

**Centro de Investigación Científica y de Educación
Superior de Ensenada, Baja California**



**Maestría en Ciencias
en Ecología Marina**

**Comportamiento de buceo del calderón tropical
(*Globicephala macrorhynchus*) en el Golfo de México
inferido por datos de tiempo en temperatura**

Tesis

para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestro en Ciencias

Presenta:

Martha Gabriela Duran Irigoyen

Ensenada, Baja California, México
2020

Tesis defendida por
Martha Gabriela Duran Irigoyen

y aprobada por el siguiente Comité

Dra. María de la Concepción García Aguilar
Directora de tesis

Miembros del comité

Dra. Paula Pérez Brunius

Dra. Gisela Heckel Dziendzielewski



Dr. Jorge Adrián Rosales Casián
Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

Dra. Rufina Hernández Martínez
Directora de Estudios de Posgrado

Resumen de la tesis que presenta **Martha Gabriela Duran Irigoyen** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina.

Comportamiento de buceo del calderón tropical (*Globicephala macrorhynchus*) en el Golfo de México inferido por datos de tiempo en temperatura

Resumen aprobado por:

Dra. María de la Concepción García Aguilar
Directora de tesis

El comportamiento de buceo de los calderones (*Globicephala* spp.) ha sido estudiado en diferentes regiones del océano Atlántico, sin embargo, en esta tesis se presentan los primeros hallazgos sobre el comportamiento de buceo del calderón tropical (*G. macrorhynchus*) en el Golfo de México. En abril de 2018 se colocaron marcas satelitales LIMPET-SPOT (Wildlife Computers, WA) en siete calderones (dos machos adultos, MA, y cinco hembras adultas/machos subadultos, HA/MS) en aguas del sur de Veracruz. Estas marcas, además de la posición, transmiten registros periódicos de la proporción de tiempo que los animales pasan en diferentes intervalos de temperatura de la columna de agua, resumidos en histogramas de frecuencia de tiempo en temperatura (TAT). Se registraron un total de 180 histogramas TAT en un período de transmisión de 87 d. Los intervalos de temperatura se transformaron a estratos de profundidad con el método Gravest Empirical Mode utilizando datos de tres boyas perfiladoras ARGO. Se identificaron dos estados conductuales: inmersiones someras de no forrajeo (< 50 m) e inmersiones de forrajeo (\geq 50 m), que a su vez se dividieron en inmersiones poco profundas [50 - 290 m) y profundas (\geq 290 m). Se utilizó un enfoque bayesiano para evaluar posibles diferencias en la proporción de tiempo usado en estos estados tomando en cuenta tres horarios (matutino, vespertino y nocturno), y los clases de sexo (MA y HA/MS). En general, los calderones pasaron ~60% del tiempo en inmersiones de no forrajeo (intervalo de credibilidad del 95%, 95%ICr: 55 – 61%), y ~30% (95%ICr: 28 – 33%) en inmersiones poco profundas durante el forrajeo. La proporción de tiempo que pasaron en los estratos de profundidad presentó una distribución unimodal durante la noche y bimodal en el día (horarios matutino y vespertino), coincidente con la migración vertical diurna de sus presas principales (calamares). Los MA permanecieron más tiempo en inmersiones profundas (19%, 95%ICr: 17 – 22%) que los HA/MS (9%, 95%ICr: 7 – 11%), sugiriendo segregación del hábitat de forrajeo relacionado con el tamaño de los individuos.

Palabras clave: calderón tropical, comportamiento de forrajeo, histogramas TAT

Abstract of the thesis presented by **Martha Gabriela Duran Irigoyen** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology.

Diving behavior of the short-finned pilot whale in the Gulf of Mexico inferred by time-at-temperature data

Abstract approved by:

María de la Concepción García Aguilar, Ph.D.
Thesis director

The diving behavior of pilot whales (*Globicephala* spp.) has been studied in different regions of the Atlantic Ocean; however, this thesis presents the first insight into the diving behavior of the short-finned pilot whale (*G. macrorhynchus*) in the Gulf of Mexico. In April 2018, LIMPET-SPOT satellite tags (Wildlife Computers, WA) were deployed on seven short-finned pilot whales (two adult males, AM, and five adult females/subadult males, AF/SM) in waters of southern Veracruz. These tags, in addition to the position, transmit periodic records of the proportion of time that animals spend in different user-defined temperature strata, which are summarized as time-at-time (TAT) frequency histograms. A total of 180 TAT histograms were recorded during 87 transmission days. The temperature strata were transformed to depth strata with the Gravest Empirical Mode technique using data from three Argo free-drifting profiling buoys. Two behavioral states were identified: shallow non-foraging dives (< 50 m) and foraging dives (\geq 50 m), which in turn were divided into shallow [50 - 290 m] and deep (\geq 290 m) dives. A Bayesian approach was used to assess possible differences in the proportion of time spent in these states, taking into account the daytime periods (morning, afternoon, and night) and sex class (AM and AF/SM). Overall, short-finned pilot whales spent ~60% of the time in non-foraging dives (95% credible interval, 95%CrI: 55 – 61%), and ~30% (95%CrI: 28 – 33%) in shallow foraging dives. The proportion of time that short-finned pilot whales spent in the depth strata presented a unimodal distribution during the night, and a bimodal one during the day (morning and evening periods), coinciding with the vertical diurnal migration of their main prey (squids). AM remained for a longer time in deep dives (19%, 95%CrI: 17 – 22%) than AF/SM (9%, 95%CrI: 7 – 11%), suggesting segregation of the foraging habitat related to the individuals' body size.

Keywords: pilot whale, foraging behavior, TAT histograms.

Dedicatoria

Al océano y a la vida que reside en ella.

Por ser mi apoyo incondicional en toda circunstancia, por la paciencia, la confianza y el inmenso cariño este trabajo es dedicado a IMY.

A Isabel por ser mi cómplice en todo, mi amiga y mi apoyo. Gracias por ser tan tú.

A mis Padres por haberme inculcado el amor por la naturaleza.

A mis queridos compañeros Juan, Nadia, Ángeles y Miguel, que hicieron de mi estancia en Ensenada un tiempo agradable, gracias por brindarme su cariño y compañía.

A las personas que a pesar de la distancia siempre estuvieron presentes.

Agradecimientos

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), por haberme permitido estudiar el posgrado en Ecología Marina.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por proporcionarme el apoyo financiero para realizar mis estudios de maestría a través de la beca 899481.

Esta investigación ha sido financiada por el Fondo Sectorial CONACYT-SENER-Hidrocarburos, proyecto 201441. Esta es una contribución del Consorcio de Investigación del Golfo de México (CIGoM). Reconocemos a PEMEX por promover ante el Fondo la demanda específica sobre los derrames de hidrocarburos y el medio ambiente.

El trabajo de campo, incluyendo la colocación de las marcas satelitales, se realizó bajo el permiso SGPA/DGVS/08053/17 emitido por la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.

A todas las personas que me abrieron las puertas y compartieron sus conocimientos.

Se agradece de manera especial al Dr. Oscar Sosa-Nishizaki, responsable del subproyecto “Caracterización del uso del hábitat pelágico por grandes vertebrados (cetáceos y peces pelágicos)”, por permitir el uso de los datos que hicieron posible la realización de esta tesis y al Dr. Mario A. Pardo-Rueda por la colocación de las marcas satelitales.

Un profundo agradecimiento a mi comité por haber compartido sus conocimientos a lo largo de mi preparación y por sus palabras de aliento en momentos difíciles. Ha sido una experiencia muy grata, el haber tenido la oportunidad de convivir con ustedes.

A la Dra. Paula Pérez-Brunius y a M.C. Paula García-Carrillo por su valioso aporte en la investigación.

A la Dra. Gisela Heckel-Dziendzielewski por su ayuda, no solo en la revisión de este trabajo, sino por sus clases que me motivaron y dieron fuerza para seguir en los momentos más difíciles de mi camino.

Finalmente quiero expresar mi más grande y sincero agradecimiento a la Dra. Concepción García-Aguilar, mi Directora de Tesis, por su guía y paciencia, que hoy hacen posible la culminación de este trabajo.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatorias.....	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	viii
Lista de tablas.....	ix
Capítulo 1. Introducción.....	1
1.1 Antecedentes.....	1
1.2 Justificación.....	3
1.3 Hipótesis.....	4
1.4 Objetivos.....	4
1.4.1 Objetivo general	4
1.4.2 Objetivos específico.....	4
Capítulo 2. Metodología.....	6
2.1 Obtención de datos y delimitación del área de estudio.....	6
2.2 Descripción del área de estudio.....	8
2.3 Análisis de datos.....	9
2.3.1 Estratos de profundidad.....	9
2.3.2 Comportamiento de buceo.....	11
Capítulo 3. Resultados.....	13
3.1 Estratos de profundidad.....	13
3.2 Comportamiento de buceo.....	16
Capítulo 4. Discusión.....	25
4.1 Estructura térmica de la columna de agua.....	25
4.2 Comportamiento de buceo.....	26

Capítulo 5. Conclusiones	29
5.1 Conclusiones.....	29
5.2 Recomendaciones.....	29
Literatura citada	31
Anexos	38

Lista de figuras

Figura	Página
1 (a) Marca satelital LIMPET-SPOT5 con anclajes de titanio. (b) Flecha equipada con la marca satelital. (c) Calderón adulto marcado el 24 de abril de 2018 en el Golfo de México.....	6
2 Posiciones de los siete calderones marcados en abril de 2018 (puntos rojos) y delimitación del área de estudio (línea negra) en el suroeste del Golfo de México.....	8
3 (a) Esquema del nivel del mar y profundidad de isotermas en giros ciclónicos (izquierda) y giros anticiclónicos (derecha) en el hemisferio norte. (b) Ejemplificación de un campo GEM de temperatura, mostrando la profundidad de las isotermas asociadas a giros ciclónicos (izquierda, nivel del mar negativo) y anticiclónicos (derecha, nivel del mar positivo). La línea punteada roja corresponde a la isoterma de 7°C, y la caricatura de los cetáceos muestra como éstos, aun estando en la misma isoterma, se encuentran a profundidades diferentes, dado que uno se encuentra en un remolino anticiclónico y otro dentro de uno ciclónico.....	10
4 Posiciones de las tres boyas perfiladoras ARGO durante los meses de abril a julio de 2018.....	13
5 Perfiles de temperatura y presión de las boyas perfiladoras ARGO durante los meses de abril a julio de 2018.	14
6 Proporción de tiempo de los siete calderones en los estratos de profundidad, mostrando la mediana (línea sólida), los percentiles 25 y 75 (caja), los valores mínimos y máximos (línea punteada) y los valores atípicos (puntos). n = número de histogramas TAT.....	16
7 Proporción de tiempo en los estratos de profundidad de los siete calderones durante el horario matutino (azul claro), vespertino (naranja) y nocturno (azul rey). Se muestra la mediana (línea sólida), los percentiles 25 y 75 (caja), los valores mínimos y máximos (línea punteada) y los valores atípicos (puntos). n = número de histogramas TAT.....	19
8 Proporción de tiempo en los estratos de profundidad de (A) hembras adultas/machos subadultos y (B) machos adultos, mostrando la mediana (línea sólida), los percentiles 25 y 75 (caja), los valores mínimos y máximos (línea punteada) y los valores atípicos (puntos). n = número de histogramas TAT.....	22

Lista de tablas

Tabla	Página
1 Resumen del seguimiento de 7 calderones tropicales marcados en el suroeste del Golfo de México el 24 de abril de 2018. HA/MS = hembras adultas/machos subadultos; MA = machos adultos; Histogramas TAT = Histogramas Time at Temperature.....	7
2 Profundidades estimadas de las isotermas (7–28°C) a partir del perfil de temperatura T(z) y el error estimado ($\pm \Delta T(z)$) en el suroeste del Golfo de México entre abril y julio de 2018. Q1 = primer cuartil, Q3 = tercer cuartil.	15
3 Transformación de los intervalos de temperatura de los histogramas TAT a estratos de profundidad.....	15
4 Resumen de las pruebas T de las comparaciones entre la proporción de tiempo que pasaron los siete calderones en buceos de no forrajeo y de forrajeo, y en inmersiones poco profundas y profundas durante el forrajeo. $\delta = \mu_1 - \mu_2$, DE = desviación estándar, \hat{R} = estadístico de convergencia.....	17
5 Resumen de las pruebas de ANOVA de las comparaciones entre horarios de la proporción de tiempo de los 7 calderones en buceos de no forrajeo y de forrajeo, y en inmersiones poco profundas y profundas durante el forrajeo. $\delta_i = \mu - \mu_i$, DE = desviación estándar, \hat{R} = estadístico de convergencia.....	20
6 Resumen de las pruebas T de las comparaciones de la proporción de tiempo en buceos de no forrajeo y de forrajeo entre hembras adultas/machos subadultos (HA/MS) y machos adultos (MA). $\delta = \mu_1 - \mu_2$, DE = desviación estándar, \hat{R} = estadístico de convergencia.....	23
7 Resumen de las pruebas T de las comparaciones de la proporción de tiempo en inmersiones poco profundas y profundas durante el forrajeo entre hembras adultas/machos subadultos (HA/MS) y machos adultos (MA). $\delta = \mu_1 - \mu_2$, DE = desviación estándar, \hat{R} = estadístico de convergencia.....	24

Capítulo 1. Introducción

1.1 Antecedentes

Los calderones (*Globicephala* spp.) son delfines robustos que se diferencian de otros odontocetos (cetáceos dentados) porque tienen un melón muy grande y globoso, donde el rostro es apenas perceptible; la aleta caudal es gruesa y la dorsal es ancha y falcada (Jefferson *et al.*, 2015). Se reconocen dos especies: el calderón de aletas largas (*Globicephala melas*, Traill 1809) y el calderón de aletas cortas o tropical (*Globicephala macrorhynchus*, Gray 1846) (Olson, 2007). Ambas especies tienen un comportamiento similar, pero existen diferencias morfológicas: la longitud de las aletas pectorales de *G. melas* equivale al 18-27% de la longitud total del cuerpo y en *G. macrorhynchus* al 16-22%; además, la aleta dorsal en el calderón tropical suele situarse más adelante y tiene menos dientes que el calderón de aletas largas (Wenzel *et al.*, 2009).

El calderón tropical se distribuye en aguas cálidas y templadas en la región tropical y subtropical de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico, aunque también se le puede observar en algunos lugares templados como la corriente de las Islas Canarias (Nores y Pérez, 1988). En el Atlántico occidental, se distribuye desde Estados Unidos hasta Brasil, incluyendo el Golfo de México (Leatherwood *et al.*, 1976). Generalmente se encuentra en laderas de islas o cerca del talud continental, donde el declive batimétrico es pronunciado. En estas áreas se alimenta de calamares y en menor proporción de peces mesopelágicos, los cuales cazan durante inmersiones profundas (Sinclair, 1992). Esta especie regularmente es nómada (Olson, 2007), aunque en Madeira, Hawái y posiblemente California existen poblaciones residentes (Shane y McSweeney, 1990; Baird *et al.*, 2015; Alves *et al.*, 2018).

Los estudios ecológicos de vertebrados en vida libre han tenido un gran auge tras el desarrollo de nuevas tecnologías, especialmente en el mar, donde el estudio de los organismos que se encuentran alejados de la costa o que pasan la mayoría de su tiempo sumergidos, es un desafío (Hart y Hyrenbach, 2010). El uso de telemetría satelital en vertebrados marinos comenzó a principios de la década de 1980 con tortugas marinas y rápidamente se extendió a otros taxones (Godley *et al.*, 2008). En la actualidad, el uso de la telemetría satelital, complementado con datos ambientales y fisiológicos, se emplea para caracterizar estrategias de forrajeo, movimientos migratorios, uso de hábitat y perfiles de buceo de peces, aves, reptiles y mamíferos marinos (Crossin *et al.*, 2014).

El interés por entender el comportamiento de buceo en mamíferos marinos comenzó a mediados de la década de 1960, cuando se utilizaron por primera vez dispositivos de registro de buceo en la foca de Weddel (*Leptonychotes weddellii*) (Kooyman, 1965). Desde entonces, los instrumentos de registro y geoposicionamiento han mejorado notablemente, brindando la oportunidad para entender cómo algunos organismos se desplazan a través de largas extensiones oceánicas y grandes profundidades (Horning y Hill, 2005). En el caso de los calderones, las investigaciones comenzaron bajo la hipótesis de que esta especie podría servir para encontrar y levantar objetos perdidos en el océano; luego de experimentar con calderones entrenados, se documentó que un individuo se sumergió hasta 609 m de profundidad (Bowers y Henderson, 1972).

El comportamiento de buceo de los calderones ha sido estudiado en diferentes localidades alrededor del mundo, encontrándose importantes variaciones. Por ejemplo, en el Mar de Liguria los calderones de aletas largas interactúan socialmente y permanecen en los primeros 16 m de la columna de agua durante el día, pero después del ocaso realizan inmersiones profundas (Baird *et al.*, 2002). A diferencia, los calderones tropicales tanto en aguas adyacentes de las islas de Hawái (Baird *et al.*, 2003) como de las Islas Canarias (Aguilar Soto *et al.*, 2008) realizan inmersiones diurnas profundas (> 600 m) e inmersiones frecuentes de poca profundidad durante la noche. Con base en estas observaciones, Aguilar Soto *et al.* (2008) sugieren que en el día los calderones tropicales buscan alimento de gran tamaño y alto contenido energético, y durante la noche capturan una mayor cantidad de organismos de menor talla y bajo rendimiento energético como respuesta a la migración vertical de sus presas.

En el Atlántico occidental, los calderones tropicales de las Bahamas siguen un patrón similar al descrito por Aguilar Soto *et al.* (2008): inmersiones poco frecuentes pero profundas (> 500 m) en el día e inmersiones frecuentes y poco profundas en la noche (Joyce *et al.*, 2017). En contraste, en las aguas de la costa este de Estados Unidos, los calderones no muestran ningún patrón diurno en el comportamiento de buceo; es decir, no hay diferencia en la frecuencia de inmersiones por hora ni profundidad (Bowers 2016 en Quick *et al.*, 2017). En esta región la dieta está compuesta principalmente de calamares mesopelágicos pequeños, como *Brachioteuthis riisei*, *Histioteuthis arcturi* y *Taonius pavo* (Mintzer *et al.*, 2008). Estos hechos sugieren una estrategia de alimentación diferente a la documentada en Hawái, Canarias y Bahamas.

El análisis de los diferentes tipos de vocalizaciones y los cambios en la velocidad de nado de los calderones permite dividir el comportamiento de buceo en dos categorías: inmersiones de no forrajeo (i. e., inmersiones someras asociadas a comportamientos subsuperficiales, tránsito y actividades de

socialización, entre otros) y de forrajeo (i. e., inmersiones enfocadas a la exploración, búsqueda, selección y manipulación de las presas) (Aguilar Soto *et al.*, 2008; Quick *et al.*, 2017). Durante las inmersiones profundas de forrajeo se producen clics repetitivos de ecolocación enfocados a la búsqueda de alimento; estas inmersiones son seguidas por una serie de inmersiones subsuperficiales relativamente intermitentes (Sivle *et al.*, 2012). Para los calderones tropicales en el Atlántico occidental, se calculó la separación de las categorías de inmersión en los 43 m de profundidad; la mayoría de las inmersiones profundas de forrajeo ocurrieron entre los 171 – 540 m de profundidad (Quick *et al.*, 2017). Para los calderones de aletas largas en el Atlántico nororiental, la profundidad de corte se ubicó en los 34 m, y la mayoría de las inmersiones de forrajeo ocurrieron entre 121 – 615 m de profundidad (Visser *et al.*, 2017).

Los calderones tropicales se encuentran en el Golfo de México durante todo el año (Würsig, 2017). En la región norte del Golfo, en la Zona Económica Exclusiva de los Estados Unidos de América, se estimó el tamaño de la población para el 2009 en ~2,500 individuos (Waring *et al.*, 2016). Recientemente se realizó un estudio de telemetría satelital utilizando marcas LIMPET-SPOT (Wildlife Computers Inc., WA) para analizar los movimientos y la distribución horizontal de los calderones en el suroeste del Golfo de México (García-Aguilar *et al.*, 2019). Este tipo de marcas, además de proveer información de la posición, transmiten registros periódicos de la proporción de tiempo que los animales pasan en diferentes estratos de temperatura en la columna de agua. Estos resúmenes, en forma de histogramas de tiempo en temperatura (time-at-temperature, TAT por sus siglas en inglés), pueden ser usados como proxy del comportamiento de buceo cuando existe información del gradiente de la temperatura en la columna de agua (Joyce *et al.*, 2016), como es el caso del Golfo de México (e. g., Rivas *et al.*, 2005, Sheinbaum *et al.*, 2007). Los histogramas TAT han sido ampliamente utilizados para analizar la distribución en los estratos térmicos de la columna de agua en varias especies de vertebrados marinos, como tiburones (e. g., Tyminski *et al.*, 2015; Skomal *et al.*, 2017) y tortugas (e. g., Dodge *et al.*, 2014; Wildermann *et al.*, 2019). En contraste, su uso en cetáceos ha sido muy limitado, aunque fue validado como un buen descriptor del comportamiento de buceo en cinco especies de odontocetos, incluyendo al calderón tropical (Joyce *et al.*, 2016).

1.2 Justificación

Entender los movimientos de los mamíferos marinos enfocados en la alimentación es importante desde el punto de vista de la conservación, ya que la disponibilidad de presas es un factor limitante en la dinámica

de las poblaciones. La estrategia de forrajeo de los calderones tropicales difiere entre localidades, lo que puede ser un reflejo de la distribución espacial y temporal de sus presas bajo distintas condiciones ambientales. En términos generales, en depredadores que deben realizar buceos profundos, la adquisición de presas aumenta linealmente con el tiempo de búsqueda (Thompson y Fedak, 2001), por lo que las inmersiones pueden asignarse a diferentes comportamientos (Quick *et al.*, 2017).

El comportamiento de buceo de los calderones tropicales del Golfo de México nunca se había estudiado, por lo que se utilizó marcas satelitales con sensores de temperatura para describirlo. La combinación de estos datos permitió generar por primera vez información sobre cómo usan los estratos verticales e inferir cómo satisfacen sus necesidades energéticas; además, se estableció una línea base para el monitoreo de las estrategias de alimentación en respuesta a la variación ambiental.

1.3 Hipótesis

La estrategia de forrajeo de los calderones tropicales puede ser inferida a través del tiempo que pasan en los estratos térmicos de la columna de agua.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Describir la estrategia de forrajeo del calderón tropical en el suroeste del Golfo de México a través del uso de histogramas de tiempo en temperatura.

1.4.2. Objetivos específicos

1. Calcular la profundidad de los intervalos de temperatura registrados por los histogramas TAT, a partir de las posiciones de los calderones, perfiles de temperatura y presión *in-situ*, y datos del nivel medio del mar durante el periodo de muestreo.

2. Analizar el comportamiento de buceo de los calderones en distintos estratos de profundidad utilizando los histogramas de temperatura como proxy del tiempo de buceo.
3. Analizar el patrón diurno del comportamiento de buceo de los calderones.

Capítulo 2. Metodología

2.1 Obtención de datos y delimitación del área de estudio

El 24 de abril de 2018 se localizó un grupo de ~50 calderones tropicales en los 18°59'N y 95°19'W, 52 km al noreste de Alvarado, Veracruz. Se colocaron marcas satelitales LIMPET-SPOT5 (Figura 1a; Wildlife Computers, WA) en siete animales adultos de forma remota siguiendo la metodología de Baird *et al.* (2010). Se usó un rifle de CO₂ Dan-Inject® y flechas (Figura 1b) para disparar las marcas a una distancia de 5 – 10 m desde una embarcación de 8 m, mientras se navegaba de manera paralela al individuo objetivo. Las marcas se colocaron en o cerca de la base de la aleta dorsal (Figura 1c) con dos anclajes de titanio de 6.8 cm de seis pétalos previamente esterilizados con sulfato de gentamicina (Mate *et al.*, 2007). Con base en la longitud corporal, el tamaño y ancho de la base de la aleta dorsal (Olson, 2007; Jefferson *et al.*, 2015), se supuso que dos de los calderones eran machos adultos (MA), y los otros cinco pudieron ser hembras adultas y/o machos subadultos (HA/MS).

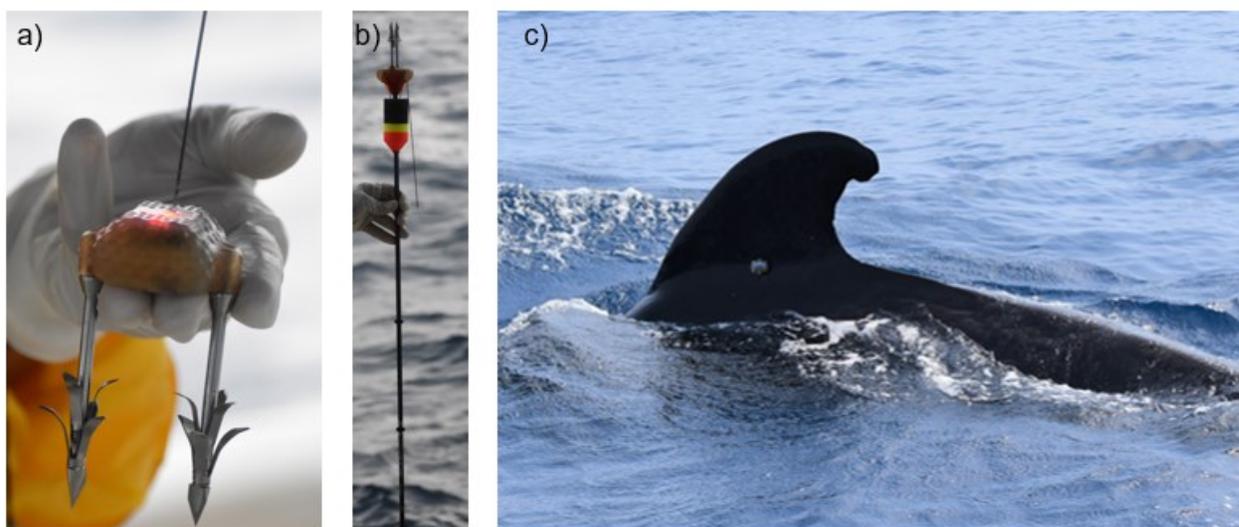


Figura 1. (a) Marca satelital LIMPET-SPOT5 con anclajes de titanio. (b) Flecha equipada con la marca satelital. (c) Calderón adulto marcado el 24 de abril de 2018 en el Golfo de México. Fotografías: M.R. Ramírez León.

Las marcas LIMPET-SPOT5 transmiten posiciones (latitud, longitud) e incluyen sensores de temperatura. Las marcas fueron programadas para transmitir ilimitadamente el primer día, 250 transmisiones por día desde el día 2 hasta el 99, y 100 transmisiones diarias por el resto de la vida útil de la marca. El ciclo diario fue de 8 h, 03:00 a 10:59 h hora local (CTD), que corresponde a las horas de mayor tránsito de los satélites en el área de estudio (Argos Pass Prediction Program, <https://argos-systems.clamerica.com>). Para el

registro de los histogramas TAT, las marcas fueron programadas a intervalos de 10 s en periodos de muestreo de 8 h y se establecieron 11 intervalos de temperatura: <4°C, 4-7°C, 7-10°C, 10-13°C, 13-16°C, 16-19°C, 19-22°C, 22-25°C, 25-28°C, 28-30°C y 30-33°C. Debido a que las marcas satelitales se programan en tiempo universal coordinado, los periodos de muestreo se dispusieron para comenzar a las 00:00, 08:00 y 16:00 UTC, por lo que los histogramas se dividieron en tres periodos en horario local: matutino (03:00 – 10:59), vespertino (11:00 – 18:59) y nocturno (19:00 – 02:59).

Las posiciones fueron recibidas por el sistema Argos (<http://www.argos-system.org>) y procesadas con el filtro de distancia, ángulo y velocidad (DAR, por sus siglas en inglés) (Douglas *et al.*, 2012) en la plataforma de libre acceso Movebank (Wikelski y Kays, 2018). El periodo de transmisión promedio fue de 41 d, variando de 14 a 87 d. Después del filtrado se retuvieron 1380 posiciones (Tabla 1), todas ubicadas en el talud continental suroeste del Golfo de México, al sur de los 24°N y oeste de los 93°W (García-Aguilar *et al.*, 2019). Con base en las posiciones se delimitó el área de estudio, que comprende desde la línea de costa hasta ~2000 m de profundidad (Figura 2). Durante el periodo de transmisión se registraron 180 histogramas TAT de los 7 animales (Tabla 1): 59 en horario matutino, 64 en el vespertino y 57 en el nocturno.

Tabla 1. Resumen del seguimiento de 7 calderones tropicales marcados en el suroeste del Golfo de México el 24 de abril de 2018. HA/MS = hembras adultas/machos subadultos; MA = machos adultos; Histogramas TAT = Histogramas Time at Temperature.

Marca	Grupo	Fin de la transmisión	Días de seguimiento	Posiciones filtradas	Histogramas TAT
171903	HA/MS	12/05/2018	19	78	24
171909	MA	12/05/2018	19	76	21
171910	MA	07/05/2018	14	79	25
171914	HA/MS	20/06/2018	58	267	38
171915	HA/MS	19/07/2018	87	540	28
171919	HA/MS	31/05/2018	29	103	3
171920	HA/MS	11/06/2018	49	237	41

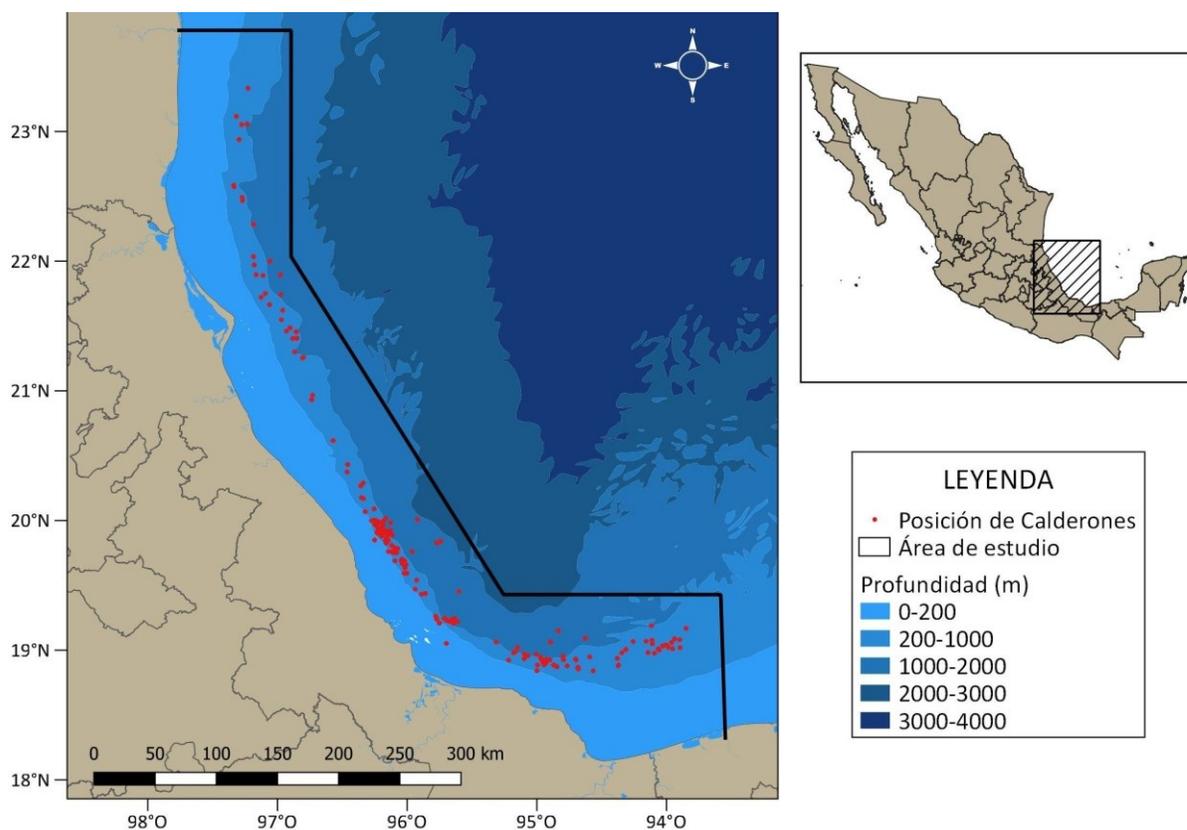


Figura 2. Posiciones de los siete calderones marcados en abril de 2018 (puntos rojos) y delimitación del área de estudio (línea negra) en el suroeste del Golfo de México.

2.2 Descripción del área de estudio

El área de estudio se encuentra dentro de la provincia del este de la plataforma continental del Golfo de México, desde la línea de costa hasta ~2000 m de profundidad. En esta zona la plataforma continental es angosta (aproximadamente 30 km de ancho), y el talud continental a lo largo de 300 km presenta montes submarinos de hasta 600 m de altura (Uchupi, 1967). La temperatura anual superficial del mar oscila entre 22.9 y 29.4°C, con una media de 26.6°C (Salas-Pérez y Arenas-Fuentes, 2011).

Las condiciones oceanográficas son determinadas mayormente por condiciones climáticas y por la presencia de giros anticiclónicos provenientes de la corriente de Lazo y el giro ciclónico de Campeche. Los giros anticiclónicos con aguas cálidas, salinas y oligotróficas se originan en intervalos irregulares que suelen ocurrir entre periodos de 4 y 12 meses, y en ocasiones hasta de 18 meses (Leben, 2005). Luego de su formación, estos giros de ~300 km de diámetro se desplazan hacia el oeste hasta chocar con la plataforma continental, donde se disipan y forman giros de menor magnitud (Vukovich, 2007). Por otra parte, el giro ciclónico de Campeche es una estructura semipermanente de 100-200 km de diámetro de agua fría, baja

salinidad y alto contenido de nutrientes que aparentemente no tiene una estacionalidad marcada, aunque parece ser más intenso en otoño e invierno (DiMarco *et al.*, 2005); generalmente se encuentra al oeste de la Bahía de Campeche y suele dominar la circulación sobre el talud continental (Vázquez de la Cerda *et al.*, 2005; Pérez-Brunius *et al.*, 2013).

Existen dos patrones de circulación estacionales sobre la plataforma continental. El primero se presenta durante los meses de octubre a febrero, cuando la circulación de las corrientes es ciclónica y está influenciada principalmente por eventos de norte (de noviembre a febrero) y, por advección de aguas frías provenientes de la plataforma continental Texas–Luisiana durante esta época, la temperatura en la columna de agua es casi homogénea, con una diferencia de 0.5°C. El segundo comprende el resto del año (época de secas, de marzo a mayo, y época de lluvias, de junio a octubre), cuando la circulación es anticiclónica, mayormente debido a vientos provenientes del sureste, y la diferencia de temperatura en la columna de agua por estratificación puede ser de 8°C (Mateos-Jasso *et al.*, 2012).

2.3 Análisis de datos

2.3.1 Estratos de profundidad

Se utilizó la técnica de reconstrucción del campo de densidad de estructuras de mesoescala (Gravest Empirical Mode, GEM; Watts *et al.*, 2001; Pérez-Brunius *et al.*, 2004) para estimar la profundidad de las isotermas de los intervalos de los histogramas TAT (4 – 33°C). El método GEM calcula la estructura termohalina de la columna de agua en una región determinada al generar proyecciones de perfiles hidrográficos de la variable de interés, en este caso la temperatura, dependiendo de la presión (o profundidad), la función de corriente geostrófica (p. ej. altura del nivel medio del mar), y el tiempo (cuando hay datos suficientes) (Pérez-Brunius *et al.*, 2004). Estas proyecciones se construyen a partir de perfiles hidrográficos *insitu* y varían monótonamente a través de la estructura baroclínica de una corriente geostrófica o de un giro de mesoescala. La virtud de los campos GEM consiste en que minimizan la variabilidad en la profundidad de las isotermas debida al paso de giros de mesoescala, ya que toda esa variabilidad queda asociada a la función geostrófica (Figura 3a; Watts *et al.*, 2001; Pérez-Brunius *et al.*, 2004; Swart *et al.*, 2010).

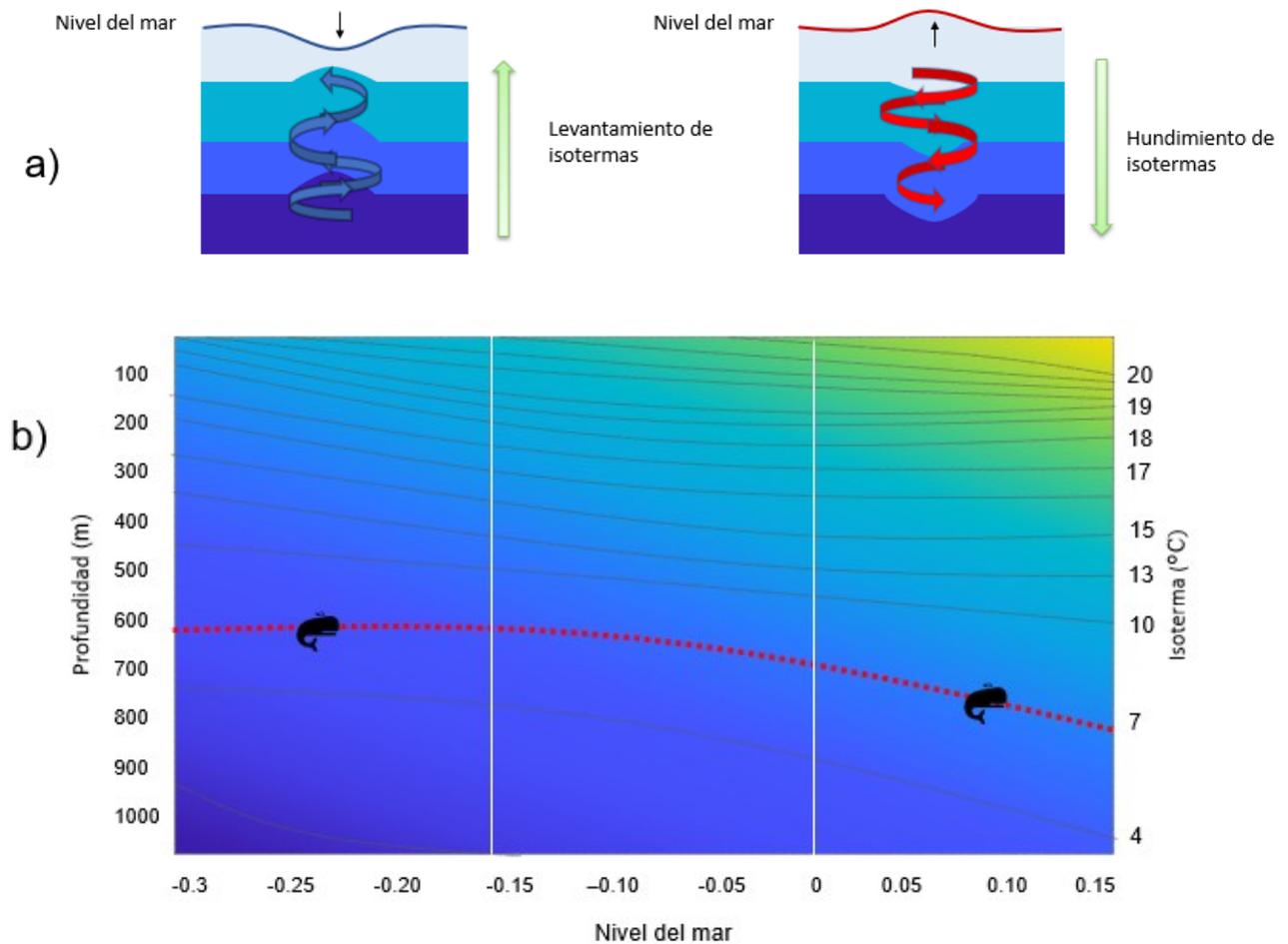


Figura 3. (a) Esquema del nivel del mar y profundidad de isotermas en giros ciclónicos (izquierda) y giros anticiclónicos (derecha) en el hemisferio norte. (b) Ejemplificación de un campo GEM de temperatura, mostrando la profundidad de las isotermas asociadas a giros ciclónicos (izquierda, nivel del mar negativo) y anticiclónicos (derecha, nivel del mar positivo). La línea punteada roja corresponde a la isoterma de 7°C, y el símbolo de los cetáceos muestra como éstos, aún estando en la misma isoterma, se encuentran a profundidades diferentes, dado que uno se encuentra en un remolino anticiclónico y otro dentro de uno ciclónico.

Los campos GEM se expresan como $T(z, NM)$, donde z es la profundidad y NM es la altura del nivel medio del mar (Figura 3b). El primer paso para encontrar dichas profundidades fue construir el campo GEM, utilizando para ello los perfiles hidrográficos de las boyas de deriva ARGO ubicados en la región de estudio, y el campo de nivel del mar (NM) para el periodo en cuestión. En primer lugar, se interpolaron los datos de NM a las posiciones de los perfiles de las boyas ARGO, obteniendo así un valor de nivel del mar para cada perfil de temperatura. El campo GEM de temperatura se construyó mediante una interpolación con

splines cúbicos de la temperatura en función del nivel del mar para cada profundidad registrada por las ARGO, utilizando todos los datos disponibles independientemente de la fecha y posición donde se registraron. Asociado a este campo se tiene la desviación estándar de la diferencia entre las observaciones y la función interpolada para cada profundidad ($\Delta T(z)$), que es una medida del error en el perfil de temperatura obtenido. Para obtener el perfil de temperatura a cada posición (latitud y longitud) registrada por los calderones, primero se interpoló el valor del NM a la posición en la fecha registrada por el animal, y con ese valor de NM se obtuvo del campo GEM el perfil de temperatura con su desviación estándar. Con los perfiles reconstruidos del campo GEM se calculó la profundidad promedio, mínima y máxima de cada isoterma a partir del perfil de temperatura $T(z)$ y el error estimado ($\pm \Delta T(z)$).

Los campos GEM fueron construidos utilizando el software MATLAB (The MathWorks, Inc., 2019). Los datos del NM correspondientes al periodo de transmisión se encuentran disponibles gratuitamente en la plataforma AVISO (<https://www.aviso.altimetry.fr/en/home.html>), y los perfiles de temperatura y presión de boyas perfiladores ARGO son parte del Sistema Mundial de Observación de los Océanos (GOOS), y son recopilados y puestos a disposición gratuitamente por el Proyecto Internacional ARGO (<http://www.argo.net>), vía el Mercator Coriolis Mission Group (GMMC, <https://www.mercator-ocean.fr/en/science-publications/gmmc/>). Las boyas fueron lanzadas desde un crucero a cargo del grupo CANEK del Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), a bordo del B/O Justo Sierra de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

2.3.2 Comportamiento de buceo

Se determinó la proporción de tiempo que los calderones pasaron en cada estrato de profundidad y se clasificaron los buceos como de no forrajeo y forrajeo. Debido a la similitud en el comportamiento de los calderones de aletas largas y calderones tropicales, y a que existen pocos estudios sobre el comportamiento de buceo con base en las vocalizaciones, la clasificación se hizo de acuerdo con Sivle *et al.* (2012), Visser *et al.* (2017) y Quick *et al.* (2017), quienes identificaron la profundidad de corte en 34 y 43 m para calderones de aletas largas y de aletas cortas, respectivamente. Se comparó la proporción de tiempo en estos estados conductuales (i. e., no forrajeo y forrajeo) entre horarios (matutino, vespertino y nocturno) y entre hembras adultas/machos subadultos (HA/MS) y machos adultos (MA) con pruebas bayesianas de T con varianzas desiguales y de ANOVA de una vía de efectos aleatorios. Los modelos se basaron en Kery (2010). En todos los casos se usaron distribuciones previas no informativas y se supuso

una distribución normal con parámetros (μ, σ^2) , previa inspección de los datos. Los parámetros de interés fueron estimados utilizando cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC, por sus siglas en inglés) implementadas en WINBUGS (Lunn *et al.*, 2000) en R (R Core Team 2019). En cada modelo se corrieron 250,000 iteraciones en tres cadenas independientes, con fase de calentamiento de 10% y reteniendo el décimo valor. El número de iteraciones se definió en función de la convergencia de las cadenas, medida con el estadístico \hat{R} , el cual indica que cuando se obtiene un valor cercano a 1 las cadenas convergieron (Gelman y Rubin, 1992).

La inferencia bayesiana se basa en la distribución posterior. La media posterior se usa comúnmente como una medida del centro de la distribución, y los intervalos de credibilidad (ICr) se construyen usando cuantiles de la distribución (McKenzie *et al.*, 2018). Para las pruebas de hipótesis se utilizó el ICr, ya que su significado es intuitivo: todos los valores dentro del intervalo tienen una mayor densidad de probabilidad que cualquier valor fuera; por lo tanto, el intervalo incluye los valores más creíbles (Kruschke, 2015). Se usaron pruebas de dos colas. La hipótesis nula de la prueba T es $H_0: \delta = \mu_2 - \mu_1 = 0$, donde μ_1 es la media de la población muestral 1 y μ_2 de la población muestral 2. Para probar la hipótesis nula, se computa la distribución posterior de δ dados los datos D y se obtiene el intervalo de credibilidad, $p(a \leq \delta \leq b|D)$. El intervalo de credibilidad de 95% (95% ICr) abarca el 2.5% de la distribución a ambos lados, por lo que está delimitado por los percentiles 2.5 y 97.5, y H_0 se cumple si cero está dentro del intervalo; es decir, cero es un valor creíble de la diferencia entre las medias (Lee, 2012; Bolstad y Curran, 2017). De manera análoga se realizó la prueba de hipótesis del ANOVA, pero en este caso $H_0: \delta_i = \mu_i - \mu = 0$, donde μ es la hipermedia o gran media y μ_i es la media de la población muestral i (desde $i = 1$ hasta n).

Capítulo 3. Resultados

3.1 Estratos de profundidad

La construcción de los campos GEM se realizó a partir de 36 perfiles de temperatura y presión de tres boyas perfiladoras (4902350, 4902915 y 4902916) que estuvieron en el área de estudio (al sur de los 21°N y oeste de los 94°W) durante el periodo de transmisión de las marcas satelitales (abril a julio de 2018) (Figuras 4 y 5). Debido a que no se registraron valores $\leq 4^{\circ}\text{C}$ ni $\geq 30^{\circ}\text{C}$ en los histogramas TAT ni en los perfiles, las isotermas de 4, 30 y 33°C fueron eliminadas de las proyecciones.

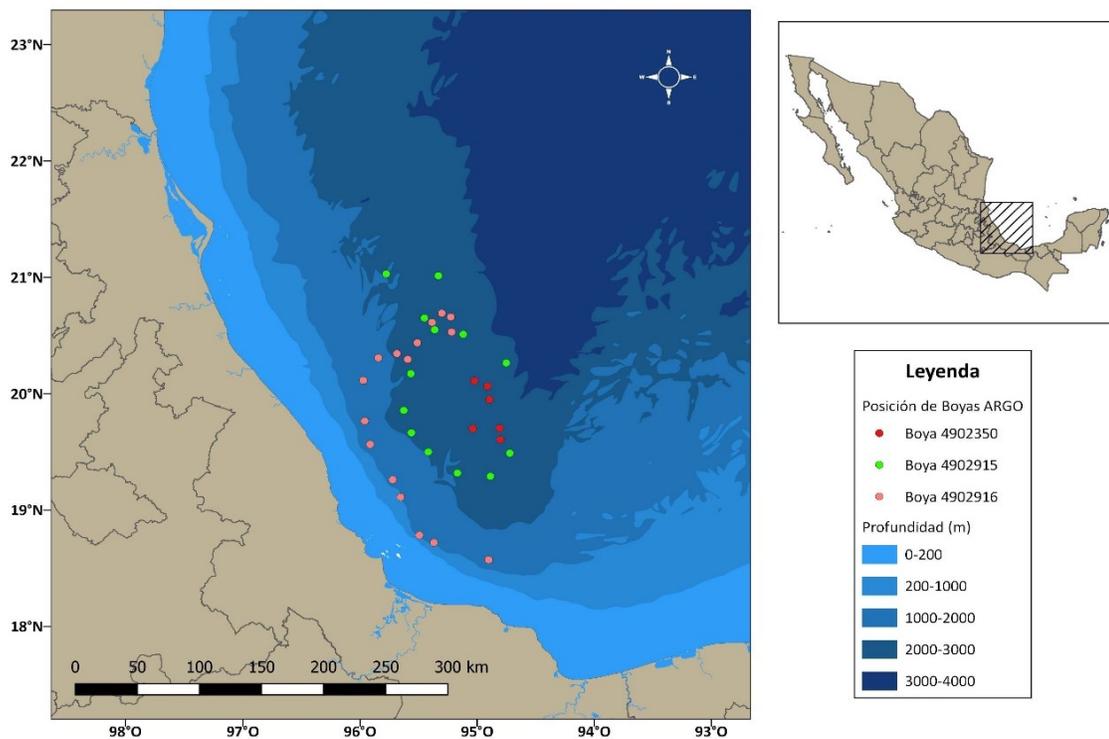


Figura 4. Posiciones de las tres boyas perfiladoras ARGO durante los meses de abril a julio de 2018.

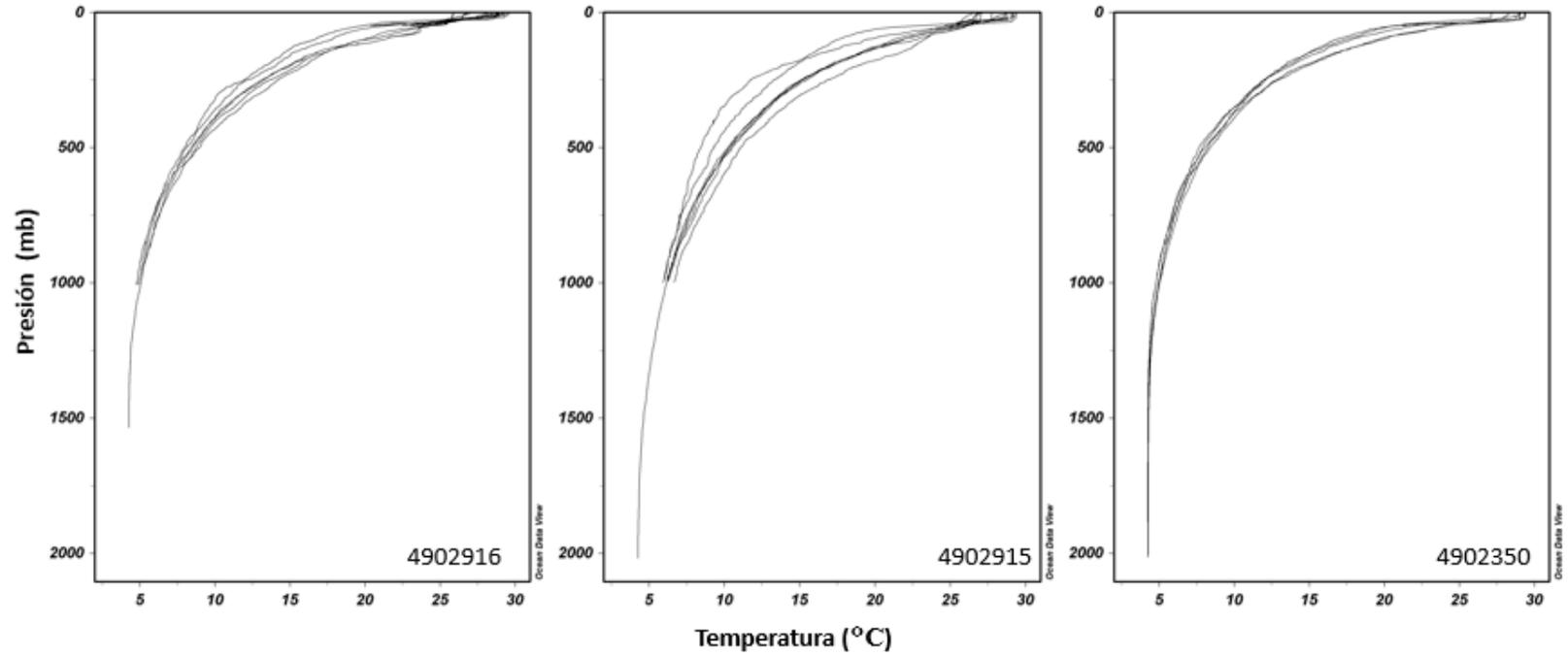


Figura 5. Perfiles de temperatura y presión de las boyas perfiladoras ARGO durante los meses de abril a julio de 2018.

Los valores de las profundidades obtenidos para las isotermas de los histogramas TAT, variaron ampliamente entre las posiciones de los calderones. Las mayores variaciones (≥ 150 m) ocurrieron en las isotermas de 7°C y 10°C , mientras que las menores (46 m) en la isoterma de 28°C (Tabla 2). Por esta razón, en vez de usar las profundidades promedio de las isotermas, los intervalos de temperatura de los histogramas TAT se transformaron en estratos de profundidad utilizando como límite el tercer cuartil (Tabla 3).

Tabla 2. Profundidades estimadas de las isotermas ($7\text{--}28^{\circ}\text{C}$) a partir del perfil de temperatura $T(z)$ y el error estimado ($\pm \Delta T(z)$) en el suroeste del Golfo de México entre abril y julio de 2018. Q1 = primer cuartil, Q3 = tercer cuartil.

Isoterma ($^{\circ}\text{C}$)	Profundidad (m)			
	Mínima	Q1	Q3	Máxima
28	0	2	26	46
25	28	33	50	108
22	42	55	89	130
19	59	97	134	168
16	108	149	193	238
13	193	236	290	340
10	323	378	437	479
7	579	601	698	737

Tabla 3. Transformación de los intervalos de temperatura de los histogramas TAT a estratos de profundidad.

Estrato	Intervalo de temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	Estrato de profundidad (m)
1	≥ 28	[0, 26)
2	[25, 28)	[26, 50)
3	[22, 25)	[50, 89)
4	[19, 22)	[89, 134)
5	[16, 19)	[134, 193)
6	[13, 16)	[193, 290)
7	[10, 13)	[290, 437)
8	[7, 10)	[437, 698)
9	< 7	≥ 698

3.2 Comportamiento de buceo

Debido a la naturaleza de los datos, no fue posible calcular el punto de corte exacto para separar los buceos asociados a actividades de forrajeo y no forrajeo, pero usando las profundidades reportadas por de Sivle *et al.* (2012), Visser *et al.* (2017) y Quick *et al.* (2017), los buceos de no forrajeo se definieron como aquellos con una profundidad <50 m (estratos 1 y 2), y los de forrajeo aquellos de profundidad ≥ 50 m (estratos 3 al 9). Se identificó una distribución bimodal, con menor proporción de tiempo en los estratos 5 y 6, entre los 134 y 290 m de profundidad. Con base en esta distribución, se definió la profundidad de corte en 290 m para dividir los buceos de forrajeo en inmersiones poco profundas (estratos 3 a 6) y profundas (estratos 7 a 9; Figura 6).

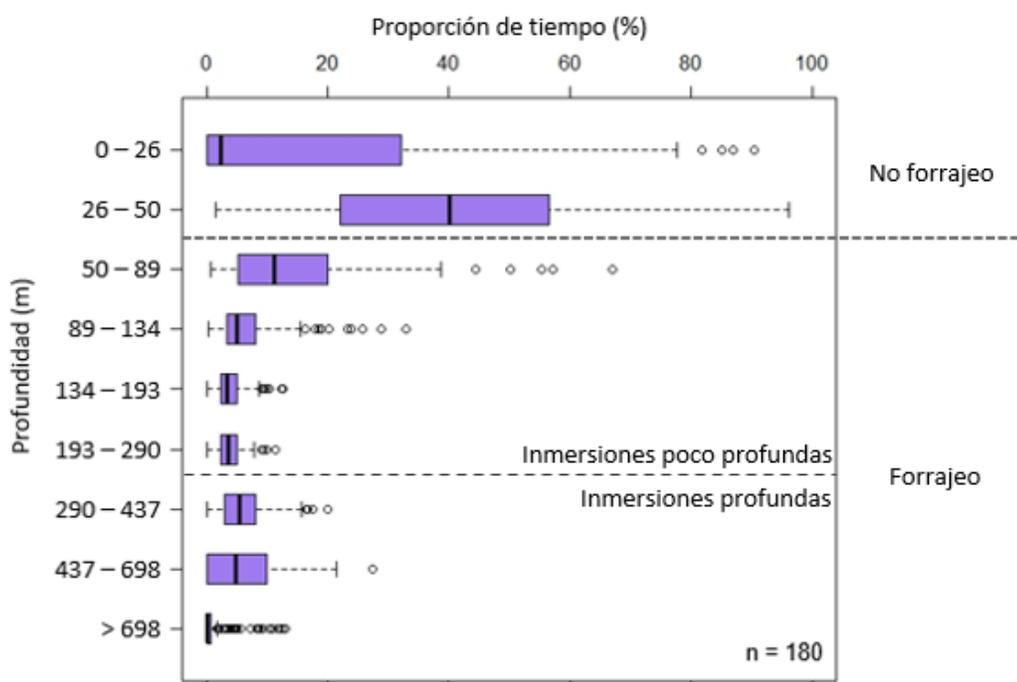


Figura 6. Proporción de tiempo de los siete calderones en los estratos de profundidad, mostrando la mediana (línea sólida), los percentiles 25 y 75 (caja), los valores mínimos y máximos (línea punteada) y los valores atípicos (puntos). n = número de histogramas TAT.

En términos generales, la proporción de tiempo en actividades de no forrajeo fue diferente a la destinada al forrajeo (es decir, la hipótesis nula no es creíble), y los calderones pasaron más tiempo en el primer estado conductual (58%) que en el segundo (43%). Asimismo, durante el forrajeo el tiempo en inmersiones poco profundas (31%) difirió del tiempo en inmersiones profundas (13%) (Figura 6; Tabla 4).

Tabla 4. Resumen de las pruebas T de las comparaciones entre la proporción de tiempo que pasaron los siete calderones en buceos de no forrajeo y de forrajeo, y en inmersiones poco profundas y profundas durante el forrajeo. $\delta = \mu_1 - \mu_2$, DE = desviación estándar, \hat{R} = estadístico de convergencia.

Tipo de buceo	Parámetro	Media	DE	Percentil			\hat{R}
				2.5	50	97.5	
No forrajeo	Media, μ_1	57.90	1.53	54.89	57.90	60.92	1.001
	Desviación estándar, σ_1	20.54	1.09	18.54	20.50	22.83	1.001
Forrajeo	Media, μ_2	42.80	1.40	40.06	42.81	45.56	1.001
	Desviación estándar, σ_2	18.79	1.00	16.96	18.74	20.88	1.001
	δ	-15.09	2.07	-19.17	-15.09	-11.02	1.001
	Devianza	3162.74	2.88	3159	3162	3170	1.001
Inmersiones							
Poco profundas	Media, μ_1	30.52	1.28	28	30.52	33.05	1.001
	Desviación estándar, σ_1	17.24	0.92	15.56	17.21	19.16	1.001
Profundas	Media, μ_2	12.86	0.76	11.36	12.87	14.37	1.001
	Desviación estándar, σ_2	10.31	0.54	9.30	10.29	11.45	1.001
	δ	-17.65	1.49	-20.60	-17.65	-14.72	1.001
	Devianza	2883.82	2.87	2880	2883	2891	1.001

El patrón bimodal se mantuvo en los horarios matutino y vespertino, mientras que en el horario nocturno fue unimodal (Figura 7). Durante los horarios matutino y nocturno, la proporción de tiempo en actividades distintas al forrajeo (51-58%) fue similar a la gran media (57%), pero el tiempo destinado a estas actividades en el horario vespertino (64%) fue mayor (Tabla 5). Durante el forrajeo, nuevamente el tiempo en inmersiones poco profundas en los horarios matutino y nocturno (32-38%) fue similar a la gran media (29%), pero en el horario vespertino fue menor (<20%). Finalmente, la proporción de tiempo en inmersiones profundas en los tres horarios fue similar a la gran media (12%), aun cuando en el horario nocturno se presentó el valor más bajo (5%) (Tabla 5).

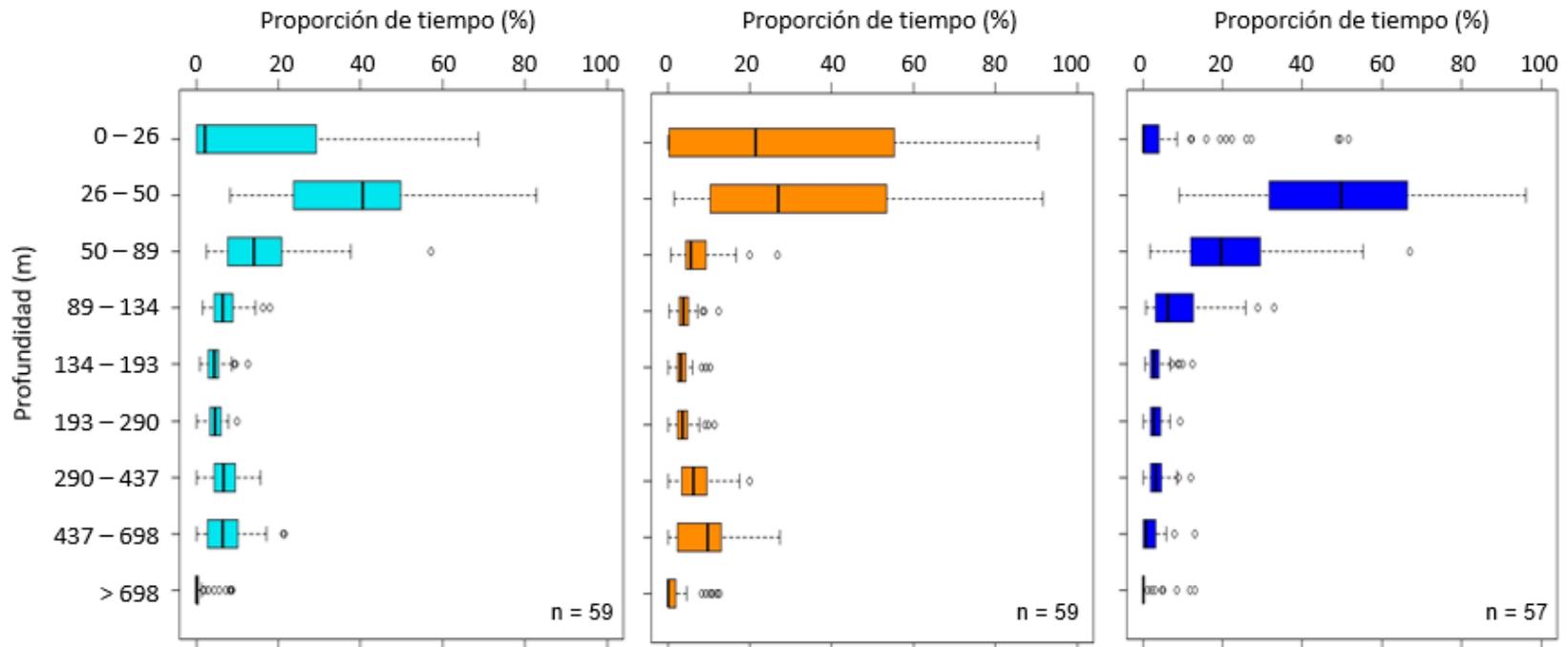


Figura 7. Proporción de tiempo en los estratos de profundidad de los siete calderones durante el horario matutino (azul claro), vespertino (naranja) y nocturno (azul rey). Se muestra la mediana (línea sólida), los percentiles 25 y 75 (caja), los valores mínimos y máximos (línea punteada) y los valores atípicos (puntos). n = número de histogramas TAT.

Tabla 5. Resumen de las pruebas de ANOVA de las comparaciones entre horarios de la proporción de tiempo de los 7 calderones en buceos de no forrajeo y de forrajeo, y en inmersiones poco profundas y profundas durante el forrajeo. $\delta_i = \mu - \mu_i$, DE = desviación estándar, \hat{R} = estadístico de convergencia.

Tipo de buceo	Parámetro	Media	DE	Percentil			\hat{R}
				2.5	50	97.5	
No forrajeo	Gran media, μ	56.78	4.14	48.12	56.92	64.83	1.001
	Media horario matutino, μ_1	50.90	1.29	48.36	50.91	53.46	1.001
	Media horario vespertino, μ_2	64.02	1.24	61.59	64.02	66.46	1.001
	Media horario nocturno, μ_3	58.28	1.30	55.73	58.29	60.84	1.001
	δ_1	-5.88	4.19	-14.14	-5.94	2.77	1.001
	δ_2	7.23	4.22	0.83	7.06	16.13	1.001
	δ_3	1.49	4.21	-6.66	1.37	10.30	1.001
	Varianza entre horarios, σ_g^2	6.86	1.81	3.43	6.91	9.82	1.001
	Varianza residual, σ_ε^2	9.97	0.02	9.92	9.98	9.99	1.001
	Devianza	1812.04	3.20	1808	1811	1820	1.001
Forrajeo	Gran media, μ	40.03	3.66	32.26	40.15	47.28	1.001
	Media horario matutino, μ_1	44.34	1.29	41.80	44.33	46.86	1.001
	Media horario vespertino, μ_2	35.45	1.25	32.99	35.46	37.91	1.001
	Media horario nocturno, μ_3	41.87	1.28	39.35	41.87	44.39	1.001
	δ_1	4.30	3.74	-2.91	4.11	12.34	1.001
	δ_2	-4.58	3.71	-12.11	-4.59	3.11	1.001
	δ_3	1.84	3.73	-5.48	1.71	9.74	1.001
	Varianza entre horarios, σ_g^2	5.92	2.07	2.42	5.77	9.71	1.001
	Varianza residual, σ_ε^2	9.98	0.02	9.91	9.98	9.99	1.001
	Devianza	1764.25	3.21	1760	1764	1772	1.001

Tabla 5. Continuación.

Inmersiones	Parámetro	Media	DE	Percentil			\hat{R}
				2.5	50	97.5	
Poco profundas	Gran media, μ	28.55	4.61	19.27	28.59	37.63	1.001
	Media horario matutino, μ_1	31.52	1.28	29.01	31.53	34.04	1.001
	Media horario vespertino, μ_2	18.25	1.24	15.82	18.25	20.69	1.001
	Media horario nocturno, μ_3	37.68	1.31	35.11	37.69	40.26	1.001
	δ_1	2.97	4.67	-6.20	2.93	12.39	1.001
	δ_2	-10.29	4.66	-19.53	-10.31	-0.97	1.001
	δ_3	9.13	4.68	-0.13	9.07	18.60	1.001
	Varianza entre horarios, σ_g^2	7.84	1.42	4.81	8.02	9.90	1.001
	Varianza residual, σ_ε^2	9.96	0.03	9.86	9.97	9.99	1.001
	Devianza	1593.26	3.18	1589	1593	1601	1.001
Profundas	Gran media, μ	12.32	4.05	4.03	12.36	20.48	1.001
	Media horario matutino, μ_1	14.39	1.17	12.10	14.40	16.69	1.001
	Media horario vespertino, μ_2	17.72	1.13	15.50	17.73	19.95	1.001
	Media horario nocturno, μ_3	5.49	1.20	3.13	5.49	7.87	1.001
	δ_1	2.06	4.11	-6.15	2.02	10.48	1.001
	δ_2	5.39	4.10	-2.76	5.33	13.85	1.001
	δ_3	-6.83	4.11	-15.18	-6.80	1.44	1.001
	Varianza entre horarios, σ_g^2	6.74	1.84	3.32	6.76	9.80	1.001
	Varianza residual, σ_ε^2	9.08	0.43	8.23	9.08	9.88	1.001
	Devianza	1305.65	2.73	1302	1305	1313	1.001

En cuanto al comportamiento de buceo entre hembras adultas/machos subadultos y machos adultos, ambos grupos presentaron una distribución bimodal (Figura 8). El tiempo promedio destinado en inmersiones de no forrajeo (54% para HA/MS y 61% para MA) y forrajeo (40% para HA/MS y 45% para MA) fue similar entre grupos (Tabla 6). Sin embargo, la proporción de tiempo en inmersiones profundas durante el forrajeo difirió: 9% para HA/MS y 19% para MA (Tabla 7).

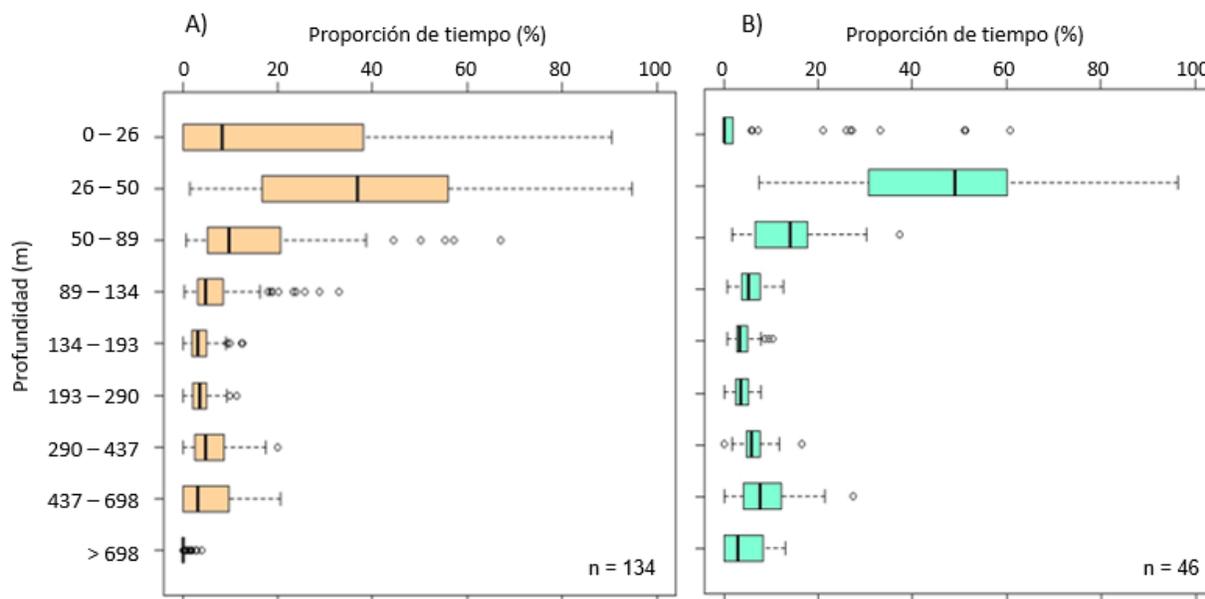


Figura 8. Proporción de tiempo en los estratos de profundidad de (A) hembras adultas/machos subadultos y (B) machos adultos, mostrando la mediana (línea sólida), los percentiles 25 y 75 (caja), los valores mínimos y máximos (línea punteada) y los valores atípicos (puntos). n = número de histogramas TAT.

Tabla 6. Resumen de las pruebas T de las comparaciones de la proporción de tiempo en buceos de no forrajeo y de forrajeo entre hembras adultas/machos subadultos (HA/MS) y machos adultos (MA). $\delta = \mu_1 - \mu_2$, DE = desviación estándar, \hat{R} = estadístico de convergencia.

Tipo de buceo	Grupo	Parámetro	Media	DE	Percentil			\hat{R}
					2.5	50	97.5	
No forrajeo	HA/MS	Media, μ_1	60.59	1.69	57.26	60.60	63.93	1.001
		Desviación estándar, σ_1	19.63	1.21	17.43	19.57	22.2	1.001
	MA	Media, μ_2	54.32	2.54	49.32	54.33	59.32	1.001
		Desviación estándar, σ_2	17.17	1.87	13.97	17.00	21.31	1.001
		δ	-5.59	3.18	-11.87	-5.59	1.35	1.001
		Devianza	1601.37	2.95	1598	1601	1609	1.001
Forrajeo	HA/MS	Media, μ_1	39.82	1.86	36.16	39.83	43.48	1.001
		Desviación estándar, σ_1	21.54	1.33	19.13	21.47	24.35	1.001
	MA	Media, μ_2	45.08	2.60	39.94	45.09	50.19	1.001
		Desviación estándar, σ_2	17.58	1.92	14.32	17.42	21.82	1.001
		δ	5.25	3.19	-1.04	5.26	11.54	1.001
		Devianza	1594.29	2.93	1591	1594	1602	1.001

Tabla 7. Resumen de las pruebas T de las comparaciones de la proporción de tiempo en inmersiones poco profundas y profundas durante el forrajeo entre hembras adultas/machos subadultos (HA/MS) y machos adultos (MA). $\delta = \mu_1 - \mu_2$, DE = desviación estándar, \hat{R} = estadístico de convergencia.

Inmersiones	Grupo	Parámetro	Media	DE	Percentil			\hat{R}
					2.5	50	97.5	
Poco profundas	HA/MS	Media, μ_1	27.67	1.55	24.62	27.68	30.73	1.001
		Desviación estándar, σ_1	17.96	1.11	15.94	17.91	20.31	1.001
	MA	Media, μ_2	26.46	1.87	22.77	26.47	30.15	1.001
		Desviación estándar, σ_2	12.64	1.38	10.29	12.52	15.70	1.001
		δ	-1.21	2.43	-5.99	-1.20	3.57	1.001
		Devianza	1515.29	2.93	1512	1515	1523	1.001
Profundas	HA/MS	Media, μ_1	8.98	0.79	7.42	8.98	10.55	1.001
		Desviación estándar, σ_1	9.17	0.56	8.13	9.14	10.37	1.001
	MA	Media, μ_2	19.23	1.20	16.86	19.23	21.60	1.001
		Desviación estándar, σ_2	8.09	0.88	6.59	8.022	10.06	1.001
		δ	10.24	1.44	7.41	10.25	13.08	1.001
		Devianza	1294.07	2.93	1290	1293	1301	1.001

Capítulo 4. Discusión

4.1 Estructura térmica de la columna de agua

Este trabajo muestra que el método GEM es una herramienta útil para analizar el comportamiento de buceo de algunos mamíferos marinos cuando no se tienen registros de profundidad o presión, pero existen datos de temperatura sobre los buceos. Aunque el método se ha enfocado mayormente en medir la variabilidad de la estructura de las corrientes oceánicas y calcular el volumen promedio de transporte geostrófico (Watts *et al.*, 2001; Zhu *et al.*, 2003; Pérez-Brunius *et al.*, 2004; Meijers *et al.*, 2010), también ha demostrado su utilidad en la estimación térmica de la columna de agua (Swart *et al.*, 2010; Swart y Speich, 2010).

Unas de las principales ventajas de este método es que incluye una gran fracción de la variabilidad temporal y eventos transitorios que están presentes durante el periodo que se pretende analizar cuando se utilizan series de datos cortos como en el presente estudio (Swart *et al.*, 2010) y que los resultados del método son verticalmente coherentes (Sun y Watts, 2001). Sin embargo, existe también la desventaja de que el método GEM puede presentar algunas inconsistencias en estratos superficiales (Nardelli y Santoleri, 2005). Por esta razón, la conversión de estratos térmicos a profundidad con el método GEM solo es conveniente para el estudio de buceo de mamíferos marinos que frecuentan estratos profundos (p. ej. los elefantes marinos, los calderones, los cachalotes y los zifios).

Las profundidades obtenidas para las isotermas de los histogramas TAT son el reflejo de las condiciones oceanográficas puntuales que se registraron dentro del área de estudio para el periodo de abril-julio de 2018. La estructura térmica observada coincide con lo previamente reportado para el centro y suroeste del Golfo de México (Rivas *et al.*, 2005; Sheinbaum *et al.*, 2007), en particular, cuando se encuentra presente el giro ciclónico de Campeche (Pérez-Brunius *et al.*, 2013) y existe un gradiente marcado de estratificación (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2003). Las isotermas de los 4, 30, y 33 °C fueron eliminadas del análisis debido a que no se registraron ni por las marcas satelitales ni por las boyas perfiladoras, aunque algunos autores mencionan que la temperatura superficial en el Golfo de México es >29 °C durante los meses de julio-septiembre y la isoterma de 4°C se encuentra a >1000 m de profundidad (de la Lanza Espino y Gómez Rojas, 2004; Rivas *et al.*, 2005).

4.2 Comportamiento de buceo

Recientemente el uso de histogramas TAT ha sido validado como un buen descriptor del comportamiento de buceo para cetáceos (Joyce *et al.*, 2016), pero pocos estudios han utilizado esta metodología. El presente trabajo muestra por primera vez el comportamiento de buceo del calderón tropical en el Golfo de México a través del análisis de histogramas de tiempo a temperatura. Los resultados indican que los calderones pasan la mayor parte del tiempo en estratos superficiales (< 50 m) posiblemente socializando, descansando o en tránsito. Durante estos buceos de no forrajeo, pasaron la mayor parte del tiempo entre 26 – 50 m, similar a la profundidad reportada por Aguilar Soto *et al.* (2008) en las islas Canarias (20 – 40 m). En actividades de forrajeo fue entre 290 – 698 m, semejante a lo observado en el Mar de Liguria (308 – 416 m) para calderones de aletas largas, y en las islas Marianas (231 m) y el Atlántico occidental (171 – 540 m) para calderones tropicales (Baird *et al.*, 2002; Quick *et al.*, 2017; Hill *et al.*, 2019). En contraste, los hallazgos de Aguilar Soto *et al.* (2008) y Alves *et al.* (2013) describen que la mayoría de la actividad en estratos profundos en las islas Canarias y Madeira ocurrió a profundidades > 500 m a lo largo de la isobata de los 2000 m. Esta diferencia podría explicarse por la distribución horizontal de los calderones, ya que durante el periodo de estudio se localizaron exclusivamente en el suroeste del Golfo de México, y preferentemente entre las isobatas de 500 y 800 m (García-Aguilar *et al.*, 2019).

Los calderones realizaron inmersiones de poca profundidad (< 134 m) durante la noche e inmersiones profundas (> 290 m) con largos periodos en superficie por la tarde, similar a lo reportado por diversos autores (e. g., Baird *et al.*, 2002, 2003; Aguilar Soto *et al.*, 2008; Alves *et al.*, 2013; Joyce *et al.*, 2017). Sin embargo, las inmersiones matutinas presentaron características intermedias de ambos horarios debido a que este horario (03:00 – 10:59) estuvo conformado aproximadamente por 4h de luz y 4 h de oscuridad.

Los patrones de comportamiento de buceo de los odontocetos son reflejo de la distribución, densidad y movimientos de sus presas (Benoit-Bird y Au, 2003). Algunos delfines, como el delfín moteado pantropical (*Stenella attenuata*), el delfín tornillo (*Stenella longirostris*) y el delfín común (*Delphinus delphis*), permanecen en superficie en agregaciones numerosas durante el día y por la noche en grupos reducidos realizan inmersiones en busca de presas que exhiben migraciones verticales (Scott y Cattanch, 1998; Baird *et al.*, 2001). En especies que realizan buceos profundos, como el cachalote (*Physeter macrocephalus*), los zifios (Ziphiidae) y los calderones (*Globicephala* spp.), las inmersiones diurnas son más profundas o duraderas en comparación con las nocturnas, lo que asemeja a los patrones de dispersión de sus presas, los cefalópodos (Aoki *et al.*, 2007; Baird *et al.*, 2008; Aguilar Soto *et al.*, 2008; Wells *et al.*, 2013; Shearer *et al.*, 2019).

Los cefalópodos constituyen una parte importante de la dieta de varias especies de cetáceos, incluyendo a los calderones (Clarke, 1996). Se reconocen a 28 familias de cefalópodos como presas de odontocetos (p. ej. Enoploteuthidae, Loliginidae y Ommastrephidae), y algunas de las especies dentro de estas familias realizan migraciones verticales diarias (Davis *et al.*, 2002): durante el día permanecen en estratos fríos y profundos, y por la noche se desplazan a estratos más cálidos y superficiales (Watanabe *et al.*, 2006). Además de la temperatura, el oxígeno influye en la distribución vertical de estos animales, debido a la posible limitación en movimiento y acceso de algunos de sus depredadores en la capa de mínimo oxígeno (Hays, 2003; Guerra *et al.*, 2010). Sin embargo, para los calderones y otros mamíferos marinos que tienen la capacidad metabólica para acceder a estratos profundos y que su respiración es en superficie (Aoki *et al.*, 2007), la disminución de oxígeno en la columna de agua no representa una limitación. La capa con menor concentración de oxígeno en el Golfo de México se encuentra entre los 200 y 600 m de profundidad (de la Lanza Espino y Gómez Rojas, 2004; Sheinbaum *et al.*, 2007), en donde se observó en este trabajo la segunda moda de los buceos de los calderones. Posiblemente cuando los calamares se encuentran durante el día en esta zona, los calderones la visitan con mayor frecuencia, y por la noche cuando los calamares migran a estratos superficiales, los calderones aumentan su actividad en estratos menos profundos, lo que explica la distribución unimodal de los buceos en el horario nocturno.

En el Golfo de México la dieta de los calderones aún es desconocida. Con base en las especies de cefalópodos presentes en el Golfo y que hayan sido reportadas en el contenido estomacal de calderones en otras zonas, se compiló un listado de las presas potenciales de los calderones para la región (Anexo A) con el fin de entender las posibles causas de los patrones de buceo observados. Diversas especies de calamares enlistadas en el compilado exhiben migraciones diarias pronunciadas. Durante el día, estos calamares permanecen a profundidades de aproximadamente 400 m a 1000 m, y ascienden a < 200 m durante la noche (Judkins *et al.*, 2009), similar al comportamiento de buceo descrito en el presente trabajo.

La variación en el comportamiento general de buceo entre los MA y HA/MS probablemente se deba a la diferencia en tamaño de los individuos, ya que esta diferencia conlleva a distintos requisitos energéticos e impone algunas restricciones fisiológicas en el rendimiento de buceo (Kleiber, 1961). Estos factores pueden orillar a los individuos a utilizar distintas estrategias de alimentación, produciéndose una segregación en el uso del hábitat a través del día (Ruckstuhl, 2007; Aguilar Soto *et al.*, 2008). En los calderones, los MA, por ser más corpulentos, almacenan mayor cantidad de oxígeno y dióxido de carbono en los tejidos, aumentando su eficiencia metabólica durante las inmersiones, lo que les facilita el acceso a estratos profundos por mayor tiempo (Mori, 2002; Goldbogen *et al.*, 2019). En cambio, los individuos de menor tamaño (HA/MS) agotan su reserva de oxígeno más rápido, aumentando los costos energéticos

durante las inmersiones profundas, ocasionando que permanezcan más tiempo en estratos superficiales (Isojunno *et al.*, 2018). Estas diferencias en el comportamiento de buceo sugieren una posible segregación sexual del hábitat durante el forrajeo entre calderones adultos, tal como se ha descrito para algunas especies de mamíferos marinos con un marcado dimorfismo sexual, por ejemplo, el lobo marino de Nueva Zelanda (*Arctocephalus forsteri*), la foca capuchina (*Cystophora cristata*) y la orca (*Orcinus orca*), donde las hembras se alimentan en aguas someras cerca del talud continental y los machos en aguas más profundas (Page *et al.*, 2005; Bajzak *et al.*, 2009; Beerman *et al.*, 2015).

La presente tesis representa un estudio novedoso sobre el comportamiento de buceo del calderón tropical en el Golfo de México inferido por histogramas de tiempo en temperatura que permite conocer la relación ecológica de los calderones y su medio. Los datos generados representan una oportunidad para indagar en el uso vertical del hábitat y las estrategias de forrajeo que exhiben los calderones. Finalmente, dichos resultados se suman para constituir una línea de base científica para el monitoreo de la especie en el Golfo de México.

Capítulo 5. Conclusiones

5.1 Conclusiones

1. El método GEM es una herramienta efectiva para la conversión de estratos térmicos a profundidad para el estudio del comportamiento de buceo de mamíferos marinos que realizan inmersiones profundas, como los calderones.
2. Se identificaron dos estados conductuales: inmersiones someras de no forrajeo e inmersiones de forrajeo. La separación de dichos estados se ubicó alrededor de los 50 m de profundidad. A la vez, las inmersiones de forrajeo pueden ser poco profundas o profundas, teniendo como límite aproximadamente los 300 m de profundidad.
3. Durante el periodo de estudio, los calderones tropicales pasaron más tiempo en inmersiones de no forrajeo que de forrajeo, y durante el forrajeo la mayoría de las inmersiones fueron poco profundas.
4. Las inmersiones observadas de los calderones podrían reflejar la migración circadiana de sus presas. Durante el día, el comportamiento de buceo fue bimodal, con la primera moda entre los 26 y 50 m, y la segunda entre 193 y 437 m. Por la noche, el patrón fue unimodal, y los calderones pasaron la mitad del tiempo entre 26 y 50 m de profundidad.
5. En el forrajeo, las hembras adultas/machos subadultos pasaron menos tiempo en inmersiones profundas que los machos adultos, sugiriendo distintas estrategias de forrajeo relacionadas con el tamaño de los individuos.

5.2 Recomendaciones

- Analizar el comportamiento de buceo entre las horas de luz solar y oscuridad.
- Analizar si existe variación en el comportamiento de forrajeo nocturno relacionado con los ciclos lunares.

- Extender el análisis del comportamiento de buceo con un conjunto de datos que cubra el mínimo de un año, con el fin de observar la variación estacional en el comportamiento de buceo de los calderones.
- Realizar estudios con marcas satelitales SPLASH con registros de profundidad para futuros estudios y comparaciones.
- Evaluar la dieta de los calderones en la región.

Literatura citada

- Aguilar Soto, N., Madsen, P.T., Brito, A., Tyack, P., Domínguez, I., Díaz, F., Johnson, M.P. 2008. Cheetahs of the deep sea: deep foraging sprints in short-finned pilot whales off Tenerife (Canary Islands). *Journal of Animal Ecology*, 77(5), 936–947.
- Alves, F., Dinis, A., Ribeiro, C., Nicolau, C., Kaufmann, M., Fortuna, C. and Freitas, L. 2013. Daytime dive characteristics from six short-finned pilot whales *Globicephala macrorhynchus* off Madeira Island. *Archipelago - Life Marine Science*, 31, 1-8.
- Alves, F., Alessandrini, A., Fernandez, M., Hartman, K.L., Dinis, A. 2018. Home sweet home? Wide-ranging movements of socially stable resident delphinids (*Globicephala macrorhynchus*). *Scientia Insularum*, 1, 37–49.
- Aoki, K., Amano, M., Yoshioka, M., Mori, K., Tokuda, D., Miyazaki, N. 2007. Diel diving behavior of sperm whales off Japan. *Marine Ecology Progress Series*, 349, 277–287.
- Baird, R.W., Ligon, A.D., Hooker, S.K., Gorgone, A.M. 2001. Subsurface and nighttime behavior of pantropical spotted dolphins in Hawaii. *Canadian Journal of Zoology*, 79(6), 988–996.
- Baird, R.W., Borsani, J.F., Hanson, M.B., Tyack, P.L. 2002. Diving and night-time behavior of long-finned pilot whales in the Ligurian sea. *Marine Ecology Progress Series*, 237, 301–305.
- Baird, R.W., McSweeney, D.J., Heithaus, M.R., Marshall, G.J. 2003. Short-Finned Pilot Whale diving behavior: Deep feeders and daytime socialites. In 15th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Greensboro, NC, December 2003, 1–18.
- Baird, R.W., Webster, D.L., Schorr, G.S., McSweeney, D.J., Barlow, J. 2008. Diel variation in beaked whale diving behavior. *Marine Mammal Science*, 24(3), 630–642.
- Baird, R.W., Schorr G.S., Webster, D.L., Sweeney, D.J., Hanson, M.B., Andrews, R.D. 2010. Movements and habitat use of satellite-tagged false killer whales around the main Hawaiian Islands. *Endangered Species Research*, 10, 107–121.
- Baird, R.W., Cholewiak, D., Webster, D.L., Schorr, G.S., Mahaffy, S.D., Curtice, C., Harrison, J., and Van Parijs, S.M. 2015. Biologically important areas for cetaceans within U.S. Waters – Hawaiian Region. *Aquatic Mammals*, 41, 54-64.
- Bajzak, C.E., Cote, S.D., Hammill, M.O., Stenson, G. 2009. Intersexual differences in the post breeding foraging behavior of the Northwest Atlantic hooded seal. *Marine Ecology Progress Series*, 385, 285–294.
- Beasley, I., Chereil, Y., Robinson, S., Betty, E., Hagihara, R., Gales, R. 2019. Stomach contents of long-finned pilot whales, *Globicephala melas* mass-stranded in Tasmania. *PLoS ONE*, 14(1), 1–23.
- Beerman, A., Ashe, E., Preedy, K., Williams, R. 2015. Sexual segregation when foraging in an extremely social killer whale population. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70(1), 189–198.
- Benoit-Bird, K.J., Au, W.W.L. (2003) Prey dynamics affect foraging by a pelagic predator (*Stenella longirostris*) over a range of spatial and temporal scales. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 53, 364–373.

- Bolstad, W.M., Curran, J.M. 2017. Introduction to Bayesian Statistics. (3rd ed.) Hoboken, New Jersey.
- Bowers, C.A., Henderson, R.S. 1972. Project Deep Ops: deep object recovery with pilot and killer whales. Naval Undersea Center Technical Paper 306, San Diego, CA, 1 – 91.
- Clarke, M.R. 1996. Cephalopods as Prey. In the Role of Cephalopods in the World's Oceans. The Royal Society. 351, 1053–1065.
- Crossin, G.T., Cooke, S.J., Goldbogen, J.A., Phillips, R.A. 2014. Tracking fitness in marine vertebrates: Current knowledge and opportunities for future research. Marine Ecology Progress Series, 496, 1–17.
- Davis, R.W., Ortega-Ortiz, J.G., Ribic, C.A., Evans, W.E., Biggs, D.C., Ressler, P.H., Würsig, B. 2002. Cetacean habitat in the northern oceanic Gulf of Mexico. Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 49(1), 121–142.
- De la Lanza-Espino, G., Gomez-Rojas, J.C. 2004. Características físicas y químicas del Golfo de México. En Caso, M., Pisanty, I., & Ezcurra, E. (Eds.), Diagnóstico ambiental del Golfo de México. México, D.F. Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT), 103–132.
- DiMarco, S.F., Nowlin, W.D., Reid, R.O. 2004. A Statistical Description of the Near-surface Velocity Field from Drifters in the Gulf of Mexico, AGU monograph on Gulf of Mexico Circulation. Geophysical Monograph Series, 1 – 9.
- Dodge, K.L., Galuardi B., Miller T.J., Lutcavage M.E. 2014. Leatherback turtle movements, dive behavior, and habitat characteristics in ecoregions of the Northwest Atlantic Ocean. PLoS ONE 9(3), e91726.
- Douglas, D.C., Weinzierl R., Davidson S.C., Kays R., Wikelski M., Bohrer G. 2012. Moderating Argos location errors in animal tracking data. Methods in Ecology and Evolution, 3, 999–1007.
- Gannon, D.P., Read, A.J., Craddock, J.E., Mead, J.G. 1997. Stomach contents of long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) stranded on the U.S. mid-Atlantic coast. Marine Mammal Science, 13(3), 405–418.
- García-Aguilar, M.C., Pardo, M.A., Fajardo-Yamamoto, A., Ramírez-León, M.R., Sosa-Nishizaki, O. 2019. Rastreo satelital de ballenas piloto en el Golfo de México. 4ta Reunión Anual del Consorcio de Investigación del Golfo de México, Mérida, Yucatán, del 1 al 5 de abril de 2019.
- Gelman, A., Rubin, D.B. 1992. Inference from Iterative Simulation Using Multiple Sequences. Statistical Science, 7(4), 457–511.
- Guerra, Á., Allcock, A.L., Pereira, J.M. 2010. Cephalopod life history, ecology, and fisheries: An introduction. Fisheries Research, 106(2), 117–124.
- Godley, B.J., Blumenthal, J.M., Broderick, A.C., Coyne, M.S., Godfrey, M.H., Hawkes, L.A., Witt, M.J. 2008. Satellite tracking of sea turtles: Where have we been and where do we go next? Endangered Species Research, 4(2), 3–22.
- Goldbogen, J.A., Cade, D.E., Wisniewska, D.M., Potvin, J., Segre, P.S., Savoca, M.S., Pyenson, N.D. 2019. Why whales are big but not bigger: Physiological drivers and ecological limits in the age of ocean giants. Science, 366(6471), 1367–1372.

- Hart, K.M., Hyrenbach, K.D. 2010. Satellite telemetry of marine mega vertebrates: The coming of age of an experimental science. *Endangered Species Research*, 10(1), 9–20.
- Hays, G.C. 2003. A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia*, 503, 163–170.
- Hernández-García, V., Martín, V. 1994. Stomach contents of two short-finned pilot whale (*Globicephala macrorhynchus* Gray, 1846) (Cetacea, Delphinidae) off the Canary Islands: A preliminary note. *International Council for the Exploration of the Sea (CM Papers and Reports)*, 16, 1–9.
- Hill, M.C., Bendlin, A.R., Vancise, A.M., Milette-Winfrey, A., Ligon, A.D., Adam, C., Oleson, E.M. 2019. Short-finned pilot whales (*Globicephala macrorhynchus*) of the Mariana Archipelago: Individual affiliations, movements, and spatial use. *Marine Mammal Science*, 35(3), 797–824.
- Horning, M., Hill, R.D. 2005. Designing an archival satellite transmitter for life-long deployments on oceanic vertebrates: The life history transmitter. *Journal of Oceanic Engineering*, 30(4), 807–817.
- Isojunno, S., Aoki, K., Kvadsheim, P.H., Curé, C., Miller, P.J.O. 2018. Breathing Patterns Indicate Cost of Exercise During Diving and Response to Experimental Sound Exposures in Long-Finned Pilot Whales. *Frontiers in Physiology*, 9, 1–17.
- Jefferson, T.A., Leatherwood, S., Webber, M.A. 2015. *Marine mammals of the World*. (2nd ed.) Academic press, Rome.
- Joyce, T.W., Durban, J.W., Claridge, D., Ballance, L.T. 2016. Use of time-at-temperature data to describe dive behavior in five species of sympatric deep-diving toothed whales. *Marine Mammal Science*, 32(3), 1044–1071.
- Joyce, T.W., Durban, J.W., Claridge, D.E., Dunn, C.A., Fearnbach, H., Parsons, K.M. 2017. Physiological, morphological, and ecological tradeoffs influence vertical habitat use of deep-diving toothed-whales in the Bahamas. *PLoS ONE* 12(10), e0185113.
- Judkins, H., Vecchione, M., Roper, C.F.E. 2009. Cephalopoda (Mollusca) of the Gulf of Mexico. In *Gulf of Mexico—Origins, Waters, and Biota*. Texas: University press, 701–709.
- Kery, M. 2010. *Introduction to WinBUGS for ecologists: A Bayesian approach to regression, ANOVA, mixed models and related analyses*. (1st edit). Academic Press. San Diego, CA.
- Kleiber, M. 1961. *The fire of life — an introduction to animal energetics*. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Kooyman, G.L. 1965. Techniques used in measuring diving capacities of Weddell seals. *Polar Record*, 12, 391–394.
- Kruschke, J.K. 2015. *Doing Bayesian data analysis: a tutorial with R, JAGS, and Stan*. (2nd ed.) Elsevier.
- Leatherwood, S., Caldwell, D., Winn, H. 1976. *Whales, dolphins, and porpoises of the western North Atlantic: a guide to their identification*. National Oceanic and Atmospheric Administration, Seattle, WA.
- Leben, R.R. 2005. Altimeter-derived Loop Current metrics. *Circulation in the Gulf of Mexico*, Geophysical. Monograph, 161, 181–201.

- Lee, M.P. 2012. Bayesian Statistics: An Introduction. (4th. ed.). Wiley Publishing. Hoboken, New Jersey
- Lunn, D.J., Thomas, A., Best, N., Spiegelhalter, D. 2000. WinBUGS — a Bayesian modelling framework: concepts, structure, and extensibility. *Statistics and Computing*, 10, 325–337.
- MacKenzie, D.I., Nichols J.D., Royle J.A., Pollock K.H., Bailey L.L., Hines J.E. 2018. *Occupancy Estimation and Modeling: Inferring Patterns and Dynamics of Species Occurrence*. (2nd ed.) Academic Press.
- Mansilla, L., Olavarría, C., Vega, M.A. 2012. Stomach contents of long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) from southern Chile. *Polar Biology*, 35(12), 1929–1933.
- Mate, B.R., Mesecar, R., Lagerquist, B. 2007. The evolution of satellite-monitored radio tags for large whales: one laboratory's experience. *Deep-Sea Research II*, 54, 224–247.
- Mateos-Jasso, A., Zavala-Hidalgo, J., Romero-Centeno, R., Allende-Arandía, M.E. 2012. Variability of the thermohaline structure in the northern Veracruz Coral Reef System, Mexico. *Continental Shelf Research*, 51, 30–40.
- MATLAB. 2019. version 9.6 (R2019a). Natick, Massachusetts: The MathWorks Inc.
- Meijers, A., Bindoff, N., Rintoul, S. 2010. Time variability of the Southern Ocean gravest empirical mode. In *Geophysical Research Abstracts*. Vienna, Austria. 14395
- Mintzer, V., 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.
- Mori, Y. 2002. Optimal diving behavior for foraging in relation to body size. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(2), 269–276.
- Nardelli, B.B., Santoleri, R. 2005. Methods for the reconstruction of vertical profiles from surface data: Multivariate analyses, residual GEM, and variable temporal signals in the North Pacific Ocean. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology*, 22(11), 1762–1781.
- Nores, C., Pérez, C. 1988. Overlapping range between *Globicephala macrorhynchus* and *Globicephala melana* in the northeastern Atlantic. *Mammalia*, 52(1), 51–56.
- Olson, P.A. 2007. Pilot whales *Globicephala melas* and *G. macrorhynchus*. In Würsig, B., Perrin, W., Thewissen, J.G.M. (eds.) *Encyclopedia of Marine Mammals*, 2nd edition, 847–852.
- Page, B., McKenzie, J., Goldsworthy, S.D. 2005. Inter-sexual differences in New Zealand fur seal diving behavior. *Marine Ecology Progress Series*, 304, 249–264.
- Pérez-Brunius, P., Rossby, T., Watts, D.R. 2004. A method for obtaining the main transports of ocean currents by combining isopycnal float data with historical hydrography. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology*, 21(2), 298–316.
- Pérez-Brunius, P., García-Carrillo, P., Dubranna, J., Sheinbaum, J., y Candela, J. 2013. Direct observations of the upper layer circulation in the southern Gulf of Mexico. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 85, 182–194.

- Quick, N. J., Isojunno, S., Sadykova, D., Bowers, M., Nowacek, D.P., Read, A.J. 2017. Hidden Markov models reveal complexity in the diving behavior of short-finned pilot whales. *Scientific Reports*, 7, 1–12.
- Rivas, D., Badan A., Ochoa J. 2005. The ventilation of the deep Gulf of Mexico. *Journal of Physical Oceanography*, 35, 1763-1781.
- R Core Team, 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Consultado el 20 de agosto de 2019, de: <https://www.r-project.org>
- Ruckstuhl, K.E. 2007. Sexual segregation in vertebrates: Proximate and ultimate causes. *Integrative and Comparative Biology*, 47(2), 245–257.
- Salas-Pérez, J.J., Arenas-Fuentes, V. 2011. Winter water mass of the Veracruz Reef System. *Atmosfera* 24(2), 221–231.
- Santos, M.B., Monteiro, S.S., Vingada, J.V., Ferreira, M., López, A., Martínez Cedeira, J.A., Pierce, G.J. 2014. Patterns and trends in the diet of long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) in the northeast Atlantic. *Marine Mammal Science*, 30(1), 1–19.
- Scott, M.D., Cattanch, K.L. 1998. Diel Patterns in Aggregations of Pelagic Dolphins and Tunas in the Eastern Pacific. *Marine Mammal Science*, 14(3), 401–422.
- Shane, S.H., McSweeney, D. 1990. Using photo-identification to study pilot whale social organization. *Report of the International Whaling Commission (Special Issue) 12*, 259-263.
- Shearer, J.M., Quick, N.J., Waples, D.M., Foley, H.J., Webster, D.L., Cioffi, W.R., Swaim, Z.T. 2019. Diving behavior of Cuvier’s beaked whales (*Ziphius cavirostris*) off Cape Hatteras, North Carolina. *Royal Society Open Science*, 6(2), 181728.
- Sheinbaum, J., Badan, A., Ochoa, J., Candela, J., Rivas, D., González, J.I. 2007. Full water column current observations in the central Gulf of Mexico. U.S. Dept. of the Interior, Minerals Management Service, Gulf of Mexico OCS Region, New Orleans, LA. OCS Study MMS 2007-022.
- Sinclair, E.H. 1992. Stomach contents of four short-finned pilot whales (*Globicephala macrorhynchus*) from the southern California Bight. *Marine Mammal Science*, 8(1), 76–81.
- Sivle, L.D., Kvadsheim, P.H., Fahlman, A., Lam, F.P.A., Tyack, P.L., Miller, P.J.O. 2012. Changes in dive behavior during naval sonar exposure in killer whales, long-finned pilot whales, and sperm whales. *Frontiers in Physiology*, 3, 1 – 11.
- Skomal, G.B., Braun, C.D., Chisholm, J.H., Thorrold, S.R. 2017. Movements of the white shark (*Carcharodon Carcharias*) in the North Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 580, 1-16.
- Sun, C., Watts, D.R. 2001. A circumpolar gravest empirical mode for the Southern Ocean hydrography. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 106(C2), 2833–2855.
- Swart, S., Speich, S., Ansorge, I.J., Lutjeharms, J.R.E. 2010. An altimetry-based gravest empirical mode south of Africa: 1. Development and validation. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 115(3), 1–19.

- Swart, S., Speich, S. 2010. An altimetry-based gravest empirical mode south of Africa: 2. Dynamic nature of the Antarctic circumpolar current fronts. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 115(3), 1 – 22.
- Thompson, D., Fedak, M.A. 2001. How long should a dive last? A simple model of foraging decisions by breath-hold divers in a patchy environment. *Animal Behaviour*, 61, 287-296.
- Tyminski, J.P., de la Parra-Venegas, R., González Cano, J., Hueter, R.E. 2015. Vertical movements and patterns in diving behavior of whale sharks as revealed by Pop-Up satellite tags in the eastern Gulf of Mexico. *PLoS ONE*10(11), e0142156.
- Uchupi, E. 1967. Bathymetry of the Gulf of Mexico. *Transcripts Gulf Coast Association Geological Society*, 17, 161–172.
- Vázquez de la Cerda, A.M., Reid, R., DiMarco, S.F., Jochens, A.E. 2005. Bay of Campeche circulation: An update. In W. Sturges & A. Lugo-Fernández (Eds.), *Circulation in the Gulf of Mexico* (Geophysical monograph, Vol. 161, 279–293. Washington, DC: American Geophysical Union.
- Visser, F., Kok, A.C.M., Oudejans, M.G., Scott-Hayward, L.A.S., DeRuiter, S.L., Alves, A.C., Miller, P.J.O. 2017. Vocal foragers and silent crowds: context-dependent vocal variation in Northeast Atlantic long-finned pilot whales. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71(2), 1-13.
- Vukovich, F.M. 2007. Climatology of Ocean Features in the Gulf of Mexico Using Satellite Remote Sensing Data. *Journal of Physical Oceanography*, 37(3), 689.
- Waring, G.T., Josephson E., Maze-Foley K., Rosel P.E. 2016 U.S. Atlantic and Gulf of Mexico marine mammal stock assessments. *NOAA Technical Memorandum NMFS-NE-238*, 1 – 8.
- Watanabe, H., Kubodera, T., Moku, M., Kawaguchi, K. 2006. Diel vertical migration of squid in the warm core ring and cold-water masses in the transition region of the western North Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 315, 187–197.
- Watts, D.R., Sun, C., Rintoul, S. 2001. A two-dimensional gravest empirical mode determined from hydrographic observations in the Subantarctic Front. *Journal of Physical Oceanography*. 31, 2186–2209.
- Wells, R.S., Fougères, E.M., Cooper, A.G., Stevens, R.O., Brodsky, M., Lingenfelter, R., Douglas, D.C. 2013. Movements and dive Patterns of Short-Finned Pilot Whales (*Globicephala macrorhynchus*) released from a mass stranding in the Florida Keys. *Aquatic Mammals*, 39(1), 61–72.
- Wenzel, F.W., Nicolas, J.R., Abend, A., Hayward, B. 2009. A Bibliography of the long-finned pilot whale, *Globicephala melas*, and the short-finned pilot whale, *Globicephala macrorhynchus*, in the North Atlantic Ocean. Northeast Fisheries Science Center. Reference Document 09-06, 1–47.
- Wildermann, N.E., Sasso, C.R., Stokes, L.W., Snodgrass, D., and Fuentes, M.M.P.B. 2019. Habitat use and behavior of multiple species of marine turtles at a foraging area in the Northeastern Gulf of Mexico. *Frontiers in Marine Science*, 6, 1-13.
- Wikelski, M., Kays R. 2018. Movebank: archive, analysis and sharing of animal movement data. World Wide Web electronic publication. <http://www.movebank.org>
- Würsig, B. 2017. Marine Mammals of the Gulf of Mexico. In: Ward C. (eds) *Habitats and Biota of the Gulf of Mexico: Before the Deepwater Horizon Oil Spill*. Springer, New York, NY.

- Zavala-Hidalgo, J., Morey, S. L., O'Brien, J. J. 2003. Seasonal circulation on the western shelf of the Gulf of Mexico using a high-resolution numerical model. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 108(12), 1–19.
- Zhu, X.H., Han, I.S., Park, J.H., Ichikawa, H., Murakami, K., Kaneko, A., Ostrovskii, A. 2003. The Northeastward current southeast of Okinawa Island observed during November 2000 to August 2001. *Geophysical Research Letters*, 30(2), 3–6.

Anexos

Anexo A. Cefalópodos presentes en estómagos de calderones. Las especies listadas se distribuyen en el Golfo de México.

Familia	Genero	Especie	Máxima longitud del manto (mm)	Profundidad (adultos)	Referencia
Alloposidae	<i>Haliphron</i>	<i>atlanticus</i>	690	1–700	f
Ancistrocheiridae	<i>Ancistrocheirus</i>	<i>lesueurii</i>	410	1–680	g
Architeuthidae	<i>Architeuthis</i>	<i>dux</i>	3000	400–1000	g
Brachoteuthidae	<i>Brachoteuthis</i>	sp.	200	1–3000	d, f, g
Chroteuthidae	<i>Chroteuthis</i>	<i>mega</i>	100	200–1000	g
	<i>Chroteuthis</i>	<i>veranyi</i>	200	200–1000	c, e, f, g
Cranchiidae	<i>Cranchia</i>	<i>scabra</i>	150	2–1000	b, h
	<i>Liocranchia</i>	<i>reinhardti</i>	250	1–1200	d
	<i>Megalocranchia</i>	sp.	1800	1–2000	b, g, h
	<i>Taonius</i>	<i>pavo</i>	660	600–2000	b, d, f
Ctenoperygidae	<i>Ctenoperyx</i>	sp.	100	500–1000	b
Cycloteuthidae	<i>Cycloteuthis</i>	sp.	600	200–1000	b
	<i>Discoteuthis</i>	sp.	90	400–1000	b
Enoploteuthidae	<i>Abralia</i>	sp.	40	20–800	d, h
	<i>Abraliopsis</i>	sp.	45	1–1000	d
	<i>Enoploteuthis</i>	sp.	130	200–800	g
Histoteuthidae	<i>Histoteuthis</i>	<i>arcturi</i>	210	1–1000	d
	<i>Histoteuthis</i>	<i>reversa</i>	200	1–1000	c, f
	<i>Histoteuthis</i>	sp.	330	1–1000	a, g
Lepidoteuthidae	<i>Lepidoteuthis</i>	<i>grimaldii</i>	1000	100–2000	d, f
Loliginidae	<i>Sepioteuthis</i>	<i>sepioidea</i>	200	1–20	g
	<i>Doryteuthis</i>	<i>pealeii</i>	465	1–366	b
	<i>Doryteuthis</i>	<i>plei</i>	370	1–366	c
Lycoteuthidae	<i>Selenoteuthis</i>	<i>scintillans</i>	45	200–800	b, c, h

	<i>Lycoteuthis</i>	sp.	190	200–1000	g
Mastigoteuthidae	<i>Mastigoteuthis</i>	sp.	1000	200–1000	d, f
Octopoteuthidae	<i>Octopoteuthis</i>	sp.	1500	200–1000	g
Octopodidae	<i>Octopus</i>	sp.	250	1–200	f,g
Ocythoidae	<i>Ocythoe</i>	<i>turberculata</i>	300	1–200	g
Ommastrephidae	<i>Illex</i>	sp.	250	1–1000	c, f
	<i>Ommastrephes</i>	sp.	900	1–1500	g
Onychoteuthidae	<i>Onykia</i>	sp.	100	1–200	e,g
	<i>Onychoteuthis</i>	<i>banskii</i>	300	100–1000	g, h
Pholidoteuthidae	<i>Pholidoteuthis</i>	<i>adami</i>	780	20–230	b

Referencias: ^a Sinclair (1992), ^b Hernández-García y Martín (1994), ^c Gannon *et al.* (1997), ^d Mintzer *et al.* (2008) ^e Mansilla *et al.* (2012), ^f Santos *et al.* (2014), ^g Beasley *et al.* (2019), ^h CIGoM (datos no publicados).