de afloramiento costero (CUI), la concentración de clorofila *a* (Chla) y las anomalías de la SST (fría, neutral y cálida). La línea horizontal sólida indica el periodo de mezcla estacional, y la línea discontinua el periodo de estratificación estacional.

Weekly data were downloaded, and mean monthly values were estimated. The SST and Chl a values in the satellite grid node closest to each dolphin observation were used as proxies for the environmental conditions where these organisms occurred. Additionally, the ArcGis software v.10.2 was used to obtain the nearest distance to the coast (in kilometers) for each spotted dolphin sighting position.

Considering that 92.75% of the sightings occurred within the coastal stratum (Fig. 1), environmental data analyses (i.e., mean distance to the coast, SST, and Chl a values for each sighting location) were performed using only coastal sightings, pooling data from both platforms, for both seasonal periods (mixed and stratified) and the 3 SST anomalies (cold, neutral, and warm). Nonparametric tests, with a 0.05 significance level, were used to assess potential differences. The relationship of spotted dolphins sighting rate with environmental variables was tested using Spearman correlations.

Density and abundance estimates

A total of 202 spotted dolphin sightings recorded during 16 active LB surveys (effort = 14,947.64 km) were used to estimate population abundance. The density and abundance of spotted dolphins were estimated using distance sampling by linear transect (Buckland et al. 2001), which uses the perpendicular distance to the object of study from the transect line to quantify sighting probability. The angle and reticule recorded for each dolphin sighting were used to calculate the perpendicular distance of the sighting concerning the transect line (x), using the equations proposed by Jaramillo-Legorreta et al. (1999). Distance software v.7.2 was used to determine the detection function [$g(x)$], which indicates the probability of detecting dolphins within a distance x of the transect line (Buckland et al. 2001). To improve the detection function of each model and its expansion series, all perpendicular distances of spotted dolphin sightings in the region were analyzed in conjunction; truncation of the greatest perpendicular distances was performed to determine an effective bandwidth (Buckland et al. 2001). The model with the lowest Akaike information criterion score (Hilborn and Mangel 1997) was chosen to obtain the best estimate of density (dolphins per square kilometer) and abundance (total number of dolphins) by stratum and time-scale period, with the corresponding estimated 95% confidence interval and coefficient of variation.

RESULTS

Spatiotemporal distribution

A total of 746 spotted dolphin sightings were recorded, 305 during the LB surveys and 441 during the SB surveys. Overall mean spotted dolphin sighting rate was estimated to be 0.024 sightings \cdot km $^{-1}$, with a mean sighting rate of

línea de transecto (x) con las ecuaciones propuestas por Jaramillo-Legorreta et al. (1999). El paquete computacional Distance v.7.2 fue utilizado para determinar la función de detección [$g(x)$], que indica la probabilidad de detectar delfines dentro de una distancia x de la línea de transecto (Buckland et al. 2001). Para mejorar la función de detección de cada modelo y su serie de expansión, se analizaron conjuntamente todas las distancias perpendiculares de los avistamientos de delfines moteados de la región; además, se realizó un truncamiento de las distancias perpendiculares mayores para determinar un ancho de banda efectivo (Buckland et al. 2001). Se eligió el modelo con la menor puntuación según el criterio de información de Akaike (Hilborn y Mangel 1997) para obtener la mejor estimación de la densidad (delfines \cdot km $^{-2}$) y abundancia (número total de delfines) por estrato y periodos de escala de tiempo, con el cálculo correspondiente del intervalo de confianza del 95% y del coeficiente de variación.

RESULTADOS

Distribución espaciotemporal

Se registraron un total de 746 avistamientos de delfines moteados, 305 durante los muestreos EG y 441 durante los muestreos EP. La tasa de avistamiento media total de delfines moteados fue de 0.024 avistamientos \cdot km $^{-1}$, con una media de 0.031 avistamientos \cdot km $^{-1}$ para los muestreos EP y de 0.019 avistamientos \cdot km $^{-1}$ para los muestreos EG.

La tasa de avistamiento media de delfines moteados registrada durante los muestreos EP mostró diferencias significativas a escala estacional (Mann–Whitney: $U = 3,444.50$, $P < 0.050$), con un valor más bajo durante los periodos de mezcla (0.028 avistamientos \cdot km $^{-1}$) que durante los periodos de estratificación (0.036 avistamientos \cdot km $^{-1}$). Por el contrario, la tasa de avistamiento media no mostró diferencias significativas a escala interanual (Kruskal–Wallis: $H_{2,183} = 3.908$, $P = 0.142$), aunque la tasa de avistamiento media fue más baja durante los periodos fríos (0.021 avistamientos \cdot km $^{-1}$) que durante los periodos cálidos (0.033 avistamientos \cdot km $^{-1}$) y neutros (0.033 avistamientos \cdot km $^{-1}$) (Fig. 3).

Para los muestreos EG, las tasas de avistamiento medias en el estrato costero fueron significativamente más altas que las registradas en el estrato oceánico (Mann–Whitney: $U = 3,328.00$, $P < 0.050$; Fig. 3). A escala estacional, las tasas de avistamiento medias durante los periodos de mezcla fueron significativamente menores que durante los periodos de estratificación en el estrato costero (Mann–Whitney: $U = 1,104.50$, $P < 0.050$) y el estrato oceánico (Mann–Whitney: $U = 918.00$, $P < 0.050$) (Fig. 3). Las tasas de avistamiento medias también mostraron diferencias significativas a escala interanual (Kruskal–Wallis: $H_{2,118} = 9.243$, $P < 0.050$), con un valor significativamente mayor durante los periodos cálidos que durante los neutros tanto en el estrato costero (Mann–Whitney: $U = 1,051.00$, $P < 0.050$) como en el oceánico

0.031 sightings·km⁻¹ for the SB surveys and 0.019 sightings·km⁻¹ for the LB surveys.

The mean spotted dolphin sighting rate recorded during the SB surveys showed significant differences at the seasonal scale (Mann–Whitney: $U = 3,444.50$, $P < 0.050$), with a lower sighting rate during the mixed periods (0.028 sightings·km⁻¹) compared to the stratified periods (0.036 sightings·km⁻¹). In contrast, mean sighting rate did not show significant differences at the interannual scale (Kruskal–Wallis: $H_{2,183} = 3.908$, $P = 0.142$), although mean sighting rate was lowest during the cold periods (0.021 sightings·km⁻¹) than during the warm (0.033 sightings·km⁻¹) and neutral periods (0.033 sightings·km⁻¹) (Fig. 3).

For the LB surveys, mean sighting rates in the coastal stratum were significantly higher than those in the oceanic stratum (Mann–Whitney: $U = 3,328.00$, $P < 0.050$; Fig. 3). At the seasonal scale mean sighting rates during the mixed periods were significantly lower than during the stratified periods in the coastal (Mann–Whitney: $U = 1,104.50$, $P < 0.050$) and oceanic (Mann–Whitney: $U = 918.00$, $P < 0.050$) strata (Fig. 3). Mean sighting rates also showed significant differences at the interannual scale (Kruskal–Wallis: $H_{2,118} = 9.243$, $P < 0.050$), with a significantly higher mean sighting rate during the warm periods than during the neutral periods in both the coastal (Mann–Whitney: $U = 1,051.00$, $P < 0.050$) and oceanic (Mann–Whitney: $U = 702.00$, $P < 0.050$) strata (Fig. 3). In contrast, even though the mean sighting rate was lower during the cold periods than during the warm and neutral periods in both strata, no significant differences were found (Mann–Whitney: $P > 0.050$ in all cases) (Fig. 3).

Distribution in relation to environmental variables

Within the coastal stratum spotted dolphin sighting locations showed an overall mean distance to the coast of 11.25 km (range: 0.03–155.46 km). There were no significant differences at the seasonal scale (Mann–Whitney: $U = 47,473.00$, $P = 0.056$), with a mean distance to the coast of 6.22 km during the mixed periods and 6.92 km during the stratified periods (Fig. 4). However, significant differences at the interannual scale were determined (Kruskal–Wallis: $H_{2,664} = 67.774$, $P < 0.050$), with sighting locations farther from shore during the warm periods (8.50 km) in comparison with the neutral (4.40 km; Mann–Whitney: $U = 30,472.00$, $P < 0.050$) and cold (3.50 km; Mann–Whitney: $U = 3,897.00$, $P < 0.050$) periods (Fig. 4).

Overall, the mean SST at the coastal sighting locations was 28.50 °C (range: 23.60–31.40 °C). Seasonal SST values portrayed the expected seasonal pattern, with regional mixed periods being significantly cooler than the stratified periods (Mann–Whitney: $U = 15,522.50$, $P < 0.050$) (Fig. 4). Inter-annual mean SSTs also showed significant differences (Kruskal–Wallis: $H_{2,624} = 129.497$, $P < 0.050$), with sighting locations being significantly cooler during the cold periods (25.36 °C) than during the neutral (28.08 °C; Mann–Whitney:

Mann–Whitney: $U = 702.00$, $P < 0.050$) (Fig. 3). Por el contrario, aunque la tasa de avistamiento media durante los periodos fríos fue inferior a la encontrada durante los periodos cálidos y neutros en ambos estratos, no se encontraron diferencias significativas (Mann–Whitney: $P > 0.050$ en todos los casos) (Fig. 3).

Distribución relacionada con las variables ambientales

Dentro del estrato costero, los lugares de avistamiento de delfines moteados mostraron una distancia a la costa media global de 11.25 km (rango: 0.03–155.46 km). No hubo diferencias significativas a escala estacional (Mann–Whitney: $U = 47,473.00$, $P = 0.056$), con una distancia a la costa media de 6.22 km durante los periodos de mezcla y 6.92 km durante los periodos de estratificación (Fig. 4). Sin embargo, se encontraron diferencias significativas a escala interanual (Kruskal–Wallis: $H_{2,664} = 67.774$, $P < 0.050$), y se observó mayor distancia a la costa durante los periodos cálidos (8.50 km) que durante los neutros (4.40 km; Mann–Whitney: $U = 30,472.00$, $P < 0.050$) o los fríos (3.50 km; Mann–Whitney: $U = 3,897.00$, $P < 0.050$) (Fig. 4).

La TSM media en los puntos de avistamiento costeros fue de 28.50 °C (rango: 23.60–31.40 °C) considerando todo el periodo de muestreo. Los valores estacionales de la TSM mostraron el patrón estacional esperado, con periodos de mezcla regionales significativamente más fríos que los periodos de estratificación (Mann–Whitney: $U = 15,522.50$, $P < 0.050$) (Fig. 4). Las TSM medias inter-anales también presentaron diferencias significativas (Kruskal–Wallis: $H_{2,624} = 129.497$, $P < 0.050$), con los puntos de avistamiento durante los periodos fríos significativamente más fríos (25.36 °C) que durante los periodos neutros (28.08 °C; Mann–Whitney: $U = 694.50$, $P < 0.050$) o los cálidos (29.03 °C; Mann–Whitney: $U = 196.50$, $P < 0.050$) (Fig. 4). Además, la TSM fue significativamente mayor durante los periodos cálidos que durante los neutros (Mann–Whitney: $U = 27,321.00$, $P < 0.050$) (Fig. 4).

Los puntos de avistamiento costeros tuvieron una concentración media de Cla de 2.30 mg·m⁻³ (rango: 0.10–42.90 mg·m⁻³). Se determinaron diferencias significativas a escala estacional, con concentraciones más altas durante los periodos de mezcla (4.65 mg·m⁻³) que durante los periodos de estratificación (1.42 mg·m⁻³; Mann–Whitney: $U = 21,386.00$, $P < 0.050$) (Fig. 4). Como se esperaba, las concentraciones medias de Cla mostraron diferencias significativas a escala interanual (Kruskal–Wallis: $H_{2,530} = 125.007$, $P < 0.001$), las cuales fueron significativamente mayores durante los periodos fríos (10.21 mg·m⁻³) que durante los neutros (3.58 mg·m⁻³; Mann–Whitney: $U = 859.00$, $P < 0.050$) o los cálidos (1.28 mg·m⁻³; Mann–Whitney: $U = 615.00$, $P < 0.050$). Además, las concentraciones de Cla fueron significativamente menores durante los periodos cálidos que durante los neutros (Mann–Whitney: $U = 15,864.00$, $P < 0.050$) (Fig. 4).

$U = 694.50$, $P < 0.050$) and warm (29.03 °C; Mann–Whitney: $U = 196.50$, $P < 0.050$) periods (Fig. 4). Additionally, SST was significantly higher during the warm periods than during the neutral periods (Mann–Whitney: $U = 27,321.00$, $P < 0.050$) (Fig. 4).

Coastal sighting locations had a mean Chla concentration of 2.30 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ (range: 0.10 – 42.90 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$). Significant differences were determined at the seasonal scale, with higher concentrations during the mixed periods (4.65 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) than during the stratified periods (1.42 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$; Mann–Whitney: $U = 21,386.00$, $P < 0.050$) (Fig. 4). As expected, mean Chla concentrations showed significant differences at the interannual scale (Kruskal–Wallis: $H_{2,530} = 125.007$, $P < 0.001$), being significantly higher during the cold periods (10.21 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) than during the neutral (3.58 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$; Mann–Whitney: $U = 859.00$, $P < 0.050$) and warm (1.28 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$; Mann–Whitney: $U = 615.00$, $P < 0.050$) periods. Also, Chla concentrations were significantly lower during the warm periods than during the neutral periods (Mann–Whitney: $U = 15,864.00$, $P < 0.050$) (Fig. 4).

The spotted dolphin sighting rate showed a significant positive correlation with SST (r_s [257] = 0.146 , $P < 0.050$).

La tasa de avistamiento de delfines moteados mostró una correlación positiva significativa con la TSM (r_s [257] = 0.146 , $P < 0.050$). Sin embargo, no se encontró ninguna correlación significativa con las concentraciones de Cla (r_s [251] = -0.030 , $P = 0.641$) o la distancia a la costa (r_s [262] = 0.047 , $P = 0.444$).

Densidad y abundancia de delfines

Utilizando datos truncados ($w = 1.55$ km), se obtuvieron las mejores estimaciones de densidad y abundancia con el modelo de polinomios de Hermite medio-normal y el modelo uniforme-coseno (Tabla 1). Las estimaciones estacionales de densidad (D) y abundancia (N) totales fueron mayores durante los periodos de mezcla (D = 0.21 delfines· km^{-2} , N = $15,663$ delfines) que durante los periodos de estratificación (D = 0.12 delfines· km^{-2} , N = $9,098$ delfines) (Tabla 1). A escala interanual, la densidad total y las estimaciones de abundancia fueron mayores durante los periodos neutros (D = 0.19 delfines· km^{-2} , N = $14,640$ delfines) y menores durante los periodos fríos (D = 0.04 delfines· km^{-2} , N = $2,693$ delfines) (Tabla 1).

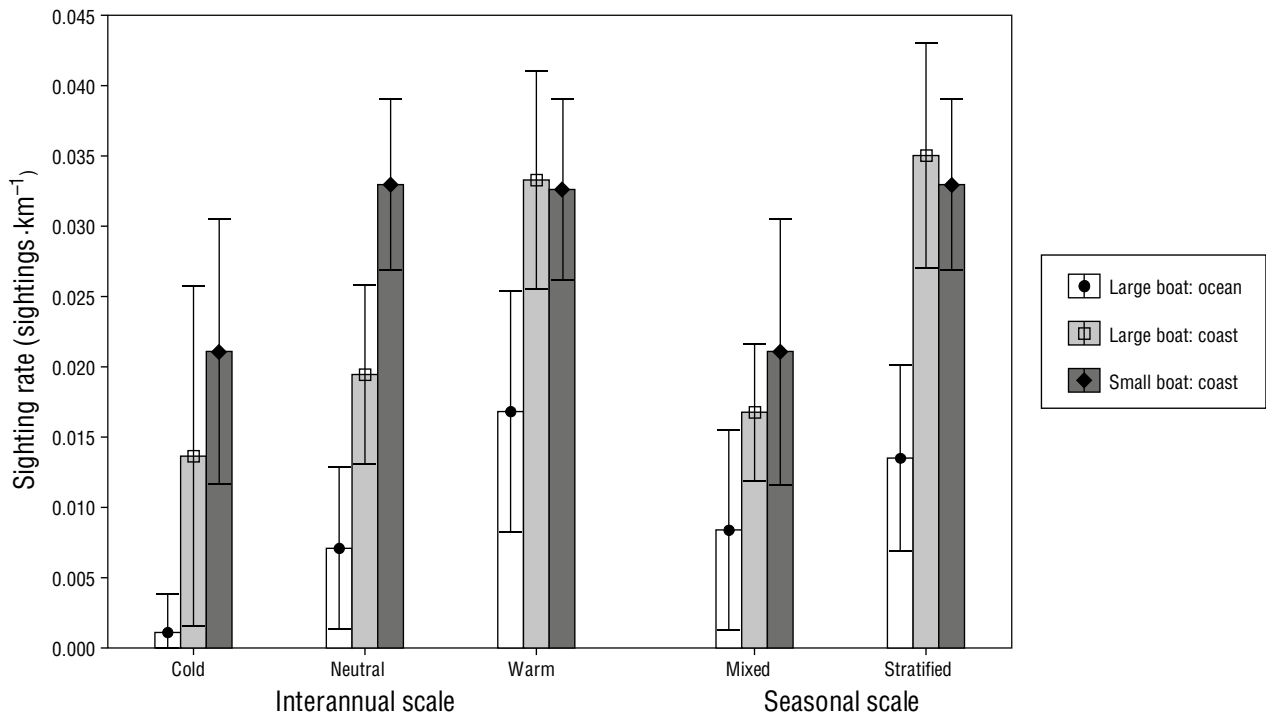


Figure 3. Mean *Stenella attenuata* sighting rate in the Mexican Central Pacific across the study period (2010–2015), by boat survey (large boat: coastal and oceanic strata; small boat: coastal stratum) and by interannual scale (sea surface temperature anomalies: cold, neutral, and warm) and seasonal period (mixed and stratified). Whiskers represent the 95% confidence interval for the mean.

Figura 3. Tasa media de avistamientos de *Stenella attenuata* en el Pacífico central mexicano en el periodo de estudio (2010–2015), por tipo de muestreo (con embarcación grande: estrato costero y estrato oceánico; con embarcación pequeña: estrato costero) y por escala interanual (anomalías de la temperatura superficial del mar: fría, neutra y cálida) y periodo estacional (mezcla y estratificación). Los bigotes representan el intervalo de confianza del 95% para la media.

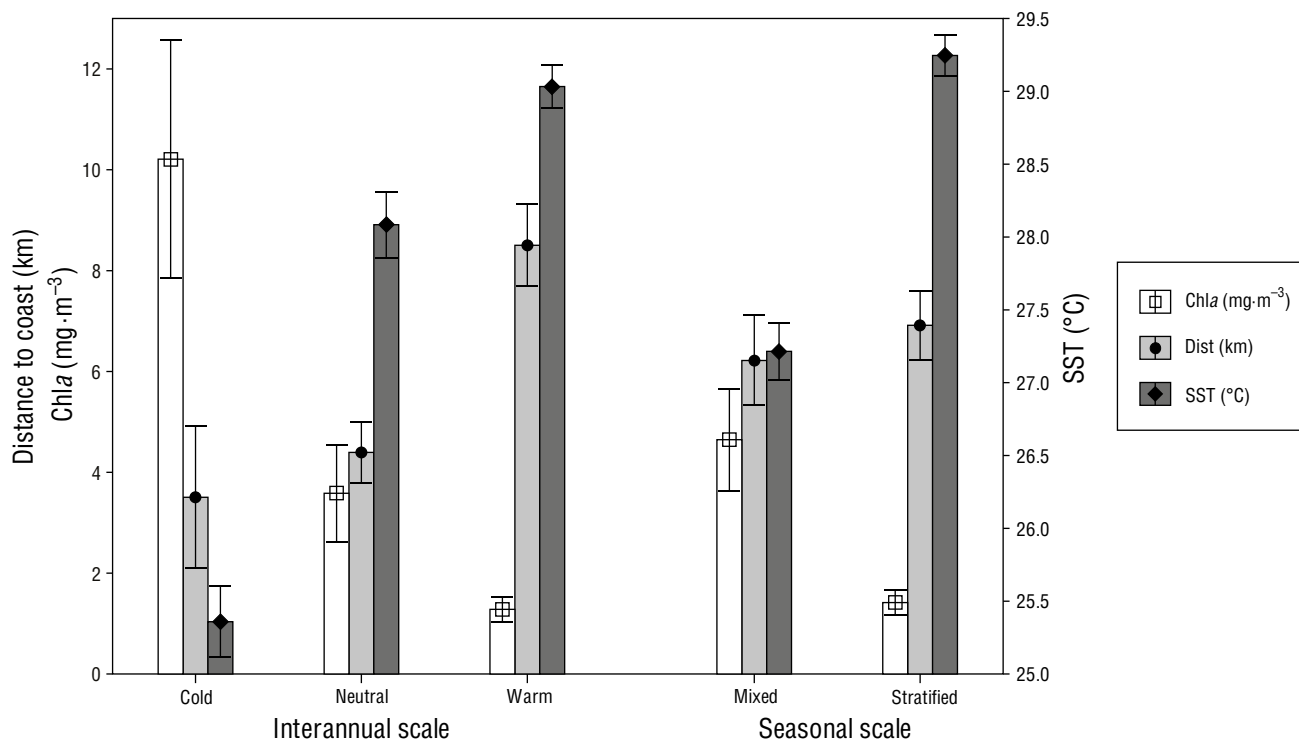


Figure 4. Mean values for environmental variables (sea surface temperature [SST] and chlorophyll *a* concentration [Chla]) and distance to coast at the *Stenella attenuata* sighting locations in the coastal stratum surveyed in the Mexican Central Pacific across the study period (2010–2015), by interannual scale (sea surface temperature anomalies: cold, neutral, and warm) and seasonal period (mixed and stratified). Whiskers represent the 95% confidence interval for the mean.

Figura 4. Valores medios de las variables ambientales (temperatura superficial del mar [SST] y concentración de clorofila *a* [Chla]) y distancia a la costa en las localidades de avistamiento de *Stenella attenuata* en el estrato costero del Pacífico central mexicano durante el periodo de estudio (2010–2015), por escala interanual (anomalías de la temperatura superficial del mar: fría, neutral y cálida) y periodo estacional (mezcla y estratificación). Los bigotes representan el intervalo de confianza del 95% para la media.

However, no significant correlation was found with Chla concentrations (r_s [251] = -0.030 , $P = 0.641$) and distance to coast (r_s [262] = 0.047 , $P = 0.444$).

Dolphin density and abundance

Using truncated data ($w = 1.55$ km) the best density and abundance estimates were obtained with half-normal hermite polynomial and uniform-cosine models (Table 1). Total seasonal density (D) and abundance (N) estimates were higher during the mixed periods ($D = 0.21$ dolphins·km⁻², $N = 15,663$ dolphins) than during the stratified periods ($D = 0.12$ dolphins·km⁻², $N = 9,098$ dolphins) (Table 1). At the interannual scale total density and abundance estimates were higher during neutral periods ($D = 0.19$ dolphins·km⁻², $N = 14,640$ dolphins) and lower during cold periods ($D = 0.04$ dolphins·km⁻², $N = 2,693$ dolphins) (Table 1).

Within the oceanic stratum, density and abundance estimates were highest during seasonal mixed periods ($D = 0.17$ dolphins·km⁻², $N = 10,513$ dolphins) and interannual neutral periods ($D = 0.15$ dolphins·km⁻², $N = 9,592$ dolphins) (Table 1) and lowest during seasonal stratified periods ($D = 0.10$ dolphins·km⁻², $N = 6,006$ dolphins) and interannual

Dentro del estrato oceánico, las estimaciones de densidad y de abundancia fueron más altas durante los periodos de mezcla estacionales ($D = 0.17$ delfines·km⁻², $N = 10,513$ delfines) y los periodos neutros interanuales ($D = 0.15$ delfines·km⁻², $N = 9,592$ delfines) (Tabla 1) y fueron más bajas durante los periodos de estratificación estacionales ($D = 0.10$ delfines·km⁻², $N = 6,006$ delfines) y los periodos fríos interanuales ($D = 0.01$ delfines·km⁻², $N = 714$ delfines). El mismo patrón se observó en el estrato costero, con las estimaciones de densidad y de abundancia más altas durante los periodos de mezcla estacionales ($D = 0.39$ delfines·km⁻², $N = 5,150$ delfines) y los periodos neutros interanuales ($D = 0.38$ delfines·km⁻², $N = 5,048$ delfines), y las más bajas durante los periodos de estratificación ($D = 0.23$ delfines·km⁻², $N = 3,092$ delfines) y los periodos fríos ($D = 0.15$ delfines·km⁻², $N = 1,979$ delfines) (Tabla 1). En general, el estrato costero mostró estimaciones de densidad más altas durante todos los periodos estacionales e interanuales (Tabla 1). El estrato oceánico mostró estimaciones de abundancia más altas durante ambos periodos estacionales y los periodos neutros y cálidos interanuales, mientras que la abundancia estimada fue mayor durante los periodos fríos en el estrato costero (Tabla 1).

cold periods ($D = 0.01$ dolphins \cdot km $^{-2}$, $N = 714$ dolphins). The same pattern was observed for the coastal stratum, with the highest density and abundance estimates during mixed seasonal periods ($D = 0.39$ dolphins \cdot km $^{-2}$, $N = 5,150$ dolphins) and interannual neutral periods ($D = 0.38$ dolphins \cdot km $^{-2}$, $N = 5,048$ dolphins) and the lowest during stratified periods ($D = 0.23$ dolphins \cdot km $^{-2}$, $N = 3,092$ dolphins) and cold periods ($D = 0.15$ dolphins \cdot km $^{-2}$, $N = 1,979$ dolphins) (Table 1). Overall, the coastal stratum showed higher density estimates during all seasonal and interannual periods (Table 1). The oceanic stratum showed higher abundance estimates during both seasonal periods and interannual neutral and warm periods, while estimated abundance was higher during cold periods in the coastal stratum (Table 1).

DISCUSSION

Spatial distribution and abundance

The results of this research showed predominant coastal distribution of spotted dolphins in the MCP, which could be associated with the presence of the coastal subspecies, *S. a. graffmani*, as its boundary distribution covers up to 200 km offshore (Dizon et al. 1994). Most field observations of dolphin characteristics during the study coincided with those of the coastal subspecies, like heavy spotting and large body size (Perrin et al. 1985). However, the offshore subspecies (*Stenella attenuata attenuata*) has also been documented in coastal areas (Perrin 1975, Dizon et al. 1994). In general, the absence of clear differences in distribution and habitat between the subspecies hinders generalizations on ecological aspects; therefore, continued studies on the subspecies are encouraged.

Regardless of the established subspecies, the high sighting rate and density of spotted dolphins observed in the coastal stratum of the MCP (Table 1, Fig. 3) is consistent with the coastal distribution reported in previous studies (Juárez-Ruiz 2014, Kono-Martínez et al. 2017). Such a distribution aggregating towards coastal areas could be a result of the abrupt topography of the MCP, since the narrow and irregular continental margin favors deep (De la Lanza-Espino 1991) and productive waters close to shore (Juárez-Ruiz 2014, Kono-Martínez et al. 2017), where foraging activities are likely since there is no competition with other coastal cetaceans (i.e., *Tursiops truncatus*; García and Dawson 2003). Furthermore, studies on spotted dolphins carried out in Central and South America suggested prey availability as the main reason for their distribution and abundance patterns (Acevedo and Burkhart 1998, Cubero-Prado 1998, May-Collado 2001, García and Dawson 2003).

Our results suggest that the spotted dolphin in the MCP region is relatively abundant compared to other tropical areas. For example, our sighting rate (0.024 sightings \cdot km $^{-1}$) and density estimates (0.04–0.40 dolphins \cdot km $^{-2}$) are above those reported for the Gulf of Mexico, where the spotted dolphin

DISCUSIÓN

Distribución espacial y abundancia

Los resultados de esta investigación demostraron una distribución costera predominante de delfines moteados dentro del PCM, que podría estar asociada con la presencia de la subespecie costera, *S. a. graffmani*, ya que su distribución límite cubre hasta 200 km mar adentro (Dizon et al. 1994). La mayoría de las observaciones de las características de delfines en campo realizadas durante el estudio coincidieron con las características de la subespecie costera, como patrón de coloración moteado intenso y tamaño corporal grande (Perrin et al. 1985). Sin embargo, la subespecie oceánica (*Stenella attenuata attenuata*) también se ha documentado en zonas costeras (Perrin 1975, Dizon et al. 1994). En general, la falta de diferencias claras entre las subespecies en cuanto a la distribución y el hábitat impide hacer generalizaciones sobre los aspectos ecológicos; por lo tanto, se recomienda la continuación de los estudios sobre las subespecies.

Independientemente de las subespecies establecidas, la alta tasa de avistamiento y la alta densidad de delfines moteados observadas en el estrato costero del PCM (Tabla 1, Fig. 3) coincide con la distribución costera reportada en investigaciones anteriores (Juárez-Ruiz 2014, Kono-Martínez et al. 2017). Dicha distribución agregada hacia la zona costera podría ser resultado de la topografía abrupta del PCM, debido a su estrecha e irregular plataforma continental que favorece aguas profundas (De la Lanza-Espino 1991) y productivas cerca de la costa (Juárez-Ruiz 2014, Kono-Martínez et al. 2017), donde las actividades de forrajeo podrían ser probables ya que no hay competencia de otros cetáceos costeros (i.e., *Tursiops truncatus*; García y Dawson 2003). Además, los estudios sobre delfines moteados realizados en América del Sur y Central sugieren que la disponibilidad de presas es la razón principal de los patrones de distribución y abundancia de estos delfines (Acevedo y Burkhart 1998, Cubero-Prado 1998, May-Collado 2001, García y Dawson 2003).

Nuestros resultados sugieren que los delfines moteados en la región del PCM son relativamente abundantes en comparación con otras áreas tropicales. Por ejemplo, nuestra tasa de avistamiento (0.024 avistamientos \cdot km $^{-1}$) y densidad (0.04–0.40 delfines \cdot km $^{-2}$) están por encima de la reportada para el golfo de México, donde se registró que este cetáceo fue el más abundante (0.011 avistamientos \cdot km $^{-1}$ y 0.09 ind \cdot km $^{-2}$; Ballance y Pitman 1998, Baumgartner et al. 2001, Dolar et al. 2006). Además, el PCM forma parte del Pacífico Oriental Tropical, donde la productividad marina es alta y, de manera atribuida, la razón por la cual el delfín moteado es una de las especies de cetáceo más abundantes, con una tasa de avistamiento total de 0.006 avistamientos \cdot km $^{-1}$ y estimaciones de densidad de 0.04 ind \cdot km $^{-2}$ (Fiedler et al. 1991, Ballance y Pitman 1998, Ballance et al. 2006, Dolar et al. 2006). Específicamente, Au y Perryman (1985) indicaron que en el Pacífico Oriental Tropical el delfín moteado tiende a ser más

Table 1. Mean density (D , dolphins·km⁻²) and abundance (N) estimates for *Stenella attenuata* in coastal and oceanic strata of the Mexican Central Pacific (2010–2015), by interannual scale (sea surface temperature anomalies: cold, neutral, and warm; °C) and seasonal period (mixed and stratified). Akaike information criterion (AIC), coefficient of variation (CV, applies to both D and N), and 95% confidence intervals (CI) are also shown.

Tabla 1. Estimaciones de densidad media (D , delfines·km⁻²) y abundancia (N) de *Stenella attenuata* del Pacífico central mexicano (2010–2015) en los estratos costero y oceánico por escala interanual (anomalías de la temperatura superficial del mar: fría, neutral y cálida; °C) y por periodos estacionales (mezcla y estratificación). También se muestran el criterio de información de Akaike (AIC), el coeficiente de variación (CV, aplica tanto para D como para N) y los intervalos de confianza (CI) del 95%.

Period	Model	AIC (No. of parameters)	Stratum	D	CI (95%)	CV (%)	N	CI (95%)
Cold	Half-normal (Hermite polynomial)	3.53 (0)	Coast	0.15	0.04	0.62	1,979	477 8,206
			Ocean	0.01	0.00	0.07	714	124 4,107
			Total	0.04	0.01	0.12	2,693	782 9,277
Neutral	Uniform (Cosine)	-73.67 (5)	Coast	0.38	0.23	0.63	5,048	3,081 8,270
			Ocean	0.15	0.08	0.31	9,592	4,786 19,224
			Total	0.19	0.11	0.33	14,640	8,496 25,225
Warm	Uniform (Cosine)	-82.51 (5)	Coast	0.24	0.10	0.55	3,162	1,378 7,258
			Ocean	0.14	0.08	0.24	8,543	4,921 14,829
			Total	0.16	0.09	0.25	11,705	7,161 19,132
Mixed	Uniform (Cosine)	-49.20 (5)	Coast	0.39	0.23	0.66	5,150	3,049 8,700
			Ocean	0.17	0.08	0.36	10,513	4,962 22,274
			Total	0.21	0.11	0.38	15,663	8,621 28,458
Stratified	Uniform (Cosine)	-98.12 (5)	Coast	0.23	0.11	0.50	3,092	1,449 6,598
			Ocean	0.10	0.06	0.16	6,006	3,573 10,097
			Total	0.12	0.08	0.19	9,098	5,729 14,448

is reportedly the most abundant (0.011 sightings·km⁻¹ and 0.09 ind·km⁻²; Ballance and Pitman 1998, Baumgartner et al. 2001, Dolar et al. 2006). Moreover, the MCP is part of the Eastern Tropical Pacific, where marine productivity is high and attributively the reason the spotted dolphin is one of the most abundant cetacean species there, with a total sighting rate of 0.006 sightings·km⁻¹ and density estimates of 0.04 ind·km⁻² (Fiedler et al. 1991, Ballance and Pitman 1998, Ballance et al. 2006, Dolar et al. 2006). Specifically, Au and Perryman (1985) indicated that in the Eastern Tropical Pacific, the spotted dolphin tends to be more abundant from central/southern Mexico to Costa Rica, with decreased abundance towards the equatorial line. The range preference has been linked to favorable oceanographic characteristics like the acute and shallow thermocline, surface temperatures above 25 °C, and surface salinities below 34 (Au and Perryman 1985, Ballance et al. 2006). These characteristics, in the MCP, are reinforced by the influence of the Cabo Corrientes Dome (Gómez-Valdivia et al. 2015) and the seasonal variability in SST and coastal upwellings (Ambriz-Arreola et al. 2012,

abundante desde el centro/sur de México hasta Costa Rica, con una disminución de la abundancia hacia la línea ecuatorial. Dicha preferencia ha sido vinculada a características oceanográficas favorables para el delfín moteado, tales como termoclina aguda y poco profunda, temperaturas superficiales por encima de 25 °C y salinidades superficiales por debajo de 34 (Au y Perryman 1985, Ballance et al. 2006). Estas características, en el PCM, se ven reforzadas por la influencia del domo de cabo Corrientes (Gómez-Valdivia et al. 2015) y la variabilidad estacional en la TSM y los afloramientos costeros (Ambriz-Arreola et al. 2012, 2018), que probablemente contribuyen a una mayor densidad del delfín moteado dentro de la zona costera del PCM.

Variabilidad temporal de la distribución y la abundancia

Patrones a escala estacional

La media de la tasa de avistamiento de delfín moteado fue significativamente mayor en los periodos de estratificación

2018), which probably contribute to the enhanced presence of the spotted dolphin in the coastal area of the MCP.

Time-scale variability in distribution and abundance

Seasonal patterns

The mean spotted dolphin sighting rate was significantly higher in the stratified periods (warmer and rainy conditions) than in the mixed periods in both survey platforms (Fig. 3). This coincides with the pattern found in coastal waters of Panama, where the higher spotted dolphin sighting rate during the rainy season was associated with off-shore movements and a scattered distribution that favored the availability of pelagic prey (García and Dawson 2003). Additionally, Pardo et al. (2013) indicated that odontocetes in the Gulf of California could be taking advantage of the coastal spawning season of pelagic fish species, which happens during periods of high SST, and this phenomenon is likely occurring in the MCP. In the Gulf of California the distribution and abundance patterns of bottlenose dolphins resemble those described here for spotted dolphins, with increased abundances being associated with warm and less productive periods and dolphin movements to deeper waters (Flores-Ramírez et al. 1996, Salvadeo et al. 2009). These results were hypothesized to reflect the entry of the oceanic bottlenose dolphin ecotype to the study area (Flores-Ramírez et al. 1996). Something similar could be happening in the MCP with the oceanic subspecies of spotted dolphins.

Density and abundance estimates were higher during the mixed periods in comparison with the stratified periods (Table 1). The differences between sighting rates (distribution) and density/abundance patterns found in this study could be due to the difference in data used to analyze each ecological parameter. Considering that density/abundance estimates were calculated using only data obtained during active observations in the LB surveys, fewer sightings (202) were used in these calculations than in the sighting rate analyses (746). Additionally, the differences between these parameters could be indicative of larger groups in fewer sightings during the mixed periods, and vice versa; this may be related to the incursion of the subspecies, since spatial differences in group size between both subspecies have been reported (Perrin et al. 1985). Specifically, the data used to calculate density and abundance estimates showed an average group size of 19 ± 28 individuals during the mixed periods and 13 ± 16 individuals during the stratified periods. Spotted dolphin group sizes are determined by various factors, including social interactions, predator defense, and prey type and availability, with larger groups forming to hunt smaller and more abundant prey and single individuals or smaller groups hunting larger and more dispersed prey (May-Collado and Morales-Ramírez 2005). The coastal upwelling noted during the mixed periods (Fig. 2) would support the formation of larger groups to take advantage of smaller, more-abundant prey (like jacks) within

(condiciones más cálidas y lluviosas) que en los periodos de mezcla en ambas plataformas de estudio (Fig. 3). Esto coincide con el patrón encontrado en las aguas costeras de Panamá, donde una tasa de avistamiento mayor de delfines moteados durante la temporada de lluvias se asoció con los movimientos de los delfines en alta mar y una distribución dispersa que favoreció la disponibilidad de presas pelágicas (García y Dawson 2003). Además, Pardo et al. (2013) indicaron que, dentro del golfo de California, los odontocetos podrían estar aprovechando la temporada de desove costero de las especies de peces pelágicos, que ocurre durante los periodos de TSM alta, y es probable que este fenómeno esté ocurriendo dentro del PCM. En el golfo de California, los patrones de distribución y abundancia de los delfines nariz de botella se asemejan a los descritos aquí para los delfines moteados, con un aumento en la abundancia asociado con periodos cálidos y menos productivos y movimientos de delfines hacia aguas más profundas (Flores-Ramírez et al. 1996, Salvadeo et al. 2009). Se hipotetizó que esos resultados reflejaban la entrada del ecotipo oceánico de delfines nariz de botella al área de estudio (Flores-Ramírez et al. 1996). Algo similar podría estar ocurriendo en el PCM con la subspecie oceánica del delfín moteado.

Las estimaciones de densidad y abundancia fueron mayores durante los periodos de mezcla en comparación con los periodos de estratificación (Tabla 1). Las diferencias entre los patrones de tasa de avistamiento (distribución) y de densidad/abundancia encontrados en este estudio podrían ser el resultado de la diferencia en los datos utilizados para analizar cada parámetro ecológico. Tomando en cuenta que las estimaciones de densidad/abundancia se calcularon utilizando solo los datos obtenidos durante las observaciones activas durante las campañas de muestreo de EG, se utilizaron menos avistamientos (202) en estos cálculos que en los análisis tasa de avistamiento (746). Además, las diferencias entre estos parámetros podrían ser indicativas de grupos más grandes en menos avistamientos durante los periodos de mezcla y viceversa; esto podría estar relacionado con la incursión de la subspecie, ya que se han reportado diferencias espaciales en el tamaño de los grupos entre ambas subspecies (Perrin et al. 1985). Específicamente, los datos utilizados para calcular las estimaciones de densidad y abundancia presentaron un tamaño promedio de grupo de 19 ± 28 individuos durante los periodos de mezcla y de 13 ± 16 individuos durante los periodos de estratificación. El tamaño de los grupos de delfines moteados está determinado por varios factores, entre los cuales están las interacciones sociales, la defensa contra depredadores y el tipo de presa y su disponibilidad, donde los grupos más grandes se forman para cazar presas más pequeñas y abundantes y los individuos solos o grupos más pequeños cazan presas más grandes y dispersas (May-Collado y Morales-Ramírez 2005). El afloramiento costero observado durante los periodos de mezcla (Fig. 2) apoyaría la formación de grupos más grandes para aprovechar las presas más abundantes y pequeñas (como los

the coastal stratum; on the other hand, during the stratified periods larger, more-dispersed pelagic prey (like squids) could be driving smaller group formations. Moreover, several studies have indicated an increase in spotted dolphin abundance, as well as reporting an increase in feeding activities during the dry season, which was associated with dolphin movements from oceanic waters to coastal waters as a result of coastal upwelling favoring an increase in potential prey (Cubero-Prado 1998, May-Collado 2001, May-Collado and Morales-Ramírez 2005).

Interannual scale patterns

Spotted dolphin sighting rate, density, and abundance were high during the neutral–warm periods, with increments in the oceanic stratum (Fig. 3, Table 1). Spotted dolphins seemed to prefer warm conditions, as the majority of sightings occurred in waters ≥ 25 °C (Fig. 2) and SST values showed a significant positive correlation with sighting rates; this coincides with the established habitat preferences of spotted dolphins, including warm waters (above 25 °C) with sharp thermoclines (Au and Perryman 1985, Ballance et al. 2006). Furthermore, sightings during the warm periods were associated with low Chla concentrations and upwelling rates (Figs. 2, 4). Such environmental conditions could lead to changes in the patterns of distribution and abundance of spotted dolphins, which could be in search of available preferential prey. The higher sighting rate during warm anomalies could be a direct effect of The Blob leading to a powerful El Niño starting in early 2014 (Tseng et al. 2017). Interannual movements of spotted dolphins outside their nominal distribution range have been reported as a probable expansion of their “coastal–tropical” habitat during warm El Niño events (Anganuzzi and Buckland 1989, Reilly 1990, Fiedler and Reilly 1994). Ecological ENSO-related research on other odontocete species described similar results; for example, common dolphins (*Delphinus* spp.) in Monterey Bay, USA, showed an increase in density during an El Niño event, which suggests that the prey base may have changed to include species that were not otherwise available (Benson et al. 2002). On the other hand, the effects of The Blob on cetacean ecology have not been fully investigated, but an increase in coastal abundance of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) was found to occur during The Blob period (2013–2015) (Cavole et al. 2016). Furthermore, Torres-Orozco et al. (2006) reported that high yellowfin tuna catches correlated with positive SST anomalies during El Niño 1991 and El Niño 1997 events at the entrance to the Gulf of California; these authors also reported that low catches correlated with negative SST anomalies. Therefore, considering that the tuna–spotted dolphin association in the Eastern Tropical Pacific is linked to similar environmental preferences (Scott et al. 2012), a similar pattern could be inferred for spotted dolphins in the study area. Thus, the high abundance of spotted dolphins, which were distributed farther from the coast in deeper waters within the oceanic strata during warm

jureles) dentro del estrato costero; por otro lado, durante los periodos de estratificación, las presas pelágicas más grandes y dispersas (como los calamares) podrían estar impulsando la formación de grupos más pequeños. En relación con esto, varios estudios han indicado un aumento en la abundancia del delfín moteado, así como un aumento en las actividades de alimentación durante la estación seca, lo que se asoció con movimientos desde las aguas oceánicas hacia las aguas costeras como resultado del afloramiento costero que pudo haber favorecido un aumento de presas potenciales (Cubero-Prado 1998, May-Collado 2001, May-Collado y Morales-Ramírez 2005).

Patrones a escala interanual

La tasa de avistamiento, la densidad y la abundancia de delfines moteados fueron mayores durante los periodos neutros y cálidos, con incrementos en el estrato oceánico (Fig. 3, Tabla 1). Los delfines moteados parecen preferir condiciones cálidas, ya que la mayoría de los avistamientos ocurrieron en aguas con temperatura ≥ 25 °C (Fig. 2) y los valores de TSM mostraron una correlación positiva significativa con la tasa de avistamiento; esto coincide con las preferencias de hábitat establecidas para los delfines moteados, incluidas las aguas cálidas (por encima de 25 °C) con termoclinas marcadas (Au y Perryman 1985, Ballance et al. 2006). Además, los avistamientos durante los periodos cálidos se asociaron con concentraciones de Chla y tasas de afloramiento bajas (Figs. 2, 4). Tales condiciones ambientales podrían conducir a cambios en los patrones de distribución y abundancia de los delfines moteados, que podrían andar en busca de presas preferenciales disponibles. La tasa de avistamiento mayor durante las anomalías cálidas podría ser un efecto directo de El Blob que conducía a un El Niño potente a principios de 2014 (Tseng et al. 2017). Se han reportado movimientos interanuales de delfines moteados fuera de su intervalo de distribución nominal debido a una probable expansión de su hábitat “tropical–costero” durante periodos cálidos de El Niño (Anganuzzi y Buckland 1989, Reilly 1990, Fiedler y Reilly 1994). Las investigaciones ecológicas relacionadas con ENOS para otras especies de odontocetos describieron resultados similares; por ejemplo, se denotó un aumento en la densidad de delfines comunes (*Delphinus* spp.) de la bahía de Monterey, EE. UU., durante un evento de El Niño, lo que sugiere que la base de presas pudo haber cambiado para incluir especies que no estaban disponibles (Benson et al. 2002). Por otra parte, los efectos de El Blob en la ecología de los cetáceos no se han investigado completamente, pero se ha encontrado un aumento en la abundancia costera de atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*) durante el periodo de El Blob (2013–2015) (Cavole et al. 2016). Además, Torres-Orozco et al. (2006) reportaron que las altas capturas de atún aleta amarilla se correlacionaron con anomalías positivas de la TSM durante los eventos de El Niño de 1991 y 1997 en la entrada del golfo de California; estos

conditions, could be related to the probable expansion of their preferential habitat toward zones with favorable conditions for their ecological activities, such as feeding (Anganuzzi and Buckland 1989, Fiedler and Reilly 1994).

The lowest sighting rate, density, and abundance for both platforms occurred during the cold periods (Table 1, Fig. 3). The drop in density and abundance along with the changes in distribution pattern could be an indication of dolphins migrating outside the study areas looking for other regions with optimal conditions (Cubero-Pardo 2007). Similar results were reported for resident bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) in western Australia, where the decrease in abundance was associated with negative SST anomalies, which could have led to the temporal displacement from the study area of dolphins in search of their preferred prey (Sprogis et al. 2018). During the cold periods the spotted dolphins that remained in the MCP showed a narrow coastal aggregation. This aggregating pattern was associated with areas where low SST values and high Chla concentrations were dominant. Chla is considered an indicator of primary productivity and phytoplankton abundance (Pelayo-Martínez et al. 2017). Zooplankton could serve as food for spotted dolphin potential prey, a hypothesis supported by the fact that other top predators, such as the dolphinfish (*Coryphaena hippurus*), showed abundance patterns that were similar to those of zooplankton (May-Collado 2001). In the MCP, a study of zooplankton biomass (dominated by copepods) variability during the ENSO phases of 2010 found that the highest biomass was associated with neutral conditions and the lowest with La Niña (Pelayo-Martínez et al. 2017), which is coincident with the spotted dolphin density and abundance reported here. Although no direct relationship was found, primary production modulates the distribution and abundance of zooplankton, and the availability of spotted dolphin potential prey, as has been reported for other cetaceans, including the spotted dolphin in Costa Rica (May-Collado 2001, Davis et al. 2002, Fiedler 2002, Ballance et al. 2006).

Anomalies such as ENSO have been predicted to be more frequent and intense in the coming years (IPCC 2014). Ecological studies (i.e., trophic niche) on cetacean species are therefore urgently needed to increase knowledge and to contribute to future conservation strategies.

ACKNOWLEDGMENTS

Thanks to the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT, Mexico) for providing ERDT with a post-graduate scholarship. EME thanks CONACYT for support through the program “cátedras” (project No. 2137). We thank the Facultad de Ciencias Marinas and Centro Universitario de Investigaciones Oceanológicas of the Universidad de Colima for logistical support. Special thanks to the BIP XII and Mary Chuy III crew and the student observers of the Grupo Universitario de Investigación de Mamíferos Marinos at the Universidad de Colima for their support in the field.

mismos autores también reportaron que las capturas bajas se correlacionaron con anomalías negativas de la TSM. Por lo tanto, considerando la asociación atún-delfín moteado en el Pacífico Oriental Tropical vinculada a preferencias ambientales similares (Scott et al. 2012), se podría inferir un patrón similar para los delfines moteados en el área de estudio. Así, la abundancia alta de los delfines moteados, que se distribuyeron más lejos de la costa en aguas más profundas dentro de los estratos oceánicos durante las condiciones cálidas, podría estar relacionada con una probable expansión de su hábitat preferencial hacia zonas con condiciones favorables para sus actividades ecológicas, como la alimentación (Anganuzzi y Buckland 1989, Fiedler y Reilly 1994).

La tasa de avistamiento, la densidad y la abundancia más bajas para ambas plataformas ocurrieron durante los periodos fríos (Tabla 1, Fig. 3). La caída en la densidad y la abundancia, junto con los cambios en el patrón de distribución, podría indicar la migración de los delfines fuera del área de estudio en busca de otras regiones con condiciones óptimas (Cubero-Pardo 2007). Resultados similares se han reportado para los delfines nariz de botella (*Tursiops aduncus*) residentes en Australia occidental, donde se asoció una disminución en la abundancia con anomalías negativas de TSM, lo que podría haber resultado en un desplazamiento temporal de los delfines fuera del área de estudio en busca de sus presas preferidas (Sprogis et al. 2018). Además, durante los periodos fríos, aquellos delfines moteados que permanecieron en la región del PCM se distribuyeron en una estrecha agregación costera. Este patrón de agregación se asoció con zonas en las que dominaban valores bajos de TSM y concentraciones altas de Cla. La Cla se considera un indicador de la productividad primaria y la abundancia de fitoplancton (Pelayo-Martínez et al. 2017). El zooplancton podría servir como alimento para las presas potenciales del delfín moteado, una hipótesis apoyada por el hecho de que otros depredadores superiores, como el dorado (*Coryphaena hippurus*), mostraron patrones de abundancia similares a los del zooplancton (May-Collado 2001). En el PCM, un estudio de la variabilidad de la biomasa de zooplancton (dominada por copépodos) durante las fases de ENOS de 2010 encontró que la mayor biomasa se asoció con condiciones neutrales y la menor con La Niña (Pelayo-Martínez et al. 2017), lo que coincide con la densidad y la abundancia del delfín moteado reportadas aquí. Aunque no hubo una relación directa, la producción primaria modula la distribución y la abundancia del zooplancton, y también la disponibilidad de presas potenciales del delfín moteado, como se ha reportado para otros cetáceos, incluido el delfín moteado en Costa Rica (May-Collado 2001, Davis et al. 2002, Fiedler 2002, Ballance et al. 2006).

Por último, se ha predicho que anomalías como ENOS serán más frecuentes e intensas en los próximos años (IPCC 2014). Por tanto, se necesitan urgentemente estudios ecológicos (i.e., de nicho trófico) sobre las especies de cetáceos para aumentar el conocimiento y contribuir a futuras estrategias de conservación.

Finally, special thanks to Mario Pardo of CICESE-La Paz on his comments for improving the document.

REFERENCES

- Acevedo A, Burkhart S. 1998. Seasonal distribution of bottlenose (*Tursiops truncatus*) and pan-tropical spotted (*Stenella attenuata*) dolphins (Cetacea: Delphinidae) in Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev Biol Trop.* 6:91–101.
- Ambriz-Arreola I, Gómez-Gutiérrez J, Franco-Gordo MC, Lavaniegos BE, Godínez-Domínguez E. 2012. Influence of coastal upwelling–downwelling variability on tropical euphausiid abundance and community structure in the inshore Mexican central Pacific. *Mar Ecol Prog Ser.* 451:119–136. <https://doi.org/10.3354/meps09607>
- Ambriz-Arreola I, Gómez-Gutiérrez J, Franco-Gordo MC, Plascencia-Palomera V, Gasca R, Kozak ER, Lavaniegos BE. 2018. Seasonal succession of tropical community structure, abundance, and biomass of five zooplankton taxa in the central Mexican Pacific. *Cont Shelf Res.* 168:54–67. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2018.08.007>
- Anganuzzi AA, Buckland ST. 1989. Reducing bias in trends in dolphin relative abundance, estimated from tuna vessel data. *Rep Int Whal Comm.* 39:323–334.
- Au DW, Perryman WL. 1985. Dolphin habitats in the eastern tropical Pacific. *Fish B–NOAA.* 83(4):623–644.
- Ballance LT, Pitman RL. 1998. Cetaceans of the western tropical Indian Ocean: distribution, relative abundance, and comparisons with cetacean communities of two other tropical ecosystems. *Mar Mam Sci.* 14(3):429–459. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1998.tb00736.x>
- Ballance LT, Pitman RL, Fiedler PC. 2006. Oceanographic influences on seabirds and cetaceans of the eastern tropical Pacific: a review. *Prog Oceanogr.* 69(2–4):360–390. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.013>
- Baumgartner MF, Mullin KD, May LN, Leming TD. 2001. Cetacean habitats in the northern Gulf of Mexico. *Fish Bull.* 99(2):219–239.
- Benson SR, Croll DA, Marinovic BB, Chavez FP, Harvey JT. 2002. Changes in the cetacean assemblage of a coastal upwelling ecosystem during El Niño 1997–98 and La Niña 1999. *Prog Oceanogr.* 54(1–4):279–291. [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(02\)00054-X](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(02)00054-X)
- Bond NA, Cronin MF, Freeland H, Mantua N. 2015. Causes and impacts of the 2014 warm anomaly in the NE Pacific. *Geophys Res Lett.* 42(9):3414–3420. <https://doi.org/10.1002/2015GL063306>
- Buckland ST, Anderson DR, Burnham KP, Laake JL, Borchers DL, Thomas L. 2001. *Introduction to Distance Sampling: estimating abundance of biological populations.* UK: Oxford University Press. ISBN: 9780198509271. 432 p.
- Cai W, Borlace S, Lengaigne M, van Rensch P, Collins M, Vecchi G, Timmermann A, Santoso A, McPhaden MJ, Wu L, et al. 2014. Increasing frequency of extreme El Niño events due to greenhouse warming. *Nat Clim Change.* 4(2):111–116.
- Cartwright R, Venema A, Hernandez V, Wyels C, Cesere D. 2019. Fluctuating reproductive rates in Hawaii’s humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, reflect recent climate anomalies in the North Pacific. *R Soc Open Sci.* 6(3):181463. <https://doi.org/10.1098/rsos.181463>
- Cavole LM, Demko AM, Diner RE, Giddings A, Koester I, Pagniello CMLS, Paulsen ML, Ramirez-Valdez A, Schwenck SM, Yen NK, et al. 2016. Biological impacts of the 2013–2015 warm-water anomaly in the Northeast Pacific: winners, losers, and the future. *Ocean.* 29(2):273–285. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2016.32>
- Cubero-Prado P. 1998. Patrones de comportamiento diurnos y estacionales de *Tursiops truncatus* y *Stenella attenuata* (Mammalia: Delphinidae) en el Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev Biol Trop.* 46(S6):103–110.
- Cubero-Prado P. 2007. Environmental factors governing the distribution of the bottlenose (*Tursiops truncatus*) and the spotted dolphin (*Stenella attenuata*) in Golfo Dulce, South Pacific, off Costa Rica = Factores ambientales que gobiernan la distribución del delfín bufeo (*Tursiops truncatus*) y del delfín manchado (*Stenella attenuata*) en el Golfo Dulce, Pacífico sur de Costa Rica. *Inv Mar.* 35(2):15–23. <http://doi.org/10.4067/S0717-71782007000200002>
- Davis RW, Ortega-Ortiz JG, Ribic CA, Evans WE, Biggs DC, Ressler PH, Cady RB, Leben RR, Mullin KD, Würsig B. 2002. Cetacean habitat in the northern oceanic Gulf of Mexico. *Deep-Sea Res Pt I.* 49(1):121–142. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(01\)00035-8](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(01)00035-8)
- De la Lanza-Espino G. 1991. *Oceanografía de mares mexicanos.* Mexico: AGT Editor. 569 p. ISBN: 968463059X.
- Dizon AE, Perrin WF, Akin PA. 1994. Stocks of dolphins (*Stenella* spp. and *Delphinus delphis*) in the eastern tropical Pacific: a phylogeographic classification. La Jolla (CA): National Oceanic and Atmospheric Administration. 20 p. NOAA Technical Report NMFS 119.
- Dolar MLL, Perrin WF, Taylor BL, Kooyman GL, Alava MNR. 2006. Abundance and distributional ecology of cetaceans in the central Philippines. *J Cetacean Res Manage.* 8(1):93–111.
- Durant JM, Hjermmann DØ, Ottersen G, Stenseth NC. 2007. Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Clim Res.* 33(3):271–283. <https://doi.org/10.3354/cr033271>
- Fiedler PC. 2002. Environmental change in the eastern tropical Pacific Ocean: review of ENSO and decadal variability. *Mar Ecol Prog Ser.* 244:265–283. <https://doi.org/10.3354/meps244265>
- Fiedler PC, Reilly SB. 1994. Interannual variability of dolphin habitats in the eastern tropical Pacific. II: Effects on abundances estimated from tuna vessel sightings, 1975–1990. *Fish Bull.* 92(2):451–463.
- Flores-Ramírez S, Urbán RJ, Villarreal-Chávez G, Valles-Jiménez R. 1996. Cambios espaciales y temporales de la estructura comunitaria de los cetáceos en bahía de La Paz, BCS, México (1988–1991) = Spatial and temporal changes in the cetacean community structure at bahía de La Paz, BCS, Mexico (1988–1991). *Cienc Mar.* 22(2):151–173. <https://doi.org/10.7773/cm.v22i2.856>

AGRADECIMIENTOS

Gracias al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT, México) por proporcionar a ERDT una beca de posgrado. EME agradece al CONACYT el apoyo a través del programa “cátedras” (proyecto No. 2137). Agradecemos a la Facultad de Ciencias Marinas y al Centro Universitario de Investigaciones Oceanológicas de la Universidad de Colima el apoyo logístico. Un agradecimiento especial a la tripulación del BIP XII y Mary Chuy III, y a los estudiantes observadores del Grupo Universitario de Investigación de Mamíferos Marinos de la Universidad de Colima por su apoyo en el campo. Finalmente, un agradecimiento especial a Mario Pardo del CICESE en La Paz por sus comentarios para mejorar el documento.

- García C, Dawson SM. 2003. Distribution of pantropical spotted dolphins in Pacific coastal waters of Panama. *Lat Am J Aquat Mamm.* 2(1):29–38.
<https://doi.org/10.5597/lajam00028>
- Gerrodette T, Forcada J. 2002. Estimates of abundance of northeastern offshore spotted, coastal spotted, and eastern spinner dolphins in the eastern tropical Pacific Ocean. SWFSC Administrative Report LJ-02-06. LA Jolla (CA): US Nat Mar Fish Serv. 41 p.
- Gerrodette T, Forcada J. 2005. Non-recovery of two spotted and spinner dolphin populations in the eastern tropical Pacific Ocean. *Mar Ecol Prog Ser.* 291:1–21.
<https://doi.org/10.3354/meps291001>
- Gómez-Valdivia F, Parés-Sierra A, Flores-Morales AL. 2015. The Mexican Coastal Current: A subsurface seasonal bridge that connects the tropical and subtropical Northeastern Pacific. *Cont Shelf Res.* 110:100–107.
<https://doi.org/10.1016/j.csr.2015.10.010>
- González-Salguero JE. 2017. Hábitat preferencial del delfín moteado (*Stenella attenuata*) en la costa de Colima y sur de Jalisco [BSc thesis]. [Colima (Mexico)]: Universidad de Colima. 82 p.
- Hilborn R, Mangel M. 1997. The ecological detective: confronting models with data. Princeton (NJ): Princeton University Press. p. 336. ISBN: 9780691034973.
- Huang B, Thorne PW, Banzon VF, Boyer T, Chepurin G, Lawrimore JH, Menne MJ, Smith TM, Vose RS, Zhang HM. 2017. Extended reconstructed sea surface temperature, version 5 (ERSSTv5): upgrades, validations, and intercomparisons. *J Climate.* 30(20):8179–8205.
<https://doi.org/10.1175/JCLI-D-16-0836.1>
- [IPCC] Intergovernmental Panel on Climate Change. 2014. Climate change 2014: Synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In: Core Writing Team RKPa- LaME (ed.), Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva (Switzerland): IPCC. p. 151. ISBN: 978-92-9169-143-2.
- Jaramillo-Legorreta AM, Rojas-Bracho L, Gerrodette T. 1999. A new abundance estimate for vaquitas: first step for recovery. *Mar Mam Sci.* 15(4):957–973.
<https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1999.tb00872.x>
- Jefferson TA, Leatherwood S, Webber MA. 1993. Marine mammals of the world. Rome (Italy): FAO. 320 p. ISBN 92-5-103292-0.
- Juárez-Ruiz A. 2014. Distribución espacio-temporal de mamíferos marinos en las aguas del Pacífico Central Mexicano y sus parámetros oceanográficos en el 2010 [BSc thesis]. [Colima (Mexico)]: Universidad de Colima. 93 p.
- Kiszka J, Macleod K, Van Canneyt O, Walker D, Ridoux V. 2007. Distribution, encounter rates, and habitat characteristics of toothed cetaceans in the Bay of Biscay and adjacent waters from platform-of-opportunity data. *ICES J Mar Sci.* 64(5):1033–1043.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsm067>
- Kono-Martínez T, Ortega-Ortiz CD, Olivos-Ortiz A, Torres-Orozco E, González-Rodríguez E. 2017. Oceanographic conditions and marine mammals: identifying a potential relationship in the coastal region of the Mexican Central Pacific. *Rev Biol Mar Oceanogr.* 52(3):479–494.
<https://doi.org/10.4067/s0718-19572017000300006>
- May-Collado L, Morales-Ramírez A. 2005. Presencia y patrones de comportamiento del delfín manchado costero, *Stenella attenuata* (Cetacea: Delphinidae) en el Golfo de Papagayo, Costa Rica. *Rev Biol Trop.* 53(1–2):265–276.
<https://doi.org/10.15517/RBT.V53I1-2.14559>
- May-Collado LJ. 2001. Ecología y comportamiento del delfín manchado costero, *Stenella attenuata graffmani* (Cetacea: Delphinidae) del Pacífico norte de Costa Rica [MSc thesis]. [San Jose (Costa Rica)]: Universidad de Costa Rica. 89 p.
- Pardo MA, Silverberg N, Gendron D, Beier E, Palacios DM. 2013. Role of environmental seasonality in the turnover of a cetacean community in the southwestern Gulf of California. *Mar Ecol Prog Ser Series.* 487:245–260.
<https://doi.org/10.3354/meps10217>
- Pelayo-Martínez G, Olivos-Ortiz A, Franco-Gordo C, Quijano-Scheggia S, Gaviño-Rodríguez J, Kono-Martínez T, Castro-Ochoa F. 2017. Physical, chemical and zooplankton biomass variability (inshore-offshore) of Mexican Central Pacific during El Niño-La Niña 2010. *Lat Am J Aquat Res.* 45(1):67–78.
<http://dx.doi.org/10.3856/vol45-issue1-fulltext-7>
- Perrin WF. 1975. Variation of spotted and spinner porpoise (genus *Stenella*) in the eastern Pacific and Hawaii. Berkeley (CA): University of California Press; accessed 2021 May 15. <https://escholarship.org/uc/item/2dq444zq>
- Perrin WF, Scott MD, Walker GJ, Cass VL. 1985. Review of geographical stocks of tropical dolphins (*Stenella* spp. and *Delphinus delphis*) in the eastern Pacific. [Seattle (WA)]: National Oceanic and Atmospheric Administration. 28 p. NOAA Technical Report NMFS 28.
- Ramp C, Delarue J, Palsbøll PJ, Sears R, Hammond PS. 2015. Adapting to a warmer ocean—seasonal shift of baleen whale movements over three decades. *PLOS ONE.* 10(3):e0121374.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121374>
- Reilly SB. 1990. Seasonal changes in distribution and habitat differences among dolphins in the eastern tropical Pacific. *Mar Ecol Prog Ser.* 66(1–2):1–11.
<https://doi.org/10.3354/meps066001>
- Salvadeo CJ, Flores-Ramírez S, Gómez-Gallardo AU, MacLeod C, Lluch-Belda D, Jaume-Schinkel S, Urbán RJ. 2011. Bryde's whale (*Balaenoptera edeni*) in the southwestern Gulf of California: relationship with ENSO variability and prey availability = El rorcual de Bryde (*Balaenoptera edeni*) en el suroeste del Golfo de California: Su relación con la variabilidad de ENOS y disponibilidad de presas. *Cienc Mar.* 37(2):215–225.
<https://doi.org/10.7773/cm.v37i2.1840>
- Salvadeo CJ, Gómez-Gallardo UA, Lluch-Belda D, Urbán-Ramírez J. 2009. The odontocete community and its environment in the southwestern Gulf of California. *Lat Am Aquat Mamm.* 7(1–2):23–32.
<https://doi.org/10.5597/lajam00130>
- Salvadeo CJ, Lluch-Belda D, Gómez-Gallardo A, Urbán-Ramírez J, MacLeod CD. 2010. Climate change and a poleward shift in the distribution of the Pacific white-sided dolphin in the northeastern Pacific. *Endanger Species Res.* 11(1):13–19.
<https://doi.org/10.3354/esr00252>
- Scott MD, Chivers SJ, Olson RJ, Fiedler PC, Holland K. 2012. Pelagic predator associations: tuna and dolphins in the eastern tropical Pacific Ocean. *Mar Ecol Prog Ser.* 458:283–302.
<https://doi.org/10.3354/meps09740>
- Sprogis KR, Christiansen F, Wandres M, Bejder L. 2018. El Niño Southern Oscillation influences the abundance and movements of a marine top predator in coastal waters. *Glob Change Biol.* 24(3):1085–1096.
<https://doi.org/10.1111/gcb.13892>
- Torres-Orozco E, Muhlia-Melo A, Trasviña A, Ortega-García S. 2006. Variation in yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) catches related to El Niño-Southern Oscillation events at the entrance to the Gulf of California. *Fish Bull.* 104(2):197–203.
- Tseng YH, Ding R, Huang XM. 2017. The warm Blob in the northeast Pacific—the bridge leading to the 2015/16 El Niño. *Environ Res Lett.* 12(5):054019.
<https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa67c3>

Received 19 October 2019,
 accepted 14 May 2021.