

**CAMBIOS ESPACIALES Y TEMPORALES DE LA ESTRUCTURA
COMUNITARIA DE LOS CETÁCEOS EN BAHÍA DE LA PAZ, B.C.S.,
MÉXICO (1988-1991)**

**SPATIAL AND TEMPORAL CHANGES IN THE CETACEAN
COMMUNITY STRUCTURE AT BAHÍA DE LA PAZ, B.C.S., MEXICO
(1988-1991)**

Sergio Flores-Ramírez¹
Jorge Urbán R.¹
Guillermo Villarreal-Chávez²
Rubén Valles-Jiménez¹

¹Área de Ciencias del Mar, Departamento de Biología Marina
Universidad Autónoma de Baja California Sur
Apartado 19-B
La Paz, Baja California Sur
México

²Facultad de Ciencias Marinas
Universidad Autónoma de Baja California
Apartado postal 453
Ensenada, Baja California
México

Recibido en agosto de 1994; aceptado en enero de 1996

RESUMEN

En dos zonas ecológicas de la Bahía de La Paz (Canal de San Lorenzo y transicional) se analizó el cambio espacial y temporal de la diversidad de cetáceos (índices de Shannon y Simpson) en relación con el cambio anual y estacional de la temperatura, transparencia del agua, e inferencias y reportes sobre la disponibilidad de alimento. En el estudio, se registraron seis especies de odontocetos y seis de misticetos. Por su mayor abundancia relativa y presencia continua, el delfín común de rostro largo (*Delphinus capensis*) y el tursión (*Tursiops truncatus*), así como el rorcual tropical (*Balaenoptera edeni*) fueron, respectivamente, los odontocetos y el misticeto más importantes de la comunidad de cetáceos. La evidencia indica que, en la bahía, la temperatura y transparencia del agua, al igual que la disponibilidad de alimento cambian estacionalmente y anualmente de manera predecible, en relación con el ingreso y salida de masas de agua tropical y la influencia de fenómenos oceanográficos, como El Niño Oscilación Austral y La Niña. Sin embargo, la diversidad de cetáceos no cambió de manera correspondiente. Así, la comunidad de cetáceos fue más diversa y hasta cierto punto estable durante la transición entre condiciones oceanográficas estacionales y anuales. En general, cambió significativamente a menores escalas espaciales y temporales definidas por la interacción de condiciones ambientales de años, estaciones y zonas particulares. Lo anterior y el cambio correspondiente en la riqueza específica, mediado por el ingreso de especies migratorias de afinidad templada y visitantes de afinidad tropical, indican que en el área la tasa de cambio de la abundancia y sustitución de especies es intensa, asociada con la conducta ecológica de las especies y los cambios metabólicos del sistema.

Palabras clave: cetáceos, ecología, comunidad, diversidad, Golfo de California.

ABSTRACT

At two different ecological zones (Canal de San Lorenzo and transitional), located at Bahía de La Paz, we analysed changes in the cetacean community (Shannon and Simpson indexes) in relation to annual and seasonal changes in sea surface temperature, water transparency and inferred and reported food availability. Six odontocete and six mysticete species were recorded during the study period. Due to their high relative abundance and persistent presence, the long beak common (*Delphinus capensis*) and bottlenose (*Tursiops truncatus*) dolphins, as well as Bryde's whales (*Balaenoptera edeni*) were, respectively, the most important odontocete and mysticete community members. The evidence indicates that sea surface temperature and water transparency, besides food availability, show predictable seasonal and annual changes related to the influence of tropical water masses and to large scale oceanographic phenomena, such as El Niño Southern Oscillation and La Niña. Nevertheless, cetacean diversity did not show consequent changes. The cetacean community was more diverse and stable at the transition between seasonal and annual oceanographic conditions. Cetacean diversity changed significantly at smaller time and space scales, defined by the interaction of particular annual, seasonal and local conditions. This and changes in species richness, mediated by the temporal residence of migrating species of temperate waters or more sporadic tropical visitors, indicate the existence of fast and important changes in species abundance and substitution rates, associated with the behavioural ecology of the species and fluctuations in the ecosystem's metabolism.

Key words: cetaceans, ecology, community, diversity, Gulf of California.

INTRODUCCIÓN

La diversidad es una expresión estructural de la comunidad (Pielou, 1977). Se acepta que la diversidad elevada implica una mayor complejidad comunitaria. Teóricamente, las relaciones que determinan la transferencia de la energía son más intrincadas en comunidades diversas y maduras. Sin embargo, esto quizá corresponda a sistemas muy particulares (Magurran, 1988). Los movimientos de los cetáceos entre las áreas donde sus requerimientos metabólicos y reproductivos son satisfechos (Gaskin, 1983), deben determinar que la estructura de las comunidades que integran cambie a distintas escalas de espacio y tiempo, tal como sucede con la generalidad de los mamíferos (e.g., Gittleman, 1986, 1989).

En el Pacífico mexicano y, en especial, en el Golfo de California, coinciden cetáceos de aguas tropicales y templadas (Urbán, 1993). Aunque lo anterior hace atractiva la investigación de la dinámica comunitaria del orden, tales estudios han sido escasos y de cobertura limitada (Salinas y Bourillón, 1988; Gendron, 1992a). Al respecto, Gendron (1992a) documentó cambios en la riqueza y equitabilidad específica, asociados con el efecto de El Niño Oscilación Austral (ENSO). Por otro lado, en el

INTRODUCTION

Species diversity is a structural expression of communities (Pielou, 1977). It is accepted that high diversity implies high community complexity. Theoretically, relationships that determine energy transfer in ecosystems are more intricate in diverse and mature communities. However, this could be a particular characteristic of certain systems (Magurran, 1988). To satisfy their metabolic and reproductive requirements, cetaceans perform movements among several areas (Gaskin, 1983). As occurs with other mammals (e.g., Gittleman, 1986, 1989), such movements determine structural changes in cetacean communities at different spatial and time scales.

In the Mexican Pacific, and especially in the Gulf of California, cetaceans of tropical and temperate waters coincide (Urbán, 1993). Although this makes the research on cetacean community structure dynamics very attractive, such studies have been scarce and of limited coverage (Salinas and Bourillón, 1988; Gendron, 1992a). Thus, changes in cetacean species richness and equitability associated with the influence of El Niño Southern Oscillation (ENSO) have been documented by Gendron (1992a). At Canal de Ballenas, the

Canal de Ballenas el número y abundancia de distintas especies de cetáceos disminuyó por su éxodo después del efecto de uno de los ENSO más intensos de la historia (Tershy *et al.*, 1990, 1991). Esto sugiere que en el Golfo de California se presentan cambios rápidos y significativos en las comunidades de cetáceos, asociados con eventos oceanográficos de distinta escala, cuya naturaleza y características aún no son explicadas.

Este estudio se enfocó a analizar la estructura comunitaria de los cetáceos en la Bahía de La Paz, Baja California Sur, en relación con las condiciones ambientales anuales, estacionales y locales, para reconocer como el cambio de las condiciones ambientales influye en la estructura comunitaria de los cetáceos en la provincia inferior del Golfo de California.

MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se localiza en la Bahía de La Paz (México), entre los 24°15' y 24°33'N y los 110°15' y 110°47'O, abarcando 1,185 km² aproximadamente (fig. 1). Su clima es muy seco y cálido (Secretaría de Programación y Presupuesto, 1985); el único aporte de agua dulce lo constituye una precipitación anual promedio de 210 mm (Villamar, 1965). De acuerdo con las corrientes en el golfo inferior, de noviembre a mayo los vientos matutinos soplan del noroeste y los nocturnos del sur. El resto del año predominan los vientos del suroeste (Roden, 1964; Secretaría de Marina, 1978; Álvarez-Borrego, 1983). La bahía tiene una profundidad, temperatura y salinidad promedio de 360 m, 24.7°C y 36‰, respectivamente (Murillo, 1987; Cruz-Orozco *et al.*, 1990), y es una zona importante de desove de peces oceánicos menores (González-Navarro *et al.*, 1993; Hinojosa *et al.*, 1993). El régimen de mareas es semidiurno y las corrientes presentan velocidades máximas en el Canal de San Lorenzo y al norte de la Isla Partida (Obeso, 1986).

Para establecer las zonas ecológicas de este trabajo, se tomó como base la existencia de tres masas de agua en la bahía de acuerdo con

number and abundance of cetacean species decreased due to the marked exodus of animals after the very strong ENSO 1982-1983 influence (Tershy *et al.*, 1990, 1991). This suggests that, in the Gulf of California, significant changes in cetacean communities occur at different time and space scales, influenced by oceanographic phenomena, and that the nature and characteristics of such changes await to be explained.

Our aim was to analyse changes in the cetacean community at Bahía de La Paz, Baja California Sur, in relation to annual, seasonal and local environmental conditions, in order to determine how such changes determine the cetacean community structure in the lower Gulf of California province.

METHODS

Study area

The study area at Bahía de La Paz (Mexico) comprised a 1,185 km² rectangle, located between 24°15' and 24°33'N and 110°15' and 110°47'W (fig. 1). The climate is very dry and hot (Secretaría de Programación y Presupuesto, 1985). An annual average precipitation of 210 mm constitutes the only contribution of fresh water to the area (Villamar, 1965). In accordance with currents in the lower Gulf of California, morning winds blow from the northwest from November to May, and night winds blow from the south. Southwestern winds prevail the rest of the year (Roden, 1964; Secretaría de Marina, 1978; Álvarez-Borrego, 1983). The bay has an average depth, temperature and salinity of 360 m, 24.7°C and 36‰, respectively (Murillo, 1987; Cruz-Orozco *et al.*, 1990). The area is also an important spawning site for small pelagic fish (González-Navarro *et al.*, 1990; Hinojosa *et al.*, 1993). The tidal regimen is semidiurnal, and currents show maximal speeds at Canal de San Lorenzo and to the north of Partida Island (Obeso, 1986).

To recognize distinct environments at the bay, we considered its three water masses in

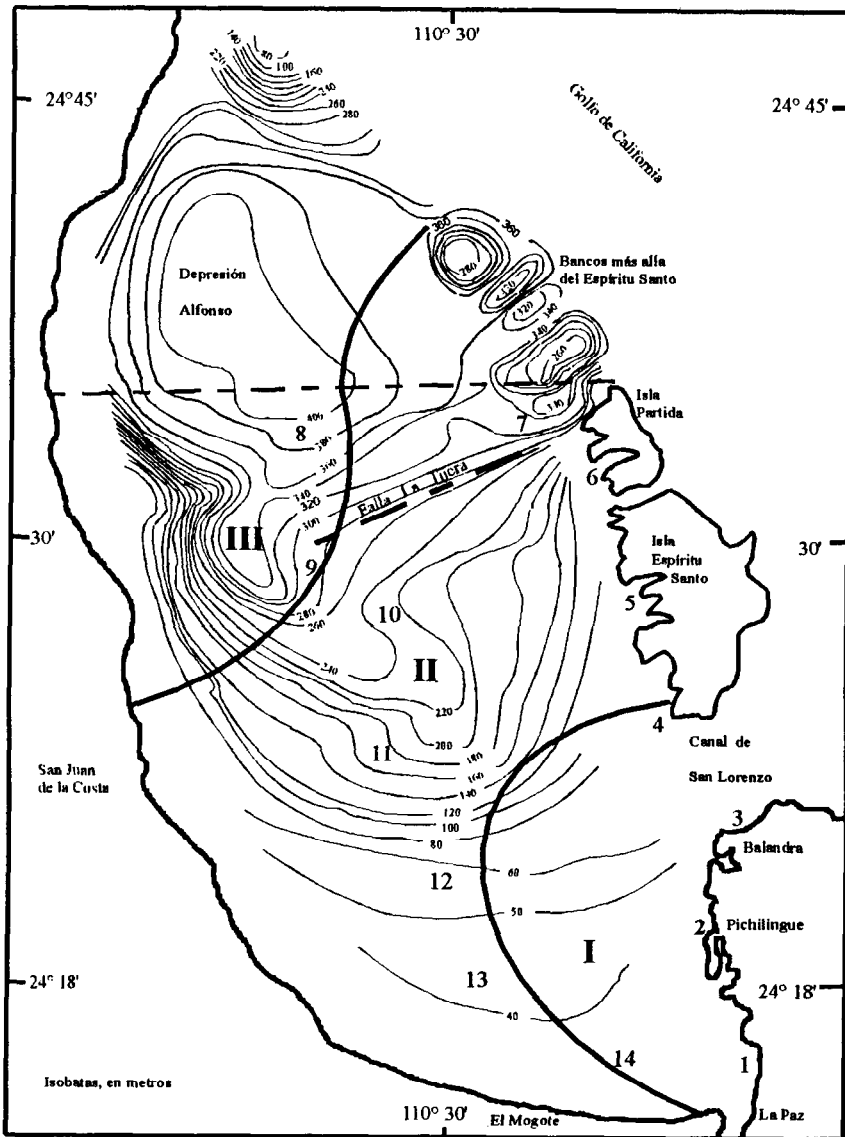


Figura 1. La Bahía de La Paz, B.C.S. (México). Localización del área de estudio, estaciones de muestreo (1-14), batimetría (Cruz-Orozco *et al.*, 1990) y zonación hidrográfica (Murillo, 1987). I: Canal de San Lorenzo; II: zona transicional; III: zona noroeste.

Figure 1. Bahía de La Paz, B.C.S. (Mexico). Location of the study area, sampling stations (1-14), bathymetry (Cruz-Orozco *et al.*, 1990) and hydrographic zones (Murillo, 1987). I: Canal de San Lorenzo; II: transitional zone; III: northwest zone.

distintos depósitos de radiolarios fósiles: Canal de San Lorenzo, transicional y noroeste (Murillo, 1987) (fig. 1). Dado que tales ambientes de depositación se asocian con condiciones particulares de productividad, corrientes y batimetría (e.g., Phleger, 1963; Jenkyns, 1982; Culver y Buzas, 1986), se supuso que a las masas de agua se asociarían características importantes del hábitat de los cetáceos, como la temperatura y transparencia del agua, la batimetría y topografía del fondo y la disponibilidad de alimento inferida a partir de la abundancia de aves marinas (e.g. Gaskin, 1983; Smith y Gaskin, 1985). La existencia de tres zonas ecológicas correspondientes se corroboró con un análisis discriminante (Maxwell, 1977), que consideró la batimetría, topografía del fondo y promedios mensuales ($n = 38$) de la temperatura superficial ($^{\circ}\text{C}$), la transparencia del agua y abundancia de aves marinas, estimados a partir de valores quincenales registrados en 14 estaciones de muestreo distribuidas en el área de estudio (fig. 1). Las funciones discriminantes y el análisis de clasificación indicaron la existencia de dos zonas con distintas características ecológicas (tabla 1; $p < 0.05$): Canal de San Lorenzo (CSL) y transicional (TRN), definida por el traslape de características entre la zona transicional y noroeste.

Recolecta de información y análisis estadístico

Las observaciones y registro de factores ecológicos se realizaron de junio de 1988 a julio de 1991, desde embarcaciones de 21 pies con motor fuera de borda (60 Hp). En cada salida (mínimo dos al mes), se censaron cetáceos modificando ligeramente la metodología de Tershy *et al.* (1990). Se establecieron estaciones de observación a lo largo del recorrido e inmediatamente después de un avistamiento. En la estación, se registró la hora y posición geográfica con referencia a puntos conocidos de la costa, así como la especie, número y actividad de los cetáceos observados. En 14 estaciones fijas (fig. 1), se registró la temperatura (a 5 m de profundidad, precisión 0.1°C) y transparencia del agua (precisión 0.25 m). Además, siguiendo el

accordance with fossil radiolarian distribution: Canal de San Lorenzo, transitional and northwest (Murillo, 1987) (fig. 1). Given that such deposition environments are associated with specific oceanographic conditions (e.g., Phleger, 1963; Jenkyns, 1982; Culver and Buzas, 1986), we hypothesized that these water masses would show important habitat characteristics (water temperature, transparency, bathymetry and bottom topography, food availability) that are considered to determine cetacean abundance and distribution (e.g., Gaskin, 1983; Smith and Gaskin, 1985). Thus, by using a discriminant analysis (Maxwell, 1977) we tested the existence of three corresponding ecological zones, assessing differences in bathymetry and bottom topography, as well as monthly averages ($n = 38$) of sea surface temperature ($^{\circ}\text{C}$), water transparency and sea bird abundance obtained at 14 sampling stations (fig. 1). Discriminant functions and classification analysis indicated the existence of two distinct ecological zones (table 1; $p < 0.05$): Canal de San Lorenzo (CSL) and transitional (TRN), defined by the overlap of characteristics between the transitional and the northwest zones.

Information recording and data analysis

Observations and recording of ecological information were carried out from June 1988 to July 1991, aboard 21 ft outboard powered boats (60 Hp). During each sampling trip (at least two per month), we recorded cetacean sightings following Tershy *et al.*'s (1990) methodology. We established several sighting stations along the boat's path and immediately after a cetacean sighting. At each station, the time of arrival, geographical position with reference to known points on the coast, as well as cetacean species and number of animals were recorded. Sea surface temperature (5 m depth, precision 0.1°C) and water transparency (precision 0.25 m) were recorded at 14 sampling stations (fig. 1). In addition, following Cairns' (1987) criteria and

criterio de Cairns (1987) y según lo observado en el Golfo de California (Anderson *et al.*, 1987; Jiménez, 1988; Tershy y Breese, 1990; Anderson, 1991; Pérez, 1991), se infirió la disponibilidad anual y estacional de alimento de acuerdo con la abundancia de aves zooplanctívoras, *Oceanodroma* sp. (Anderson *et al.*, 1987; Hobson y Welch, 1992), y piscívoras, *Pelecanus occidentalis* y *Sula* spp. La información se complementó con registros de temperatura superficial del océano (NOAA, 1987-1991), tablas de marea (Instituto de Geofísica, UNAM, 1988-1991), distribución espacial y temporal de nutrientes (Nieto-García y García-Pámanes, 1991), reportes y datos sobre la densidad fitoplanctónica (Castro Aguirre *et al.*, 1984; Laboratorio de Oceanografía, Universidad Autónoma de Baja California Sur, datos no publicados) y la distribución y disponibilidad de eufáusidos y clupeidos (e.g., Gendron, 1992b; Hinojosa *et al.*, 1993).

Para reconocer la dominancia interespecífica, el cambio de la composición específica y el cambio de la estructura comunitaria de los cetáceos, se estimaron, respectivamente, un índice de cobertura relativa específica (Ec. 1), índices mensuales de abundancia relativa (No. de animales/min) e índices de diversidad de Shannon y Simpson (Pielou 1977).

$$Csp_i = \frac{\text{Número de meses en que se registró la especie } i \text{ en la zona } x}{\sum (\text{No. de meses en que se registró la especie } i \text{ en la zona } x)} \times 100$$

$$Csp_i = \frac{\text{Number of months in which species } i \text{ was recorded in zone } x}{\sum (\text{No. of months in which species } i \text{ was recorded in zone } x)} \times 100$$
(1)

Se analizó la serie de tiempo (Otnes y Enochson, 1978) de cada variable para conocer su cambio periódico estacional o anual.

Para interpretar el cambio comunitario, se distinguió la dominancia absoluta (S de Simpson y H' de Shannon = 0) de la abundancia nula, codificando los valores de esta última como -0.5. Las variables no presentaron homogeneidad de varianzas. Así, para reconocer diferencias entre las medianas de distintos años, estaciones y zonas ecológicas, y las debidas a la interacción de las condiciones de años, estaciones y zonas particulares, se realizaron

according to observations in the Gulf of California (Anderson *et al.*, 1987; Jiménez, 1988; Tershy and Breese, 1990; Anderson, 1991; Pérez, 1991), we inferred seasonal food availability for cetaceans based on the abundance of zooplanktivorous, *Oceanodroma* sp. (Anderson *et al.*, 1987; Hobson and Welch, 1992), and piscivorous, *Pelecanus occidentalis* and *Sula* spp., sea birds. We supplemented the information with sea surface temperature (NOAA, 1987-1991) and tide records (Instituto de Geofísica, UNAM, 1988-1991), as well as reports on the seasonal distribution of nutrients (Nieto-García and García-Pámanes, 1991), phytoplankton density (Castro-Aguirre *et al.*, 1984; Laboratorio de Oceanografía, Universidad Autónoma de Baja California Sur, unpublished data) and euphausiid and clupeoid distribution and availability (e.g., Gendron, 1992b; Hinojosa *et al.*, 1993).

To recognize changes in cetacean interspecific dominance, species composition, and cetacean community structure, we estimated a specific index of relative coverage (Eq. 1), monthly relative abundance (No. animals/min), and diversity (Shannon and Simpson) indexes (Pielou, 1977).

We also performed time series analyses (Otnes and Enochson, 1978) to recognize periodic annual or seasonal changes in each variable.

To simplify the interpretation of cetacean community change, we distinguished the absolute dominance (Simpson's S and Shannon's H' = 0) from null abundance, by coding the latter as -0.5. Variables were not normally distributed and their variances were not homogeneous. Thus, we performed nonparametric three-way Kruskal-Wallis ANOVAs (KWMF) (Zar, 1984) to recognize median differences

Tabla 1. Resultados de clasificación del análisis discriminante entre las masas de agua de la Bahía de La Paz, B.C.S., de acuerdo con algunas de sus características ecológicas ($p < 0.05$); * = conteo de clasificación [porcentaje de traslape].**Table 1.** Classification results of the discriminant analysis among water masses at Bahía de La Paz, B.C.S., in accordance with some ecological characteristics ($p < 0.05$); * = classification count [overlap percentage].

Zona	Canal de San Lorenzo	Transicional	Noroeste	Total
Canal de San Lorenzo	27* [71.05%]	7* [18.42%]	4* [10.53%]	38 [100%]
Transicional	2* [5.26%]	19* [50.00%]	17* [44.74%]	38 [100%]
Noroeste	2* [5.26%]	12* [31.58%]	24* [63.16%]	38 [100%]

ANDEVAs de tres vías de Kruskal-Wallis (KWMF) (Zar, 1984). Solo H' se analizó paramétricamente (Taylor, 1978). La significancia se fijó al 5% ($\alpha = 0.05$) y se aplicaron las pruebas *a posteriori* de rangos promedio (Dunn, 1964) o de comparación planeada LSD (Zar, 1984) al presentarse diferencias significativas.

Aun cuando los índices de diversidad son función de la riqueza específica, la abundancia de cada especie y de la distribución equitativa de la abundancia total entre las especies (Magurran, 1988), algunos mastozoólogos marinos (e.g., D. Auriolles-Gamboa, CIB-La Paz, Apdo. 128, La Paz, B.C.S., México, comunicación personal) consideran que estos índices no reflejan un cambio comunitario real al pasar por alto la importancia que podrían tener las especies cuya abundancia es reducida, por la predominancia de las especies abundantes. Así se decidió relacionar los valores del índice de diversidad con valores respectivos de riqueza específica, abundancia de cada especie y los de un indicador de la distribución de la abundancia relativa total de cetáceos entre las distintas especies (E'). Se estimó E' para cada mes, ordenando las abundancias relativas de cada especie de mayor a menor (en total doce especies registradas), para obtener diferencias de manera permutativa. Se restaron en secuencia el segundo, el tercer y hasta el decimosegundo valor al primer valor, para operar de la misma manera con los valores subsecuentes (segundo a decimoprimer) y así hasta terminar las diferencias. Finalmente, se obtuvo el promedio de tales diferencias (E'). Conforme la distribución de la abundancia es

associated with annual, seasonal and local environmental changes. Only the H' values were tested parametrically (Taylor, 1978). The significance was set at 5% ($\alpha = 0.05$), and average range (Dunn, 1964) and LSD planned comparison (Zar, 1984) *a posteriori* tests were performed upon detecting significant differences.

Although diversity indexes are a function of species richness, species abundance and of the balanced distribution of the total abundance among species (Magurran, 1988), some marine mastozoologists (e.g., D. Auriolles-Gamboa, CIB-La Paz, Apdo. 128, La Paz, B.C.S., Mexico, personal communication) argue that such indexes do not detect real community changes due to their poor sensitivity to changes in abundance of rare species, because of the predominance of abundant species. We decided to relate the diversity index values to the respective values of species richness, abundance of each species and those of an indicator of the distribution of total cetacean relative abundance among different species (E'). We calculated monthly E' values, ordering the relative abundance of each species in descending order (twelve registered species), to obtain permutative differences. We obtained such differences by sequentially subtracting all eleven subsequent values from the first value, then by sequentially subtracting all ten subsequent values from the second value, and so on until the twelfth value was subtracted from the eleventh one. Finally, we obtained the average of such differences (E'). As the total relative abundance is more evenly distributed among the species,

más equitativa entre las especies de cetáceos, el valor promedio tenderá a cero. Se espera que si el índice es sensible a tales cambios en la estructura comunitaria, sus valores cambien de manera correspondiente.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Variación ambiental en la Bahía de La Paz

A lo largo del estudio, la temperatura superficial del agua promedió 24.9°C, valor similar al obtenido (24.7°C) por Murillo (1987). La temperatura superficial cambió significativamente entre años. Fue superior de junio 1988 a abril 1989, descendió de mayo 1989 a abril 1990, y repuntó de mayo 1990 a julio 1991 (NOAA, 1987-1991) (fig. 2a; KWMF: $p < 0.05$), en relación con el efecto remanente de ENSO 1986-1987 (Philander, 1990; Glynn, 1993; González, 1993a, b), influjo de La Niña (Philander, 1990; González, 1993b) y desarrollo de una anomalía cálida en la boca del Golfo de California. Apparently, la menor intensidad del flujo de marea, de junio 1988 a abril 1989 (fig. 2a; KW: $p < 0.05$), favoreció la residencia extendida de las aguas cálidas de ENSO en la bahía. Comparativamente, el incremento significativo en la intensidad de flujo de marea de mayo 1990 a julio 1991 debió acelerar el reemplazo de las aguas templadas de La Niña por las aguas cálidas localizadas en la boca del golfo (fig. 2a; KW: $p < 0.05$). Por otro lado, el cambio cíclico de la temperatura superficial definió dos estaciones que inician cada seis meses, una cálida de mayo a octubre y una templada de noviembre a abril (figs. 2a, 3; autocorrelación: $p < 0.05$), misma que se asocia al ingreso y salida de aguas tropicales en el Golfo de California (Álvarez-Borrego y Schwartzlose, 1979; Torres, 1993; Santamaría-del Ángel *et al.*, 1994) y que confirma el patrón propuesto por Aurióles *et al.* (1989).

Existe evidencia de que los procesos oceanográficos anuales y estacionales descritos se asocian con cambios en la turbidez, concentración de nutrientes (nitritos, nitratos, fosfatos y silicatos) y densidad de células fitoplanctónicas, así como con la disponibilidad de alimento para los cetáceos en la bahía. Así, la transparencia

E' will approach zero (when all species have the same abundance). Thus, if the diversity index is sensitive to changes in the community structure, the values should change in a corresponding manner.

RESULTS AND DISCUSSION

Environmental variation at Bahía de La Paz

Throughout the study, average sea surface temperature, 24.9°C, was similar to that reported (24.7°C) by Murillo (1987). Surface temperature changed between years. It was high from June 1988 to April 1989, then decreased from May 1989 to April 1990 and increased again from May 1990 to July 1991 (NOAA, 1987-1991) (fig. 2a; KWMF: $p < 0.05$), all in relation to remnant ENSO 1986-1987 effects (Philander, 1990; Glynn, 1993; González, 1993a, b), the La Niña incidence (Philander, 1990; González, 1993b) and the presence of a warm anomaly at the mouth of the Gulf of California. Apparently, weak tide flow intensities favoured the residence of ENSO warm waters from June 1988 to April 1989 (fig. 2a; KW: $p < 0.05$), whilst the increase from May 1990 to July 1991 may have hastened the substitution of La Niña temperate waters by the warm waters located at the mouth of the gulf (fig. 2a; KW: $p < 0.05$). Periodic changes in sea surface temperature proved the existence of two seasons, a warm one from May to October and a temperate one from November to April (figs. 2a, 3; autocorrelation: $p < 0.05$), both related to the entrance and retirement of tropical waters (Álvarez-Borrego and Schwartzlose, 1979; Aurióles *et al.*, 1989; Torres, 1993; Santamaría-del Ángel *et al.*, 1994).

The evidence indicates that the annual and seasonal oceanographic processes described are linked to changes in water turbidity, nutrient (nitrites, nitrates, phosphates and silicates) concentration and phytoplankton density, and with cetacean food availability in the bay. Water transparency was poor during temperate periods, such as La Niña (May 1989 to April 1990) and from November to April, the temperate season (fig. 2a; KWMF: $p < 0.05$). There is no information on nutrient concentration and

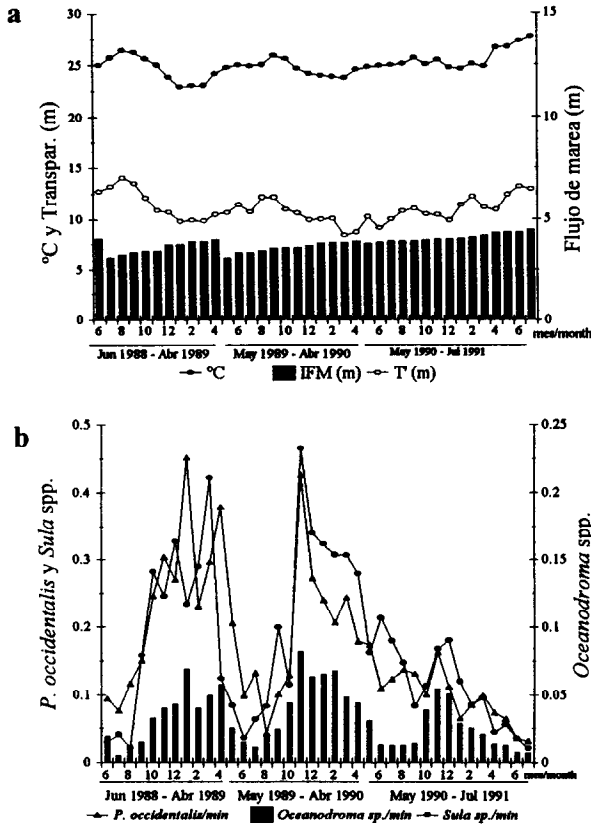


Figura 2. Series anuales y cambio estacional de: a) temperatura del agua (°C), transparencia del agua (m) e intensidad de flujo de marea (m); b) indicadores de disponibilidad de alimento para cetáceos, *Pelecanus occidentalis* y *Sula* spp. (clupeidos) y *Oceanodroma* spp. (eufausiidos).

Figure 2. Annual series and seasonal change of: a) sea surface temperature (°C), water transparency (m) and tidal flux intensity (m); b) indicators of food availability for cetaceans, *Pelecanus occidentalis* and *Sula* spp. (clupeoid fish) and *Oceanodroma* spp. (euphausiids).

del agua fue significativamente menor en los periodos templados, como La Niña (mayo 1989 a abril 1990) y la estación templada de noviembre a abril (fig. 2a; KWMF: $p < 0.05$). No existe información contemporánea sobre la concentración de nutrientes y densidad fitoplanctónica para el periodo de estudio. Sin embargo, estacionalmente, ambas variables muestran valores superiores en la estación templada (Castro-Aguirre *et al.*, 1984; Nieto-García y García-Pámanes, 1991; E. Nieto-García, Lab. Oceanografía, UABCS, Apdo. 19-B, La Paz, B.C.S., México, comunicación personal).

phytoplankton density for our study period, but both prove to be high during the temperate season (Castro-Aguirre *et al.*, 1984; Nieto-García and García-Pámanes, 1991; E. Nieto-García, Lab. Oceanografía, UABCS, Apdo. 19-B, La Paz, B.C.S., Mexico, personal communication).

Coincidentally, indicators of cetacean food availability denote that zooplankton and clupeoid availability was higher at temperate periods, such as La Niña (May 1989 to April 1990) and the November to April temperate season (fig. 2b; KWMF: $p < 0.05$). This is confirmed by previous reports on annual and

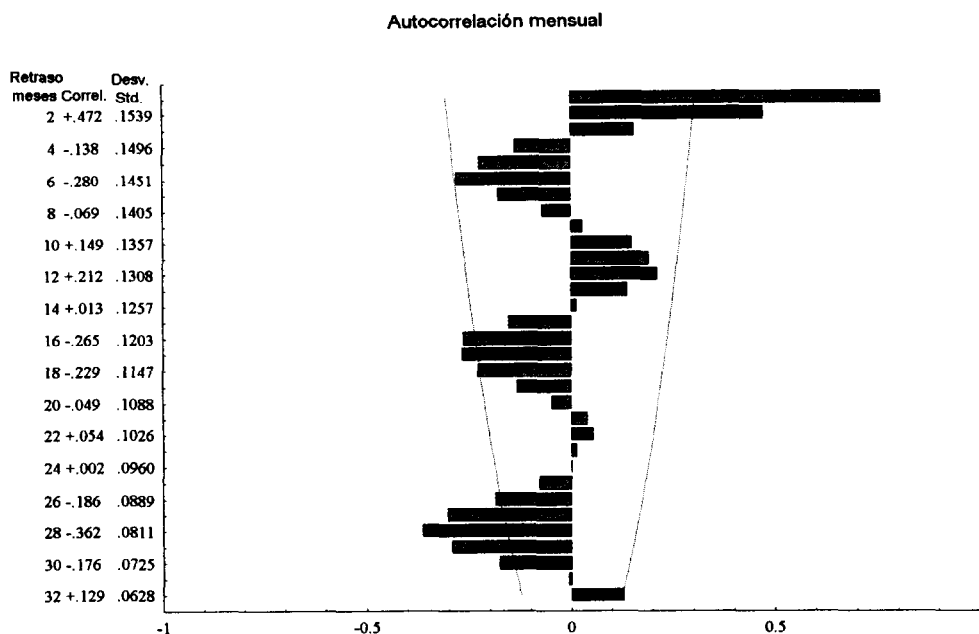


Figura 3. Análisis de la periodicidad del cambio estacional de la temperatura del agua (seis meses) en la Bahía de La Paz, B.C.S.

Figure 3. Analysis of the periodic seasonal changes in sea surface temperature (six months) at Bahía de La Paz, B.C.S.

Coincidiendo con lo descrito, los indicadores señalaron que la disponibilidad de alimento (zooplancton y clupeiformes) fue mayor en los periodos templados, como La Niña (mayo 1989 a abril 1990) y la estación templada (noviembre a abril) (fig. 2b; KW MF: $p < 0.05$). El resultado se respalda con informes previos sobre la disponibilidad anual y estacional de eufáusidos (Gendron, 1992b; Caraveo, 1991) y con estimaciones contemporáneas de la abundancia de clupeidos en la Bahía de La Paz y provincia inferior del Golfo de California. Así, la captura anual y biomasa reproductora de clupeidos fue superior de junio 1988 a abril 1989 y de mayo 1989 a abril 1990, y se desplomó al repuntar la temperatura superficial de mayo 1990 a julio 1991 (Santos, 1992; González-Navarro *et al.*, 1993; Hinojosa *et al.*, 1993). Además, la abundancia de clupeidos fue mayor

seasonal euphausiid abundance (Gendron, 1992b; Caraveo, 1991) and contemporaneous clupeoid abundance estimations for Bahía de La Paz and the lower Gulf of California. Thus, annual clupeoid captures and reproductive biomass were high from June 1988 to April 1989 and from May 1989 to April 1990, and collapsed during the increase in water temperature from May 1990 to July 1991 (Santos, 1992; González-Navarro *et al.*, 1993; Hinojosa *et al.*, 1993). Also, clupeoid abundance was greater during the temperate season (González-Navarro *et al.*, 1993; Hinojosa *et al.*, 1993).

The above indicates that at Bahía de La Paz, nutrient concentration, productivity and food availability follow definite patterns determined by specific oceanographic processes. The seasonal pattern of nutrient and coupled phytoplankton concentrations, as well as food

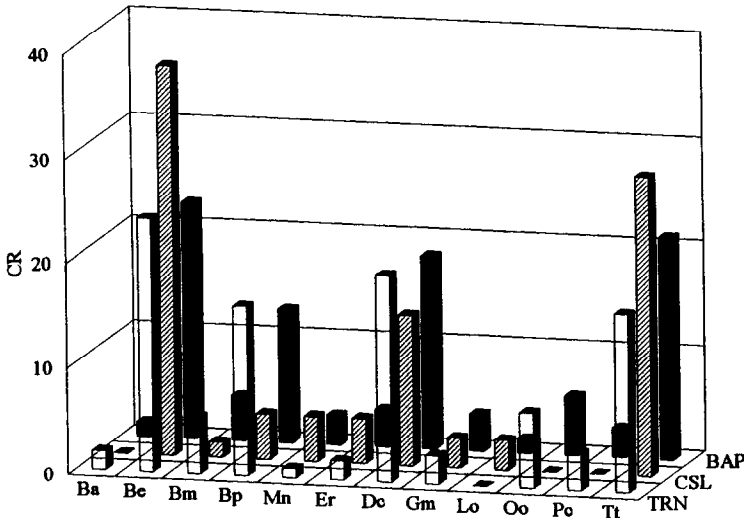


Figura 4. Cobertura relativa específica espacial y temporal (CR) de cetáceos en la Bahía de La Paz, B.C.S. (TRN = zona transicional; CSL = Canal de San Lorenzo; BAP = Bahía de La Paz).

Figure 4. Specific relative coverage (CR) of cetaceans at Bahía de La Paz, B.C.S. (TRN = transitional zone; CSL = Canal de San Lorenzo; BAP = Bahía de La Paz).

Ba: *Balaenoptera acutorostrata*, Be: *B. edeni*, Bm: *B. musculus*, Bp: *B. physalus*, Mn: *Megaptera novaeangliae*, Er: *Eschrichtius robustus*, Dc: *Delphinus capensis*, Gm: *Globicephala macrorhynchus*, Lo: *Lagenorhynchus obliquidens*, Oo: *Orcinus orca*, Pc: *Pseudorca crassidens*, Tt: *Tursiops truncatus*.

en la estación templada (González-Navarro *et al.*, 1993; Hinojosa *et al.*, 1993).

Lo anterior indica que en la Bahía de La Paz la productividad y disponibilidad espacial y temporal de alimento siguen un patrón definido, determinado por la influencia de procesos oceanográficos. El patrón estacional de la concentración de nutrientes, productividad consecuente, y de la disponibilidad de alimento para los cetáceos se mantiene, pero su magnitud puede cambiar entre años por la influencia de fenómenos oceanográficos de gran escala.

Variación de la estructura de la comunidad de cetáceos

La comparación de la cobertura relativa espacial y temporal entre las especies indica que la riqueza específica a lo largo del estudio fue elevada (seis mysticetos y seis odontocetos),

availability prevail, but their magnitude could change among years due to the influence of great scale oceanographic phenomena.

Variation of cetacean community structure

The spatiotemporal coverage of cetacean species indicates that species richness was high throughout the study (six mysticetes and six odontocetes). However, the community was not very diverse due to the predominance of certain species (fig. 4). In descending order, Bryde's whale (*Balaenoptera edeni*), the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*), the long-beaked common dolphin (*Delphinus capensis*) (Heyning and Perrin, 1994), and the fin whale (*Balaenoptera physalus*) dominated the community, due to the extended space and temporal coverage of the species. The remaining cetacean species showed a modest or very reduced

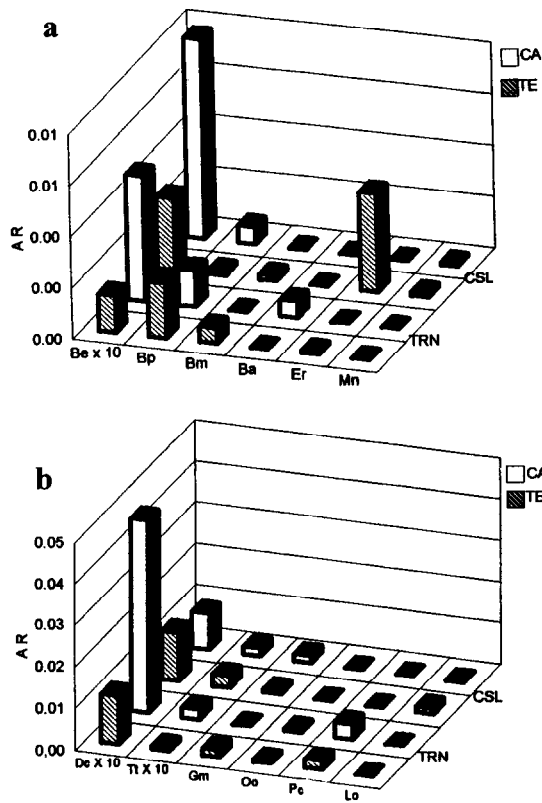


Figura 5. Abundancia relativa (AR) estacional y local de los cetáceos en la Bahía de La Paz, B.C.S. (CA = estación cálida; TE = estación templada; TRN = zona transicional; CSL = Canal de San Lorenzo).

Figure 5. Seasonal and local cetacean relative abundance (AR) at Bahía de La Paz, B.C.S. (CA = warm season; TE = temperate season; TRN = transitional zone; CSL = Canal de San Lorenzo).

a) Ba: *Balaenoptera acutorostrata*, Be: *B. edeni*, Bm: *B. musculus*, Bp: *B. physalus*, Mn: *Megaptera novaeangliae*, Er: *Eschrichtius robustus*.

b) Dc: *Delphinus capensis*, Gm: *Globicephala macrorhynchus*, Lo: *Lagenorhynchus obliquidens*, Oo: *Orcinus orca*, Pc: *Pseudorca crassidens*, Tt: *Tursiops truncatus*.

pero que la comunidad en si no fue muy diversa debido a la predominancia de ciertas especies (fig. 4). En orden descendente, el rorcual tropical (*Balaenoptera edeni*), el tursión (*Tursiops truncatus*), el delfin común de rostro largo (*Delphinus capensis*) (Heyning y Perrin, 1994) y el rorcual común (*Balaenoptera physalus*) dominaron la comunidad respecto a la cobertura espacial y temporal de otros cetáceos, que fue modesta o reducida (fig. 4). Las diferencias de

relative coverage (fig. 4). Relative coverage differences among species are indicative of their different abundance, strong or slight fidelity to the area, intensity of their migration movements, and the balance between the number of individuals that enter or leave the area. Their important spatiotemporal coverage, besides changes in the relative abundance and distribution of *B. edeni*, *B. physalus*, *D. delphis* and *T. truncatus* (figs. 5a-b, 8a-b), denoted their role

cobertura entre las especies son indicio de su distinta abundancia, mayor o menor fidelidad al área y del balance entre el número de individuos que ingresan y salen de la misma. La cobertura espaciotemporal y abundancia significativamente mayor de los mysticetos *B. edeni* y *B. physalus*, y de los odontocetos *D. capensis* y *T. truncatus*, así como los cambios mensuales y estacionales en su distribución y abundancia (figs. 5a-b, 8a-b), indican que estas especies tienen un papel importante como determinantes del cambio de la comunidad de cetáceos en la Bahía de La Paz.

Por otro lado, algunas especies se presentaron con mayor frecuencia en una estación determinada y se distribuyeron preferentemente en una de las dos zonas ecológicas (CSL o TRN). *Balaenoptera edeni* fue más abundante en la estación cálida y se distribuyó preferentemente en CSL (fig. 5a). *Balaenoptera physalus* se presentó todo el año, se distribuyó principalmente en TRN y su abundancia no cambió entre estaciones (fig. 5a); sin embargo, la serie anual muestra que su abundancia aumenta ligeramente en marzo y repunta significativamente en mayo (fig. 8a), lo que indica que un grupo ingresa a la bahía en dos pulsos espaciados o que dos grupos distintos ocupan la bahía en secuencia. Comparativamente, los mysticetos menos abundantes, como *Balaenoptera musculus*, *Megaptera novaeangliae* y *Eschrichtius robustus*, fueron más abundantes en la estación templada, cuando ingresan a la bahía durante sus marcadas migraciones (fig. 5a). Finalmente, *Balaenoptera acutorostrata* se presentó esporádicamente en la transición entre las estaciones cálida y templada (figs. 5a, 8a).

Entre los odontocetos, *D. capensis* se presentó todo el año, preferentemente en TRN, y fue más abundante en la estación cálida, mientras que *T. truncatus* fue residente anual y ligeramente más abundante en la estación cálida. Su abundancia fue mayor en CSL en la estación templada y en TRN en la estación cálida (fig. 5b), indicando que los individuos de la especie se desplazan hacia aguas más profundas durante el verano, como ocurre en otras áreas del Golfo de California (Ballance, 1990). Lo anterior contrasta con la acentuada fidelidad al área que presenta *T. truncatus* en aguas someras

as determinants of cetacean community change at Bahía de La Paz.

Some species were sighted more frequently in certain seasons or were preferentially distributed in a certain zone (CSL or TRN). The relative abundance of *B. edeni* was high during the warm season and at CSL (fig. 5a). Comparatively, *B. physalus* was present all year long, especially at TRN and its abundance did not show significant changes between stations (fig. 5a). However, it is interesting that the monthly series of relative abundance of *B. physalus* showed two spaced and evident peaks (fig. 8a), suggesting that one group of organisms enters the bay in two different periods, or that two different groups occupy the bay consecutively. In contrast, *Balaenoptera musculus*, *Megaptera novaeangliae* and *Eschrichtius robustus* proved to be less common, but were more abundant in the temperate season when they arrive at the bay during their marked migrations (fig. 5a). Finally, *Balaenoptera acutorostrata* was a sporadic visitor at the bay during the transition between the warm and temperate seasons (figs. 5a, 8a).

Among the odontocetes, *D. capensis* showed an annual residence and was more abundant during the warm season and at TRN. *Tursiops truncatus* also showed an annual residence. It was interesting that its abundance was high at CSL during the temperate season and at TRN during the warm one (fig. 5b). This suggests that individuals of the species move toward deeper waters during the summer, as in other areas of the Gulf of California (Ballance, 1990), and diverge from the strong site fidelity shown by *T. truncatus* in protected waters of Florida, Texas, Australia and the southwestern portion of Bahía de La Paz (Acevedo, 1989; Shane, 1990; Crokeron, 1990; J. De la Cruz, UABCS, Apdo 19-B, La Paz, B.C.S., Mexico, personal communication). This suggests that two *T. truncatus* ecotypes inhabit the waters of the bay, as occurs in Florida (Hersch and Duffield, 1990).

The remaining odontocetes were sporadic visitors at the bay and some, like the white sided dolphin (*Lagenorhynchus obliquidens*), are present exclusively during the temperate season (fig. 5b; Aurioules *et al.*, 1989).

de Florida, Texas, Australia y el sureste de la Bahía de La Paz (Acevedo, 1989; Shane, 1990; Crokeron, 1990; J. De la Cruz, UABCS, Apdo. 19-B, La Paz, B.C.S., México, comunicación personal). Esto último indica que dos ecotipos habitan las aguas de la bahía, como ocurre en las aguas de Florida (Hersch y Duffield, 1990).

Finalmente, el resto de los odontocetos son visitantes esporádicos en la bahía y algunos, como el delfín de costados blancos (*Lagenorhynchus obliquidens*), se presentan solo en la estación templada (fig. 5b) (Aurioles *et al.*, 1989).

También en otras áreas del Golfo de California, *D. capensis*, *T. truncatus*, *B. edeni* y *B. physalus* se identificaron como elementos comunitarios importantes, dados sus distintos patrones de migración y residencia estacional y anual. Sin embargo, en el Canal de Ballenas, la abundancia relativa de *B. edeni* y *B. physalus* mostró cambios estacionales mucho más marcados y en relación con la disponibilidad del recurso alimenticio (Tershy *et al.*, 1990, 1991).

Comparativamente, en la Bahía de La Paz, aunque la disponibilidad de alimento cambió anual y estacionalmente, asociada con distintos procesos oceanográficos (e.g., Caraveo, 1991; Gendron, 1992b; González-Navarro *et al.*, 1993; Hinojosa *et al.*, 1993), y aunque la mayoría de las especies de cetáceos fueron en mayor o menor grado más abundantes en la estación templada, la diversidad de la comunidad no exhibió un patrón de cambio correspondiente a cambios anuales o estacionales (fig. 6a, b; *S* y *H'*: KWMF $p > 0.05$).

Las series interanual e interestacional de la diversidad de cetáceos muestran que la misma mostró cambios significativos en la transición entre condiciones oceanográficas anuales (e.g., La Niña a La Niña-Anomalía; fig. 6a, b) y estacionales (mayo-octubre a noviembre-abril; fig. 7). Así, a escala anual, la caída más importante de la diversidad de cetáceos se dio en la transición entre la estación templada de La Niña y la estación cálida del periodo de la anomalía (fig. 6a, b; *S* y *H'*: KWMF $p < 0.05$). Análogamente, la diversidad fue alta y temporalmente estable hacia el final de la estación templada (febrero a abril) e inicio (mayo) y final (octubre) de la estación cálida (fig. 7). Los

Also, in other areas of the Gulf of California, such as Canal de Ballenas, *D. capensis*, *T. truncatus*, *B. edeni* and *B. physalus* were important cetaceans. Their different migration patterns and annual and seasonal residence induced important changes in the cetacean community structure. However, the relative abundance of *B. edeni* and *B. physalus* showed more marked seasonal changes, closely related to food availability (Tershy *et al.*, 1990, 1991).

Comparatively, although food availability showed definite annual and seasonal oceanographic changes at Bahía de La Paz (e.g., Caraveo, 1991; Gendron, 1992b; González-Navarro *et al.*, 1993; Hinojosa *et al.*, 1993), and even though most cetacean species showed high relative abundance during the temperate season, cetacean diversity did not show analogous annual or seasonal changes (fig. 6a, b; *S* and *H'*: KWMF $p > 0.05$).

Interannual and interseasonal cetacean diversity time series show that the parameter presented significant changes in transitional periods between major annual (e.g., La Niña to La Niña-Anomaly; fig. 6a, b) and seasonal (May-October to November-April; fig. 7) oceanographic conditions. Annually, the most important decrease of cetacean diversity was recorded at the transition between La Niña temperate season and La Niña-Warm Anomaly (fig. 6a, b; *S* and *H'*: KWMF $p < 0.05$). Seasonally, cetacean diversity was higher towards the end (February to April) of the temperate season, and at the beginning (May) and end (October) of the warm season (fig. 7). Diversity indexes were sensitive to different natures of community changes, even at very reduced time scales (month); thus, although the dominance of *B. edeni*, *B. physalus*, *D. capensis* and *T. truncatus* (fig. 8a, b) produced unequal distribution of total cetacean abundance among the species in May (high *E'* values; fig. 8c), the compensatory effect of high species richness (nine species) (fig. 8a-c) produced high cetacean diversity (fig. 7). Comparatively, the decrease in cetacean diversity from June to September (fig. 7) followed a significant reduction in species richness (an average of four species), although a moderate distribution of total cetacean relative abundance among such

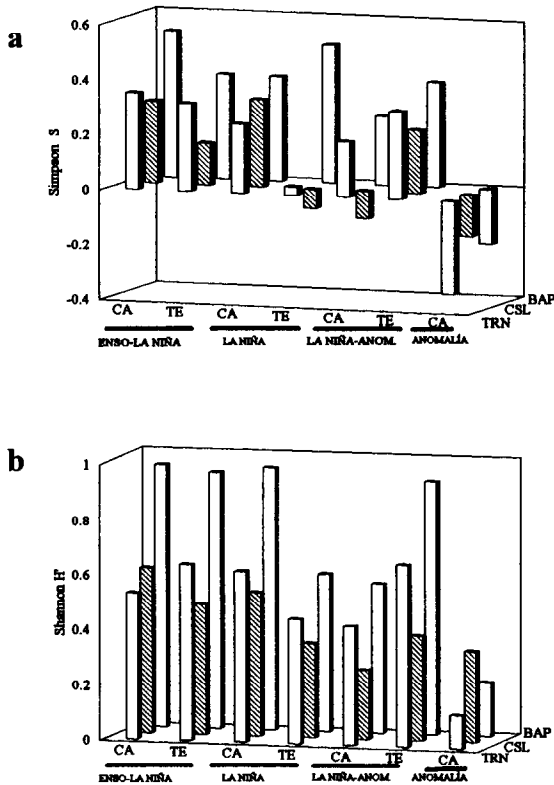


Figura 6. Secuencia interanual de la diversidad de cetáceos en La Bahía de La Paz, B.C.S.: a) índice de Simpson y b) índice de Shannon (CA = estación cálida; TE = estación templada; TRN = zona transicional; CSL = Canal de San Lorenzo; BAP = Bahía de La Paz).

Figure 6. Interannual sequence of cetacean diversity at Bahía de La Paz, B.C.S.: a) Simpson index and b) Shannon index (CA = warm season; TE = temperate season; TRN = transitional zone; CSL = Canal de San Lorenzo; BAP = Bahía de La Paz).

índices utilizados fueron sensibles a distintas naturalezas de cambio comunitario. En mayo, aunque la dominancia de *B. edeni*, *B. physalus*, *D. capensis* y *T. truncatus* (fig. 8a, b) resultó en una distribución poco equitativa de la abundancia relativa total entre las especies registradas (valores altos de E' , fig. 8c), la riqueza fue tan elevada (nueve especies) (fig. 8a-c) que su efecto compensatorio se tradujo en valores altos de diversidad (fig. 7). Comparativamente, el descenso de la diversidad de junio a septiembre (fig. 7) obedeció principalmente a la gran disminución de la riqueza específica (cuatro especies en promedio) y a la distribución

species took place (fig. 8a-c). In contrast, cetacean diversity increased in October (fig. 7) due to an increase in species richness ($n = 7$) and to the even distribution of total cetacean abundance among the species (fig. 8a-c). Also, the decrease in cetacean diversity from November to January (fig. 7) was associated with the decrease in species richness (six species on average) and in their relative abundance, despite the even distribution of total cetacean abundance among such species. Finally, a dramatic recovery of cetacean diversity took place from February to April (fig. 7), when species richness and total cetacean abundance increased

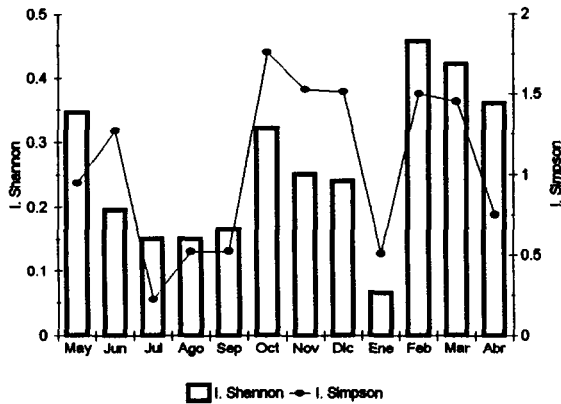


Figura 7. Secuencia anual del cambio de la diversidad de cetáceos en la Bahía de La Paz, B.C.S.
Figure 7. Annual sequence of change in cetacean diversity at Bahía de La Paz, B.C.S.

moderada de la abundancia relativa total entre las especies registradas (fig. 8a-c). En contraste, el repunte de la diversidad en octubre (fig. 7) se debió al aumento en la riqueza de especies ($n = 7$) y a que la abundancia relativa total se distribuyó más equitativamente (fig. 8a-c), mientras que la disminución de la diversidad de noviembre a enero (fig. 7) se debió al descenso de la riqueza (seis especies en promedio) y de la abundancia relativa de cada especie, no obstante que, a causa de esto, la abundancia relativa total se distribuyó con mayor equidad. Como referencia culminante resalta el repunte de la diversidad de febrero a abril (fig. 7), cuando la riqueza de especies aumenta nuevamente en el área con el arribo de misticetos y odontocetos migratorios, como *B. musculus*, *M. novaeangliae*, *E. robustus* y *L. obliquidens* (fig. 8a-c) (Aurioles *et al.*, 1989). Esto indica que cuando no predominan las condiciones cálidas o templadas en la Bahía de La Paz, la menor abundancia de las especies dominantes, como *B. edeni* y *D. capensis*, coincide con el aumento en abundancia de especies de afinidad templada (*B. musculus*, *M. novaeangliae*, *E. robustus* y *L. obliquidens*) o de afinidad tropical (*Globicephala macrorhynchus* y *Pseudorca crassidens*). Esto favorece el aumento de la riqueza específica, una distribución más equitativa de la abundancia total entre las especies y, consecuentemente, una mayor diversidad.

due to the arrival of migrating species, such as *B. musculus*, *M. novaeangliae*, *E. robustus* and *L. obliquidens* (fig. 8a-c) (Aurioles *et al.*, 1989). This shows that when environmental conditions at Bahía de La Paz are not markedly temperate or warm, the decrease in abundance of dominant species like *B. edeni* and *D. capensis* coincides with the increase in abundance of temperate (*B. musculus*, *M. novaeangliae*, *E. robustus* and *L. obliquidens*) and tropical (*Globicephala macrorhynchus* and *Pseudorca crassidens*) species. This enhances species richness and the even distribution of total relative cetacean abundance among species, thus promoting high cetacean diversity.

The above and the fact that significant changes in cetacean diversity were documented at smaller time and space scales, corresponding to the interaction of particular annual, seasonal and zone conditions (fig. 6a, b; KWMF $p < 0.05$), indicate that, at Bahía de La Paz, cetacean abundance and species substitution rates are high. Although species richness was high during the last year of the study, from May 1990 to July 1991, a period characterized by warm waters and low food availability (fig. 2a, b) (Urbán *et al.*, 1990; Urbán, 1993; Urbán *et al.*, 1993), cetacean diversity acquired negative (S) or very reduced (H') values due to the frequent recording of null (-0.5) abundance (fig. 6a, b). Conditions were so unfavourable

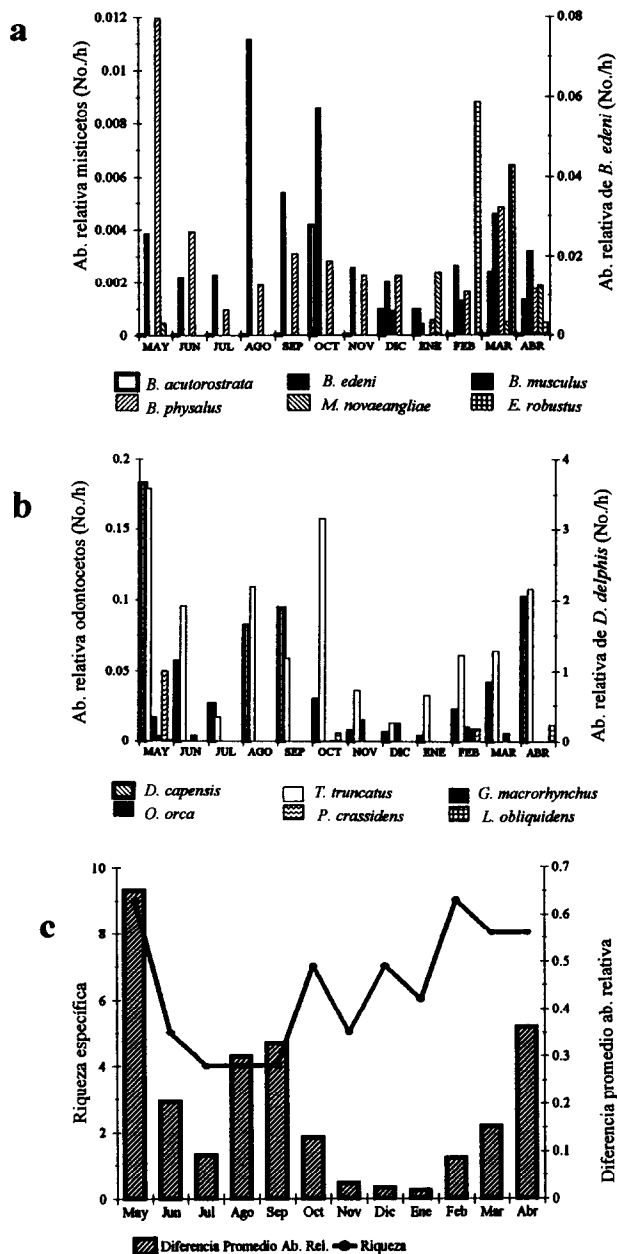


Figura 8. Secuencia anual del cambio de la abundancia relativa de a) mysticetos, b) odontocetos y c) la distribución de la abundancia total (E') respecto a la riqueza específica de cetáceos en la Bahía de La Paz, B.C.S.

Figure 8. Annual sequence of change in the relative abundance of a) mysticetes, b) odontocetes and c) distribution of total abundance (E') related to cetacean species richness in Bahía de La Paz, B.C.S.

Lo anterior y el que los cambios significativos de la diversidad se presentaran a una menor escala espacial y temporal, correspondiente a la interacción de condiciones anuales, estaciones y locales particulares (fig. 6a, b; KWMF $p < 0.05$), constata que, en la Bahía de La Paz, la tasa de cambio de abundancia y de sustitución de especies es intensa. Así, aunque la riqueza específica fue alta en el último año de estudio, de mayo 1990 a julio 1991, un periodo de agua cálida y baja disponibilidad de alimento (fig. 2a, b) (Urbán *et al.*, 1990; Urbán, 1993; Urbán *et al.*, 1993), la diversidad adquirió valores negativos (S) o muy reducidos (H') por el registro frecuente de abundancias nulas (-0.5) (fig. 6a, b). Las condiciones fueron tan desfavorables que la abundancia de especies dominantes (a cuyo cambio es sensible S), como *B. edeni*, declinó significativamente (Flores, 1994). En la Bahía de La Paz, el descenso de la diversidad de cetáceos acoplado con temperaturas altas, complementa lo encontrado en el Canal de Ballenas, donde la diversidad de cetáceos aumentó con el incremento en la temperatura del agua durante ENSO 1982-1983 (Tershy *et al.*, 1991). Estos resultados apoyan la observación de que los cetáceos abandonan sus zonas de distribución en el sur del Golfo de California, desplazándose hacia su porción norte e ingresando a zonas productivas, como el Canal de Ballenas, cuando aguas tropicales pobres ocupan la provincia del golfo inferior.

El que la diversidad de cetáceos no cambie de manera significativa anual y estacionalmente indica que existe una sustitución de especies correspondiente y cambios en la distribución de la abundancia relativa total entre las especies de cetáceos que llegan a ocupar la bahía, especialmente si se considera la distinta afinidad geográfica de las especies que integran la comunidad de cetáceos en la Bahía de La Paz. Lo anterior implica una tasa de cambio comunitario muy elevada para el Pacífico oriental (véase a Leatherwood *et al.*, 1988). El que los valores de diversidad derivaran de distintos tamaños de muestra impide discutir con mayor detalle la observación (Krebs, 1985). Si la diferencia es biológicamente válida, la riqueza elevada y el cambio espacial y temporal de la diversidad de cetáceos en la Bahía de La Paz se

that dominant species abundance (to which S is sensitive), like that of *B. edeni*, declined markedly (Flores, 1994). The decrease in cetacean diversity coupled to high water temperatures complement contrasting results recorded at Canal de Ballenas, where cetacean diversity increased with the rise in water temperature during ENSO 1982-1983 (Tershy *et al.*, 1991). Our results support the observation that when poor tropical waters enter the lower Gulf of California province, cetaceans move northwards to occupy productive zones, like Canal de Ballenas.

The fact that cetacean diversity did not change annually or seasonally at Bahía de La Paz indicates a substitution of corresponding species and a redistribution of total cetacean relative abundance among those species that occupy the bay. This is evident, especially when we consider the distinct geographical affinities of those cetacean species that integrate the community at Bahía de La Paz, and indicates the existence of a very high rate of cetacean species substitution and, thus, cetacean community change in this area of the Oriental Pacific (see Leatherwood *et al.*, 1988). However, cetacean diversity values were obtained from samples of different size, preventing a more detailed comparison of our results (Krebs, 1985). If such results turn out to be biologically valid, the high cetacean species richness and cetacean community change found at Bahía de La Paz can be explained by Connell's (1978) "intermediate ecological disturbance" hypothesis. At the transition between annual or seasonal oceanographic conditions, environmental conditions favour the presence of numerous cetacean species, among which total cetacean relative abundance is distributed more evenly. Comparatively, at annual and seasonal time scales, environmental conditions could become so unfavourable that even dominant cetacean species tend to abandon the area.

CONCLUSIONS

Ecological conditions at Bahía de La Paz showed important changes due to the effect of seasonal oceanographic processes. This effect on the productivity and cetacean food

pueden explicar con la hipótesis de "disturbio ecológico intermedio" (Connell, 1978); según ésta, las condiciones ambientales presentes en la transición entre las condiciones oceanográficas anuales y estacionales que afectan a la bahía, favorecen la presencia de un mayor número de especies de cetáceos entre las que la abundancia total se distribuye equitativamente. Comparativamente, los cambios anuales y estacionales pueden llegar a ser tan drásticos que incluso las especies que caracterizan a la comunidad pueden abandonarla.

CONCLUSIONES

Las condiciones ecológicas en la Bahía de La Paz muestran cambios regidos por procesos oceanográficos de escala estacional, cuyo efecto sobre la productividad y disponibilidad de alimento para los cetáceos puede verse magnificado por fenómenos oceanográficos de gran escala, como ENSO y La Niña.

A partir de la escala anual, es aparente que la riqueza específica de cetáceos en la bahía llega a ser alta. Sin embargo, la diversidad de la comunidad de cetáceos no corresponde a dicha riqueza a escala anual y estacional debido a la predominancia de una o dos especies de misticetos y odontocetos, que mantienen una abundancia relativa superior y una residencia espacial y temporal más estable en el área.

En la Bahía de La Paz, la interacción a menor escala de condiciones oceanográficas anuales, estacionales y locales, determina que espacial y temporalmente exista una heterogeneidad ambiental apreciable, que llega a inducir cambios importantes en la estructura y metabolismo de la comunidad de cetáceos, como ocurre en otras áreas del Golfo de California. Es a esta escala en la que se aprecia una asociación estrecha entre la abundancia y diversidad de las especies con la disponibilidad de alimento.

Los cambios significativos en la estructura de la comunidad de cetáceos en la Bahía de La Paz mostraron un desfase respecto a los cambios oceanográficos estacionales y anuales mediados por ENSO y La Niña, siendo más compleja en las etapas transitorias de tales cambios.

availability could be magnified by the effect of great scale oceanographic phenomena, such as ENSO and La Niña.

The annual scale shows that cetacean species richness at Bahía de La Paz is high. However, cetacean community diversity does not correspond to such wealth at the annual and seasonal scale, due to the predominance of one or two mysticete and odontocete species that maintain a superior abundance and a more extended residence in the area.

At Bahía de La Paz, the interaction of annual, seasonal and local oceanographic conditions determines high environmental heterogeneity, which induces important changes in the cetacean community structure and metabolism, as in other areas of the Gulf of California. It is at such time and space scales that a narrow association between cetacean species richness and diversity, with food availability, may be appreciated.

Significant changes in the cetacean community structure at Bahía de La Paz show a lag with respect to seasonal and annual oceanographic changes like ENSO and La Niña, being more complex in the transitory stages of such time scales.

The speed and intensity of changes in oceanographic conditions, especially during abnormal conditions, lead to significant and almost instantaneous changes in the cetacean community structure, favouring the coincidence of tropical and temperate species or determining the exodus of cetaceans, including the dominant species, when the conditions become unfavourable.

Cetacean species richness and diversity at Bahía de La Paz can be interpreted according to the intermediate ecological disturbance hypothesis, when dynamic environmental variations favour one of the highest cetacean species richness and community change in the Eastern Tropical Pacific.

ACKNOWLEDGEMENTS

We wish to thank DGICSA, CONACYT, SEDUE, Antonio Trujillo O., Oscar Delgado G., Eduardo Santamaría D., Lorenzo Rojas B.,

La intensidad y velocidad de cambio de las condiciones oceanográficas, especialmente durante condiciones anómalas, llegan a producir cambios instantáneos y significativos en la estructura comunitaria de los cetáceos, ya sea favoreciendo la coincidencia de especies de afinidad tropical y templada o bien determinando el éxodo, incluso de las especies dominantes, cuando las condiciones son desfavorables.

La riqueza y diversidad de cetáceos en la Bahía de La Paz puede interpretarse según la hipótesis de disturbio ecológico intermedio, cuando el cambio ambiental favorece una riqueza y tasa de cambio comunitario de las más elevadas en el Pacífico oriental tropical.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos hacer patente nuestro agradecimiento a DGICSA, CONACYT, SEDUE, Antonio Trujillo O., Oscar Delgado G., Eduardo Santamaría D., Lorenzo Rojas B., Héctor Reyes B., Carmen Rodríguez M., Raquel Hidalgo G., Gabriela Anaya R., Edna Sánchez C., Silvia Ramírez T. y Lucrecia Tello B., así como al personal del proyecto de mamíferos marinos de la Universidad Autónoma de Baja California Sur y a David Auriolos, Omar Vidal y un revisor anónimo por sus valiosas indicaciones y comentarios.

REFERENCIAS

- Acevedo, G.A. (1989). Uso del área por el tursión (*Tursiops truncatus*) en la Ensenada de La Paz, durante el verano de 1987. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California Sur, México, 70 pp.
- Álvarez-Borrego, S. (1983). Gulf of California. In: B.H. Ketchum (ed.), *Estuaries and Enclosed Seas*. Elsevier, Amsterdam, pp. 427-449.
- Álvarez-Borrego, S. and Schwartzlose, R.A. (1979). Water masses of the Gulf of California. *Ciencias Marinas*, 6(1, 2): 43-63.
- Anderson, D.W. (1991). The California brown pelican: food supplies fishing and conservation. Resúmenes: III Congreso de Investigadores del Mar de Cortez, A.C. Guaymas, Sonora, abril 1991.
- Héctor Reyes B., Carmen Rodríguez M., Raquel Hidalgo G., Gabriela Anaya R., Edna Sánchez C., Silvia Ramírez T. and Lucrecia Tello B., as well as the personnel from the marine mammals project at the Universidad Autónoma de Baja California Sur, and David Auriolos, Omar Vidal and an anonymous referee for their valuable suggestions and comments.
- English translation by the authors.
-
- Anderson, D.W., Briggs, K.T. and Daghir, E. (1987). Environmental correlates of distribution of storm petrels in the Gulf of California. *Abstract. Pac. Seabird Group Bull.*, 14(1): 23.
- Auriolos, D.G., Gallo-Reynoso, J.P., Muñoz, E.L. y Ejido, J.V. (1989). El delfín de costados blancos (*Lagenorhynchus obliquidens*, Gill 1985) (Cetacea: Delphinidae) residente estacional en el suroeste del Golfo de California, México. *Anales Inst. Biol., UNAM, Ser. Zool.*, 60(3): 459-472.
- Ballance, L.T. (1990). Residence patterns, group organisation and surfacing associations of bottlenose dolphins in Kino Bay, Gulf of California, Mexico. In: S. Leatherwood and R.R. Reeves (eds.), *The Bottlenose Dolphin*. Academic Press, pp. 267-283.
- Cairns, D.K. (1987). Seabirds as indicators of marine food supplies. *Biol. Oceanogr.*, 5: 261-271.
- Caraveo, P.J. (1991). Hábitos alimenticios de la pierna (*Caulolatilus princeps*, Jenyns, 1842) en la Bahía de La Paz, México. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California Sur, México, 70 pp.
- Castro-Aguirre, J.L., Signoret, M. y Santoyo, H. (1984). Aspectos ecológicos del plancton de la Bahía de La Paz, B.C.S. II. Análisis de variables múltiples. Mem. III Simposium de Biología Marina. Universidad Autónoma de Baja California Sur, pp. 164-184.
- Connell, J.H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199: 1302-1310.

- Crockeron, P.J. (1990). Aspects of the behavioural ecology of inshore dolphins *Tursiops truncatus* and *Sousa chinensis* in Moreton Bay, Australia. In: S. Leatherwood and R.R. Reeves (eds.), *The Bottlenose Dolphin*. Academic Press, pp. 285-293.
- Cruz-Orozco, R., Mendoza, R. y Martínez, C. (1990). Profundidades y formas de la Bahía de La Paz. Geonotas 1, Universidad Autónoma de Baja California Sur.
- Culver, S.J. and Buzas, M.A. (1986). Distribution of recent foraminifera off the North American Pacific coast from California to Baja. *Smithsonian Contr. Mar. Sci.*, No. 28, 634 pp.
- Dunn, O.J. (1964). Multiple contrasts using rank sums. *Technometrics*, (6): 241-252.
- Flores, S. (1994). Utilización ecológica de la Bahía de La Paz, B.C.S., por el rorcal tropical *Balaenoptera edeni* (Cetacea: Balaeopteridae), 1988-1991. Tesis de maestría, Universidad Autónoma de Baja California, México, 93 pp.
- Gaskin, D.E. (1983). *The Ecology of Whales and Dolphins*. Heinemann Editors, London, 459 pp.
- Gendron, D. (1992a). Cambios en la abundancia y composición específica de mamíferos marinos en la Bahía de La Paz en relación al fenómeno ENSO 1992. Resúmenes: IV Congreso de la Asociación de Investigadores del Mar de Cortés. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, B.C., septiembre 1992.
- Gendron, D. (1992b). Population structure and surface swarms of *Nyctiphanes simplex* (Crustacea: Euphasiacea) in the Gulf of California, Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 87: 1-6.
- Gittleman, J.L. (1986). Carnivore brain size, behavioural ecology, and phylogeny. *J. Mamm.*, 67: 23-36.
- Gittleman, J.L. (1989). Carnivore group living: comparative trends. In: J.L. Gittleman (ed.), *Carnivore Behavior Ecology and Evolution*. Cornell Univ. Press, pp. 183-207.
- Glynn, P.W. (1993). Coral reef bleaching in the 1980's and possible correlation with global warming. *TREE*, 6(6): 175-179.
- González, L.I. (1993a). Patrones de temperatura de un año normal, año "Niño" y año "no Niño" del Océano Pacífico templado-tropical de 1950 a 1988. Resúmenes: V Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar. Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, B.C.S., Sept. 27-Oct. 1.
- González, L.I. (1993b). Comparación de eventos "El Niño" entre los hemisferios norte y sur del Pacífico oriental tropical. Resúmenes: V Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar. Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, B.C.S., Sept. 27-Oct. 1.
- González-Navarro, E., Saldierna, R.M., Hernández, M.R., Vera, R.A., González, R.A. y Levy, A.P. (1993). Análisis de la abundancia de larvas de peces en la Bahía de La Paz, B.C.S., México (1990-1991). V Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar. Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, B.C.S., Sept. 27-Oct. 1.
- Hersch, L.S. and Duffield, D.A. (1990). Distinction between Northwest Atlantic offshore and coastal bottlenose dolphins based on hemoglobin profile and morphometry. In: S. Leatherwood and R.R. Reeves (eds.), *The Bottlenose Dolphin*. Academic Press, pp. 129-139.
- Heyning, J.E. and Perrin, W.F. (1994). Evidence of two species of common dolphins (genus *Delphinus*) from the eastern North Pacific. *Contributions in Science, Nat. Hist. Mus. Los Angeles*, 442: 1-35.
- Hinojosa, M.A., González-Navarro, E. y Saldierna, R.M. (1993). Variación en la abundancia de huevos y larvas de la familia Clupeidae en la Bahía de La Paz, B.C.S., México. Resúmenes: V Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar. Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, B.C.S., Sept. 27-Oct. 1.
- Hobson, K.A. and Welch, H.E. (1992). Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using $\gamma^{13}\text{C}$ and $\gamma^{15}\text{N}$ analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, (84): 9-18.
- Instituto de Geofísica, UNAM (1988-1991). Tablas de mareas de Bahía de La Paz y Cabo

- San Lucas, B.C.S. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Jenkyns, H.C. (1982). Paleooceanography of Mesozoic ribbon radiolarites. *Earth Planet Sci. Lett.*, 60(3): 35-375.
- Jiménez, C.M. (1988). Hábitos alimenticios y requerimientos energéticos del pelicano café de la Bahía de La Paz, B.C.S., México. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California Sur, México, 62 pp.
- Krebs, C. (1985). *Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Third edition. Harper & Row Publishers, New York, 678 pp.
- Leatherwood, S., Reeves, R.R., Perrin, W. and Evans, W. (1988). Whales, Dolphins and Porpoises off the North Eastern Pacific and Adjacent Arctic Waters. A guide for their identification. NOAA, 245 pp.
- Magurran, A.E. (1988). *Ecological Diversity and its Measurement*. Croom Helm, London, 167 pp.
- Maxwell, A.E. (1977). *Multivariate Analysis in Behavioral Research*. Chapman and Hall, London, 163 pp.
- Murillo, J.M. (1987). Algunas características paleoceanográficas y cuerpos de agua inferidos a partir del registro micropaleontológico (radiolaria) en la Bahía de La Paz, B.C.S., México. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California Sur, México, 70 pp.
- Nieto-García, E. y García-Pámanes, J. (1991). Nutrientes en la Bahía de La Paz, B.C.S., México. Resúmenes: I Jornada Académica del Depto. de Biología Marina. Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, B.C.S., octubre 1991.
- NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration) (1987-1991). Pacific coast oceanographic analysis. NOAA Bull.
- Obeso, M.N. (1986). Propagación de la constituyente M2 de la marea en la Bahía de La Paz, B.C.S., México, mediante un modelo bidimensional hidrodinámico numérico. Tesis de maestría, CICIMAR, IPN, La Paz, B.C.S., México, 123 pp.
- Otnes, K.R. and Enochson, L. (1978). *Applied Time Series Analysis*. John Wiley & Sons, New York, 450 pp.
- Pérez, A.A. (1991). Hábitos alimenticios de dos especies simpátricas del género *Sula* durante su periodo reproductivo en Isla San Pedro Mártir, Golfo de California. Resúmenes: I Jornada Académica del Depto. de Biología Marina. Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, B.C.S., octubre 1991.
- Philander, S.G. (1990). El Niño, La Niña and the Southern Oscillation. Academic Press, 293 pp.
- Phleger, F.B. (1963). Oceanografía física y ecología de los foraminíferos del Golfo de California. *Bol. Soc. Geol. Mex.*, 26(2): 75-84.
- Pielou, E.C. (1977). *Mathematical Ecology*. Wiley-Interscience, New York, 165 pp.
- Roden, G.I. (1964). Oceanographic aspects of the Gulf of California. *Am. Assoc. Pet. Geol. Mem.*, 3: 90-121.
- Salinas, M. y Bourillón, L. (1988). Taxonomía y distribución de los mamíferos marinos de Bahía de Banderas, Jal., México. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México, 211 pp.
- Santamaría-del Ángel, E., Álvarez-Borrego, S. and Muller, K.F. (1994). The El Niño 1982-1984 in the Gulf of California as seen by the Coastal Zone Color Scanner Imagery. *J. Geophys. Res.*, 99(C4): 7423-7431.
- Santos, J.P.M. (1992). Pesca de la sardina monterrey en el Golfo de California. Resúmenes: IV Congreso de la Asociación de Investigadores del Mar de Cortés. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, septiembre 1992.
- Secretaría de Marina (1978). Derrotero sobre las costas del Océano Pacífico de México, América Central y Colombia. Pub. Secretaría de Marina, No. 102, México.
- Secretaría de Programación y Presupuesto (1985). Carta de climas de La Paz. Dirección de Geografía del Territorio Nacional, México.
- Shane, S. (1990). Comparison of bottlenose dolphin behavior in Texas and Florida, with a critique of methods for studying dolphin behavior. In: S. Leatherwood and R.R. Reeves (eds.), *The Bottlenose Dolphin*. Academic Press, pp. 541-557.

- Smith, G.J.D. and Gaskin, D.E. (1985). An environmental index for habitat utilization by female harbour porpoises with calves near Deer Island, Bay of Fundy. *Ophelia*, 22(1): 1-13
- Taylor, L.R. (1978). Bates, Williams, Hutchinson - a variety of diversities. In: L.A. Mound and N. Warloff (eds.), *Diversity of Insect Faunas. 9th Symposium of the Royal Entomological Society*, Blackwell, Oxford, pp. 1-18.
- Tershy, B. and Breese, D. (1990). The influence of sexual dimorphism on kleptoparasitism of the blue footed boobies by brown boobies. *Can. J. Zool.*, 68(1): 197-199.
- Tershy, B., Breese, D. and Strong, C. (1990). Abundance, seasonal distribution and population composition of Balaenopterid whales in the Canal de Ballenas, Gulf of California, Mexico. *Int. Whal. Comm. (special issue 12)*: 369-375.
- Tershy, B., Breese, D. and Álvarez-Borrego, S. (1991). Increase in cetacean and seabird numbers in the Canal de Ballenas during an El Niño Southern Oscillation event. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 9(3): 299-302.
- Torres, O.E. (1993). *Análisis volumétrico de las masas de agua del Golfo de California*. Tesis de maestría, CICESE, Ensenada, B.C., México, 80 pp.
- Urbán, R.J. (1993). Los mamíferos marinos del Pacífico mexicano. Resúmenes: V Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar. Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, B.C.S., Sept. 27-Oct. 1.
- Urbán, R.J., Bourillón, L., Claridge, D.E. y Balcomb, K.C. III (1990). La ballena gris (*Eschrichtius robustus*) en el extremo sur de la península de Baja California durante sus temporadas de reproducción 1989-1990. Resúmenes: XV Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos en México. Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, B.C.S., abril 1990.
- Urbán, R.J., Enríquez-Paredes, L., Auriol-Gamboa, D., Jaramillo-Legorreta, A., Salinas-Vargaz, J.C., Valles-Jiménez, R. y Croll, D. (1993). Varamientos de cachalotes (*Physeter macrocephalus*) en la Bahía de La Paz, B.C.S., México. Resúmenes: V Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar. Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, B.C.S., Sept. 27-Oct. 1.
- Villamar, A.C. (1965). Fauna malacológica en la Bahía de La Paz, B.C.S., con notas ecológicas. *Anales del Instituto de Investigaciones Biológico-pesqueras (Méx.)*, 1: 113-152.
- Zar, J.H. (1984). *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Englewood Hills, 672 pp.