

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

CJ Salvadeo^{1,2*}, S Flores-Ramírez², A Gómez-Gallardo U², C MacLeod³, D Lluch-Belda¹, S Jaume-Schinkel², J Urbán R²

¹ Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, A.P. 592, La Paz 23000, Baja California Sur, México.

² Universidad Autónoma de Baja California Sur, Carretera al Sur km 5.5, La Paz 23080, BCS, México.

³ School of Biological Sciences (Zoology), University of Aberdeen, Tillydrone Avenue, Aberdeen, UK.

* Corresponding author. E-mail: chsalvadeo@yahoo.com.mx

ABSTRACT. Interannual changes in the occurrence of Bryde's whale (*Balaenoptera edeni*) have been observed in La Paz Bay (southwestern Gulf of California, Mexico) over the last 20 years. We suggest that these changes could be driven by natural fluctuations in food resources that are related to climate variability. We compared monthly Bryde's whale occurrence in La Paz Bay from 1988 to 2006 to climate variability at seasonal and interannual time scales and its effect on prey availability. The results showed that Bryde's whales do not have a well-defined pattern of seasonal occurrence; however, large numbers of whales were consistently recorded during La Niña conditions when the Gulf of California sardine population is distributed further south within the gulf. In contrast, fewer whales were recorded during El Niño and neutral conditions. This indicates that changes in the occurrence of Bryde's whales at La Paz Bay are driven by the El Niño-Southern Oscillation interannual variability and are probably mediated by their prey availability.

Key words: climate variability, Pacific sardine, sardine distribution, cetacean occurrence.

RESUMEN. En los últimos 20 años se han observado cambios interanuales en la presencia del rorcual de Bryde (*Balaenoptera edeni*) en la Bahía de La Paz (suroeste del Golfo de California, México). Se sugiere que estos cambios pueden ser causados por fluctuaciones naturales de los recursos alimenticios relacionadas con la variabilidad climática. Por ello, se contrastó la ocurrencia mensual del rorcual de Bryde en la Bahía de La Paz entre 1988 y 2006 con la variabilidad climática a las escalas temporales estacional e interanual, y el efecto de esta variabilidad climática sobre la disponibilidad de presas. Los resultados mostraron que los rorcuales de Bryde no tienen un patrón de ocurrencia estacional bien definido; sin embargo, un mayor número de ballenas se registró consistentemente durante condiciones de La Niña, cuando la población de sardinias del Golfo de California se encuentra distribuida más al sur dentro del golfo. En contraste, muy pocos rorcuales se registraron durante condiciones neutrales y de El Niño. Esto muestra que los cambios en la ocurrencia de rorcuales de Bryde en la Bahía de La Paz están influenciados por la variabilidad interanual de El Niño Oscilación del Sur y probablemente estén mediados por la disponibilidad de sus presas.

Palabras clave: variabilidad climática, sardina del Pacífico, distribución de sardina, ocurrencia de cetáceos.

INTRODUCTION

Climate variability affects animal and plant communities at different spatial and temporal scales, and marine mammals are no exception. Potential impacts can be divided into direct and indirect effects. Direct effects include, for example, the effects of reduced sea ice and rising sea levels on seal haul-out sites or those that impact species tracking a specific range of water temperatures in which they can physically survive, while indirect effects include the potential impacts on reproductive success, distribution, abundance, migration, and community structure of marine mammal prey at specific locations (Learmonth *et al.* 2006).

Bryde's whales (*Balaenoptera edeni*) are distributed in tropical, subtropical, and temperate waters throughout much of the world (Reeves *et al.* 2002). In the Gulf of California

INTRODUCCIÓN

La variabilidad climática afecta a las comunidades de plantas y animales a diferentes escalas espaciales y temporales, y los mamíferos marinos no son la excepción. Los impactos potenciales pueden dividirse en efectos directos e indirectos. Los efectos directos incluyen, por ejemplo, los efectos de la reducción de la cobertura de hielo y el aumento en el nivel del mar en los sitios de agregación de focas, o aquellos que impactan a las especies que siguen un intervalo determinado de temperatura en el que pueden sobrevivir físicamente, mientras que los efectos indirectos incluyen los impactos potenciales sobre el éxito reproductivo, la distribución, abundancia, migración y estructura comunitaria de las presas de mamíferos marinos en áreas específicas (Learmonth *et al.* 2006).

(GC), year-round sightings of the species suggest the presence of a resident population (Tershy *et al.* 1990, 1993; Urbán and Flores-Ramírez 1996). In La Paz Bay (southwest GC), interannual changes in the occurrence of Bryde's whales have been observed over the last 20 years. We suggest that these changes could be driven by natural fluctuations in food resources that are related to climate variability.

In the GC, Bryde's whales prey on small schooling fish, such as Pacific sardines (*Sardinops sagax caeruleus*) (Tershy 1992, Gendron 1993, Urbán and Flores-Ramírez 1996). This forage fish is the most abundant small pelagic species and a key component of the regional ecosystem, and presents a north-south movement inside the GC related to seasonal environmental changes. In addition to such seasonal expansions and contractions, the abundance and distribution of Pacific sardine inside the GC varies due to the effects of El Niño-Southern Oscillation (ENSO) (Lluch-Belda *et al.* 1986, Hammann *et al.* 1998, Velarde *et al.* 2004, Bakun *et al.* 2009).

The aim of the present study was to analyze the sighting records of Bryde's whales and the environmental variability in the GC to obtain a conceptual framework needed to: (i) identify seasonal and interannual changes in the occurrence of Bryde's whales in La Paz Bay, Baja California Sur (fig. 1), as an indicator of the occurrence of this species in the southern GC, and (ii) test whether changes in occurrence are related to interannual variability in sea surface temperature and chlorophyll concentration, as well as prey availability.

MATERIAL AND METHODS

We analyzed sightings of Bryde's whales at La Paz Bay, Baja California Sur, Mexico (fig. 1a, b), recorded between 1988 and 2006 by staff from the Marine Mammal Research Program of the Autonomous University of Baja California Sur (UABCS). All data were collected using mid-size fishing boats (length < 50 ft) as research platforms during Beaufort sea state 3 or less (higher conditions significantly reduce our capacity to detect cetaceans). A consistent search method was followed, in which the boat ran in a straight line at cruising speed (11 kn) following a predetermined track (fig. 1b), trying to cover most of the study area in about three days. During each sampling trip, three observers (one located at the front and one on each side of the boat) searched for cetaceans, and stops were made every 30 min for a 360° binocular (7 × 50) scan. When a cetacean was sighted, the date, time, species, location, number of animals, behavior, and association with other marine species (birds, fishes, marine mammals, and sea turtles) were recorded. These data were used to calculate the monthly relative abundance (RA = animals per effort hour) of Bryde's whales as an indicator of the occurrence of this species in La Paz Bay and adjacent waters. To do this, we calculated the total number of whales sighted and the effective effort hours per month sampled.

To assess whether any changes in the interannual and seasonal occurrence of Bryde's whales were related to any

Los rorcuales de Bryde (*Balaenoptera edeni*) habitan aguas tropicales, subtropicales y templadas de todo el mundo (Reeves *et al.* 2002). En el Golfo de California (GC), los avistamientos de esta especie a lo largo del año sugieren que existe una población residente (Tershy *et al.* 1990, 1993; Urbán y Flores-Ramírez 1996). En los últimos 20 años, se han observado cambios interanuales en la presencia de esta ballena en Bahía de La Paz (suroeste del GC). Se supone que estos cambios pueden estar influenciados por fluctuaciones en el alimento, relacionadas con la variabilidad climática.

En el GC, los rorcuales de Bryde depredan sobre cardúmenes de pelágicos menores, como las sardinas del Pacífico (*Sardinops sagax caeruleus*) (Tershy 1992, Gendron 1993, Urbán y Flores-Ramírez 1996). Esta sardina es la especie de pelágicos menores más abundante del GC y, por lo tanto, un componente clave en el ecosistema regional. Dentro del GC, esta especie presenta movimientos de norte a sur relacionados con cambios estacionales en el ambiente. Además de estos movimientos estacionales, la sardina del Pacífico presenta cambios en su abundancia y distribución dentro del GC que se deben a los efectos de El Niño Oscilación del Sur (ENOS) (Lluch-Belda *et al.* 1986, Hammann *et al.* 1998, Velarde *et al.* 2004, Bakun *et al.* 2009).

El objetivo del presente estudio fue analizar los registros de avistamientos del rorcual de Bryde y la variabilidad ambiental en el GC para obtener el marco conceptual necesario para desarrollar los siguientes puntos: (i) identificar los cambios interanuales e interestacionales en la ocurrencia de rorcuales de Bryde en la Bahía de La Paz, Baja California Sur (fig. 1), como un indicador de la presencia de la especie en el suroeste del GC, y (ii) probar si los cambios en su ocurrencia se relacionan con la variabilidad interanual en la temperatura superficial del mar y la concentración de clorofila, así como la disponibilidad de las presas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se analizaron los avistamientos de rorcuales de Bryde en la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México (fig. 1a, b), registrados entre 1988 y 2006 por personal del Programa de Investigación de Mamíferos Marinos de la Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS). Todos los datos se recolectaron desde embarcaciones medianas (eslora < 50 pies) que se utilizaron como plataformas de investigación bajo condiciones inferiores o igual a 3 en la escala de Beaufort (las condiciones por arriba de este valor reducen significativamente la capacidad de detectar cetáceos). Se siguió un método consistente de búsqueda, en el cual la embarcación se condujo en línea recta, a velocidad crucero (11 nudos), siguiendo un recorrido predeterminado (fig. 1b) y tratando de cubrir la mayor parte del área en un lapso de tres días. Durante cada viaje de muestreo, tres observadores (uno al frente y uno a cada lado de la embarcación) buscaron cetáceos, y el bote se detuvo cada 30 min para hacer una revisión de las aguas vecinas barriendo los 360° circundantes al

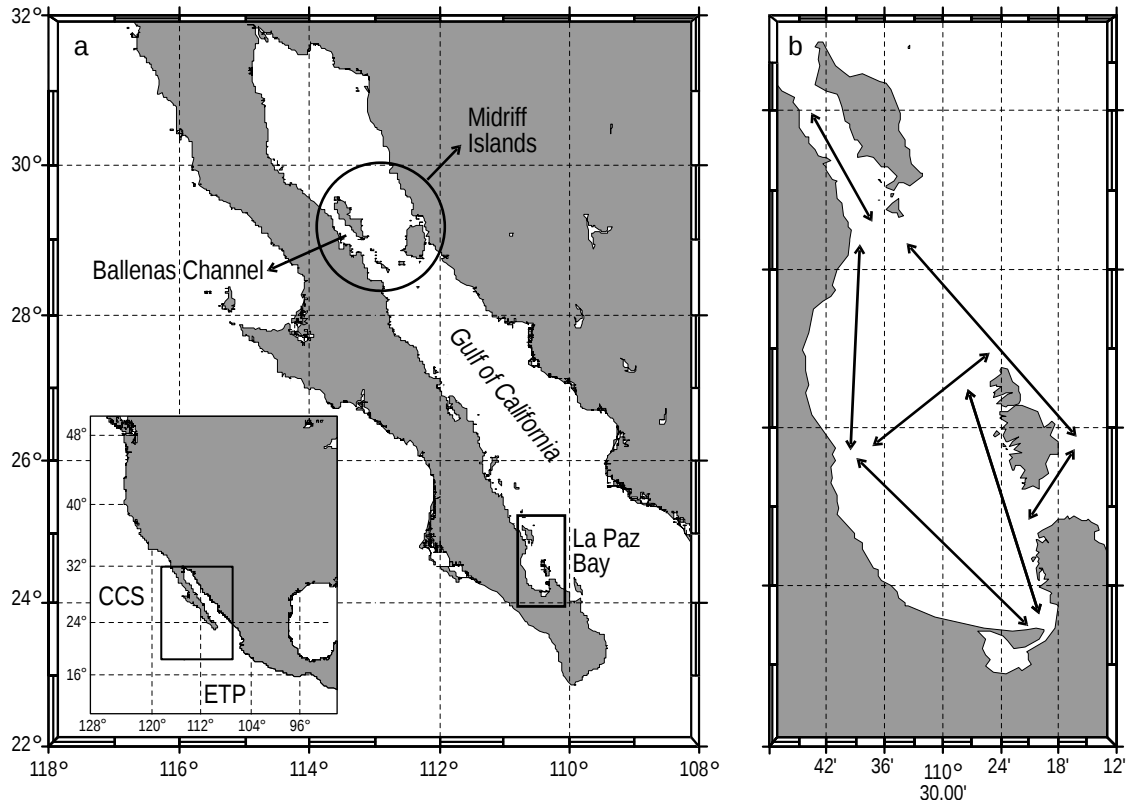


Figure 1. Study area. (a) Geographic location: CCS, California Current System; ETP, eastern tropical Pacific. (b) La Paz Bay and predetermined sampling track (black arrows).

Figura 1. Área de estudio. (a) Localización geográfica: CCS, Sistema de la Corriente de California; ETP, Pacífico oriental tropical. (b) Bahía de La Paz y rutas predeterminadas de muestreo (flechas negras).

environmental variability between 1988 and 2006, three additional data sets were obtained: (1) monthly mean sea surface temperatures (SST), with $1^\circ \times 1^\circ$ spatial resolution, for La Paz Bay as an indicator of seasonal and interannual variations at local scale, using the NOAA_OI_SST_V2 data provided by NOAA/OAR/ESRL PSD, Boulder, Colorado, USA (www.cdc.noaa.gov/cdc/data.noaa.oisst.v2.html; downloaded on 7 January 2009); (2) monthly values of the Northern Oscillation Index (NOI), as an indicator of the ENSO-related interannual variability in the northeastern Pacific (from the GC to the Gulf of Alaska), provided by the Pacific Fisheries Environmental Laboratory (<http://www.pfeg.noaa.gov/products/PFEL/modeled/indices/NOI/noi.html>; downloaded on 28 October 2009); and (3) monthly values of the Pacific Decadal Oscillation (PDO) Index, as an indicator of North Pacific decadal variability, provided by the Joint Institute for the Study of the Atmosphere and Ocean (<http://jisao.washington.edu/pdo/PDO.latest>; downloaded on 7 January 2009). Also, SST anomalies (SSTA) at La Paz Bay were obtained by subtracting the seasonal signal (calculated by least-squares fitting) from the monthly mean SST time series, as an indicator of interannual variability at local scale. Additionally, monthly mean sea surface chlorophyll concentrations, for the period 1997–2006, were used as a proxy of seasonal and

mismo con binoculares (7×50). Al avistarse un cetáceo, se registraron la fecha, la hora, la especie, la localización, el número de animales, el comportamiento y su asociación con otras especies (aves, peces, mamíferos marinos y tortugas). Estos datos se utilizaron para calcular la abundancia relativa mensual del rorcual de Bryde (AR = animales por hora de esfuerzo) como un indicador de la ocurrencia de esta especie en Bahía de La Paz y aguas adyacentes. Para ello, se calculó el número total de ballenas avistadas y el número efectivo de horas por mes muestreado.

Para evaluar si los cambios en la ocurrencia interanual y estacional de los rorcuales se relacionaron con la variabilidad ambiental entre los años 1988 y 2006, se obtuvieron tres grupos de datos adicionales: (1) promedios mensuales de la temperatura superficial del mar (TSM) para la Bahía de La Paz, con una resolución espacial de $1^\circ \times 1^\circ$, como un indicador de la variación interestacional e interanual a escala local, usando los datos NOAA_OI_SST_V2 proporcionados por la NOAA/OAR/ESRL PSD, Boulder, Colorado, EE.UU. (www.cdc.noaa.gov/cdc/data.noaa.oisst.v2.html; obtenidos el 7 de enero de 2009); (2) valores mensuales del Índice de la Oscilación del Norte (ION), como un indicador de la variabilidad interanual relacionada con ENOS en el Pacífico noreste (desde el GC hasta el Golfo de Alaska), proporcionados por

interannual patterns of primary productivity at La Paz Bay; these data were obtained from SeaWiFS satellite images of 9×9 km spatial resolution (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi/l3>; downloaded on 7 January 2009). To emphasize the prevailing large-scale conditions, a one-year (12-month) running mean for each month was applied to the NOI, PDO, and SSTA data.

For the statistical and descriptive analysis, we used only the data from months when at least two sampling trips were made (table 1). These RA values were first grouped by months in a “standard year” and plotted to assess a possible seasonal pattern in the occurrence of Bryde’s whales in La Paz Bay. They were then grouped by temperate season (December to May) and warm season (June to November), and the Mann-Whitney U test was used to detect significant differences in the occurrence of whales between both seasons. Additionally, the SST and chlorophyll values were grouped in a “standard year” and plotted to describe the seasonal pattern of these environmental variables.

To characterize interannual changes in the occurrence of Bryde’s whales, the monthly RA values were grouped based on the SSTA values: cold ($SSTA \leq -0.5^\circ\text{C}$), warm ($SSTA \geq 0.5^\circ\text{C}$), and neutral ($-0.5^\circ\text{C} < SSTA < 0.5^\circ\text{C}$) interannual conditions. These groups were also regrouped in a “standard year” and plotted again to assess possible changes at the seasonal scale during each interannual SST condition. Then, to identify interannual changes in the occurrence of Bryde’s whales and test whether these changes were related to climate variability, we examined the monthly data (RA, SSTA, NOI, and PDO) using generalized linear and additive models. As the results obtained from these models were not as clear cut as we would have hoped, we decided to perform a straightforward linear analysis (Redfern *et al.* 2006). As the RA of Bryde’s whales was not normally distributed, Spearman correlations were performed to evaluate the relationships observed between the RA and the different measures of environmental variability (SSTA, NOI, and PDO).

RESULTS

The SST data showed a well-defined seasonal pattern at La Paz Bay (fig. 2a): a temperate season ($SST < 24.20^\circ\text{C}$)

Table 1. Basic statistics for the number of sampling trips, effective effort hours, and number of whales per month (for months with at least two trips).

Tabla 1. Estadísticos básicos para el número de viajes de muestreo, horas de esfuerzo efectivo y número de rorcuales registrados por mes (para aquellos meses en los que se efectuaron al menos dos viajes de muestreo).

	<i>n</i>	Mean	Minimum	Maximum	SD
Trips	88	3.5	2.0	5.0	0.9
Effort hours	88	29.9	11.8	68.3	9.0
Whales	88	2.5	0.0	17.0	3.5

el Laboratorio para el Medio Ambiente de las Pesquerías del Pacífico de la NOAA (<http://www.pfeg.noaa.gov/products/PFEL/modeled/indices/NOIx/noix.html>; obtenidos el 28 de octubre de 2009); y (3) valores mensuales del Índice de la Oscilación Decadal del Pacífico (ODP), como un indicador de la variabilidad decadal del Pacífico Norte, proporcionados por el Instituto para el Estudio de la Atmósfera y el Océano (<http://jisao.washington.edu/pdo/PDO.latest>; obtenidos el 7 de enero de 2009). Adicionalmente, se calcularon las anomalías de la TSM (ATSM) para la Bahía de La Paz restando la señal estacional (calculada mediante ajuste de mínimos cuadrados) de la serie de tiempo de valores mensuales de TSM. Esos datos se usaron como un indicador de la variabilidad interanual a escala local. Finalmente, se tomó el promedio mensual de la concentración superficial de clorofila, para el periodo 1997–2006, como un indicador de los patrones estacionales e interanuales de la productividad primaria en Bahía de La Paz; estos valores se obtuvieron a partir de imágenes del satélite SeaWiFS con una resolución espacial de 9×9 km (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi/l3>; obtenidos el 7 de enero de 2009). Para resaltar las condiciones prevalentes de gran escala, se efectuó un promedio móvil de 12 meses en cada mes para los datos de ION, ODP y ATSM.

Para los análisis descriptivos y estadísticos, se analizaron los datos de aquellos meses que presentaron al menos dos viajes de muestreo (tabla 1). Estos valores de AR se agruparon por meses en un “año estándar” y se graficaron para evaluar la existencia de un posible patrón estacional en la ocurrencia de rorcuales de Bryde en la Bahía de La Paz. Posteriormente, estos valores mensuales se agruparon por estación templada (diciembre a mayo) y estación cálida (junio a noviembre), y se efectuó una prueba U de Mann-Whitney para detectar diferencias significativas en la ocurrencia de rorcuales entre ambas estaciones. A su vez, los valores de TSM y clorofila se agruparon en un “año estándar” y se graficaron para describir el patrón estacional de estas variables ambientales.

Para caracterizar cambios interanuales en la ocurrencia de rorcuales de Bryde, los valores mensuales de AR se agruparon acorde a los valores de ATSM: condiciones interanuales frías ($ATSM \leq -0.5^\circ\text{C}$), cálidas ($ATSM \geq 0.5^\circ\text{C}$) y neutras ($-0.5^\circ\text{C} < ATSM < 0.5^\circ\text{C}$). Estos datos se reagruparon en un “año estándar” y se graficaron nuevamente para detectar posibles cambios a la escala estacional durante cada condición interanual de TSM. Posteriormente, se analizaron los valores mensuales de las variables de interés (AR, ATSM, ION y ODP) mediante modelos lineales y aditivos generalizados para identificar cambios interanuales en la ocurrencia de estas ballenas y probar si estos cambios se relacionaron con la variabilidad climática. Como los resultados de estos análisis no fueron consistentes con los requerimientos que estos modelos deben cumplir, se decidió efectuar un análisis de correlación simple (Redfern *et al.* 2006). Puesto que la AR del rorcual de Bryde no mostró distribución normal, se efectuaron correlaciones de Spearman para evaluar las

during the boreal winter and spring (December to May) and a warm season ($SST > 24.2^\circ\text{C}$) during the boreal summer and autumn (June to November). At interannual scale, SSTA closely follows the ENSO phenomenology represented by the NOI (Pearson $R = -0.8$, $P < 0.05$), with negative anomalies during La Niña conditions and positive during El Niño conditions (fig. 3a). Sea surface chlorophyll concentrations (fig. 2b) were highest during the first half of the year, and accentuated at the beginning of the warm season (June) during interannual neutral conditions and in the middle of the temperate season (February) during interannual cold conditions. The lowest concentrations occurred at the end of the warm season during interannual cold and neutral conditions, and throughout the year during interannual warm conditions (fig. 2b).

The annual occurrence of Bryde's whales did not show any seasonal pattern (fig. 2c), and there were no statistical

relaciones observadas entre su AR y las diferentes medidas de variabilidad ambiental (ATSM, ION y ODP).

RESULTADOS

Los datos de TSM mostraron un patrón estacional bien definido en la Bahía de La Paz. (fig. 2a): una estación templada ($TSM < 24.20^\circ\text{C}$) durante el invierno y la primavera boreal (diciembre a mayo) y una estación cálida ($TSM > 24.20^\circ\text{C}$) durante el verano y el otoño boreal (junio a noviembre). A escala interanual, la ATSM sigue muy de cerca la fenomenología de ENOS representada por el ION (Pearson $R = -0.8$, $P < 0.05$), con anomalías negativas durante las condiciones de La Niña y anomalías positivas durante condiciones de El Niño (fig. 3a). Las concentraciones de clorofila en la superficie del mar (fig. 2b) mostraron concentraciones mayores durante la primera parte del año, y

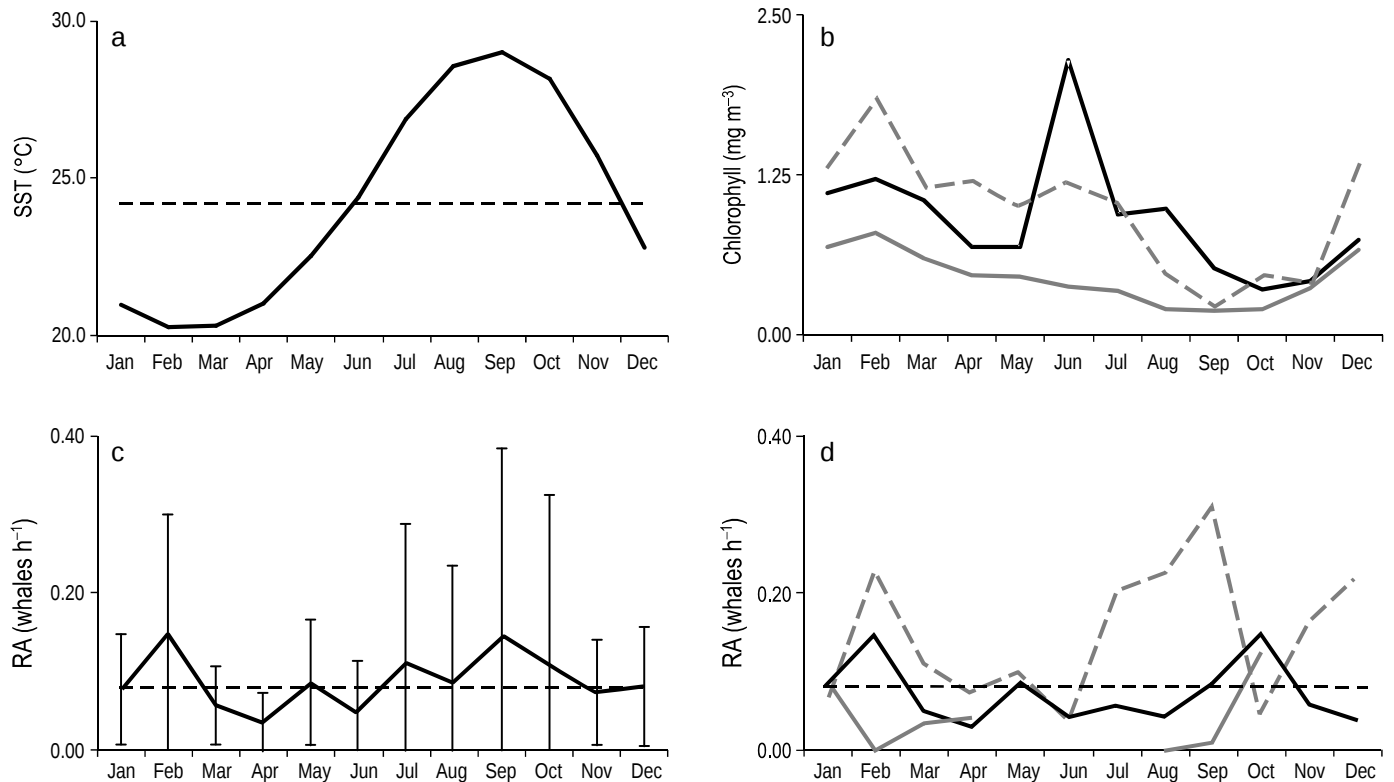


Figure 2. (a) Sea surface temperature (SST) climatology (solid line) and annual mean (dashed line) for La Paz Bay. (b) Monthly chlorophyll concentration for La Paz Bay (obtained from SeaWiFS satellite images for 1997 to 2006) during cold (dashed gray line), warm (solid gray line), and neutral (solid black line) interannual conditions. (c) Monthly mean and standard deviation of the relative abundance (RA) of Bryde's whales (solid black line) and overall mean for all the study period (dashed black line). (d) Monthly mean RA of Bryde's whales during cold (dashed gray line), warm (solid gray line), and neutral (solid black line) interannual conditions, and overall mean for all the study period (dashed black line).

Figura 2. (a) Climatología de la temperatura superficial del mar (SST, línea sólida) y promedio anual (línea discontinua) para la Bahía de La Paz. (b) Concentración mensual de clorofila superficial para la Bahía de La Paz (obtenida a partir de imágenes del satélite SeaWiFS de 1997 a 2006) durante condiciones interanuales frías (línea gris discontinua), cálidas (línea gris sólida) y neutrales (línea negra sólida). (c) Promedio mensual y desviación estándar de la abundancia relativa (RA) del rorcual de Bryde (línea negra sólida) y su promedio global para todo el periodo de estudio (línea negra discontinua). (d) Promedio mensual de la RA del rorcual de Bryde durante condiciones interanuales frías (línea gris discontinua), cálidas (línea gris sólida) y neutrales (línea negra sólida), y promedio global para todo el periodo de estudio (línea negra discontinua).

differences in RA between both seasons (Mann-Whitney test: $Z = -0.89$, $P = 0.37$, $n_1 = 45$, $n_2 = 42$). The lack of a defined seasonal pattern was also observed during cold, warm, and neutral interannual conditions (fig. 2d); however, the highest RA values were recorded during cold La Niña conditions and the lowest during warm El Niño conditions (fig. 2d).

The overall mean monthly RA was 0.09 animals per effort hour (table 2). Throughout the study period, the occurrence of Bryde's whales varied temporally, showing high, low, and even null RA values (fig. 3b). A relationship was observed between their occurrence and the SSTA related to ENSO phenomenology (large numbers of whales were consistently recorded during cold La Niña conditions). The Spearman correlation between RA and the different measures of environmental variability confirmed this assessment, showing that the occurrence of Bryde's whales was only

se acentuaron al inicio de la estación cálida (junio) durante condiciones interanuales neutrales, así como hacia la mitad de la estación templada (febrero) durante condiciones interanuales frías. Las concentraciones más bajas de clorofila se presentaron hacia el final de la estación cálida durante condiciones interanuales frías y neutrales, y a lo largo de todo el año durante condiciones interanuales cálidas (fig. 2b).

La ocurrencia anual de rorcuales de Bryde no mostró ningún patrón estacional (fig. 2c), y no se registraron diferencias estadísticas en su AR entre estaciones (prueba de Mann-Whitney: $Z = -0.89$, $P = 0.37$, $n_1 = 45$, $n_2 = 42$). La ausencia de un patrón estacional definido también se observó durante condiciones interanuales frías, cálidas y neutrales (fig. 2d); sin embargo, los valores más elevados de AR se registraron durante condiciones frías de La Niña y los valores más bajos durante condiciones cálidas de El Niño (fig. 2d).

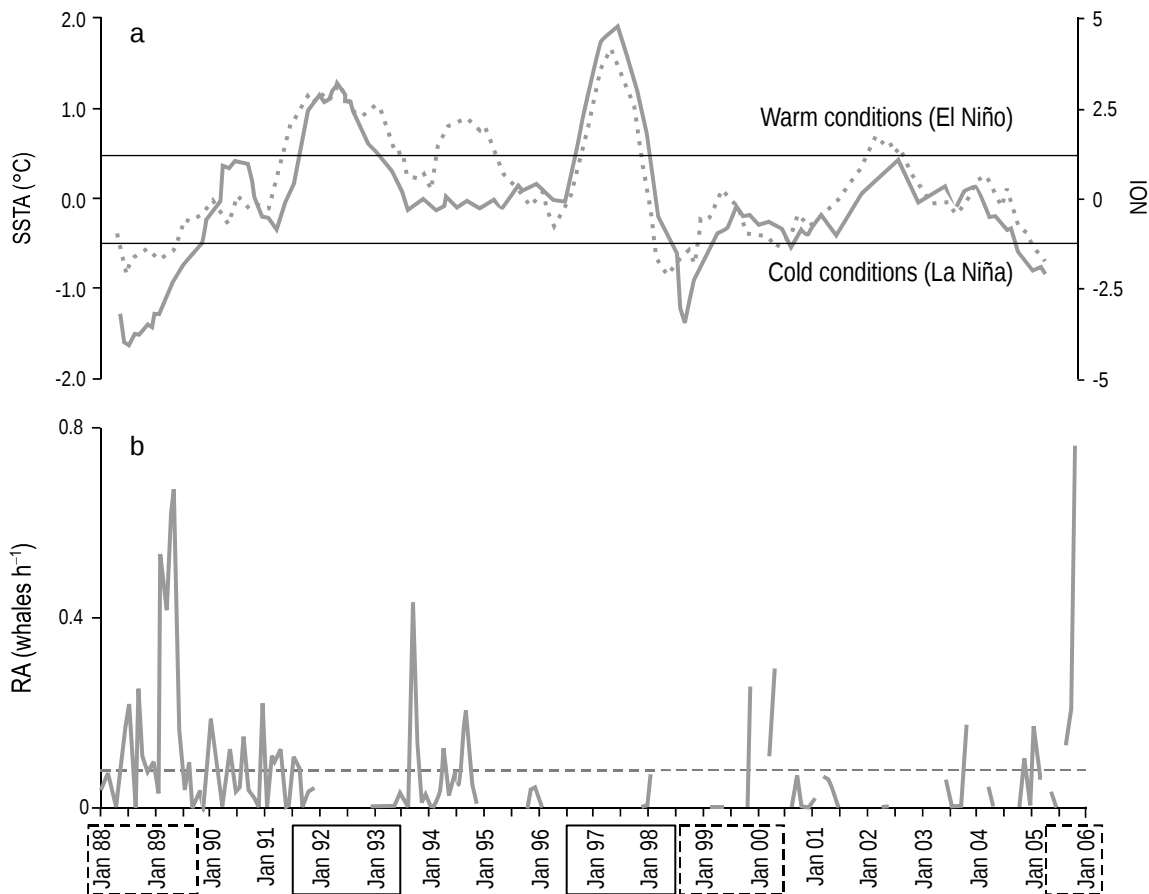


Figure 3. (a) Sea surface temperature anomaly (SSTA) at La Paz Bay (solid gray line) and North Oscillation Index (NOI, dotted gray line); the latter was multiplied by -1 for comparative purposes. (b) Monthly relative abundance (RA) of Bryde's whales (solid gray line) and overall mean (dashed gray line) for all the study period; dashed and solid boxes on the x axis represent cold La Niña and warm El Niño conditions, respectively, and years without boxes are neutral years.

Figura 3. (a) Anomalía de la temperatura superficial del mar (SSTA) en la Bahía de La Paz (línea gris sólida) e Índice de la Oscilación del Norte (NOI, línea gris punteada); este último fue multiplicado por -1 con propósitos comparativos. (b) Abundancia relativa (RA) mensual del rorcual de Bryde (línea gris sólida) y su promedio global (línea gris discontinua) para todo el periodo de estudio; los recuadros discontinuos y sólidos en el eje x representan condiciones frías de La Niña y cálidas de El Niño, respectivamente, y los años neutrales se muestran sin recuadro.

related to SSTA ($R = -0.25$, $P < 0.05$, $n = 88$) and NOI ($R = 0.25$, $n = 88$). Mean RA was one order of magnitude higher during cold conditions (La Niña) than during the other two interannual conditions (table 2). This relationship was also observed in the annual occurrence of Bryde's whales (fig. 2d): fewer whales relative to the overall mean were observed throughout the year during El Niño conditions, while more whales than the overall mean were observed during La Niña conditions.

DISCUSSION

At the seasonal scale, two distinct seasons can be identified in the GC: the highly productive temperate period during the boreal winter and spring, and a warmer, less productive period during the boreal summer and autumn (Álvarez-Borrego and Schwartzlose 1979, Soto-Mardones *et al.* 1999, Lluch-Cota *et al.* 2007). North-northwesterly winds prevail during the temperate season, promoting upwelling along the gulf's eastern coast that fertilizes the whole GC, while south-southeasterly winds predominate during the warm season and weak upwelling occurs along the peninsular coast (Soto-Mardones *et al.* 1999, Lluch-Cota *et al.* 2007). However, a marked drop in net productivity occurs at most gulf localities during the warm season due to the intrusion of oligotrophic waters from the subtropical North Pacific, the intense solar radiation, and weak winds (Jiménez-Illescas *et al.* 1997, Obeso-Nieblas 2003). In contrast to the rest of the GC, primary productivity near the Midriff Islands (fig. 1) remains high throughout the year because of strong tidal mixing (Lluch-Cota *et al.* 2007). In La Paz Bay, the same seasonal pattern described for the rest of the GC is followed by SST (fig. 2a), but it is not so clear in the case of primary productivity (fig. 2b). High chlorophyll concentrations associated with GC enrichment processes occur in the temperate season, but the most prominent chlorophyll peak occurs at the beginning of the warm season, especially during neutral years (fig. 2b). This high productivity is due to the hydrography of the bay, making it an important cetacean aggregation site, when the surrounding areas are more oligotrophic (Pardo 2009).

Table 2. Basic statistics for monthly relative abundance of Bryde's whale during cold (La Niña), warm (El Niño), and neutral interannual conditions, and all months combined.

Tabla 2. Estadísticos básicos para la abundancia relativa mensual del rorcual de Bryde durante condiciones interanuales frías (La Niña), cálidas (El Niño) y neutras, y para todos los meses en conjunto.

Month	<i>n</i>	Mean	Minimum	Maximum	SD
Cold	21	0.15	0.00	0.62	0.18
Warm	9	0.06	0.00	0.13	0.05
Neutral	58	0.07	0.00	0.67	0.11
All	88	0.09	0.00	0.67	0.13

El promedio global de la AR mensual de rorcuales de Bryde fue de 0.09 ballenas por hora de esfuerzo (tabla 2). En todo el periodo de estudio, la ocurrencia de estas ballenas cambió temporalmente, observándose valores altos, bajos y nulos en su AR (fig. 3b). Se evidenció una relación entre la ocurrencia de rorcuales de Bryde y la ATSM asociada a la fenomenología de ENOS (se registraron consistentemente un gran número de animales durante condiciones frías de La Niña). La correlación de Spearman entre la AR y las distintas medidas de variabilidad ambiental confirmó esta observación, mostrando que su ocurrencia se relacionó únicamente con la ATSM ($R = -0.25$, $P < 0.05$, $n = 88$) y con ION ($R = 0.25$, $n = 88$). El promedio de la AR de rorcuales de Bryde fue un orden de magnitud superior durante condiciones frías (La Niña) que durante condiciones cálidas (El Niño) y neutras (tabla 2). Esta relación también se observó para la ocurrencia anual de rorcuales de Bryde (fig. 2d): se observaron menos rorcuales respecto al promedio global a lo largo del año durante condiciones de El Niño, mientras que se observaron con mayor frecuencia respecto a la media global durante condiciones de La Niña.

DISCUSIÓN

A escala temporal, se observaron dos estaciones muy marcadas en el GC: un periodo templado y muy productivo durante el invierno y la primavera boreal, y un periodo cálido y menos productivo durante el verano y el otoño boreal (Álvarez-Borrego y Schwartzlose 1979, Soto-Mardones *et al.* 1999, Lluch-Cota *et al.* 2007). Durante la estación templada prevalecen vientos del nor-noroeste que promueven la formación de surgencias en la costa este del GC, fertilizando todo el golfo, mientras que durante la estación cálida predominan los vientos del sur-sureste y se generan surgencias ligeras a lo largo de la costa peninsular (Soto-Mardones *et al.* 1999, Lluch-Cota *et al.* 2007). Sin embargo, se presenta un descenso marcado en la productividad primaria en la mayoría de las localidades del golfo durante la estación cálida debido a la intrusión de aguas oligotróficas provenientes del Pacífico Norte subtropical, a la radiación solar intensa y a los vientos débiles (Jiménez-Illescas *et al.* 1997, Obeso-Nieblas 2003). En contraste con el resto del GC, la productividad primaria en la región de las Grandes Islas (fig. 1) permanece elevada a lo largo de todo el año debido a la fuerte mezcla de aguas por corrientes de mareas (Lluch-Cota *et al.* 2007). En la Bahía de La Paz la TSM siguió el mismo patrón estacional descrito para el resto del GC (fig. 2a), pero este patrón no es tan claro para el caso de la productividad primaria (fig. 2b). Durante la estación templada se encuentran concentraciones de clorofila altas relacionadas con procesos de enriquecimiento del mismo golfo, pero el pico más prominente de clorofila se presenta al inicio de la estación cálida, especialmente durante los años neutrales (fig. 2b). Esta alta productividad se debe a la hidrografía propia de la Bahía de La Paz, que la hace un área importante de agregación de cetáceos, cuando las áreas circundantes son más oligotróficas (Pardo 2009).

In general, the occurrence and movement patterns of marine mammals are well defined and are related to the seasonal variability that determines the availability of their prey (e.g., Lusseau *et al.* 2004, Keiper *et al.* 2005, Mercuri 2007). However, Bryde's whales did not present a well-defined seasonal pattern at La Paz Bay during the study period (fig. 2c; Mann-Whitney test: $Z = -0.89$, $P = 0.37$, $n_1 = 45$, $n_2 = 42$). They seem to be present throughout the year, but are more abundant at the beginning of the temperate season and most of the warm season, especially during cold periods (fig. 2d). This lack of seasonality may be due to the ecology of the species itself, since it does not undertake migrations between high and low latitudes and, in general, little is known of its migratory movements (Kato 2002, Reeves *et al.* 2002). Bryde's whales do not appear to form breeding aggregations and it is believed that the reproductive cycle of this rorqual differs slightly from that of other members of the Balaenopteridae family in that there is no regular calving season (Leatherwood *et al.* 1988). Nevertheless, seasonal occurrence patterns of this species have been observed in some regions including the GC, suggesting migratory movements (Rice 1974; Cummings 1985; Tershy *et al.* 1990, 1993; Zerbini *et al.* 1997; Kato 2002). In Ballenas Channel (fig. 1), Tershy *et al.* (1990, 1993) observed a larger number of animals during the warm season than during the temperate season. They propose that during the temperate season Bryde's whales move to other areas of the GC, most probably southwards. This hypothesized migratory movement coincides with the seasonal displacement of sardine schools in the GC. During the warm season, sardines restrict their distribution to the highly productive waters near the Midriff Islands, whereas during the temperate season the expansion of productive waters allows sardine schools to occupy the entire gulf (Lluch-Belda *et al.* 1986, Hammann *et al.* 1998, Bakun *et al.* 2009).

The apparent absence of migratory patterns in La Paz Bay (southern GC) shown by our results was also identified in an earlier study (Flores-Ramírez *et al.* 1997). This may be due to the presence of two population stocks in the southern GC that visit the bay at different times of the year, as suggested by Urbán and Flores-Ramírez (1996). This idea is supported by the preliminary results of a genetic study by Dizon *et al.* (1995), which pointed to the possible presence of an internal GC population and an external stock distributed in the waters of the eastern tropical Pacific (ETP). Rice (1974) proposed that the Bryde's whale population of the ETP is migratory, wintering in equatorial waters and moving to the North Pacific in the summer. Thus, the whales observed during the warm season could correspond mainly to this stock, which probably takes advantage of the fractions of the sardine populations off the west coast of Baja California that move to the south of the peninsula and southern GC (Félix-Uraga *et al.* 2005). On the other hand, the whales observed during the temperate season could, according to the seasonal movements proposed by Tershy *et al.* (1990, 1993), correspond

En general, los patrones de ocurrencia y movimientos de mamíferos marinos están bien definidos y se relacionan con la variabilidad estacional que determina la disponibilidad de sus presas (e.g., Lusseau *et al.* 2004, Keiper *et al.* 2005, Mercuri 2007). Sin embargo, los rorcales de Bryde no presentaron un patrón estacional bien definido en la Bahía de La Paz durante el periodo de estudio (fig. 2c; prueba de Mann-Whitney: $Z = -0.89$, $P = 0.37$, $n_1 = 45$, $n_2 = 42$). Estos rorcales parecen estar presentes todo el año, siendo más abundantes al inicio de la estación templada y la mayor parte de la estación cálida, especialmente durante periodos fríos (fig. 2d). Esta falta de estacionalidad puede deberse a la propia ecología de la especie, pues el rorcal de Bryde no efectúa migraciones entre latitudes altas y bajas y, en general, se sabe poco acerca de sus movimientos migratorios (Kato 2002, Reeves *et al.* 2002). Estas ballenas no parecen formar agregaciones reproductivas y se cree que su ciclo reproductivo es ligeramente distinto al del resto de los miembros de la familia Balaenopteridae, en el sentido de que no tienen una estación de reproducción y crianza (Leatherwood *et al.* 1988). No obstante, se han observado patrones estacionales de la presencia de esta especie en algunas regiones, incluyendo el GC, que sugieren movimientos migratorios (Rice 1974; Cummings 1985; Tershy *et al.* 1990, 1993; Zerbini *et al.* 1997; Kato 2002). En el Canal de Ballenas (fig. 1), Tershy *et al.* (1990, 1993) registraron un mayor número de rorcales de Bryde durante la estación cálida que durante la estación templada. Estos autores proponen que durante la estación templada los rorcales de Bryde se desplazan a otras áreas del GC, probablemente hacia el sur. Esta migración hipotética coincide con el desplazamiento estacional de los cardúmenes de sardina dentro del GC. En particular, durante la estación cálida las sardinas restringen su distribución a aguas productivas en la región de las Grandes Islas, mientras que durante la estación templada la expansión de las aguas productivas permite a los cardúmenes de sardina ocupar todo el GC (Lluch-Belda *et al.* 1986, Hammann *et al.* 1998, Bakun *et al.* 2009).

La falta de un patrón estacional en la Bahía de La Paz (sur del GC) que se observa en los resultados de este estudio también fue observada en un estudio previo (Flores-Ramírez *et al.* 1997). Esto puede deberse a la presencia de dos poblaciones de esta especie en el sur del GC que visitan la Bahía de La Paz en distintos momentos del año, como lo sugieren Urbán y Flores-Ramírez (1996). Esta idea ha sido sustentada por resultados preliminares de un estudio genético efectuado por Dizon *et al.* (1995), que indica la posible presencia de una población interna al GC y una población externa distribuida en el Pacífico oriental tropical (POT). Rice (1974) propuso que la población de rorcales de Bryde del POT es migratoria: pasa el invierno en aguas ecuatoriales y se desplaza al Pacífico Norte en el verano. Así, las ballenas observadas en la Bahía de La Paz durante la estación cálida podrían pertenecer principalmente a esta población, la cual probablemente aprovecha las fracciones de las poblaciones

mainly to the GC stock, which follows the movements of the GC sardine population.

At the interannual scale, ENSO is considered the most important influence on climate variability in the GC, affecting SST and primary productivity (Bernal *et al.* 2001, Lluch-Cota *et al.* 2007). As in the rest of the GC, in La Paz Bay, SST decreases and primary productivity increases during cold La Niña conditions, whereas SST increases and primary productivity decreases during warm El Niño conditions (fig. 3a). Moreover, in the GC the abundance of sardine varies due to large fluctuations in recruitment related to ENSO. During El Niño events, recruitment of Pacific sardine is affected by the intrusion of warm waters that reduce the spawning habitat, while the opposite occurs during La Niña events (Lluch-Belda *et al.* 1986, Hammann *et al.* 1998, Bakun *et al.* 2009). In relation to this climate variation, the occurrence of Bryde's whales showed a significant relationship with the ENSO phenomenon, indicated by the correlation with SSTA ($R = -0.25$, $P < 0.05$, $n = 88$) and NOI ($R = 0.25$, $P < 0.05$, $n = 88$). Our results show that, regardless of the season, large numbers of whales were consistently recorded during La Niña conditions, when the GC sardine population is distributed further south within the gulf. In contrast, fewer whales were recorded during El Niño and neutral conditions (table 2; figs. 2d, 3b). In a prior study about Bryde's whales in La Paz Bay, Urbán and Flores-Ramírez (1996) noted a peak in abundance during the 1989 La Niña event, followed by a decrease in the subsequent years (1990–1991), but they did not confirm the relationship with the ENSO phenomenon due to limited data (three years). Shifts in the abundance and distribution of cetacean populations related to climate variability are most likely due to the effects on the abundance and availability of prey (e.g., Manzanilla 1989, Shane 1995, Keiper *et al.* 2005, Ballance *et al.* 2006, Learmonth *et al.* 2006). Large whales require large and dense prey patches, so their distribution, abundance, and movements are influenced by the dynamics of their prey (Learmonth *et al.* 2006). In addition, as active predators, whales are able to disperse in response to perturbations; for example, whales were observed to move as far as the Bering Sea to feed during the 1997–1998 El Niño (Tynan 1999). In GC waters, Tershy *et al.* (1991) observed a greater presence of fish-eating cetaceans (including Bryde's whales) in Ballenas Channel (fig. 1) during the 1982–1983 El Niño, and proposed that this area of high productivity and prey abundance served as refuge during adverse periods. Our results agree with those of Tershy *et al.* (1991), with fewer whale sightings in La Paz Bay during El Niño conditions, when the sardine distribution contracted to the northern GC. During cold La Niña conditions, large numbers of whales were consistently sighted, coinciding with the southward expansion of the GC sardine population (Lluch-Belda *et al.* 1986, Hammann *et al.* 1998). Our results suggest that, regardless of the origin of the whale population (from the GC or ETP), the occurrence of Bryde's whales in La Paz Bay

de sardinas en la costa oeste de Baja California que se mueven hacia el sur de la península y del GC (Félix-Uraga *et al.* 2005). Por otro lado, los rorcuales observados durante la estación templada pueden corresponder, según los movimientos estacionales propuestos por Tershy *et al.* (1990, 1993), principalmente a la población del GC, la cual sigue los movimientos de la población de sardinas del GC.

A escala interanual, ENOS se considera la influencia más importante sobre la variabilidad climática dentro del GC, afectando la TSM y la productividad primaria (Bernal *et al.* 2001, Lluch-Cota *et al.* 2007). Como en el resto del GC, en la Bahía de La Paz la TSM disminuye y la productividad primaria se incrementa durante las condiciones frías de La Niña, mientras que durante las condiciones cálidas de El Niño la TSM aumenta y la productividad primaria disminuye (fig. 3a). Adicionalmente, en el GC la abundancia de sardinas varía debido a grandes fluctuaciones en su reclutamiento relacionadas con ENOS. Durante los eventos de El Niño, el reclutamiento de la sardina del Pacífico es afectado por la intrusión de aguas cálidas que reducen el hábitat de desove, mientras que durante los eventos de La Niña sucede lo opuesto (Lluch-Belda *et al.* 1986, Hammann *et al.* 1998, Bakun *et al.* 2009). En relación a esta variación en el clima, la ocurrencia del rorcual de Bryde mostró una relación significativa con el fenómeno de ENOS, indicada por su correlación con los valores de ATSM e ION. Los resultados del presente estudio muestran que, independientemente de la estación, se registró un mayor número de rorcuales de manera consistente durante las condiciones frías de La Niña, cuando la población de sardina del GC se distribuye más al sur dentro del golfo. En contraste, se registraron menos rorcuales durante condiciones de El Niño y neutrales (tabla 2; figs. 2d, 3b). En el último estudio sobre rorcuales de Bryde en Bahía de La Paz, Urbán y Flores-Ramírez (1996) notaron un pico de abundancia durante condiciones frías de La Niña en 1989, seguido por un decremento en la abundancia durante los años siguientes (1990–1991), pero no pudieron confirmar la relación entre la abundancia de la especie y el fenómeno de ENOS debido a una serie de datos limitada (tres años). Los cambios en la abundancia y distribución de las poblaciones de cetáceos relativos a la variabilidad climática se deben, en su mayor parte, a los efectos sobre la abundancia y disponibilidad de sus presas (e.g., Manzanilla 1989, Shane 1995, Keiper *et al.* 2005, Ballance *et al.* 2006, Learmonth *et al.* 2006). Los grandes rorcuales requieren grandes y densos parches de presas, por lo que su distribución, abundancia y sus movimientos están influenciados por la dinámica de sus presas (Learmonth *et al.* 2006). Además, como depredadores activos, los rorcuales son capaces de desplazarse en respuesta a perturbaciones; por ejemplo, se observaron rorcuales desplazarse hasta el Mar de Bering para alimentarse durante El Niño de 1997–1998 (Tynan 1999). En aguas del GC, Tershy *et al.* (1991) observaron una mayor presencia de cetáceos ictiófagos (incluyendo rorcuales de Bryde) en el Canal de Ballenas (fig. 1) durante El Niño de 1982–1983, y sugirieron

(southern GC) is driven by ENSO-related changes in prey availability. Unfortunately we cannot discern population origin of the whales sighted to determine whether the greater presence during La Niña conditions is because of the entry of animals from the ETP population or GC population attracted to the bay and adjacent waters due to enhanced prey availability. Further population studies (e.g., photo-identification or genetic studies) are recommended to clarify the importance of both populations in the southwestern GC.

ACKNOWLEDGEMENTS

The first author acknowledges receipt of scholarships from the Mexican Council for Science and Technology (CONACYT) and the National Polytechnic Institute (PIFI-IPN). We thank the Cetacean Society International for the student grant received, the Marine Mammal Laboratory (UABCS) for the whale sighting data, M Mercuri and G de la Cruz-Agüero for their comments, and A Gedissman for reviewing the English.

REFERENCES

- Álvarez-Borrego S, Schwartzlose RA. 1979. Water masses of the Gulf of California. *Cienc. Mar.* 6: 43–63.
- Bakun A, Babcock EA, Lluch-Cota SE, Santora C, Salvadeo CJ. 2009. Issues of ecosystem-based management of forage fisheries in “open” non-stationary ecosystems: the example of the sardine fishery in the Gulf of California. *Rev. Fish. Biol. Fisheries*. doi:10.1007/s11160-009-9118-1.
- Ballance LT, Pitman RL, Fiedler PC. 2006. Oceanographic influences on seabirds and cetaceans of the eastern tropical Pacific: A review. *Prog. Oceanogr.* 69: 360–390.
- Bernal G, Ripa P, Reguera JC. 2001. Oceanographic and climatic variability in the lower Gulf of California: Links with the tropics and North Pacific. *Cienc. Mar.* 27: 595–617.
- Cummings WC. 1985. Bryde’s whale *Balaenoptera edeni*. In: Ridgway SH, Harrison R (eds.), *Handbook of Marine Mammals*. Vol. 3. The Sirenians and Baleen Whales. Academic Press, pp. 137–154.
- Dizon AE, Lux CA, Leduc RG, Henshaw M, Brownwell RL. 1995. An interim phylogenetic analysis of sei and Bryde’s whale mitochondrial DNA control region sequences. Paper SC/47/NP23 presented to the International Whaling Commission Scientific Committee (unpublished), 12 pp.
- Félix-Uraga R, Quiñónes-Velázquez C, Kevin T, Hill KT, Gómez-Muñoz VM, Melo-Barrera FN, García-Franco W. 2005. Pacific sardine (*Sardinops sagax*) stock discrimination off the west coast of Baja California and southern California using otolith morphometry. *CalCOFI Rep.* 46: 113–121.
- Flores-Ramírez S, Urbán RJ, Delgado-González O, Vargas-Salinas J. 1997. Avistamientos de rorqual tropical, *Balaenoptera edeni* (Cetacea: Balaenopteridae) y temperatura del agua, en Baja California Sur, México. *Rev. Biol. Trop.* 45: 1209–1214.
- Gendron D. 1993. Índice de avistamiento y distribución del género *Balaenoptera* en el Golfo de California, México, durante febrero, marzo y abril de 1988. *Rev. Invest. Cient. Univ. Autón. Baja Calif. Sur (Ser. Cienc. Mar.)*, No. Esp. SOMMEMA 1: 21–29.
- Hamann MG, Nevárez-Martínez MO, Green-Ruiz Y. 1998. Spawning habitat of the Pacific sardine (*Sardinops sagax*) in the Gulf of California: Egg and larval distribution 1956–1957 and 1971–1991. *CalCOFI Rep.* 39: 169–179.
- Jiménez-Illescas R, Obeso-Nieblas M, Salas de León A. 1997. Oceanografía física de la Bahía de La Paz. In: Urbán RJ, Ramírez RM (eds.), *La Bahía de La Paz, Investigación y Conservación*. UABCS-CICIMAR-SCRIPPS, México, pp. 31–41.
- Kato H. 2002. Bryde’s whales *Balaenoptera edeni* and *B. brydei*. In: Perrin WF, Würsig B, Thewissen JGM (eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals*. Academic Press, San Diego, pp. 171–177.
- Keiper CA, Ainley DG, Allen SG, Harvey JT. 2005. Marine mammal occurrence and ocean climate off central California, 1986 to 1994 and 1997 to 1999. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 289: 285–306.
- Learmonth JA, Santos MB, Pierce GJ, Crick HQP, Robinson RA. 2006. Potential effects of climate change on marine mammals. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 44: 431–464.
- Leatherwood S, Reeves RR, Perrin WF, Evans WE. 1988. Ballenas, delfines y marsopas del Pacífico nororiental y de las aguas árticas adyacentes: Una guía para su identificación. Comisión Interamericana del Atún Tropical (IATTC), Inf. Esp. No. 8, La Jolla, California, 245 pp.

que esta área con alta productividad y abundancia de presas sirve como refugio durante periodos adversos. Nuestras observaciones son consistentes con lo propuesto por Tershy *et al.* (1991), al registrarse menos rorcuales de Bryde en la Bahía de La Paz durante condiciones de El Niño, cuando la distribución de sardina se contrae al norte del GC. Durante las condiciones de La Niña se observaron, consistentemente, grandes números de rorcuales de Bryde, coincidiendo con la expansión hacia el sur de la población de sardinas al interior del GC (Lluch-Belda *et al.* 1986, Hamann *et al.* 1998). Los resultados del presente estudio sugieren que, independientemente de cual sea su población de origen (del GC o del POT), la ocurrencia de rorcuales de Bryde en la Bahía de La Paz (sur del GC) está influenciada por los cambios en la disponibilidad de presas relacionados con ENOS. Desafortunadamente, no se puede discernir de que poblaciones provienen los rorcuales avistados para determinar si la presencia de un mayor número de ballenas durante condiciones de La Niña se debe a la entrada de animales provenientes de la población del POT o si es el resultado de una mayor permanencia de la población del GC en la Bahía de La Paz y aguas adyacentes debido a la mayor disponibilidad de presas. Se recomienda desarrollar estudios poblacionales (e.g., estudios genéticos o de fotoidentificación) para clarificar la importancia de la presencia de ambas poblaciones en el suroeste del GC.

AGRADECIMIENTOS

El primer autor agradece las becas otorgadas por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y el Instituto Politécnico Nacional (PIFI-IPN). Se agradece a la Sociedad Internacional de Cetáceos (Cetacean Society International) la subvención estudiantil otorgada, al Laboratorio de Mamíferos Marinos (UABCS) los datos de avistamientos, a M Mercuri y G de la Cruz-Agüero sus comentarios y A Gedissman la revisión del inglés.

- Lluch-Belda D, Magallón BFJ, Schwartzlose RA. 1986. Large fluctuations in the sardine fishery in the Gulf of California: Possible causes. *CalCOFI Rep.* 27: 136–140.
- Lluch-Cota SE, Aragón-Noriega EA, Arreguín-Sánchez F *et al.* 2007. The Gulf of California: Review of ecosystem status and sustainability challenges. *Prog. Oceanogr.* 73: 1–26.
- Lusseau D, Williams R, Wilson B. 2004. Parallel influence of climate on the behaviour of Pacific killer whales and Atlantic bottlenose dolphins. *Ecol. Lett.* 7: 1068–1076.
- Manzanilla SR. 1989. The 1982–1983 El Niño event recorded in dentinal growth layers in teeth of Peruvian dusky dolphins (*Lagenorhynchus obscurus*). *Can. J. Zool.* 67: 2120–2125.
- Mercuri M. 2007. Varamiento de mamíferos marinos en isla Magdalena, BCS, México, y su relación con factores físicos y biológicos. M.Sc. thesis, CICIMAR-IPN, La Paz, BCS, Mexico, 107 pp.
- Obeso-Nieblas M. 2003. Variabilidad espaciotemporal de las condiciones oceanográficas de la Bahía de La Paz, BCS, México. Ph.D. thesis, CICIMAR-IPN, La Paz, BCS, Mexico, 337 pp.
- Pardo MA. 2009. Condiciones fisicoquímicas y biológicas que modulan la abundancia de cetáceos sobre Cuenca Alfonso, Golfo de California. M.Sc. thesis, CICIMAR-IPN, La Paz, BCS, Mexico, 101 pp.
- Redfern JV, Ferguson MC, Becker EA, Hyrenbach KD, Good C, Barlow J, Kaschner K, Baumgartner MF, Forney KA, Ballance LT, Fauchald P, Halpin P, Hamazaki T, Pershing AJ, Qian SS, Read A, Reilly SB, Torres L, Werner F. 2006. Techniques for cetacean-habitat modeling. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 310: 271–295.
- Reeves RR, Stewart B, Clapham PJ, Powell JA. 2002. Guide to Marine Mammals of the World. Knopf, New York, 527 pp.
- Rice DW. 1974. Whales and whale research in the eastern North Pacific. In: Schevill WE (ed.), *The Whale Problem. A Status Report*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts, pp. 170–195.
- Shane SH. 1995. Relationship between pilot whales and Risso's dolphins at Santa Catalina Island, California, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 123: 5–11.
- Soto-Mardones L, Marinone SG, Parés-Sierra A. 1999. Time and spatial variability of sea surface temperature in the Gulf of California. *Cienc. Mar.* 25: 1–30.
- Tershy BR. 1992. Body size, diet, habitat use, and social behaviour of *Balaenoptera* whales in the Gulf of California. *J. Mammal.* 73: 477–486.
- Tershy BR, Breese D, Strong CS. 1990. Abundance, seasonal distribution and population composition of Balaenopterid whales in the Canal de Ballenas, Gulf of California, Mexico. *Rep. Int. Whal. Comm. (Special Issue)* 12: 369–375.
- Tershy BR, Breese D, Alvarez-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.* 69: 299–302.
- Tershy BR, Urbán-Ramírez J, Breese D, Rojas L, Findley LT. 1993. Are fin whales resident to the Gulf of California? *Rev. Invest. Cient. Univ. Autón. Baja Calif. Sur (Ser. Cienc. Mar.)*, No. Esp. SOMMEMA. 1: 69–72.
- Tynan CT. 1999. Redistributions of cetaceans in the southeast Bering Sea relative to anomalous oceanographic conditions during the 1997 El Niño. *PICES Sci. Rep.* 10: 115–117.
- Urbán RJ, Flores-Ramírez S. 1996. A note on Bryde's whales (*Balaenoptera edeni*) in the Gulf of California, Mexico. *Rep. Int. Whal. Comm.* 46: 453–457.
- Velarde E, Ezcurra E, Cisneros-Mata A, Lavín MF. 2004. Seabird ecology, El Niño anomalies, and prediction of sardine fisheries in the Gulf of California. *Ecol. Appl.* 14: 607–615.
- Zerbini AN, Secchi ER, Siciliano S, Simões-Lopes PC. 1997. A review of the occurrence and distribution of whales of the genus *Balaenoptera* along the Brazilian coast. *Rep. Int. Whal. Comm.* 47: 407–417.

*Received July 2010;
accepted March 2011.*