

# MODELOS DE HÁBITAT POTENCIAL DE ODONTOCETOS TEUTÓFAGOS (*Grampus griseus* Y *Globicephala* spp.) EN EL ECOSISTEMA NORTE DE LA CORRIENTE DE HUMBOLDT

## POTENTIAL HABITAT MODELING OF TEUTOPHAGOUS ODONTOCETES (*Grampus griseus* AND *Globicephala* spp.) IN THE NORTHERN HUMBOLDT CURRENT ECOSYSTEM (NHCE)

Miguel A. Llapapasca<sup>1</sup>Javier Quiñones<sup>1</sup>
<https://doi.org/10.53554/boletin.v36i1.328>

### RESUMEN

LLAPAPASCA M, QUIÑONES J. 2021. Modelos de hábitat potencial de Odontocetos Teutófagos (*Grampus griseus* y *Globicephala* spp.) en el ecosistema norte de la Corriente de Humboldt. *Bol Inst Mar Perú*. 36(1): 224-238.- A pesar de la importancia de los cetáceos odontocetos teutófagos como depredadores en el ecosistema pelágico, su distribución espacial en el ámbito marino peruano es poco conocida. Se utilizó información de 21 cruceros de evaluación hidroacústica de recursos pelágicos (2000-2014) conducidos por el Instituto del Mar del Perú a lo largo de la costa peruana (3°23'S - 18°21'S) en los que se avistaron delfines de Risso (*Grampus griseus*) y ballenas piloto de aleta corta y de aleta larga (*Globicephala* spp.). El estudio describe la distribución de esas especies en aguas peruanas a través de modelos de hábitat potencial. Los hábitats potenciales se generaron utilizando modelos de máxima entropía y, como variables predictoras la temperatura superficial del mar, la salinidad superficial y la profundidad. El delfín de Risso mostró un hábitat potencial en áreas cercanas al borde de la Plataforma continental frente a los 7-11°S donde es amplia. También se observaron parches de hábitat potencial en aguas oceánicas frente a 4-7°S y 14-18°S. Las ballenas piloto mostraron un amplio hábitat potencial oceánico en aguas peruanas. Sin embargo, los valores más altos de probabilidad de hábitat y número de registros se observaron entre 4-9°S y 14-18°S. Especulamos que ambas zonas podrían reflejar distribuciones de distintas especies: ballenas piloto de aletas cortas (*G. macrorhynchus*) y de aletas largas (*G. melas*), debido a que una distribución hacia el sur ha sido sugerida para esta última especie. Los resultados también revelarían un solapamiento espacial entre estas especies y la distribución de la pota (*Dosidicus gigas*) en el norte y sur del Perú, presa de estos odontocetos.

**PALABRAS CLAVE:** delfín de Risso, calderón, *Dosidicus gigas*, hábitat, talud continental

### ABSTRACT

LLAPAPASCA M, QUIÑONES J. 2021. Potential habitat modeling of teutophagous odontocetes (*Grampus griseus* and *Globicephala* spp.) in the Northern Humboldt Current Ecosystem (NHCE). *Bol Inst Mar Peru*. 36(1): 224-238.- We barely know the spatial distribution of teutophagous cetaceans in the Peruvian marine environment, despite their importance as predators in the pelagic ecosystem. Herein, we collected sighting positions of Risso's dolphins (*Grampus griseus*) and pilot whales (*Globicephala* spp.) from 21 cruises (2000-2014) conducted by the Instituto del Mar del Perú (IMARPE) along the Peruvian coast (3°30'S-18°21'S) to study their habitat distribution. Potential habitats of these species were modeled using maximum entropy models with sea surface temperature, sea surface salinity, and isobaths as predictor variables. Risso's dolphin showed a potential habitat in waters around the shelf-slope at 7-11°S, where it is wide enough. Potential habitats were also observed in oceanic waters at 4-7°S and 14-18°S. Pilot whales showed a broad oceanic potential habitat throughout the Peruvian waters. However, the major probability of occurrence and number of records were observed between 4-9°S and 14-18°S. We suggest that these separate habitats may reflect two different species distributions: short-finned pilot whales (*G. macrorhynchus*) and long-finned pilot whales (*G. melas*), where a southern distribution has been suggested for long-finned pilot whales. The results also reveal a partial co-occurrence of both species with jumbo flying squid (*Dosidicus gigas*), which is potential prey for both species, in offshore waters of northern and southern Peru. Southern potential habitat could be related to the productive waters of the Nazca Ridge.

**KEYWORD:** Risso's dolphin, pilot whale, *Dosidicus gigas*, habitat, shelf-slope

## 1. INTRODUCCIÓN

En el Ecosistema Norte de la Corriente de Humboldt (ENCH), por el efecto Coriolis, los vientos procedentes del sur se desvían hacia la izquierda, esto mueve las aguas superficiales cálidas y pobres

## 1. INTRODUCTION

The Coriolis effect in the Northern Humboldt Current Ecosystem (NHCE) causes winds from the south to shift to the left, which moves the warm, nutrient-poor surface waters towards

1 Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Baja California, México. Posgrado en Ecología Marina, slash4686@hotmail.com  
2 IMARPE. Oficina de Investigaciones de Depredadores Superiores. Esquina Gamarra y Gral. Valle s/n, Callao, Perú

en nutrientes hacia zonas oceánicas, por lo que las capas superficiales en la costa son remplazadas por aguas frías y ricas en nutrientes procedentes del fondo marino (BAKUN, 1990; BAKUN & WEEKS, 2008). Estas características hacen que el ENCH sea uno de los más productivos a nivel mundial, siendo el líder en la producción de peces en el mundo (BAKUN *et al.*, 2010). Adicionalmente frente a Perú la costa central del Perú (08° - 14°S) la zona mínima de oxígeno (ZMO) es particularmente intensa y superficial (GUTIÉRREZ *et al.*, 2008), esta particularidad de la ZMO, puede ayudar a la mayor disponibilidad o concentración de recursos hidrobiológicos en las capas superficiales (BERTRAND *et al.*, 2011); lo que facilitaría la disponibilidad alimenticia de presas de cetáceos dentro de la plataforma continental. Sin embargo, para los cetáceos teutófagos que se alimentan en zonas oceánicas por fuera de la plataforma continental, la ZMO tendría un efecto distinto sobre sus presas como el calamar gigante.

El Ecosistema Norte de la Corriente de Humboldt ENCH frente a Perú es uno de los más importantes del mundo en productividad secundaria y terciaria (CHAVEZ *et al.*, 2008). Esta gran biomasa de especies, como los pequeños peces pelágicos, congrega a organismos de niveles tróficos superiores como aves marinas (PASSUNI *et al.*, 2016; BARBRAUD *et al.*, 2017), lobos marinos (MAJLUF & TRILLMICH, 1981) y odontocetos piscívoros (LLAPAPASCA *et al.*, 2018).

Sin embargo, en aguas peruanas son muy poco conocidos los aspectos ecológicos claves de los odontocetos teutófagos, por ejemplo, la alimentación basada principalmente en cefalópodos como en el caso de los delfines de Risso (*Grampus griseus*, Cuvier, 1812, Delphinidae) y las ballenas piloto (*Globicephala* spp.). Estas especies se encuentran globalmente distribuidas y presentan una distribución preferencial en zonas sobre el borde de la plataforma y el talud continental, aunque pueden habitar áreas más oceánicas (HARTMAN, 2018; OLSON, 2018). Existen dos especies de ballenas piloto de la familia Delphinidae que conforman el género *Globicephala*: la de aletas largas *G. melas* (Trail, 1809) y la de aletas cortas *G. macrorhynchus* (Gray, 1846). La primera, suele habitar regiones subpolares y templadas mientras que la segunda habita en aguas templadas y tropicales (OLSON, 2018).

En aguas peruanas, los delfines de Risso han sido reportados en zonas oceánicas frente a la costa norte y centro, donde también se han registrado enmallamientos en redes cortineras artesanales (VAN WAEREBEEK & REYES, 1994; VAN WAEREBEEK *et al.*, 1988; SANCHEZ & ARIAS-SCHREIBER, 1998). Ambas especies de ballenas piloto han sido reportadas frente a Perú (REYES, 2009) presentando un solapamiento

oceanic zones, so the surface layers on the coast are replaced by cold, nutrient-rich waters from the bottom of the sea (BAKUN, 1990; BAKUN & WEEKS, 2008). These characteristics make the NHCE one of the most productive areas worldwide, being the leader in fish production (BAKUN *et al.*, 2010). Moreover, off the central Peruvian coast (08° - 14°S), the oxygen minimum zone (OMZ) is particularly intense and shallow (GUTIÉRREZ *et al.*, 2008). This characteristic may help to increase the availability or concentration of hydrobiological resources in the surface layers (BERTRAND *et al.*, 2011); thus, facilitating the greater food availability of cetacean prey within the shelf-slope. Nevertheless, it would have a different effect for teutophagous cetaceans that feed in oceanic areas outside the shelf-slope since their prey such as jumbo flying squid might be affected by the OMZ.

The NHCE off Peru is one of the most important secondary and tertiary productivity ecosystems in the world (CHAVEZ *et al.*, 2008). This large biomass of species, such as small pelagic fishes, congregates organisms of higher trophic levels such as seabirds (PASSUNI *et al.*, 2016; BARBRAUD *et al.*, 2017), sea lions (MAJLUF & TRILLMICH, 1981), and teutophagous odontocetes (LLAPAPASCA *et al.*, 2018).

The key ecological aspects of teutophagous odontocetes are poorly known in Peruvian waters. For example, they feed mainly on cephalopods, as in the case of Risso's dolphins (*Grampus griseus*, Cuvier, 1812, Delphinidae) and pilot whales (*Globicephala* spp.). These species are globally distributed and have a preferential distribution on the edge of the shelf break and slope, although they may inhabit more oceanic areas (HARTMAN, 2018; OLSON, 2018). Two species of pilot whales of the family Delphinidae make up the genus *Globicephala*: the long-finned pilot whale *G. melas* (Trail, 1809, Delphinidae) and the short-finned pilot whale *G. macrorhynchus* (Gray, 1846, Delphinidae). The former usually inhabits subpolar and temperate regions while the latter inhabits temperate and tropical waters (OLSON, 2018).

In Peruvian waters, Risso's dolphins have been reported in oceanic zones off the north and central coast, where entanglements in artisanal curtain nets have also been recorded (VAN WAEREBEEK & REYES, 1994; VAN WAEREBEEK *et al.*, 1988; SANCHEZ & ARIAS-SCHREIBER, 1998). Both pilot whale species have been reported off Peru (REYES, 2009) with a partial overlap (OLSON, 2018). However, correct identification in the open sea is difficult

parcial (OLSON, 2018). No obstante, la correcta identificación en mar abierto es difícil dada su gran similitud morfológica por lo que, para este estudio, se consideró el género *Globicephala* sin hacer distinción entre ambas especies.

El borde de la plataforma continental y los diferentes niveles de pendiente del talud son hábitats preferidos de odontocetos teutófagos ya que concentran una importante biomasa de cefalópodos y crustáceos (BAUMGARTNER, 1997; DAVIS *et al.*, 1998; CAÑADAS *et al.*, 2002; THORNE *et al.*, 2017). El talud continental peruano concentra una importante abundancia de organismos epipelágicos y mesopelágicos como calamares, argonautas y eufáusidos (ALEGRE *et al.*, 2014). En consecuencia, esta zona podría constituir una importante área de forrajeo para los odontocetos teutófagos. No obstante, estas especies pueden compartir el hábitat y solapar parcialmente sus nichos si existen diferencias ecológicas, e.g. estacionalidad, horarios de forrajeo, amplitud del nicho trófico, distintas zonas pelágicas de forrajeo (BEARZI, 2005; PRACA & GANNIER, 2008). Este estudio busca describir la distribución de los delfines de Risso y las ballenas piloto en aguas peruanas, así como evaluar una posible segregación espacial entre estas especies a través de modelos de hábitat potencial.

## 2. MATERIAL Y MÉTODOS

### Diseño de muestreo

Los avistamientos de delfines de Risso y ballenas piloto fueron registrados durante 21 cruceros hidroacústicos de evaluación de recursos pelágicos realizados por el Instituto del Mar del Perú (IMARPE) dentro de la zona económica exclusiva del mar peruano. Estos cruceros se efectuaron usualmente durante febrero - abril y agosto - octubre del 2000 al 2014. En general, el diseño de muestreo consistió en una navegación sistemática a lo largo de ~79 transectos paralelos distanciados cada 15 mn, a velocidades que variaron de 8 a 10 nudos. Para el caso de los cetáceos, se trabajó con observadores equipados con binoculares 10 x 50 y, ubicados en la proa de la embarcación a una altura de 5 m (BIC José Olaya Balandra) y 8 m (BIC Humboldt). El observador realizó barridos visuales de 180° frente a la proa asegurándose de rastrear el área total, es decir, sin focalizar sectores particulares (KINZEY *et al.*, 2000) durante las horas luz (de 6:00 h - 18:00 h). Durante la navegación, las embarcaciones no se detuvieron o acercaron a los cetáceos (LLAPAPASCA *et al.*, 2018). La posición geográfica del avistamiento fue considerada como la posición generada automáticamente por el GPS de la embarcación científica en el momento de la detección de los cetáceos, en todos los casos.

given their great morphological similarity so we considered the genus *Globicephala* without distinguishing between the two species.

The edge of the shelf break and the different gradients of the shelf-slope are favorite habitats of teutophagous odontocetes, as they concentrate important biomass of cephalopods and crustaceans (BAUMGARTNER, 1997; DAVIS *et al.*, 1998; CAÑADAS *et al.*, 2002; THORNE *et al.*, 2017). The Peruvian shelf-slope concentrates an important abundance of epipelagic and mesopelagic organisms such as squids, argonauts, and euphausiids (ALEGRE *et al.*, 2014). Therefore, this zone could be an important foraging area for teutophagous odontocetes. Nonetheless, these species may share habitat and partially overlap their niches if ecological differences exist, e.g., seasonality, foraging schedules, trophic niche breadth, different pelagic foraging zones (BEARZI, 2005; PRACA & GANNIER, 2008). This study aims to describe the distribution of Risso's dolphins and pilot whales in Peruvian waters, as well as to evaluate possible spatial segregation between these species through potential habitat modeling.

## 2. MATERIAL AND METHODS

### Sampling design

We recorded sightings of Risso's dolphins and pilot whales during 21 hydroacoustic assessment cruises conducted by the Instituto del Mar del Perú (IMARPE) in the Peruvian waters. These cruises were usually conducted during February - April, and August - October from 2000 to 2014. Overall, the sampling design involved systematic navigation along ~79 parallel transects spaced every 15 nm, at speed that varied from 8 to 10 knots. Sightings were made during daylight hours (6:00 h - 18:00 h) by observers equipped with 10 x 50 binoculars and located on the bow of the boat at a height of 5 m (R/V José Olaya Balandra) and 8 m (R/V Humboldt). The observer made visual sweeps of 180° in front of the bow, ensuring that the entire area was tracked, i.e., without focusing on particular sectors (KINZEY *et al.*, 2000). During navigation, the vessels did not stop or approach the cetaceans (LLAPAPASCA *et al.*, 2018). In all cases, the geographic position of the sighting was considered to be the position automatically generated by the GPS of the research vessel at the time of detection.

### Datos oceanográficos

La temperatura superficial del mar (TSM) y la salinidad superficial fueron tomadas *in situ* a intervalos de 10 - 30 mn a lo largo del transecto usando un *logger* digital FURUNO T2000. La batimetría fue obtenida desde la base de datos GEBCO 2002, NASA ([http://neo.sci.gsfc.nasa.gov/view.php?datasetId=GEBCO\\_BATHY](http://neo.sci.gsfc.nasa.gov/view.php?datasetId=GEBCO_BATHY)) y fue delimitada al área de estudio usando el *Golden Software Surfer 12*.

Estos datos oceanográficos (2000 - 2014) fueron grillados usando interpolación de *krigging* a una resolución de 0,5 grados para crear las capas ambientales (*rasters*) y posteriormente fueron transformadas a archivos ASCII (.asc) (*Golden Software Surfer 12*). Así, el área de estudio comprendió 2636 y 3232 celdas para los delfines de Risso y las ballenas piloto, respectivamente.

### Modelamiento de hábitat potencial

Se utilizó el algoritmo Maxent 3.4.0 (<http://www.cs.princeton.edu/~schapire/Maxent/>; PHILLIPS *et al.*, 2006) para el modelado de los hábitats potenciales del delfín de Risso y las ballenas piloto. Este modelo fue escogido debido a la naturaleza de los datos los cuales consisten en coordenadas geográficas donde los grupos fueron avistados (presencias). El tamaño de muestra fue de 42 registros para los delfines de Risso y 38 para las ballenas piloto.

Previamente, diferentes combinaciones de "*features classes*" y parámetros de regularización (PR) fueron evaluados usando "*ENMeval package*" (MUSCARELLA *et al.*, 2014). Posteriormente, las mejores combinaciones fueron escogidas utilizando el criterio de Akaike (AIC). Entonces, "*Linear features*" (L) y PR=1 fueron usados para modelar el hábitat de los delfines de Risso mientras que "*Linear and Quadratic features*" (LQ) y PR=1 para las ballenas piloto.

Los ajustes para el modelamiento en Maxent fueron: (i) salida cloglog (PHILLIPS *et al.*, 2017), (ii) "remove registros duplicados de presencias" fue desbloqueado debido a que el medio marino dinámico permite avistamientos repetidos bajo condiciones cambiantes dentro de una celda, (iii) una muestra aleatoria del 30% del conjunto de datos fue usado para el test y 70% para *training*, (iv) tipo de replicación: *Bootstrap*, (v) Número de réplicas: 25, (vi) Número de iteraciones: 5000 (YOUNG *et al.*, 2011).

### Oceanographic data

Sea surface temperature (SST) and surface salinity (SSS) were taken *in situ* at 10-30 nm intervals along the transect using a FURUNO T2000 digital logger. Bathymetry was obtained from the GEBCO 2002 database, NASA ([http://neo.sci.gsfc.nasa.gov/view.php?datasetId=GEBCO\\_BATHY](http://neo.sci.gsfc.nasa.gov/view.php?datasetId=GEBCO_BATHY)) and was delimited to the study area using Golden Software Surfer 12.

These oceanographic data (2000-2014) were grid-plotted using kriging interpolation at a 0.5-degree resolution to create environmental layers (*rasters*) and were subsequently converted to ASCII (.asc) files (Golden Software Surfer 12). Thus, the study area comprised 2636 and 3232 cells for Risso's dolphins and pilot whales, respectively.

### Potential habitat modeling

The Maxent 3.4.0 algorithm (<http://www.cs.princeton.edu/~schapire/Maxent/>; PHILLIPS *et al.*, 2006) was used to model potential Risso's dolphin and pilot whale habitats. This model was chosen due to the nature of the data which consisted of geographic coordinates where the groups were sighted (presences). The sample size was 42 records for Risso's dolphins and 38 for pilot whales.

First, different combinations of feature classes and regularization parameters (RP) were evaluated using the ENMeval package (MUSCARELLA *et al.*, 2014). Later, the best combinations were chosen using the Akaike information criterion (AIC). Then, Linear features (L) and RP=1 were used to model Risso's dolphin habitat while Linear and Quadratic features (LQ) and RP=1 were used for pilot whales.

Settings for modeling in Maxent were: (i) cloglog output (PHILLIPS *et al.*, 2017), (ii) "remove duplicate presence records" was unlocked because the dynamic marine environment allows repeated sightings under changing conditions within a cell, (iii) a random sample of 30% of the dataset was used for testing and 70% for training, (iv) replication type: *Bootstrap*, (v) Number of replicates: 25, (vi) Number of iterations: 5000 (YOUNG *et al.*, 2011).

### Validación de los modelos

Los modelos fueron validados usando el parámetro “Área bajo la curva” (*AUC*) el cual es una medida de utilidad del modelo para predecir o discriminar entre los puntos de presencia y los puntos *background*. Asimismo, el *Point Biserial Correlation* (*COR*) fue también utilizado como método alternativo dado que *AUC* ha sido previamente cuestionado (LOBO *et al.*, 2008; PETERSON *et al.*, 2008).

Para *COR*, los valores de predictibilidad resultantes de Maxent y los valores reales dicotómicos (puntos de presencia 1 y *background* 0) fueron correlacionados con el paquete “lrm” (RIZOPOULOS, 2006) en R 3.6 (R Core Team 2020).

### 3. RESULTADOS

#### Variables predictoras y validación de los modelos

La temperatura superficial del mar fue la variable con mayor contribución al modelo del delfín de Risso (78,6%) mientras que la profundidad para las ballenas piloto (71,3%) (Tabla 1).

La salinidad fue la variable con menor contribución en el modelo de las ballenas piloto (12,5%) y la profundidad (4,9%) en el modelo del delfín de Risso.

El *AUC* mostraron valores adecuados para el delfín de Risso (*AUC*= 0,745) y las ballenas piloto (*AUC*= 0,72) (Tabla 1). Los valores *COR* fueron conservadores ( $r_{pb} = 0,08$ ,  $p < 0,05$  y  $r_{pb} = 0,09$ ,  $p < 0,05$ ) aunque cercanos a 0,1, probablemente debido al número limitado de registros en zonas predichas con alta probabilidad. No obstante, un valor de  $r_{pb} \geq 0,2$  es considerado alto en el Pacífico Tropical Este (FIEDLER *et al.*, 2018).

### Model validation

The models were validated using the “Area Under the Curve” (*AUC*) parameter, which is a measure of the model’s usefulness in predicting or discriminating between presence points and background points. The Point-Biserial Correlation (*COR*) was also used as an alternative method since *AUC* has been previously questioned (LOBO *et al.*, 2008; PETERSON *et al.*, 2008).

For *COR*, the predictability values resulting from Maxent and the dichotomous real values (presence points 1 and background 0) were correlated with the “lrm” package (RIZOPOULOS, 2006) in R 3.6 (R Core Team 2020).

### 3. RESULTS

#### Predictor variables and validation of the models

Sea surface temperature was the variable with the highest contribution to Risso’s dolphin model (78.6%) while depth for pilot whales (71.3%) was the lowest (Table 1).

Salinity was the variable with the lowest contribution in the pilot whale model (12.5%) while depth (4.9%) for Risso’s dolphin model.

The *AUC* showed adequate values for Risso’s dolphin (*AUC*= 0.745) and pilot whales (*AUC*= 0.72) (Table 1). *COR* values were conservative ( $r_{pb} = 0.08$ ,  $p < 0.05$ , and  $r_{pb} = 0.09$ ,  $p < 0.05$ ) although close to 0.1, probably due to the limited number of records in areas predicted with high probability. Nevertheless, a value of  $r_{pb} \geq 0.2$  is considered high in the Tropical Eastern Pacific (FIEDLER *et al.*, 2018).

Tabla 1.- Tamaño de muestras utilizados para construir modelos de hábitat y pruebas de validación (*AUC* y *COR*). Porcentajes de contribución de cada variable a los modelos de Maxent para los odontocetos teutófagos

Table 1. Sample sizes used to build habitat models and validation tests (*AUC* and *COR*). Percent contribution of each variable to Maxent’s models for teutophagous odontocetes

	<i>Grampus griseus</i>	<i>Globicephala</i> spp.
Tamaño de muestra	42	38
Maxent <i>AUC</i>	0,74	0,72
<i>COR</i>	0,08	0,09
% Contrib. Profundidad	4,9	71,3
% Contrib. TSM	78,6	16,2
% Contrib. Salinidad	16,4	12,5

### Hábitat potencial de los delfines de Risso

El modelo predijo hábitat potencial en parches para el delfín de Risso (Fig. 1). Dichos parches se encontraron tanto en aguas cercanas a la zona costera, como oceánicas de 4-6°S a 17-18°S y, sobre el talud continental de 7 a 11°S. Esas posiciones mostraron alta probabilidad de hábitat potencial para esta especie. Sin embargo, entre 12 y 17°S, el hábitat potencial se localizó exclusivamente en aguas oceánicas. Además, los hábitats potenciales predichos se encontraron principalmente comprendidos entre las isobatas de 200-7000 m, 21-30 °C y salinidad mayor de 35,1 ups.

### Hábitat potencial de las ballenas piloto

El modelo predijo distribución exclusivamente oceánica para las ballenas piloto a lo largo de toda la costa peruana (3-18°S) por fuera del borde de la plataforma continental (Fig. 1). Sin embargo, se observaron zonas que presentaron muy alta probabilidad de hábitat en el norte (3-9°S) y sur (14-18°S). Los hábitats potenciales predichos estuvieron principalmente comprendidos entre las isobatas de 2000-6000 m, 21-30 °C y un amplio rango de valores de salinidad.

### Potential Risso's dolphin habitat

The model predicted potential patchy habitat for Risso's dolphin (Fig. 1). These patches were found in both nearshore and oceanic waters from 4-6°S to 17-18°S and, on the shelf-slope from 7 to 11°S. These positions showed a high probability of potential habitat for this species. However, between 12 and 17°S, the potential habitat was located exclusively in oceanic waters. The predicted potential habitats were also found mainly between the 200-7000 m isobaths, 21-30 °C, and salinity greater than 35.1 PSU.

### Potential pilot whale habitat

The model predicted exclusively oceanic distribution for pilot whales along the entire Peruvian coast (3-18°S) outside the edge of the shelf break (Fig. 1). However, areas with very high habitat probability were observed in the north (3-9°S) and south (14-18°S). The predicted potential habitats were mainly between the 2000-6000 m isobaths, 21-30 °C, and a wide range of salinity values.

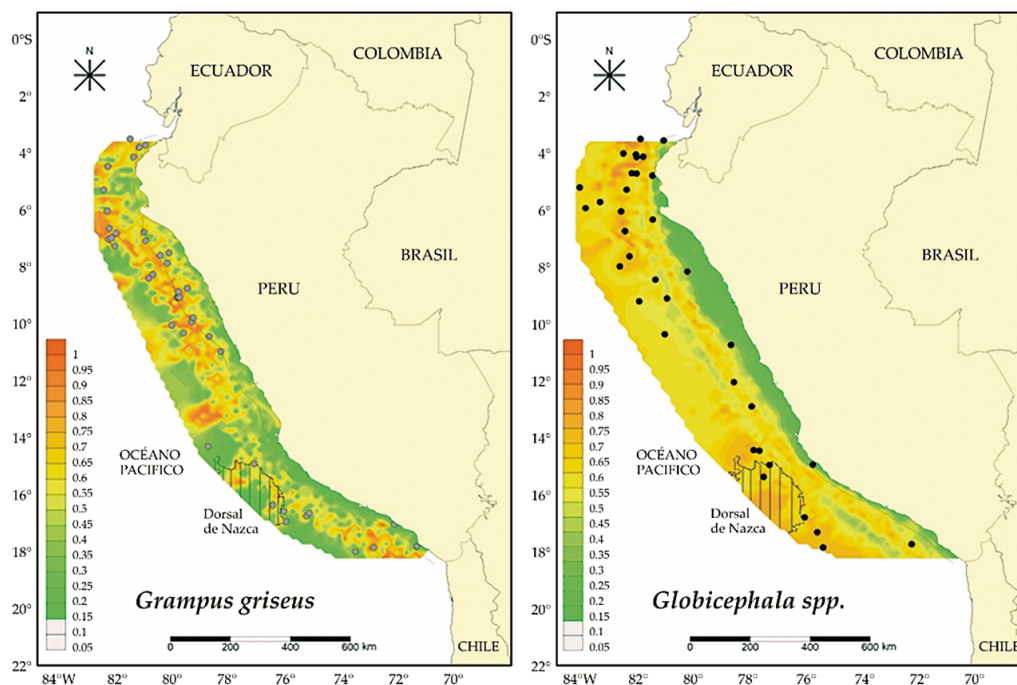


Figura 1.- Modelo Maxent de hábitat potencial para los delfines de Risso (*Grampus griseus*) y ballenas piloto (*Globicephala* spp.), periodo 2000-2014

La barra de color indica el grado de probabilidad de hábitat (0: nula probabilidad a 1: probabilidad muy alta). La línea negra representa la isobata de 200 m. La región encerrada por líneas verticales representa la Dorsal de Nazca. Puntos grises y negros son las posiciones de avistamientos

Figure 1. Maxent model of potential habitat for Risso's dolphins (*Grampus griseus*) and pilot whales (*Globicephala* spp.) (2000-2014)

The color bar indicates the degree of habitat probability (0: no probability to 1: very high probability). The black line represents the 200 m isobath. The Nazca Ridge is represented by the region enclosed by vertical lines

## 4. DISCUSIÓN

### Delfines de Risso

Esta especie ha sido registrada entre 400 y 1200 m de profundidad, a lo largo del borde de la plataforma continental y sobre la parte superior del talud continental en el golfo de México (BAUMGARTNER, 1997), en el mar de Alborán, España (CAÑADAS *et al.*, 2002) y en el mar de Liguria, Italia (AZZELLINO *et al.*, 2008). Otros registros también confirman su presencia en aguas oceánicas en el Pacífico Tropical Este, Océano Índico Este y en el Atlántico Norte (JEFFERSON *et al.*, 2013).

Con el modelo Maxent se proyectó hábitats potenciales en forma de parches, en aguas oceánicas frente a toda la costa peruana. No obstante, una distribución continua fue observada a lo largo de la zona central (7-11°S) sobre el talud continental (Fig. 1). Frente a 4°S y 18°S se observó una extensión del hábitat potencial hacia la zona costera donde la plataforma continental es muy estrecha (~2-5 mn de la costa). Esta distribución más costera ha sido también observada en zonas donde el borde de la plataforma continental se encuentra próximo a alguna línea de costa como en Bahía de Mejillones, Chile (GARCÍA-CEGARRA & PACHECO, 2019), islas de Italia y California (NOTARBARTOLO *et al.*, 1993; SHANE, 1995) o en algún cuerpo de agua cerrado como el Golfo de California, el Golfo de México, el Mar de Japón y el Mar Rojo (JEFFERSON *et al.*, 2013).

Aunque los estudios mencionados sugieren que las características fisiográficas definen indirectamente el hábitat de esta especie, la variable "profundidad" presentó baja contribución al modelo (Tabla 1). Contrariamente, la variable "temperatura superficial del mar" fue la de mayor contribución prediciendo hábitats con temperaturas mayores a 20 °C. Las zonas predichas por el modelo se relacionan con la distribución de masas de agua superficiales cálidas como las tropicales (ATS) y ecuatoriales (AES) en el norte y, subtropicales (ASS) en el centro-sur. En efecto, estas aguas se caracterizan por presentar temperaturas mayores a 20 °C (MORÓN, 2000; SWARTZMAN, 2008). El modelo predijo valores de salinidad del hábitat potencial >35,1, característica de las ASS. No obstante, AES y ATS presentan valores <35,1 (MORÓN, 2000; SWARTZMAN, 2008). Esta diferencia podría ser explicada por la mayor cantidad de registros en la zona centro y sur donde predominó la influencia de las ASS.

En el ecosistema marino peruano, el delfín de Risso parece evitar la zona costera donde las aguas costeras frías (ACF) predominan y, además, habitan

## 4. DISCUSSION

### Risso's dolphins

This species has been recorded at depths between 400 and 1200 m, along the edge of the shelf break and on the top of the shelf-slope in the Gulf of Mexico (BAUMGARTNER, 1997), in the Alboran Sea, Spain (CAÑADAS *et al.*, 2002), and in the Ligurian Sea, Italy (AZZELLINO *et al.*, 2008). Other records also confirm its presence in oceanic waters in the Tropical Eastern Pacific, East Indian Ocean, and North Atlantic (JEFFERSON *et al.*, 2013).

The Maxent model projected potential patchy habitats in oceanic waters off the entire Peruvian coast. However, a continuous distribution was observed along the central zone (7-11°S) on the shelf-slope (Fig. 1). Off 4°S and 18°S, we observed an extension of the potential habitat towards the coastal zone where the shelf break is very narrow (~2-5 nm offshore). This more coastal distribution has also been observed in areas where the edge of the shelf break is close to some coastline such as in Bahía de Mejillones, Chile (GARCÍA-CEGARRA & PACHECO, 2019), islands of Italy and California (NOTARBARTOLO *et al.*, 1993; SHANE, 1995) or in some enclosed water mass such as the Gulf of California, Gulf of Mexico, Sea of Japan, and the Red Sea (JEFFERSON *et al.*, 2013).

Although the aforementioned studies suggest that physiographic characteristics indirectly define the habitat of this species, the variable "depth" presented a low contribution to the model (Table 1). Conversely, the variable "sea surface temperature" was the one with the highest contribution, predicting habitats with temperatures higher than 20 °C. These habitats are related to the distribution of warm surface water masses such as tropical (STW) and equatorial (SEW) in the north and subtropical (SSW) in the center-south. These waters are indeed characterized by temperatures higher than 20 °C (MORÓN, 2000; SWARTZMAN, 2008). The model predicted potential habitat salinity values >35.1, typical of SSW. Nevertheless, SEW and STW show values <35.1 (MORÓN, 2000; SWARTZMAN, 2008). This difference could be explained by the greater number of records in the central and southern zones where the influence of SSW was predominant.

In the Peruvian marine ecosystem, Risso's dolphin seems to avoid the coastal area where cold coastal waters (CCW) predominate and which is the habitat for other species such as the common dolphin (*Delphinus capensis*) and the dusky

otras especies como el delfín común (*Delphinus capensis*) y el delfín oscuro (*Lagenorhynchus obscurus*) (LLAPAPASCA *et al.*, 2018). Las condiciones frías del Sistema de la Corriente de Humboldt parecen también ejercer gran influencia en la distribución del delfín de Risso, a diferencia de otras áreas donde solo la fisiografía parece jugar un rol mucho más relevante (BAUMGARTNER, 1997; CAÑADAS *et al.*, 2002). No obstante, la ocupación del talud en la zona central del Perú puede estar principalmente relacionada a la alta abundancia (23-46 ind/m<sup>3</sup>) del cefalópodo pelágico *Argonauta* spp. (OROSCO, 2016) en dicha área. Estas especies han sido reportadas como la presa principal de poblaciones de delfines de Risso en el mar mediterráneo (BLANCO *et al.*, 2006).

### ¿Distribución continua en el Pacífico Sudeste?

Aunque el delfín de Risso se distribuye desde el ecuador hasta la costa central de Chile se ha sugerido una discontinuidad de la distribución entre 12 y 20°S, correspondiente a la costa central peruana y el norte de Chile (JEFFERSON *et al.*, 2013). En efecto, la especie ha sido registrada nuevamente a partir de 20,2°S (OLAVARRÍA *et al.*, 2001). No obstante, GARCÍA-GODOS & CARDICH (2010) reportaron un varamiento de 14 delfines de Risso en 17°S frente a Ilo, sugiriendo una posible distribución continua. El modelo mostró parches de hábitat entre 14-18°S donde nueve avistamientos fueron registrados en aguas oceánicas profundas (>4000 m) y dos avistamientos muy cerca a la costa (entre 7 y 11 km) frente a 17°S (Fig. 1). Esto sugiere que la aparente distribución discontinua en el Pacífico Sudeste estaría relacionada al bajo esfuerzo de muestreo en esta área.

En este estudio, el área entre 11 y 14°S fue modelada como hábitat potencial, aunque sin registros de avistamientos. Sin embargo, se han reportado capturas en los puertos de Huacho (11°S) (REYES, 2009), Pucusana (12°S) (VAN WAEREBEEK & REYES, 1990) y San Andrés (13°S) (VAN WAEREBEEK & REYES, 1994). Además de varamientos en la Reserva Nacional de Paracas (14°S) (REYES, 2009).

No obstante, la cantidad de registros del delfín de Risso durante los cruceros realizados por IMARPE es baja en comparación a odontocetos piscívoros (LLAPAPASCA *et al.*, 2018). Cabe mencionar que la densidad de individuos ha sido estimada <0,05 individuos/km<sup>2</sup> entre el ecuador y 20°S, a diferencia de las estimaciones calculadas entre 30 y 45°S en ambos hemisferios con >0,3 individuos/ km<sup>2</sup> (JEFFERSON *et al.*, 2013).

dolphin (*Lagenorhynchus obscurus*) (LLAPAPASCA *et al.*, 2018). The cold conditions of the Humboldt Current System also seem to exert great influence on the distribution of Risso's dolphin, unlike other areas where only physiography seems to be more relevant (BAUMGARTNER, 1997; CAÑADAS *et al.*, 2002). Nevertheless, the use of the shelf-slope, as a habitat, in central Peru may be primarily related to the high abundance (23-46 ind/m<sup>3</sup>) of the pelagic cephalopod *Argonauta* spp. (OROSCO, 2016). These species have been reported as the main prey of Risso's dolphin populations in the Mediterranean Sea (BLANCO *et al.*, 2006).

### Continuous distribution in the Southeast Pacific?

While Risso's dolphin is distributed from the equator to the central Chilean coast, a distribution discontinuity has been suggested between 12 and 20°S, corresponding to the central Peruvian coast and northern Chile (JEFFERSON *et al.*, 2013). The species has indeed been recorded again from 20.2°S (OLAVARRÍA *et al.*, 2001). Nonetheless, GARCÍA-GODOS & CARDICH (2010) reported stranding of 14 Risso's dolphins at 17°S off Ilo, thus suggesting a possible continuous distribution. The model showed habitat patches between 14-18°S, where nine sightings were recorded in deep oceanic waters (>4000 m), and off 17°S, where two sightings were reported very nearshore (between 7 and 11 km) (Fig. 1). This suggests that the apparent discontinuous distribution in the Southeast Pacific may be related to the low sampling effort in this area.

In this study, we modeled the area between 11 and 14°S as potential habitat, even though no sightings have been recorded. However, there have been reports of catches in the ports of Huacho (11°S) (REYES, 2009), Pucusana (12°S) (VAN WAEREBEEK & REYES, 1990), and San Andrés (13°S) (VAN WAEREBEEK & REYES, 1994). Also, strandings have occurred in the Paracas National Reserve (14°S) (REYES, 2009).

However, the number of Risso's dolphin records during cruises conducted by IMARPE is low compared to teutophagous odontocetes (LLAPAPASCA *et al.*, 2018). It is worth mentioning that the density of individuals has been estimated at <0.05 individuals/km<sup>2</sup> between the equator and 20°S, as opposed to estimates calculated between 30 and 45°S in both hemispheres with >0.3 individuals/ km<sup>2</sup> (JEFFERSON *et al.*, 2013).



## Ballenas piloto

El hábitat potencial de las ballenas piloto (*Globicephala* spp.) en el Sistema de la Corriente de Humboldt frente a Perú se presentó de manera continua desde el borde de la plataforma continental hasta la zona oceánica con dos principales núcleos frente a 3-9°S y 14-18°S. Las dos especies de ballenas piloto (*G. melas* y *G. macrorhynchus*) han sido reportadas en aguas peruanas (REYES, 2009; OLSON, 2018). En este estudio, el hábitat predicho corresponde probablemente a ambas especies en conjunto. Dado que la identificación de estas especies durante los cruceros generalmente no es posible, este hábitat potencial debe interpretarse con cuidado ya que ambas especies pueden diferir en el uso del hábitat, dieta y otros aspectos de su ecología.

Aun así, es conocido que las ballenas piloto habitan sobre el talud continental y en zonas oceánicas (OLSON, 2018). En el mar de Alborán, España, el calderón de aletas largas (*G. melas*) mostró preferencias por zonas intermedias del talud continental (>500 m de profundidad) (CAÑADAS *et al.*, 2002). Asimismo, se ha observado que las ballenas piloto (*Globicephala* spp.) buscan alimento en zonas con profundidades >800 m, como en el Mar de Liguria, Italia (AZZELLINO *et al.*, 2008); islas Feroe (HEIDE-JØRGENSEN *et al.*, 2002) e islas Canarias (JENSEN *et al.*, 2011). Aunque es considerada una especie nómada, existen algunas poblaciones residentes en el estrecho de Gibraltar, islas Madeira, California y Hawaii (OLSON, 2018).

Los avistamientos de ballenas piloto en la zona oceánica de aguas cálidas (>20 °C) corresponden a masas de agua superficiales ecuatoriales (AES), tropicales (ATS) y subtropicales (ASS), estas últimas con salinidades >35,1. Del mismo modo que los delfines de Risso, esta especie parece evitar las aguas costeras frías (ACF) donde otras especies de odontocetos, generalmente piscívoros, habitan.

### ¿Distribución diferenciada: ballenas piloto de aletas cortas y de aletas largas?

Algunos avistamientos cerca a isla Lobos de Tierra (6,4°S) y capturas en los puertos de Pacasmayo (7,4°S) y Pucusana (12,4°S) durante la década de los 80's corresponden a la ballena piloto de aletas cortas *G. macrorhynchus* (REYES, 2009). El mismo autor, menciona un varamiento de ballena piloto de aletas largas *G. melas* en la bahía de Paracas (13,8°S) y sugiere que avistamientos realizados en el sur de Perú corresponderían a *G. melas*. En este estudio, el modelo predijo dos importantes núcleos de alta probabilidad de hábitat ubicados en el norte (3-9°S) y sur (14-18°S) del Perú, ambos con un importante número de registros.

## Pilot whales

Potential pilot whale (*Globicephala* spp.) habitat in the Humboldt Current System off Peru occurred continuously from the edge of the shelf break to the oceanic zone with two main nuclei off 3-9°S and 14-18°S. Both pilot whale species (*G. melas* and *G. macrorhynchus*) have been reported in Peru (REYES, 2009; OLSON, 2018). In this study, the predicted habitat likely corresponds to both species together. Since the identification of these species during cruises is generally not possible, this potential habitat should be interpreted with caution as the two species may differ in habitat use, diet, and other aspects of their ecology.

The pilot whales are known to inhabit over the shelf-slope and in oceanic areas (OLSON, 2018). In the Alboran Sea, Spain, the long-finned pilot whale (*G. melas*) showed preferences for intermediate zones of the shelf slope (>500 m deep) (CAÑADAS *et al.*, 2002). Also, pilot whales (*Globicephala* spp.) have been observed foraging in areas with depths >800 m, such as in the Ligurian Sea, Italy (AZZELLINO *et al.*, 2008); Faroe Islands (HEIDE-JØRGENSEN *et al.*, 2002), and Canary Islands (JENSEN *et al.*, 2011). While it is considered a nomadic species, there are some resident populations in the Strait of Gibraltar, Madeira, California, and Hawaii (OLSON, 2018).

Sightings of pilot whales in the warm water oceanic zone (>20 °C) correspond to equatorial (SEW), tropical (STW), and subtropical (SSW) surface water masses, the latter with salinities >35.1. Like Risso's dolphins, this species seems to avoid cold coastal waters (CCW) where other odontocete species, generally teutophagous, inhabit.

### Differentiated distribution: short-finned and long-finned pilot whales?

In the 1980s, some sightings near Lobos de Tierra Island (6.4°S) and catches in the ports of Pacasmayo (7.4°S) and Pucusana (12.4°S) correspond to the short-finned pilot whale *G. macrorhynchus* (REYES, 2009). The same author mentions a long-finned pilot whale *G. melas* stranding in Paracas Bay (13.8°S) and suggests that sightings in southern Peru correspond to this species. In this study, the model predicted two important nuclei of high habitat probability located in northern (3-9°S) and southern (14-18°S) Peru, both with a significant number of records.

Estos dos núcleos podrían sugerir una distribución diferenciada para cada especie en aguas peruanas. Desde que ambos núcleos tienen predominancia de diferentes tipos de masa de agua (norte: ATS, AES, ASS y sur: ASS), el tipo y disponibilidad de presas podría ser también diferente. Por ejemplo, mientras que el género *Argonauta* sp. y la familia Ommastrephidae han sido registrados a lo largo de toda la costa, principalmente en ASS; la familia Octopodidae y el género *Abraliopsis* sp. solo entre 3-10°S y 3-14°S, respectivamente, asociados a AES y ATS (OROSCO, 2016). Lo anteriormente mencionado parece sugerir una diferenciación distribucional y de nicho trófico para ambas especies en aguas peruanas. Sin embargo, esta hipótesis debe ser probada en futuras investigaciones con la correcta identificación de las especies.

#### **Simpatría y partición de hábitat entre especies teutófagas**

Ambas especies teutófagas parecen coexistir en simpatría en la zona oceánica frente al norte (3-7°S) y sur (14-18°S) del Perú donde la plataforma continental es estrecha. Aspectos ecológicos como zonas de alimentación a diferentes profundidades, horarios distintos de alimentación o diferencias en la elección de presas permite la coexistencia de odontocetos en una misma área (BEARZI, 2005; PRACA & GANNIER, 2008). En efecto, recientemente se ha demostrado que los delfines de Risso y los zifios de Cuvier segregan sus nichos al forrajear en zonas mesopelágicas y batipelágicas, respectivamente, consumiendo presas de diferente aporte calórico (VISSER *et al.*, 2021). La mayor capacidad de buceo de las ballenas piloto (aprox. <830 m) frente a los delfines de Risso (aprox. <300 m) (STEWART *et al.*, 2013) permitiría un uso diferencial del hábitat y de presas, consintiendo la simpatría de estas especies en el norte y sur peruano, posiblemente también al consumir cefalópodos que habitan a diferentes profundidades. Análisis tróficos (contenido estomacal, isótopos estables, ADN ambiental) son necesarios para corroborar esta hipótesis.

Contrariamente, en la zona central del Perú (7-11°S) donde la plataforma continental es amplia (~65 mn), se observa clara partición del hábitat potencial entre estas especies: la zona del talud continental es ocupada por los delfines de Risso mientras que la zona oceánica por las ballenas piloto. La ocupación de la zona oceánica evitaría también el solapamiento entre el calderón y odontocetos piscívoros de distribución costera en esas latitudes (LLAPAPASCA *et al.*, 2018).

These two nuclei could suggest a differentiated distribution for each species in Peruvian waters. Since both nuclei have a predominance of different water masses (north: STW, SEW, SSW, and south: SSW), the type and availability of prey could also be different. For example, while the genus *Argonauta* sp. and the family Ommastrephidae have been recorded along the entire coast, mainly in SSW; the family Octopodidae and the genus *Abraliopsis* sp. were only sighted between 3-10°S and 3-14°S, respectively, associated with SEW and STW (OROSCO, 2016). The above seems to suggest a distributional and trophic niche differentiation for both species in Peruvian waters. However, further research is needed to test this hypothesis.

#### **Sympatry and habitat partitioning among teutophagous species**

Both teutophagous species appear to coexist in sympatry in the oceanic zone off northern (3-7°S) and southern (14-18°S) Peru where the shelf break is narrow. Ecological aspects such as feeding areas at different depths, different feeding schedules, or differences in the choice of prey allow the coexistence of odontocetes in the same area (BEARZI, 2005; PRACA & GANNIER, 2008). Risso's dolphins and Cuvier's beaked whales have recently been shown to segregate their niches by foraging in mesopelagic and bathypelagic areas, respectively, consuming prey of different caloric input (VISSER *et al.*, 2021). The greater diving capacity of pilot whales (around <830 m) versus Risso's dolphins (around <300 m) (STEWART *et al.*, 2013) would allow sympatry of these species in northern and southern Peru, possibly also by consuming cephalopods inhabiting different depths. Trophic analyses (stomach contents, stable isotopes, environmental DNA) are needed to corroborate this hypothesis.

Conversely, in central Peru (7-11°S), where the shelf break is wide (~65 mn), a clear partitioning of potential habitat between these species is observed: the shelf-slope zone is occupied by Risso's dolphins while the oceanic zone is occupied by pilot whales. The occupation of the oceanic zone would also avoid the overlap between pilot whales and coastal teutophagous odontocetes at these latitudes (LLAPAPASCA *et al.*, 2018).

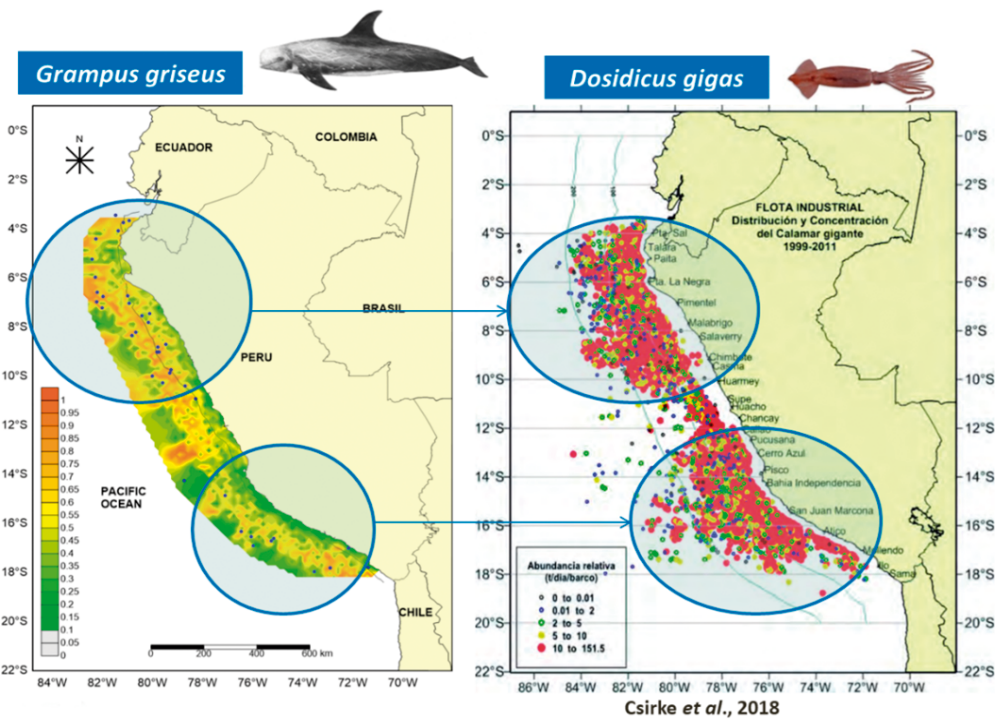


Figura 2.- Comparación entre el hábitat potencial de los delfines de Risso (*Grampus griseus*) 2000-2014 y distribución y densidad del calamar gigante acorde a la información de la flota industrial 1999-2011 (tomado de CSIRKE *et al.*, 2018)

Figure 2. Comparison between Risso's dolphin (*Grampus griseus*) potential habitat (2000-2014) and the distribution and concentration of *D. gigas* according to industrial fleet data (1999-2011) (taken from CSIRKE *et al.*, 2018)

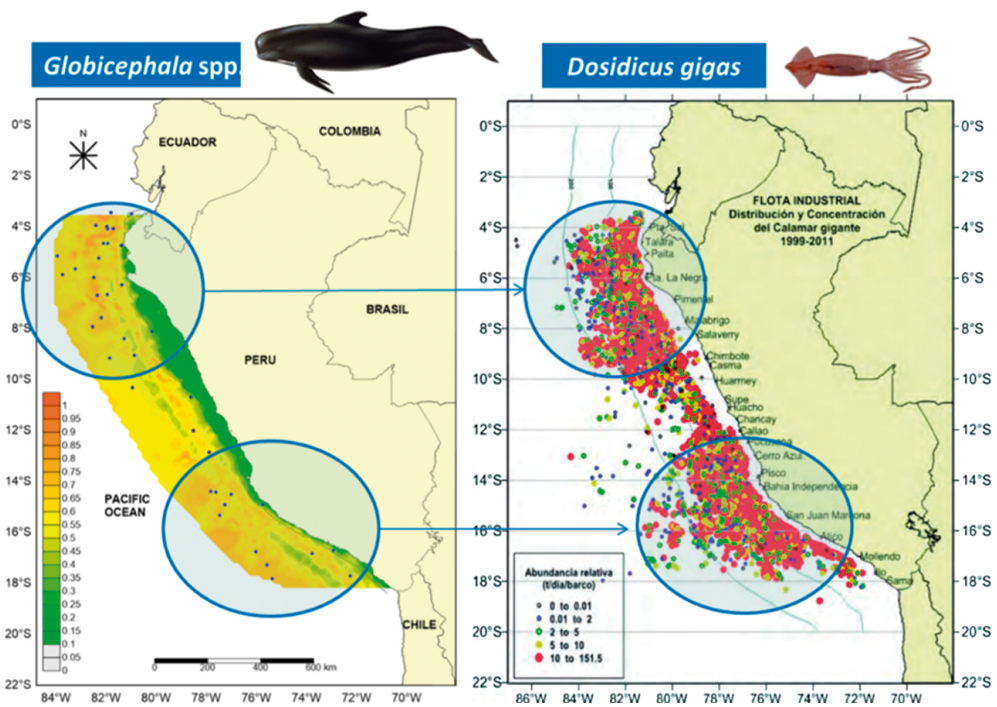


Figura 3.- Comparación entre el hábitat potencial de las ballenas piloto (*Globicephala spp.*) 2000-2014 y la distribución- densidad del calamar gigante acorde a la información de la flota industrial 1999-2011 (tomado de CSIRKE *et al.*, 2018)

Figure 3. Comparison between pilot whales (*Globicephala spp.*) potential habitat (2000-2014) and the distribution and concentration of *D. gigas* according to industrial fleet data (1999-2011) (taken from CSIRKE *et al.*, 2018)

### Odontocetos teutófagos y su relación con la pota (*Dosidicus gigas*)

Ha sido ampliamente estudiado que la distribución de los odontocetos es principalmente modulada por la distribución de sus presas (BALLANCE *et al.*, 2006; REDFERN *et al.*, 2006). Ambas especies se alimentan primordialmente de cefalópodos (JEFFERSON *et al.*, 2013, BAIRD, 2009; OLSON, 2018). Aunque también se han registrado consumo de peces mictófidios en *G. macrorhynchus* (MINTZER *et al.*, 2008). En el Perú, carcasas y picos de pota han sido encontrados en regurgitaciones de delfines de Risso varados en las costas de Ilo (GARCÍA-GODOS & CARDICH, 2010) y recientemente en estómagos de *G. macrorhynchus*, varados en la península de Illescas, Piura 6°S (IMARPE, datos no publicados).

La pota se encuentra distribuida a lo largo de toda la costa peruana. Sin embargo, información proveniente de capturas realizadas por la flota industrial entre los años 2004-2011, indica mayores abundancias y concentraciones en la parte norte (3-9°S) y sur (13-18°S) (ALEGRE *et al.*, 2014). Estas áreas solapan con los hábitats predichos para las ballenas piloto y secundariamente con los delfines de Risso (Figs. 2, 3). Contrariamente, la baja abundancia de pota y distribución replegada al talud entre 11-13°S podría estar también relacionada al bajo número de registros de estas especies en esta zona (Figs. 2, 3). Por ejemplo, la ausencia de delfines de Risso en el Mar Negro ha sido atribuida a la ausencia de cefalópodos (BEARZI *et al.*, 2011).

Los odontocetos teutófagos en aguas peruanas podrían ser buenos indicadores de sus presas, particularmente la pota, así como también de las condiciones ambientales de sus hábitats. Sin embargo, no existen estudios conclusivos al respecto por lo que investigaciones sobre relaciones tróficas ayudarán a comprender las relaciones espaciales presentadas en este trabajo.

### 5. CONCLUSIONES

Los modelos predijeron hábitats sobre el talud y la zona oceánica, siendo estos coherentes con la distribución conocida de ambas especies en otras partes del mundo. Los hábitats predichos para estas especies revelan simpatria en el norte y sur del Perú donde el borde de la plataforma continental es estrecho mientras que una partición del hábitat fue observada en la zona central donde la plataforma continental es amplia.

### Teutophagous odontocetes and their relationship with *Dosidicus gigas*

It has been widely studied that the distribution of odontocetes is mainly modulated by the distribution of their prey (BALLANCE *et al.*, 2006; REDFERN *et al.*, 2006). Both species feed primarily on cephalopods (JEFFERSON *et al.*, 2013; BAIRD, 2009; OLSON, 2018). Although *G. macrorhynchus* has also been recorded consuming myctophid fishes (MINTZER *et al.*, 2008). In Peru, squid pens and beaks have been found in regurgitations of Risso's dolphins stranded off the coast of Ilo (GARCÍA-GODOS & CARDICH, 2010) and recently in stomachs of *G. macrorhynchus*, stranded in the Illescas peninsula, Piura 6°S (IMARPE, unpublished data).

*Dosidicus gigas* is distributed along the entire Peruvian coast. The information from catches made by the industrial fleet between 2004-2011, indicates higher abundances and concentrations in the northern (3-9°S) and southern (13-18°S) Peru (ALEGRE *et al.*, 2014). These areas overlap with the predicted habitats for pilot whales and secondarily with those of Risso's dolphins (Figs. 2, 3). Conversely, the low abundance of jumbo flying squid and relict distribution to the slope between 11-13°S could also be related to the low number of records of these species in this area (Figs. 2, 3). For example, the absence of Risso's dolphins in the Black Sea has been attributed to the absence of cephalopods (BEARZI *et al.*, 2011).

In Peruvian waters, teutophagous odontocetes seem to be good indicators of their prey, particularly *D. gigas*, as well as of the environmental conditions of their habitats. However, there are no conclusive studies on this subject, so research on trophic relationships will help to understand the spatial relationships reported in this paper.

### 5. CONCLUSIONS

The models predicted habitats over the shelf-slope and oceanic zone, which are consistent with the known distribution of both species in other parts of the world. The predicted habitats for these species reveal sympatry in northern and southern Peru, where the edge of the shelf break is narrow, while a habitat partition was observed in the central zone, where it is broad.

Los hábitats predichos también presentaron un interesante solapamiento con áreas de gran agregación y abundancia de pota sugiriendo una importante relación predador-presa en aguas peruanas. Este nuevo conocimiento sobre la conformación espacial de los odontocetos teutófagos se suma al entendimiento de la distribución de los cetáceos en la parte norte del Sistema de la Corriente de Humboldt y su rol como controladores e indicadores de niveles tróficos inferiores.

Dada la distribución oceánica de estas especies, los cruceros acústicos para la estimación de biomasa de anchoveta realizados por IMARPE constituyen una excelente oportunidad de recopilar información biológica y ambiental *in situ*. Por consiguiente, la presencia de observadores a bordo durante cruceros de evaluación de diferentes recursos hidrobiológicos (cruceros de investigación del calamar gigante, jurel y caballa, demersales) permitiría robustecer la base datos con información más detallada.

#### Agradecimientos

Los autores agradecen a la Dirección de Investigaciones Oceanográficas y Cambio Climático por proveer la información oceanográfica utilizada. A A.S. Pacheco por sus comentarios y sugerencias. A N. López por su ayuda en la elaboración de figuras. A. Alegre y D. Grados revisaron y mejoraron el contenido de este trabajo. Finalmente, a todos los observadores a bordo quienes participaron durante los cruceros pelágicos 2000-2014.

Also, the predicted habitats presented an interesting overlap with areas of high aggregation and abundance of *D. gigas*, thus suggesting an important predator-prey relationship in Peruvian waters. This new knowledge on the spatial conformation of teutophagous odontocetes contributes to the understanding of the distribution of cetaceans in the NHCE and their role as controllers and indicators of lower trophic levels.

Given the oceanic distribution of these species, the acoustic cruises for the estimation of anchoveta biomass carried out by IMARPE are an excellent opportunity to collect biological and environmental information *in situ*. The presence of observers onboard during assessment cruises of different hydrobiological resources (jumbo flying squid, jack mackerel and chub mackerel, demersal species) will allow strengthening the database with more detailed information.

#### Acknowledgments

The authors are grateful to the IMARPE'S Directorate of Oceanographic Research and Climate Change for providing the oceanographic information used. Also, to A.S. Pacheco for his comments and suggestions, N. López for his help in the elaboration of figures, A. Alegre and D. Grados for their review and improvement of the content of this work. Finally, to all onboard observers who participated during the 2000-2014 pelagic cruises.

#### REFERENCIAS / REFERENCES

- ALEGRE A, MÉNARD F, TAFUR R, ESPINOZA P, ARGÜELLES J, MAEHARA V, FLORES O, SIMIER M, BERTRAND A. 2014. Comprehensive model of Jumbo squid *Dosidicus gigas* trophic ecology in the Northern Humboldt current system. *PLoS One* 9(1): e85919, 11p. doi: 10.1371/journal.pone.008591
- AZZELLINO A, GASPARI S, AIROLDI S, NANI B. 2008. Habitat use and preferences of cetaceans along the continental slope and the adjacent pelagic waters in the western Ligurian Sea. *Deep-Sea Research. Part I. Oceanographic Research Papers*. 55: 296–323.
- BAIRD R W. 2009. Risso's dolphin *Grampus griseus*. In: Perrin WF *et al.* (eds) *Encyclopedia of Marine Mammals*. Academic Press, San Diego, California, USA. 2nd ed.: 975–976.
- BAKUN A. 1990. Global climate change and intensification of coastal ocean upwelling. *Science*. 247: 198–201.
- BAKUN A, WEEKS S J. 2008. The marine ecosystem off Peru: What are the secrets of its fishery productivity and what might its future hold? *Progress in Oceanography*. 79: 290-299.
- BALLANCE L T, PITMAN R L, FIEDLER P C. 2006. Oceanographic influences on seabirds and cetaceans of the eastern tropical Pacific: A review. *Progr. Oceanogr.* 69, 360–390. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.013>.
- BARBRAUD C, BERTRAND A, BOUCHON M, CHAIGNEAU A, DELORD K, DEMARCO H, GIMENEZ O, GUTIÉRREZ M, GUTIÉRREZ D, OLIVEROS-RAMOS R, PASSUNI C, TREMBLAY Y, BERTRAND S. 2017. Density dependence, prey accessibility and prey depletion by fisheries drive Peruvian seabird population dynamics. *Ecography*. 1–10. <https://doi.org/10.1111/ecog.02485>.
- BAUMGARTNER M F. 1997. The distribution of Risso's dolphin (*Grampus griseus*) with respect to the physiography of the northern Gulf of Mexico. *Marine Mammal Sci.* 13: 614–638. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1997.tb00087.x>
- BEARZI M. 2005. Dolphin sympatric ecology. *Mar. Biol. Res.* 1(3): 165–175. <https://doi.org/10.1080/17451000510019132>
- BEARZI G, REEVES R R, REMONATO E, PIERANTONIO N, AIROLDI S. 2011. Risso's dolphin *Grampus griseus* in the Mediterranean Sea. *Mammalian Biology*. 76: 385–400.
- BLANCO C, RADUÁN M Á, RAGA J A. 2006. Diet of Risso's dolphin (*Grampus griseus*) in the western Mediterranean Sea. *Scientia Marina*. 70(3): 407-411.

- CAÑADAS A, SAGARMINAGA R, GARCÍA-TISCAR S. 2002. Cetacean distribution related with depth and slope in the Mediterranean waters off southern Spain. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. 49(11): 2053–2073. doi:10.1016/s0967-0637(02)00123-1.
- CHAVEZ F P, BERTRAND A, GUEVARA-CARRASCO R, SOLER P, CSIRKE J. 2008. The northern Humboldt Current System: brief history, present status and a view towards the future. *Progr. Oceanogr.* 79: 95–105. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.012>.
- CSIRKE J, ARGÜELLES J, ALEGRE A, AYÓN P, BOUCHON M, CASTILLO G, CASTILLO R, *et al.* 2018. Biología, estructura poblacional y pesquería de pota o calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en el Perú. *Bol Inst Mar Perú*. 33: 302–364.
- DAVIS R W, FARGION G S, MAY N, LEMING T D, BAUMGARTNER M, EVANS W E, HANSEN L J, MULLIN K. 1998. Physical habitat of cetacean along the continental slope in the north-central and western Gulf of Mexico. *Marine Mammal Science*. 14(3): 490–507.
- FIEDLER P C, REDFERN J V, FORNEY K A, PALACIOS D M, SHEREDY C, RASMUSSEN K, GARCÍA-GODOS I, SANTILLÁN L, TETLEY M J, FÉLIX F, BALLANCE L T. 2018. Prediction of Large Whale Distributions: A Comparison of Presence–Absence and Presence-Only Modeling Techniques. *Frontiers in Marine Science*. 5. doi:10.3389/fmars.2018.00419
- GARCÍA-CEGARRA A M, PACHECO A S. 2019. Collision risk areas between fin and humpback whales with large cargo vessels in Mejillones Bay (23°S), northern Chile. *Marine Policy*. doi:10.1016/j.marpol.2018.12.022.
- GARCÍA-GODOS I, CARDICH C. 2010. First mass stranding of Risso's dolphins (*Grampus griseus*) in Peru and its destiny as food and bait. *Marine Biodiversity Records*, 3. doi:10.1017/s1755267209991084
- GUTIÉRREZ D, AKESTER M, NARANJO L. 2016. Productivity and sustainable management of the Humboldt Current large marine ecosystem under climate change. *Environmental Development*. 17: 126–144.
- HARTMAN K L. 2018. Risso's Dolphin. *Encyclopedia of Marine Mammals*, 824–827. doi:10.1016/b978-0-12-804327-1.00219-3
- HEIDE-JØRGENSEN M P, BLOCH D, STEFANSSON E, MIKKELSEN B, OFSTAD L, DIETZ R. 2002. Diving behaviour of long-finned pilot whales *Globicephala melas* around the Faroe Islands. *Wildlife Biology*. 8(1): 307–313. doi:10.2981/wlb.2002.020
- JEFFERSON T A, WEIR C R, ANDERSON R C, BALLANCE L T, KENNEY R D, KISZKA J J. 2013. Global distribution of Risso's dolphin *Grampus griseus*: a review and critical evaluation. *Mammal Review*. 44(1): 56–68. doi:10.1111/mam.12008
- JENSEN F H, PEREZ J M, JOHNSON M, SOTO N A, MADSEN P T. 2011. Calling under pressure: short-finned pilot whales make social calls during deep foraging dives. *Proc R Soc B* 278: 3017–3025.
- KINZEY D, OLSON P, GERRODETTE T. 2000. Marine mammal data collection procedures on research ship line-transect surveys by the Southwest Fisheries Science Center. Southwest Fisheries Science Center, La Jolla. Disponible en: [https://www.researchgate.net/publication/265074560\\_Marine\\_Mammal\\_Data\\_Collection\\_Procedures\\_on\\_Research\\_Ship\\_Line-Transect\\_Surveys\\_by\\_the\\_Southwest\\_Fisheries\\_Science\\_Center](https://www.researchgate.net/publication/265074560_Marine_Mammal_Data_Collection_Procedures_on_Research_Ship_Line-Transect_Surveys_by_the_Southwest_Fisheries_Science_Center)
- LLAPAPASCA M A, PACHECO A S, FIEDLER P, GOYA E, LEDESMA J, PEÑA C, VÁSQUEZ L. 2018. Modeling the potential habitats of dusky, commons and bottlenose dolphins in the Humboldt Current System off Peru: the influence of non-El Niño vs. El Niño 1997–98 conditions and potential prey availability. *Progress in Oceanography*. doi:10.1016/j.pocean.2018.09.003
- LOBO J M, JIMÉNEZ-VALVERDE A, REAL R. 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 17: 145–151. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x>
- MAJLUF P, TRILLMICH F. 1981. Distribution and abundance of sea lions (*Otaria byronia*) and fur seals (*Arctocephalus australis*) in Peru. *Zeitschrift für Säugetierkunde*. 46(6): 384–393.
- MINTZER V J, GANNON D P, BARROS N B, READ A J. 2008. Stomach contents of mass-stranded short-finned pilot whales (*Globicephala macrorhynchus*) from North Carolina. *Marine Mammal Science*. 24(2): 290–302.
- MORÓN O. 2000. Características del ambiente marino frente a la costa peruana. *Bol Inst Mar Perú*. 19(1-2): 179–204. url: <http://biblioimarpe.imarpe.gob.pe:8080/handle/123456789/1008>.
- MUSCARELLA R, GALANTE P J, SOLEY-GUARDIA M, BORJA R A, KASS J, URIARTE M, ANDERSON R P. 2014. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for ecological niche models. *Methods Ecol. Evolut.* <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12261>
- NOTARBARTOLO DI SCIARA, VENTURINO G, ZANARDELLI M C, BEARZI M, BORSANI G, CAVALLONI F J. 1993. Cetaceans in the central Mediterranean Sea: distribution and sighting frequencies. *Bolletín Zoologique*. 60: 131–138.
- OLAVARRÍA C, AGUAYO-LOBO A, BERNAL R. 2001. Distribution of Risso's dolphin (*Grampus griseus*, Cuvier 1812) in Chilean waters. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 36: 111–116.
- OLSON P A. 2018. Pilot Whales. *Encyclopedia of Marine Mammals*, 701–705. doi:10.1016/b978-0-12-804327-1.00194-1
- OROSCO X. 2016. Variabilidad espacio-temporal de paralarvas de cefalópodos en el mar peruano entre los años 2013 y 2014. Tesis Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Ricardo Palma. 89 pp.
- PASSINI G, BARBRAUD C, CHAIGNEAU A, DEMARCO H, LEDESMA J, BERTRAND A, CASTILLO R, PEREA A, MORI J, VIBLANC V A, TORRES-MAITA J, BERTRAND S. 2016. Seasonality in marine ecosystems: Peruvian seabirds, anchovy, and oceanographic conditions. *Ecology*. 97: 182–193. <https://doi.org/10.1890/14-1134.1>
- PETERSON A T, PAGES M, SOBERÓN J. 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecol. Modell.* 213, 63–72. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008>
- PHILLIPS S, ANDERSON R, SCHAPIRE R. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distribution. *Ecol. Modell.* 190: 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- PHILLIPS S J, ANDERSON R P, DUDÍK M, SCHAPIRE R E, BLAIR M E. 2017. Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography* 40: 887–893, 2017 doi: 10.1111/ecog.03049
- PRACA E, GANNIER A. 2008. Ecological niches of three teuthophagous odontocetes in the northwestern

- Mediterranean Sea. *Ocean Science*. 4(1): 49–59. doi:10.5194/os-4-49-2008
- REDFERN J V, FERGUSON M C, BECKER E A, HYRENBACH K D, GOOD C, *et al.* 2006. Techniques for cetacean-habitat modeling, a review. *Marine Ecol. Progr. Ser.* 310, 271–295. <https://doi.org/10.3354/meps310271>
- REYES J. 2009. Ballenas, delfines y otros cetáceos del Perú. Lima, Perú. Squema Ediciones, Una fuente de información.
- RIZOPOULOS D. 2006. Irm: An R package for Latent Variable Modelling and Item Response Theory Analyses. *J. Statist. Softw.* 17(5): 1–25. <http://www.jstatsoft.org/v17/i05/>
- SANCHEZ R, ARIAS-SCHREIBER M. 1998. Cetáceos observados frente a la costa peruana y su relación con la distribución y abundancia de los recursos pelágicos. *Crucero BIC Humboldt 980809, de Paíta a Callao. Inf Inst Mar Peru.* 141: 55–66.
- SHANE S H. 1995. Behavior patterns of pilot whales and Risso's dolphins off Santa Catalina Island, California. *Aquatic Mammals*. 21, 195–197.
- STEWART J S, FIELD J C, MARKAIDA U, GILLY W F. 2013. Behavioral ecology of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in relation to oxygen minimum zones. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 95: 197–208. doi:10.1016/j.dsr2.2012.06.005
- SWARTZMAN G, BERTRAND A, GUTIÉRREZ M, BERTRAND S, VASQUEZ L. 2008. The relationship of anchovy and sardine to water masses in the Peruvian Humboldt Current System from 1983–2005. *Progr. Oceanogr.* 79: 228–237. doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.021
- THORNE L H, FOLEY H J, BAIRD R W, WEBSTER D L, SWAIM Z T, READ A J. 2017. Movement and foraging behavior of short-finned pilot whales in the Mid-Atlantic Bight: importance of bathymetric features and implications for management. *Mar Ecol Prog Ser.* 584: 245–257. <https://doi.org/10.3354/meps12371>
- VAN WAEREBEEK K, REYES J C. 1990. Catch of small cetaceans at Pucusana port central Peru during 1987. *Biol. Conserv.* 51(1): 15–22.
- VAN WAEREBEEK K, REYES J C, LUSCOMBE A. 1988. Revisión de la distribución de pequeños cetáceos frente a Perú. In Salzwedel H. and Landa A. (eds) *Recursos y dinámica del sistema de afloramiento peruano. Bol Extraordinario Inst Mar Perú.* pp. 345–351.
- VAN WAEREBEEK K, REYES J C. 1994. Post-ban small cetacean takes off Peru: a review. *Report of the International Whaling Commission. Special issue.* 15: 503–520.
- VISSER F, MERTEN V J, BAYER T, OUDEJANS M G, DE JONGE D S W, PUEBLA O, REUSCH T B H, FUSS J, HOVING H J T. 2021. Deep-sea predator niche segregation revealed by combined cetacean biologging and eDNA analysis of cephalopod prey. *Science Advances*. 7(14). <https://doi.org/10.1126/sciadv.abf5908>
- YOUNG N, CARTER L, EVANGELISTA P. 2011. A Maxent Model v3.3.3e Tutorial (ArcGISv10). [ibis.colostate.edu/WebContent/WS/ColoradoView/TutorialsDownloads/A\\_Maxent\\_Model\\_v7.pdf](http://ibis.colostate.edu/WebContent/WS/ColoradoView/TutorialsDownloads/A_Maxent_Model_v7.pdf).