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



Maestría en Ciencias en Ciencias de la Vida con orientación en Biología Ambiental

Distribución espacio-temporal de cetáceos teutófagos en el Pacífico nororiental frente a México

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

Presenta:

Rocío Osorio González

Ensenada, Baja California, México 2021 Tesis defendida por Rocío Osorio González

y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Mario Andrés Pardo Rueda Director de tesis

Miembros del comité Dra. Gisela Heckel Dziendzielewski

Dr. Oscar Sosa Nishizaki



Dr. Patricia Juárez Camacho Coordinadora del Posgrado en Ciencias de la Vida

> **Dra. Rufina Hernández Martínez** Directora de Estudios de Posgrado

Rocío Osorio González © 2021 Queda prohibida la reproducción parcial o total de esta obra sin el permiso formal y explícito del autor y director de la tesis. Resumen de la tesis que presenta **Rocío Osorio González** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ciencias de la Vida con orientación en Biología Ambiental.

Distribución espacio-temporal de cetáceos teutófagos en el Pacífico nororiental frente a México

Resumen aprobado por:

Dr. Mario Andrés Pardo Rueda Director de tesis

Los cetáceos teutófagos son aquellos que basan su dieta en calamares, que generalmente cazan en aguas profundas gracias a las diversas adaptaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales que han alcanzado evolutivamente. Dado que varias especies de este tipo de presa presentan patrones reproductivos estacionales de acercamiento a aguas más someras y cálidas durante el verano, se estudió si esto se refleja en los movimientos océano-costa de los cetáceos teutófagos en el Pacífico nororiental frente a México. Dichos movimientos se estudiaron a partir de las distancias mínimas a la línea de costa de avistamientos sistemáticos históricos desde embarcaciones y aviones (1993 a 2018; n=1,164), así como la frecuencia de reportes no sistemáticos de varamientos (2012 a 2019; n=38). El estudio de los rasgos ambientales se basó en perfiles batimétricos y líneas de costa, especialmente en el Golfo de California. Los análisis estadísticos se basaron en modelos de regresión bayesianos. Esta aproximación nos permitió estimar la probabilidad que suceda un avistamiento o un varamiento dependiendo de la época del año y las características costeras u oceánicas del hábitat oceánico. Los avistamientos más cercanos a la costa ocurrieron en su mayoría desde mediados de abril a mediados de junio. La frecuencia estacional de varamientos corroboró dicho patrón, con tendencia central de principios de julio a mediados de septiembre, y ligeros desfases temporales entre grupos de teutófagos de acuerdo con a su talla: chicos (<4m), medianos (4-9m) y grandes (>9m). En el Golfo de California, los avistamientos ocurrieron principalmente en la región central, hacia la costa peninsular en invierno y hacia la costa continental en verano. El desfase observado en las fechas entre los tres grupos de teutófagos sugiere una preferencia por calamares de diferentes tallas. Los modelos sugieren una estacionalidad bimodal, con un pico en mayo a julio y otro mayor en noviembre y diciembre.

Palabras clave: Golfo de California, Región de las Grandes Islas, modelos, inferencia bayesiana, estacionalidad, calamar.

Abstract of the thesis presented **by Rocío Osorio González** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Life Sciences with orientation in Environmental Biology

Seasonal and geographic distribution of teutophageous cetaceans in the northeast Pacific of Mexico

Abstract approved by:

Dr. Mario Andrés Pardo Rueda Thesis Director

Teutophageous cetaceans are those who base their diet on squid, which they generally hunt in deep waters thanks to several morphological, physiological, and behavioral adaptations. Given that many species of this type of prey present seasonal reproductive patterns of approaching shallower warmer waters during summer, we studied if this was consistent with the ocean-coast movements of teutophageous cetaceans in the northeast Pacific off Mexico. We used minimum distances to the coast of historical systematic sightings made from boats and airplanes (1993 to 2018, n=1,164), as well as the frequency of non-systematic stranding records (2012 to 2019, n=38). The sightings closest to the coast occurred mainly from mid-April to mid-June. The seasonality of strandings confirmed this pattern, with higher frequency from early June to mid-September, and short time lags between groups of teutophageous according to their size: small (<4m), medium (4-9m), and large (>9m). In the Gulf of California, the sightings occurred mainly in the central region, close to the peninsular coast in winter and to the continental coast in summer. The time lags among the three groups of teutophageous suggest a differential preference for squid sizes. The models suggest a bimodal seasonality, with a peak form May to July and a higher one from November to December given that the probability of finding prey would increase during the early winter season.

Keywords: Squid, Gulf of California, Midriff Islands, models, bayesian inference, seasonality.

A mi familia, que siempre me ha apoyado en todos mis proyectos. No lo podría haber hecho sin ustedes

Agradecimientos

Quisiera agradecer Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el apoyo financiero brindado durante el periodo 2018 - 2020 en la realización de mis estudios a través de la beca 904327; al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), por haberme dado la oportunidad de estudiar el posgrado de Ciencias de la Vida dentro del área Biología Ambiental.

A mi director, Dr. Mario A. Pardo, gracias infinitas por recibirme bajo su ala como estudiante, pero sobre todo por guiarme a través de este proyecto, por sus consejos y paciencia durante todo el trayecto.

A La Dra. Gisela Heckel Dziendzielewski, que fungió como enlace entre el Dr. Mario y su servidora. Asimismo, por sus enseñanzas y por mantener siempre su puerta abierta.

Al Dr. Oscar Sosa Nishizaki, por su interés y acertados comentarios para enriquecer este proyecto.

A la Dra. Diana Gendron, de CICIMAR-IPN, al Dr. Fernando Elorriaga, y a la Red Nacional de Varamientos de la Sociedad Mexicana de Mastozoología Marina, por la aportación de las bases de datos de este proyecto.

A mis colegas y amigos de maestría, Diana López, Victor, Alberto, Misael, Farid, Moi, Diana Lara, Verónica Castro, Isaí, Tadeo, Vanessa, Kutzy, Tere, Ramiro. Nunca olvidaré sus enseñanzas, así como todas las tragedias, dramas y risas que pasamos.

Ariadna, te agradezco profundamente tus enseñanzas referentes a las bases de R en los inicios de mi trayectoria y por siempre auxiliarme día con día.

A mis amigos de La Paz, B.C.S Miranda, Goyo, el destino sigue juntándonos a pesar de todo; Michelle, Alejandra, les agradezco por haber hecho mi estancia en La Paz más placentera y divertida, como olvidar todas las nuevas aventuras.

Agradezco a mi familia, a mis padres, mi hermana y ni se diga de napo, al ser pacientes en la espera de mi regreso. Esto es para ustedes, sin su apoyo no lo habría logrado.

Por último, a mis amigos de Hermosillo y a cada una de las personas que contribuyeron de manera directa o indirecta en esta tesis, muchas gracias

Tabla de contenido

Página

Resumen en español	ii
Resumen en inglés	iii
Dedicatorias	iv
Agradecimientos	v
Lista de figuras	ix
Lista de tablas	xi
Capítulo 1. Introducción	1
1.1 Antecedentes	1
1.2 Justificación	6
1.3 Hipótesis	6
1.4 Objetivos	7
1.4.1 Objetivo general	7
1.4.2 Objetivos específico	7
Capítulo 2. Metodología	8
2.1 Diseño experimental	8
2.1.1 Toma de datos	8
2.1.1.1 Varamientos	9
2.1.1.2 Avistamientos desde embarcaciones	10
2.1.1.3 Avistamientos durante prospecciones aéreas	10
2.1.1.4 Línea de costa y profundidad del mar	10
2.1.2 Análisis estadístico	11
2.1.2.1 Estacionalidad	11
a) Modelo de diagnóstico	11
b) Elección de modelos con efectos fijos y aleatorios del grupo de tallas	11
2.1.2.1.2 Modelos estacionales de la distancia a la costa y profundidad del mar	12
a) Estimación de la media de profundidad y distancia a la costa	12

1.	Modelo de diagnóstico	12
b) Mod	elo estacional de varamientos	13
c) Mod	elos estacionales de la profundidad del mar y la distancia a la costa	14
1.	Modelo cosinusoidal para la profundidad	14
2.	Modelo sinusoidal para la distancia	14

Capítulo 3. Resultados	15
3.1 Varamientos	15
a) Elección de modelos	16
3.2 Avistamientos	16
3.2.1 Estacionalidad	17
3.2.1.1. Periodicidad del acercamiento a la costa	18
3. 2.1.2 Periodicidad de avistamientos en relación con la profundidad del mar	20
3.2.1.3 Regresiones cíclicas	21
Capítulo 4. Discusión	26
Capítulo 5. Conclusiones	31
5.1 Recomendaciones	31
Literatura citada	32
Anexos	40

viii

Lista de figuras

- Figura 4. Distribución estacional de avistamientos de teutófagos. Se muestra la división de grupos respecto a su tamaño......20

- Figura 9. Modelo estacional (sinusoidal) varamientos de teutófagos. Se muestra la mediana (línea negra) y los intervalos de credibilidad al 95% (rosa claro) y al 75% (rosa oscuro)......25

- Figura 14. Distribución de frecuencias de los registros de varamientos de acuerdo al día del año

Lista de tablas

- Tabla . 1 Resumen de los historial de avistamientos y varamientos de acuerdo a especie y tamaño......9

- Tabla 4. . Resumen estadístico de modelos estacionales de los avistamientos basados en la
profundidad a la costa en el Golfo de California de acuerdo con el día del año......22
- Tabla 5. Resumen estadístico de modelos estacionales de la distancia a la costa en el Golfo de
California. Los modelos se encuentran en orden de menor a mayor DIC......25

Los mamíferos marinos han colonizado la mayoría de los ambientes acuáticos (Reynolds, 1999). Presentan un rol funcional dependiendo del ecosistema en que se encuentren (Bowen, 1997), situándose a diferentes niveles tróficos, desde consumidores secundarios hasta mesodepredadores y depredadores tope. Sus adaptaciones morfológicas, fisiológicas y de comportamiento están relacionadas al tipo de presa y al hábitat (i.e. neríticos, oceánicos, epipelágicos y de zona batial) en que se encuentran (Perrin *et al.,* 2008). La combinación de factores bióticos (i.e. abundancia de presas, adaptaciones al tipo de alimento) y abióticos (condiciones dadas en el hábitat o medio) son entonces los determinantes de la distribución de los depredadores (Reynolds, 1999).

Los mamíferos marinos necesitan de hábitats con un balance óptimo para ellos (Bjorge, 2002). Es decir, tienen ciertos requerimientos ecológicos para habitar un área, que se reflejan en indicadores del ambiente marino, como la temperatura del mar, movimientos de corrientes ricas en nutrientes y distribución de la productividad primaria, entre otros, ya que éstos influyen en la distribución de sus presas (Berta *et al.*, 2013).

1.1 Antecedentes

1.1.1 Cetáceos teutófagos

Se les denomina teutófagos a aquellos animales que se alimentan de cefalópodos (Aguiar dos Santos *et al.* 2001) en particular, de calamares. Los calamares se encuentran en aguas profundas, pero realizan migraciones verticales. Durante el día, estos suelen encontrarse en profundidades mayores a los 500 m y de noche suelen migrar a aguas poco profundas a alimentarse (100 m; Gilly *et al.*, 2006; Watanabe *et al.*, 2006; Nigmatullin *et al.*, 2010). Por lo tanto, los cetáceos teutófagos necesitan de adaptaciones para poder cazar este tipo de presa a dichas profundidades, por lo que presentan un tórax con paredes flexibles y con mayores concentraciones de mioglobina, un reservorio de oxígeno en los músculos durante el buceo (Berta *et al.*, 2015). Estas, junto con otras adaptaciones, les permiten bucear a profundidades más allá de los 2000 m (Amano y Yoshioka, 2003; Whitehead, 2018). También poseen modificaciones en el paladar para un mejor agarre del calamar, e incluso la disminución o ausencia de dientes en el maxilar superior en

el cachalote y los zifios, respectivamente (Heyning y Mead, 1996), ya que parecen menos necesarios para atrapar este tipo de presa, y brotan sólo cuando los animales están cerca de llegar a la pubertad (Whitehead, 2018). El tamaño corporal juega un papel importante en cuanto a su posición en la red trófica. Depredadores de mayor tamaño elegirán presas de mayor tamaño, o ligeramente más pequeñas que ellos, y se alimentarán con menos frecuencia (Owen-Smith y Mills, 2008; Layman *et al.*, 2005).

Las especies de cetáceos teutófagos pertenecientes a las familias Physeteridae (cachalote, *Physeter macrocephalus*), Kogiidae (cachalote enano, *Kogia sima*, y cachalote pigmeo, *K. breviceps*), y Delphinidae (calderón de aletas cortas, *Globicephala macrorynchus*, y delfín de Risso, *Grampus griseus*), son las más frecuentes en el Océano Pacífico. Han logrado explotar hábitats profundos, destacándose el cachalote, reconocido por su capacidad de llegar hasta los 2250 m de profundidad (Boyd, 1991; Perrin *et al.*, 2008; Towers *et al.*, 2019), l esto le permite explotar la zona abisal (Madsen *et al.*, 2007) siendo superado solo por el zifio de Cuvier (*Ziphius cavirostris*), con el récord de 2992 m (Quick *et al.*, 2020).

Los calamares, pertenecientes a la clase Cephalopoda, conforman alrededor del 40% de la dieta de los cetáceos odontocetos (Madsen *et al.*, 2007). Entre las familias de los odontocetos existen preferencias por diferentes tipos de calamar, evitando así la competencia (Praca y Gannier, 2008). Las familias de calamares predominantes en la dieta de los odontocetos son Onychoteuthidae, Histioteuthidae, Gonatidae, Loliginidae y Ommastrephidae (Clarke, 1996). Los calderones consumen principalmente calamares pertenecientes a la familia Ommastrephidae (Beasley *et al.*, 2019), en el Atlántico. El calderón de aletas largas, tiene preferencias por calamares de talla mediana que se agregan en áreas de surgencias (Olson, 2009). En el Golfo de California, el calderón de aletas cortas, a pesar de ser teutófago con preferencia al calamar gigante (*Dosidicus gigas;* Ommastrephidae) de diferentes tallas, también puede consumir peces ocasionalmente (Díaz-Gamboa, 2009; Alfonso-Calles, 2020). El cachalote enano y el cachalote pigmeo tienen preferencia por calamares mesopelágicos, del género *Histioteuthis* (Histioteuthidae) (Perrin *et al.*, 2008). La presa favorita del cachalote (*Physeter macrocephalus*) en aguas del Atlántico Norte es *Gonatus fabricii*, especie dominante, e *Histioteuthis* sp., con especies de tamaño mediano a grande, pero menos abundantes. En el Golfo de California, el cachalote se alimenta principalmente de calamar gigante (Jaquet y Gendron, 2002).

Los calamares se han adaptado a un gran número de ambientes marinos (Brito-Castillo *et al.,* 2000). Varias especies pertenecientes a los subórdenes Myopsida (i.e. *Lolliguncula* sp.) y Oegopsida (i.e. *Dosidicus gigas, Histioteuthis* sp.) se encuentran asociados a ambientes insulares, donde realizan migraciones hacia zonas costeras (Morales-Bojórquez *et al.,* 2001; Markaida y Sosa-Nishizaki, 2003; FAO, 2010; Galván-Magaña *et*

3

al., 2013) para reproducirse en verano (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2001). A su vez, realizan migraciones verticales diarias desde hábitats batipelágicos durante el día hasta epipelágicos en la noche (1000 a 100 m) (Roper y Young 1975; FAO, 2010) soportando hábitats que resultan hostiles para otros organismos por las bajas concentraciones de oxígeno disuelto en las zonas batipelágicas (Keyl et al., 2008). La inhibición de su metabolismo, y la combinación de la fuerza de arrastre y su flotabilidad (Miller et al., 2004), les permite explotar dicha zona reduciendo la competencia y otorgándoles una ventaja ante sus depredadores (Bazzino et al., 2010). Al ser organismos semélparos (i.e. ciclo de vida corto con un solo evento reproductivo) (Laptikhovsky et al., 2019), en el noreste del Pacífico realizan movimientos horizontales hacia la costa a principios de la primavera, para desovar en verano, principalmente sobre pendientes continentales (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2001). Después del desove, hay una alta tasa de mortalidad de machos y hembras, causando que floten al morir (Dorval et al., 2013). Finalizando el otoño, el calamar gigante realiza movimientos horizontales en el Golfo de California, principalmente entre Guaymas, Sonora, y Santa Rosalía, Baja California Sur (Klett, 1981; Bazzino et al., 2010). Sin embargo, en años con influencia de El Niño, se ha observado que algunos individuos pueden migrar fuera del golfo, hacía Bahía Magdalena (Bazzino et al., 2010). Esta migración podría dar lugar a que otras especies de calamares utilicen el espacio disponible, alternando su presencia en el golfo (De Silva-Dávila et al., 2013). Las condiciones del medio son los determinantes en cuanto a la dominancia de calamares en el sitio. Durante eventos El Niño, los Omastréfidos (familia más abundante en el Pacífico) son más abundantes y menos susceptibles a cambios ambientales, a diferencia de los Onychoteuthidae, Cranchiidae y Gonatidae (grupos menos dominantes en el Pacífico). En cambio, en condiciones de La Niña, las familias Onychoteuthidae, Cranchiidae y Gonatidae son más abundantes que la Ommastrephidae (Granados-Amores et al., 2010; Nigmatullin et al., 2010). Este patrón se repite estacionalmente: las temporadas frías favorecen que haya una mayor disponibilidad de alimento, lo que permite que grupos como Onychoteuthidae, Cranchiidae y Gonatidae se vuelvan más frecuentes que Ommastrephidae. Una vez que aumentan las temperaturas y la disponibilidad de alimento disminuye, Onychoteuthidae, Cranchiidae y Gonatidae disminuyen su frecuencia (Granados-Amores et al., 2010).

La temperatura actúa como un factor determinante tanto para la capacidad de migración (vertical y horizontal), como la madurez sexual del calamar (Frawley *et al.*, 2019). Entre más cálidas las aguas, los individuos maduran más rápido sexualmente, incluso antes de completar un año de vida, alcanzando una menor talla, por lo que no pueden migrar grandes distancias (Zeidberg y Robinson, 2007). Por el contrario, en condiciones frías, los calamares alcanzan un mayor tamaño, con una capacidad de desplazarse grandes distancias, y tardan más en alcanzar la madurez sexual, alargando su ciclo de vida (Zeidberg y Robinson, 2007; Keyl *et al.*, 2008; Arkhipkin *et al.*, 2014).

En cuanto a la migración vertical, las profundidades en las que se encuentran varían de acuerdo a la especie: *Abraliopsis* sp., 50 a 700 m; *Loligo* sp., 30 a 400 m; *Gonatus* sp., 400 a 1000 m; *D. gigas*, 0 a 1000 m; *Histiotheuthis* sp., 500 a 700 m (FAO, 2010; Nigmatullin *et al.*, 2010) y a su tamaño (los de individuos de mayor tamaño se encuentran a profundidades mayores; Portner *et al.*, 2020). Los individuos de mayor talla pasan más tiempo a mayores profundidades, en las zonas de mínimo de oxígeno, mientras que los de menor tamaño se encuentran a menores profundidades (Gilly *et al.*, 2006).

1.1.2 Relación de cetáceos teutófagos con su medio

Los calderones están asociados a zonas de pendiente continental, donde se agrega su presa, como el calamar pota común o europeo (*Todarodes sagittatus*) (Olson, 2009), siendo éste el factor principal que determina su distribución como sucede en el Atlántico (Lambert *et al.*, 2014). Los calderones del noreste del océano Atlántico realizan buceos poco profundos durante el día; al atardecer, empiezan a realizar buceos cada vez más profundos en busca de alimento, cuando los calamares empiezan su ascenso hacia la superficie (Breen *et al.*, 2020; Olson, 2009). El delfín de Risso (*Grampus griseus*), habita entre los 200 a 1000 m (Baird, 2005; Perrin, 2014), y también modifica su distribución en relación con la distribución de sus presas. El delfín Risso se alimenta de calamares oceánicos y el calamar volador (Ommastrephidae: *Ommastrephes bartrami*) (Blanco *et al.*, 2006), los cuales se acercan a la costa a reproducirse durante la temporada de verano (Clarke, 1996).

Por su parte, los zifios (familia Ziphiidae) son menos conocidos por su comportamiento evasivo (Arcangeli *et al.*, 2015). Estos animales bucean más a allá de los 2000 m de profundidad, con una media de 900 m (Cárdenas-Hinojosa *et al.*, 2015). Suelen alimentarse de calamares de tallas chicas a medianas, principalmente de calamares mesopelágicos (Breen *et al.*, 2020). Para el zifio de Cuvier (*Ziphius cavirostris*), los cañones submarinos son determinantes por estar estrechamente ligados a la agregación de su presa (*Leachia dislocata*) (Macleod *et al.*, 2011; Cárdenas- Hinojosa *et al.*, 2015). En Isla Guadalupe, esta especie de zifio se presenta en condiciones similares en donde hay una pendiente pronunciada y grandes profundidades (> 3000 m), que presuntamente juegan un papel restrictivo en la agregación de su alimento. También se ha observado que la mayoría de los avistamientos de la especie ocurren en verano, sobre los 50 a 500 m, temporada en que sucede la reproducción de calamares (Cárdenas- Hinojosa *et al.*, 2015).

Los cachalotes enanos y pigmeos tienen hábitos diferentes. El cachalote enano se alimenta en aguas poco profundas sobre la pendiente, forrajeando calamares de talla mediana, mientras que el cachalote pigmeo prefiere forrajear en aguas más profundas (1200 m) (McAlpine, 2018). Aun así, ambos habitan sobre la plataforma y talud continental, y comparten una dieta similar, consumiendo tanto calamares como peces, estos últimos sólo de manera oportunista (Pauly *et al.*, 1998; McAlpine, 2018).

1.1.3 Variabilidad ambiental del Pacífico frente a la costa de México

México tiene 6,000 km de costa en el Océano Pacífico, incluyendo el Golfo de California (Montero-Llácer, 2013). En el norte, tiene la influencia de la Corriente de California, que acarrea aguas frías de las surgencias costeras estacionales (Gaxiola-Castro *et al.*, 2010) originadas a lo largo de la costa occidental de la Península de Baja California, y converge hacia el sur con la Contracorriente Norecuatorial (Bograd *et al.*, 2000). Estas surgencias son producto de la combinación de los vientos y la rotación de la Tierra (i.e. geostrofía) que permiten el transporte de agua rica en nutrientes a las capas superficiales de la costa desde las profundidades (Gaxiola-Castro *et al.*, 2010). Dicha combinación de eventos, entre otros más locales, permiten un incremento en la biomasa de fitoplancton (Lavaniegos *et al.*, 2002) principalmente en primavera (Gaxiola-Castro *et al.*, 2010). Este incremento de alimento permite una mayor riqueza de mamíferos marinos (Keiper, 2001) en el Pacífico, incluyendo el Golfo de California, en comparación con los otros mares de México, y que ésta varíe a lo largo de la costa (Medrano, 2006).

La variabilidad de esta corriente afecta a los mamíferos marinos, modulando sus migraciones estacionales y cambios interanuales en su distribución (Keiper *et al.,* 2000). Las condiciones cálidas de El Niño afectan la distribución de especies por la poca disponibilidad de alimento (Hernández-de-la-Torre *et al.,* 2004), incluyendo a los calamares, que modifican su distribución vertical y horizontal (Keiper *et al.,* 2000), y otras presas potenciales como el pez linterna de Panamá (*Benthosema panamense*) (Markaida, 2006).

Al este de la península de Baja California, se encuentra el Golfo de California, un cuerpo de agua conectado al Océano Pacífico por su extremo sur (Lavín y Marinone, 2003). La profundidad del norte del golfo llega a alrededor de los 200 m, mientras que la zona central está conformada por canales, cuencas y dos grandes islas (Ángel de la Guarda y Tiburón). La profundidad aumenta hacia el sur, llegando hasta los 3000m (Lluch-Cota *et al.*, 2007; Álvarez-Borrego, 2008). El golfo es en general un mar subtropical de aguas someras, con una estacionalidad marcada por dos temporadas: cálida (poco productiva) y templada (productiva) (Lluch-Cota *et al.*, 2007). En la temporada templada se presentan los vientos del norte, que son más fuertes y permiten una mejor circulación; mientras que los vientos del sur, que caracterizan la temporada cálida, son más débiles (Lluch-Cota *et al.*, 2007; Lluch-Cota, 2000). Las temperaturas superficiales del mar varían de acuerdo con la temporada, aunque en la zona central del golfo (Región de las Grandes Islas) se mantienen más estables y relativamente más bajas que en el resto del golfo (Soto-Mardones *et al.*, 1999), debido a la combinación de fenómenos como la mezcla por mareas inducidas por el movimiento de masas de agua que convergen en el fondo y divergen en la superficie (Argote *et al.*, 1995; López *et al.*, 2006; López *et al.*, 2007).

La baja productividad durante el verano-otoño, se debe al ingreso de aguas cálidas de la corriente Norecuatorial del Pacífico y la corriente costera de Costa Rica (Kessler, 2006). Durante El Niño, la corriente Norecuatorial es más dominante que la de California en invierno-primavera, reduciendo su productividad (Valdez-Holguín *et al.*, 1995).

1.2 Justificación

México cuenta con una alta riqueza de cetáceos, de las 89 especies en el mundo 38 se encuentran en México (Committee on Taxonomy, 2017), todos protegidos por la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 (Diario Oficial de la Federación, 2010), por lo cual es necesario estudiar su distribución (Medrano, 2006). Dichos estudios permitirían plantear a futuro estrategias de conservación ante actividades antropogénicas (pesca incidental, competencia de recursos, minería marítima, industria petrolera, etc.), que pueden afectarla (Parsons *et al.*, 2015), y ante la variabilidad ambiental, con efectos potenciales en sus dinámicas poblacionales. Considerados como centinelas del ecosistema acuático (Moore, 2008), algunas especies pueden servir de indicadores de la salud del océano y de sus presas, que tienen importancia comercial.

El comportamiento de cetáceos teutófagos es poco conocido en las costas del Pacífico mexicano. Los estudios de teutófagos en México se han centrado en el cachalote debido a su relación con el calamar gigante, por lo que estudios sobre la estacionalidad de los cetáceos teutófagos nos permitirán generar información que sirva como base para futuros planes de manejo y conservación.

1.3 Hipótesis

Durante el invierno, los cetáceos teutófagos se distribuyen más alejados de la costa, en aguas más profundas, mientras que en el verano presentan una distribución más costera, en aguas someras, presuntamente siguiendo la distribución horizontal de los calamares que se acercan a la costa durante esta estación para reproducirse. Dicho patrón variará dependiendo de las tallas de las especies de cetáceos, que reflejarían patrones de distribución de distintas tallas y tipos de presa.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Describir, mediante modelos de regresión, los patrones espaciotemporales en la distribución océanocosta de los cetáceos teutófagos del océano Pacífico frente a México.

1.4.2. Objetivos específicos

- Determinar la estacionalidad de cetáceos teutófagos en el Pacífico oriental frente a México a partir de avistamientos en muestreos sistemáticos.
- Estimar la incidencia temporal de varamientos de cetáceos teutófagos en las costas del Pacífico frente a México, a partir de registros de oportunidad.
- Inferir la estacionalidad de los cetáceos teutófagos en función de la distancia a la costa y profundidad del mar.

2.1 Diseño experimental

2.1.1 Origen de los datos

Se utilizaron dos fuentes de información: reportes no sistemáticos de varamientos, y avistamientos hechos en prospecciones sistemáticas aéreas y desde embarcaciones. Esta información fue obtenida y/o facilitada para este estudio por el Laboratorio de Ecología de Cetáceos y Quelonios, del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR), el Laboratorio de Macroecología Marina de CICESE, Unidad La Paz, el Departamento de Biología de la Conservación, de CICESE, y la Red Nacional de Varamientos de la Sociedad Mexicana de Mastozoología Marina (SOMEMMA).

La región en la que se enfoca este estudio es el Pacífico oriental frente a México, que incluye la Corriente de California, el golfo de California y parte del Pacífico tropical (hasta el estado de Jalisco; Figura 1; en la sección de anexos se anexó un mapa de profundidad (1) y otro sobre la cercanía a la costa (2)). Allí, se registraron 9 especies: el delfín de Risso, el calderón de aletas cortas, el cachalote, el cachalote enano, el cachalote pigmeo, el zifio de Cuvier, el zifio de Blainville (*Mesoplodon densirostris*), el zifio peruano (*Mesoplodon peruvianus*), un *Mesoplodon* sp., y un zifio de género desconocido (Tabla 1).



Figura 1. Área de estudio. Pacífico nororiental (PN), Golfo de California (GC) y una porción del Pacífico tropical (PT). Polígonos de acuerdo con las divisiones propuestas por Mederano (2006).

Grupo	Especie	No. de avistamientos	No. de varamientos
	Kogia sima	58	8
Chicos	Kogia breviceps	4	1
(< 4 m)	Kogia sp	160	2
	Grampus griseus	11	6
	Mesoplodon peruvianus	0	2
		233	19
	Ziphius cavirostris	1	2
Medianos	Mesoplodon sp	11	0
(>4 m)	Mesoplodon densirostris	1	0
	Globicephala macrorhynchus	163	10
		176	12
Grandes (> 10 m)	Physeter macrocephalus	755	7

Tabla 1. Resumen del historial de avistamientos y varamientos de acuerdo a especie y tamaño.

2.1.1.1 Varamientos

Reportes de varamientos

La Red Nacional de Varamientos de la SOMEMMA ha recopilado y sistematizado los avisos o reportes sobre varamientos de mamíferos marinos, originados por instituciones públicas y privadas e incluso por parte del público general desde 1993 hasta 2018. La información asociada a estos eventos incluye la fecha, la especie, el número de animales registrados, la ubicación geográfica, el sexo, y el estado de descomposición, entre otras. Para esta tesis se tuvo acceso a 59 de estos registros, de los cuales sólo se consideraron 37, que se encontraban en un estado de descomposición temprana, entre 1 a 3 de acuerdo con el manual de Pugliares *et al.* (2007), que sugiere que su muerte fue reciente. Estados de descomposición más avanzados harían más incierto que el animal se encontrara cerca de la costa al momento de la muerte, ya que el cuerpo pudo haber sido arrastrado hacia la costa desde aguas oceánicas. Además, suponiendo que el animal haya muerto cerca de la costa o ya varado, es poca la certeza del tiempo transcurrido desde su muerte, ya que la tasa de descomposición varía con la temperatura ambiente y del agua. Por lo tanto, dichos registros no son confiables para detectar patrones estacionales de los varamientos. Las categorías usadas fueron: varado vivo y posteriormente muerto (1), varamiento fresco (2) y varamientos en estado de descomposición moderado (3) (Pugliares *et al.*, 2007).

2.1.1.2 Avistamientos desde embarcaciones

Todos los avistamientos se presentaron durante prospecciones marítimas sistemáticas o semi-sistemáticas siguiendo la técnica de muestreo de distancias en transecto lineal (MDTL; Buckland *et al.*, 2001), a bordo de diversas embarcaciones, con dos observadores, uno en cada lado de la embarcación con binoculares 7x50, cubriendo el campo visual desde el punto frente a ellos hasta donde se completaba un ángulo recto. La embarcación se mantuvo a una velocidad estable de 15 a 18 km h⁻¹.

2.1.1.3 Avistamientos durante prospecciones aéreas

Para los muestreos aéreos se aplicó igualmente el MDTL, a una altura promedio de 400 m y una velocidad de 150 km h⁻¹, recorriendo transectos en forma de zig-zag. Se tomaron datos de especie, tamaño de grupo,

comportamiento, día y coordenadas necesarias para la estimación de la estacionalidad (Gómez de Segura *et al.*, 2006), en total se registraron 10 especies de teutófagos.

2.1.1.4 Línea de costa y profundidad del mar.

Para dibujar la línea de costa se utilizaron mapas provenientes de A Global Self-consistent, Hierarchical, High Resolution Geography Database (GSHHG; http://www.soest.hawaii.edu/pwessel/gshhg/), con una resolución de 1 km (Wessel, 2017). El programa de Google Earth se utilizó para la creación de polígonos que dividan el golfo en 2, esto permitió calcular la cercanía a las costas, ya se peninsular o continental dentro del programa de R. Las áreas fuera del golfo no se utilizaron ya que presentan muy pocos avistamientos y pueden presentar estacionalidades contrastantes.

La profundidad del mar se obtuvo de la base de datos *Global Bathymetry and Elevation*, del proyecto Satellite Geodesy de Scripps Institution of Oceanography, University of California; https://topex.ucsd.edu/WWW_html/srtm30_plus.html). Con estos datos se obtuvo la información de la profundidad del mar de cada transecto muestreado, con una resolución horizontal equivalente a una milla náutica (1.8 km) aproximadamente (Smith y Sandwell, 1997).

2.1.2 Análisis estadístico

2.1.2.1 Estacionalidad

Se utilizó el lenguaje R (R Core Team, 2020) bajo Rstudio (RStudio Team, 2020) para los análisis estadísticos, así como la implementación del lenguaje JAGS (Just Another Gibbs Sampler; Plummer, 2003) para los modelos.

a) Modelo de diagnóstico:

Se estimó el día del año con mayor probabilidad de conteo de varamientos de cetáceos teutófagos, mediante un modelo Poisson. Previo al modelo, se realizó un histograma para evaluar las frecuencias de valores (Anexo 3).

Donde

N_i = día del año de la ocurrencia del varamiento *i*

 λ = El día del año con ocurrencia más probable

b) Elección de modelos con efectos fijos y aleatorios del grupo de tallas

Una vez realizado el modelo de diagnóstico, se procedió a categorizar las especies por rangos de tamaño: chico (<4m), mediano (>4m) y grande (>10m), para evaluar si entre ellos se observa una variación estacional en los varamientos. La diferencia entre estos dos tipos de modelos es que los efectos fijos tratan los datos como si un grupo fuera independiente del otro, en cambio los efectos aleatorios anidan los grupos a una hiper-distribución, con dos parámetros: la hiper-media y la hiper-desviación estándar. Luego, se escogió como mejor modelo aquel de menor Criterio de Desviación de la Información (DIC), que mide el grado de ajuste y parsimonia del modelo (Francois y Larval, 2011; Andersen *et al.* 1999). Se utilizaron las siguientes ecuaciones para el modelo: La Eq. 2 muestra el modelo Poisson, aplicado a cada grupo (j), la Eq. 3 muestra el proceso de efectos fijos, en el que cada grupo tiene una previa independiente no informativa, y la Eq 4. Muestra el anidado de los grupos (efectos aleatorios) a una hiper-distribución normal.

$$N_{i,j} \sim Poisson(\lambda_{,j})$$
 (2)

$$\lambda_j \sim U(min_j, max_j)$$
 (3)

$$\lambda_{j} \sim N(\mu_{\lambda}, \sigma_{\lambda}) \tag{4}$$

Donde:

N_i = día de ocurrencia del varamiento.

 λ_j = Día más probable de ocurrencia por cada grupo de talla (j).

 μ_{λ} = Hiper-media del día del año más probable de ocurrencia de un varamiento.

(1)

 σ_{λ} =Hiper-desviación estándar del día del año más probable de ocurrencia de un varamiento.

2.1.2.1.2 Modelos estacionales de la distancia a la costa y profundidad del mar

Se realizaron modelos de regresión jerárquica estacional mediante funciones cíclicas de seno y coseno (Stolwijk *et al.*, 1999; Cromer, 1998), donde la distancia a la costa y profundidad del mar durante la ocurrencia de avistamientos de cetáceos teutófagos se establecieron como dependientes del día del año. Así mismo, se ajustó la estacionalidad de la ocurrencia de varamientos de cetáceos teutófagos. El ajuste de estos modelos se hizo en un contexto bayesiano (Plummer, 2003; Ellison, 2004; McCarthy, 2008; Kery y Royle, 2016) mediante la implementación de cadenas Markov-Monte Carlo (Hastings, 1970; Geyer, 2011), para obtener una muestra de las distribuciones posteriores.

a) Estimación de la media de profundidad y distancia a la costa

1. Modelo de diagnóstico

Se ajustaron modelos de acuerdo con la profundidad, para obtener la media de profundidad y de distancia a la costa al momento del avistamiento. Se utilizó una verosimilitud logarítmica, posterior al diagnóstico de la distribución de frecuencias (Anexos 4 y 5), de la distancia a la costa y la profundidad del mar:

Con base en el modelo de diagnóstico se procedió a la elaboración de un modelo de efectos fijos (6) y uno de efectos aleatorios (7), y se usó el DIC para elegir el mejor modelo. Se utilizaron las siguientes ecuaciones para el modelo: aplicando a cada grupo (i), la Eq. 6 muestra el proceso de efectos fijos, en el que cada grupo (acorde a su tamaño) tiene una previa independiente no informativa, y la Eq 7 muestra el anidado de los grupos (efectos aleatorios) a una hiper-distribución normal.

 $N_i \sim \log N (\mu, \sigma)$

(5)

Donde

 N_i = profundidad o distancia al momento del avistamiento.

 μ = media de la profundidad.

σ = desviación estándar.

Efectos fijos:

$$\mu_i \sim U(min, max) \tag{6}$$

 $\sigma_i \sim U(min, max)$

Efectos aleator	rios:	
	$\mu_i \sim N(\mu, \sigma)$	(7)
	σ, ~ Ν (μ, σ)	
$N_{\rm i}$ = profundidad o distancia a la costa	del avistamiento.	

 μ_i = hiper media de la profundidad por cada grupo de talla.

 σ_i = hiper desviación estándar.

b) Modelo estacional de varamientos:

El modelo de ajuste sinusoidal evalúa qué tan continua es una onda (Cromer, 1998), en este caso, que tan frecuente es un varamiento en diferentes momentos del año. Se utilizó la distribución Poisson por ser datos de conteo. Posteriormente, se utilizó un vínculo logarítmico por ser una opción viable para los cálculos de los conteos de acuerdo con la distribución Poisson (McLeod, 2008).

$$N_i \sim Poisson(\lambda_i)$$
 (8)

 $log(\lambda) \sim log\lambda_i$

$$\log_{\lambda_i} = \alpha * \sin\left(\frac{2\pi x_i}{T} + \beta\right) + \theta$$

Donde:

N_i = Número de varamientos en un día del año

 λ_i = Número de conteos latentes (a estimar).

 α = amplitud

 β = fase

T = Periodo (un año)

 $x_i = día del año$

 θ = intercepto

c) Modelos estacionales de la profundidad del mar y la distancia a la costa

Para estos modelos estacionales se utilizó una función diferente para cada variable. Para la profundidad se utilizó una función cosinusoidal (Eq.9) y para la distancia una sinusoidal (Eq.10)

1. Modelo cosinusoidal para la profundidad

μi

$$N_{i} \sim \log N(\mu_{i}, \sigma_{i})$$
(9)
= $\alpha + \beta * \cos \left(\frac{2\pi x_{i}}{T} - w\right) + \theta * \cos \left(\frac{2\pi x_{i}}{\frac{T}{T}} - u\right)$

 $\frac{1}{2}$

Donde:

- *N*_i = Profundidad del mar en el avistamiento
- μ = Media logarítmica de la profundidad o distancia a la costa
- α= Amplitud
- β = Fase
- T = Periodo (un año)
- x_i = Día del año.

 θ = Intercepto

2. Modelo sinusoidal para la distancia

$$N_{i} \sim \log N(\mu_{i}, \sigma_{i})$$
(10)
$$\mu = \alpha + \beta * sin \left(\frac{2\pi x_{i}}{T} - w\right) + \theta * sin(\frac{2\pi x_{i}}{\frac{T}{2}} - u)$$

Donde:

- *N*_i: Distancia a la costa del avistamiento
- μ : Media logarítmica de la profundidad o distancia a la costa
- α : Amplitud
- β : Fase
- T : Periodo (un año)
- x_i : Día del año.
- θ : intercepto

3.1 Varamientos

El periodo con una mayor probabilidad de ocurrencia de un varamiento de un teutófago en las costas del Pacífico nororiental fue estimado entre 16 al 25 de julio (intervalo de credibilidad al 95%) con base en el modelo de medias de días del año con presencia de varamientos (Figura 2). No obstante, la estimación de los periodos con base en los intervalos de tallas de manera independiente (i.e. efectos fijos) y aleatorios fueron variables (Figura 2). La diferencia en DIC (Criterio de Información de la Desviación) entre estos dos modelos fue mínima: 1967.2 para el de efectos fijos y 1967.3 para el modelo de efectos aleatorios. Se escogió este último debido a que mantiene ese ajuste aun estimando más parámetros (Tabla 2).

Modelos de varamientos	Estructura del modelo	pD	DIC
Modelo de diagnóstico	$N_{\rm i} \sim {\rm Poisson} (\lambda)$	1	2089.3
Modelo de efectos fijos	$N_{i,j} \sim Poisson (\lambda_{i,j})$ $\lambda_j \sim U(min_j, max_j)$	3	1967.2
Modelos de efectos* aleatorios	<i>N</i> _{i,j} ~ Poisson (λ _{i,j}) λ _j ~ Ν(μλ, σλ)	3	<u>1967.3</u>

Tabla 2. Resumen estadístico de la estimación de medias de los días del año con varamientos de cetáceos teutófagos en el Pacífico Nororiental frente a México.

*Modelo elegido por su mayor parsimonia. Detalles de la ecuación se encuentran en la sección de métodos. pD=Desviación Posterior Promedio. DIC= Criterio de Información de la Desviación.



Figura 2. Distribuciones de posteriores del día del año con presencia de varamientos. Se muestra la media de cada grupo (escala colorimétrica) y la hipermedia (gris). El modelo de diagnóstico, sin sub-grupos, se muestra con una línea punteada).

3.2 Avistamientos

Los teutófagos se encontraron principalmente a lo largo de todo el Golfo de California, a pesar del esfuerzo empleado del lado del Pacífico. En el mapa se observa que los teutófagos de talla grande fueron el grupo predominante formando grandes agregaciones dentro del golfo, seguido por el grupo de talla chica. En cambio, las agrupaciones de teutófagos medianos fueron menos dispersos, encontrándose a lo largo de la costa peninsular, cerca de las costas de Santa Rosalía, así como en la cuenca de Bahía de La Paz. Este último podría deberse al mayor esfuerzo empleado en esa zona (Figura 3).



Figura 3. Avistamientos de teutófagos en el Golfo de California y sur de la Corriente de California por categoría de tamaño, entre 1993 y 2018. Las líneas grises representan el esfuerzo de muestreo acumulado.

3.2.1 Estacionalidad

Al comparar las cuatro estaciones del año, se presentaron más avistamientos en verano (n = 345), seguido del invierno (n = 305), luego la primavera (n= 315) y por último el otoño (n = 198). Durante la primavera los avistamientos de cetáceos teutófagos de talla chica predominaron el área a diferencia de otoño que se observó una disminución de su presencia, mientras que los de talla grande están presentes todo el año (Figura 4).

Durante el invierno los avistamientos de los tres grupos se encontraron más cercanos a la línea de costa, sobre todo en la parte central y sur del estado de Baja California. En cambio, en verano se observó una concentración de avistamientos distribuidos de una manera más específica, ocurriendo aglomeraciones principalmente entre las costas de Santa Rosalía y Guaymas, y alrededor de las islas del golfo. Otra zona de agregación fue la Bahía de La Paz, sobre todo de teutófagos de talla mediana. En la temporada de verano se observó que el grupo dominante son los teutófagos de tallas grandes.



Figura 4. Distribución estacional de avistamientos de teutófagos. Se muestra la división de grupos respecto a su tamaño.

3.2.1.1. Periodicidad del acercamiento a la costa

Se observó que la mayoría de los avistamientos de teutófagos se concentraron en los primeros 50 km desde la costa, aunque aquellos de talla grande sobrepasaron este límite. Se presentó una tendencia de acercamiento a la costa durante dos periodos del año: de inicios de febrero a mediados de abril, con la presencia de las tres categorías de tamaño, y de mediados de julio a inicios de agosto, principalmente de teutófagos grandes, que se encontraron a distancias más lejanas a la costa (> 100 km, por lo que se truncaron los datos mayores a 100 km), seguidos en número por aquellos de tallas medianas (Figura 5).

Los avistamientos de teutófagos de talla chica disminuyen ligeramente entre julio y agosto, mientras que los de talla mediana disminuyen entre febrero y abril y aumentan entre los meses de julio-agosto.



Figura 5. Distancia a la costa de los grupos de teutófagos avistados en transectos sistemáticos en el Golfo de California. Se muestra la cantidad de grupos por transecto (escala de tamaño) y aquellos transectos en los que hubo esfuerzo, pero no avistamientos (puntos grises pequeños).

El modelo de diagnóstico estimó que los teutófagos están presentes con una distancia a la costa de alrededor de 10 km (rango: 9 a 11 km), sin distinguir entre grupos de tallas. En la tabla 3 se observó que los valores de r^2 bayesiano en ambos modelos son bajos y con una diferencia mínima entre ambos modelos. En el modelo de efectos aleatorios de estos grupos, la media para los animales de talla chica fue de 7.6 km (rango: 6.4 a 8 km), los de talla mediana 6.92 km de la costa (rango: 5.8 a 8.15 km) y los de talla grande 14 km (rango: 12.3 a 16. 7 km). Asumiendo un efecto fijo, la distancia a la costa promedio para los teutófagos chicos fue de 7.5 km (rango: 6.42 a 9 km), para los medianos 6.8 km (rango: 5.7 a 7 km) y para los grandes 14 km (rango: 12 a 17 km) (Figura 6).

Modelo de Distancia	Estructura del modelo	pD	DIC	BR ²
Modelo de diagnóstico	$N_{\rm i} \simeq \log N \ (\mu, \sigma)$	2.1	2759.8	
<u>Modelo de efectos</u> <u>fijos*</u>	Ni ~ logN (μi, σi) μi ~ dunif (min,max) σi ~ dunif (min,max)	6.3	2707.2	0.176
Modelos de efectos aleatorios	Ν _i ~ logN (μ _i , σ _i) μ _i ~ Νμ, σ) σ _i ~ Ν (μ, σ)	<u>6.3</u>	<u>2707.4</u>	<u>0.177</u>

Tabla 3. Resumen estadístico de las estimaciones de la distancia media donde se registraron cetáceos teutófagos.

*Modelo elegido por su mayor parsimonia. BR² : estimador del R bayesiano Detalles de la ecuación se encuentran en la sección de métodos. pD=Desviación Posterior Promedio. DIC = Criterio de Información de la Desviación.



Figura 6. Distribuciones posteriores de la distancia media a la costa en lugares de avistamiento de cetáceos teutófagos. Se muestran las estimaciones por grupos de talla (escala de colores), y la media simple sin agrupación de tallas (línea punteada). Los rangos representan los intervalos de credibilidad al 95%.

3.2.1.2 Periodicidad de avistamientos en relación con la profundidad del mar

Los avistamientos de teutófagos de talla chica se encontraron a bajas profundidades (< 1000 m) entre principios de febrero y mediados de abril, solapándose parcialmente con los teutófagos de talla mediana, que se presentaron en aguas más someras entre finales de julio y principios de agosto (verano). Se observó un comportamiento similar en los teutófagos de talla grande, quienes se ubicaron es zonas más someras

entre mediados de julio y mediados de agosto, entre los primeros 500 a 1000 m, llegando incluso hasta los 2000 m, y en mayor número (Figura 7).



Figura 7. Representación estacional de los avistamientos de teutófagos de acuerdo con la profundidad del mar en transectos sistemáticos en el Golfo de California. Se muestra el número de animales en cada transecto (escala de tamaño de punto) y los transectos con esfuerzo, pero sin avistamientos.

De acuerdo con el modelo con efectos fijos por grupos de talla, los teutófagos chicos se ubicaron a una profundidad media de 450 m (rango: 389 a 533 m), los medianos a 265 m (rango: 206 a 340 m) y los de talla grande a 639 m (Rango: 539 a 757 m). El modelo de efectos aleatorios, con menor DIC mostró que los teutófagos chicos se ubicaron a una profundidad media de 452 m (rango: 382 a 535 m), los medianos a 272 m (rango: 213 a 347 m) y os grandes 639 m (rango: 541 a 755 m). La hípermedia fue de 403.4 (rango: 70 a 1652 m) (Figura 8). Por presentar un menor DIC, se optó por el modelo de efectos aleatorios (Tabla 4).

Modelo de Distancia	Estructura del modelo	рD	DIC
Modelo de efectos fijos	$N_i \sim \log N (\mu_i, \sigma_i)$ $\mu_i \sim Uniforme (\mu, \sigma)$ $\sigma_i \sim Uniforme (\mu, \sigma)$	6.7	5742.8
Modelos de efectos aleatorios *	<i>Ν</i> i ~ logN (μi, σi) μi ~ Normal (μ, σ) σi ~ Normal (μ, σ)	<u>6.8</u>	5742.4

Tabla 4. Resumen estadístico de modelos estacionales de los avistamientos basados en la profundidad a la costa en el Golfo de California de acuerdo con el día del año.

*Modelo con mayor parsimonia



Figura 8. Distribuciones posteriores de la profundidad del mar donde hubo avistamiento de teutófagos en esfuerzo sistemático de muestreo. Se muestran las medias de cada grupo de talla y los rangos equivalen a los intervalos de credibilidad al 95% (escala colorimétrica) y su hipermedia de 403.4 m (rango: 70 a 1652 m) (gris claro), así como la posterior global sin agrupaciones (línea punteada). Se truncan las profundidades mayores a 1000 m.

3.2.1.3 Regresiones cíclicas

De acuerdo con la función sinusoidal estacional de los varamientos, se observa un pico en el periodo de mayo a principios de septiembre, la temporada de verano, principios de otoño (Figura 9).



Figura 9. Modelo estacional (sinusoidal) de varamientos de teutófagos. Se muestra la mediana (línea negra) y los intervalos de credibilidad al 95% (rosa claro) y al 75% (rosa oscuro). Periodo de tiempo: 2012 a 2019.

Avistamientos

Se eligió un modelo sinusoidal de dos armónicos por adecuarse mejor a los datos (menor DIC) (Tabla 4). Éste mostró que, entre los meses de febrero a abril los teutófagos suelen estar entre los primeros 20 km desde la costa, mientras que en los meses mayo a julio, se muestra un acercamiento (valle) hacia los 10 a 15 km. Entre los meses de agosto a octubre tienden a alejarse de la costa, permaneciendo entre los 20 a 30 km de la costa, para volverse a observar un acercamiento en los meses de noviembre y diciembre (Figura 10).

Tabla 5. Resumen estadístico de modelos estacionales de la distancia a la costa en el Golfo de California. Los modelos se encuentran en orden de menor a mayor DIC.

Modelo de	Estructura del modelo	рD	DIC
estacionales de distancia			
Modelo sinusoidal de	$(2\pi x_i) = \frac{2\pi x_i}{2\pi x_i}$	<u>6.4</u>	2298.5
dos armónicos*	$u + p * \sin\left(\frac{T}{T} - w\right) + \theta * \sin\left(\frac{T}{2} - u\right)$		
Modelo sinusoidal simple de un armónico	$\alpha + \beta * \sin\left(\frac{2\pi x_i}{T} - w\right) + \Theta$	4.3	2302.1
Modelo cosinusoidal de dos armónicos complejo	$\alpha + \beta * \cos \left(\frac{2\pi x_i}{T} - w\right) - \theta * \cos(\frac{2\pi x_i}{\frac{T}{2}} - u)$	4.6	2311

Modelo sinusoidal de dos armónicos complejo $\alpha + \beta * \sin\left(\frac{2\pi x_i}{T} - w\right) - \theta * \sin\left(\frac{2\pi x_i}{T} - u\right)$ Modelo cosinusoidal simple $\alpha + \beta * \cos\left(\frac{2\pi x_i}{T} - w\right) + \theta$	4.7	2315.9
Modelo cosinusoidal simple $\alpha + \beta * \cos\left(\frac{2\pi x_i}{T} - w\right) + \theta$	5.3	2317
•	4.2	2408.1

*Modelo elegido por su mayor parsimonia. pD=Desviación Posterior Promedio. DIC= Criterio de Información de la Desviación



Figura 10. Modelo estacional de la distancia a la costa de avistamientos de cetáceos teutófagos en esfuerzo sistemático de muestreo. Se muestra la mediana (línea verde oscuro) y los intervalos de credibilidad al 95% (área verde claro) y 75% (área verde oscuro). Los puntos grises representan los avistamientos.

Se eligió un modelo cosinusoidal de dos armónicos para ajustar la estacionalidad de la profundidad del mar en lugares de avistamientos de teutófagos, por su menor DIC (Tabla 5). Se observó un patrón bimodal de la onda. El primer pico, ligeramente de mayor profundidad (~ 800 m) ocurrió entre los meses de febrero a mayo. Entre los meses de mayo a julio, se observó que los cetáceos teutófagos frecuentan profundidades inferiores a 500 m. En agosto, empieza a elevarse la profundidad, estando nuevamente por sobre los 500m. En los meses de noviembre y diciembre se vuelve a observar un valle entre los 250 -500 m de profundidad (Figura 11).

Tabla 6. Resumen estadístico de modelos estacionales de profundidad del mar en lugares de avistamientos de teutófagos. Los modelos se encuentran en orden de menor a mayor de acuerdo con el valor más bajo de DIC.

Modelo de profundidad	Estructura del modelo	рD	DIC
Modelo cosinusoidal de dos armónicos *	$\boldsymbol{\mu} = \boldsymbol{\alpha} + \boldsymbol{\beta} * \cos\left(\frac{2\pi x_i}{T} - \boldsymbol{w}\right) + \boldsymbol{\theta} * \cos\left(\frac{2\pi x_i}{\frac{T}{2}} - \boldsymbol{u}\right)$	5.4	<u>4938.9</u>
Modelo cosinusoidal de un armónico	$\mu = \alpha + \beta * \cos\left(\frac{2\pi x_i}{T} - w\right) + \theta$	4.4	4941
Modelo sinusoidal de un armónico	$\mu = \alpha + \beta * \sin\left(\frac{2\pi x_i}{T} - w\right) - \theta$	4.6	4941.2
Modelo sinusoidal de dos armónicos	$\mu = \alpha + \beta * \sin\left(\frac{2\pi x_i}{T} - w\right) + \theta * \sin\left(\frac{2\pi x x_i}{\frac{T}{2}} - u\right)$	4.7	4943.8
Modelo sinusoidal de dos armónicos simples	$\alpha + \beta * \sin\left(\frac{2\pi x_i}{T} - w\right) + \theta * \cos\left(\frac{2\pi x_i}{\frac{T}{2}} - u\right)$	4.4	4951.1

*Modelo elegido por su mayor parsimonia. pD=Desviación Posterior Promedio. DIC= Criterio de Información de la Desviación



Figura 11. Modelo estacional de la profundidad del mar en lugares de avistamiento de cetáceos teutófagos en esfuerzo sistemático de muestreo. Se muestra la mediana (línea azul oscuro) y los intervalos de credibilidad al 95% (área azul claro) y 75% (área azul oscuro). Los puntos grises representan los avistamientos.

Capítulo 4. Discusión

La estacionalidad media de los varamientos fue consistente con aquella de la distribución horizontal descrita para el calamar gigante en el Golfo de California (Bazzino *et al.*, 2010), que se acerca a las costas para reproducirse en verano (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2001). Si los teutófagos siguen dicho movimiento, la probabilidad de varamientos aumentaría, independientemente de la causa de muerte (Figura 2).

La mayoría de los avistamientos se encontraron por todo el golfo de California, pero en mayor medida en el área central y las Grandes Islas, así como el suroeste del golfo (Figura 3). En la temporada de invierno la mayoría de los puntos se encontró agrupado a lo largo de la península. En verano, las agrupaciones se concentraron principalmente en las costas de Santa Rosalía y Guaymas (Figura 4). Las islas del golfo son conocidas por ser utilizadas por el calamar gigante para desplazarse entre la península y el continente (Gilly *et al.,* 2006).

Entre los teutófagos de talla chica, los requerimientos ecológicos de las especies varían. Tal es el caso del cachalote enano y el pigmeo, ambos consumidores de calamares mesopelágicos y de aguas profundas (McAlpine, 2018), pero que utilizan diferentes áreas de forrajeo: el cachalote pigmeo suele bucear entre los 500- 1200 m de profundidad para buscar alimento, mientras que el cachalote enano se encuentra en aguas menos profundas, ambas sobre la pendiente continental. En las costas de Hawái, se ha registrado que el cachalote pigmeo tiene preferencia por las presas más abundantes en el área, como el calamar vampiro (*Vampyroteuthis infernalis*), especie batipelágica que no realiza migraciones verticales, a profundidades mayores de los 700 m; a pesar de ser el principal consumidor de calamares también se identificó que consume peces en menores cantidades (5% de su dieta) (West *et al.*, 2009; McAlpine, 2014). En cambio, el cachalote enano, en las costas del Atlántico muestra tener preferencia por la especie más abundante en la región, *Histioteuthis* sp., especies que realizan migraciones verticales (200 a 1800 m) encontradas en las pendientes continentales (Staudinger *et al.*, 2013).

El delfín de Risso suele estar entre 200 y 1000 m de profundidad y prefiere temperaturas mayores de los 12°C. Al buscar alimento, realiza buceos profundos de noche para buscar calamares mesopelágicos (Baird, 2005). Se ha registrado con anterioridad que los delfines de Risso, a pesar de tener preferencia por calamares de profundidades mayores a los 500 m, también son consumidores de calamares encontrados a profundidades más someras. Este comportamiento de cacería varía ya que bucean día y noche en busca de calamares, tomando ventaja de los calamares que realizan sus migraciones a diferentes profundidades

(Towers *et al.,* 2019). Esta ventaja podría ser una de las razones por las que se encuentran a profundidades menores a los 500 m.

El acercamiento estacional a la costa de los teutófagos chicos ocurrió principalmente en primavera (Figura 4). El uso de las profundidades entre los primeros 1000 m desde la costa que se observaron en abril y agosto (Figura 7) y su cercanía a la costa (Figura 5) pudieron deberse a la preferencia de tallas de calamar entre los grupos de teutófagos. Especies como el calamar de fuego *(Pterygioteuthis hoylei)*, de tamaño pequeño, presentan mayores picos de agregación cercanos a la costa entre los meses de marzo a mayo, siendo abril su pico de desove en el golfo (De Silva-Dávila *et al.*, 2013), lo cual coincide con el pico estimado para los teutófagos de talla chica y la presencia en la temporada de primavera. Esta segregación espacio-temporal entre diferentes especies y tallas de calamares ocurre en las costas de California. Los calamares tienden a tener desfases en sus acercamientos en las costas de acuerdo a su tamaño, esto permite que calamares de menor talla disminuyan la posibilidad de ser depredados por calamares de mayor tamaño (Field *et al.*, 2013).

En el caso de los teutófagos de talla mediana y grande, los resultados muestran que utilizaron diferentes profundidades y son más frecuentes durante la temporada de verano, a diferencia de los de talla chica. Esto coincide con los desfases de tallas entre los calamares, con su migración tardía, siendo los calamares de mayor tamaño los últimos en acercarse a las costas a reproducirse (Field *et al.*, 2013). En el golfo se ha registrado que los calamares forman grandes agregaciones cerca de Santa Rosalía a profundidades de 500 m durante la temporada de otoño (Davis *et al.*, 2007) que, de acuerdo con los mapas estacionales de este trabajo, es cuando disminuyó el número de avistamientos, aunque también disminuyó el esfuerzo comparado con otras temporadas (Figura 4). En cambio, de acuerdo con las funciones cíclicas, es en otoño cuando ocurrieron los acercamientos, así como el uso de profundidades más someras (Figura 11). Los acercamientos mayores a los de verano ocurren en los meses de noviembre – diciembre (otoño tardío - principios invierno), y los movimientos registrados de los calamares coincidieron con el segundo valle mostrado en las Figuras 10 y 11.

Los teutófagos de talla mediana, como el calderón de aletas cortas, tienen la capacidad de bucear a profundidades mayores de los 1000 m. Sin embargo, esto no sucede en el Golfo de California, en donde se encuentran en los primeros 300 m de profundidad (Figura 8). Bahía de La Paz parece ser un área importante para teutófagos de talla mediana de acuerdo con los mapas estacionales de avistamientos. Se trata de un área relativamente somera y productiva gracias a los procesos oceanográficos que ocurren en ella (Martínez-López *et al.*, 2001). Con anterioridad se ha registrado la presencia de especies teutófagas

como el calderón de aletas cortas en áreas con profundidades alrededor de los 200 m debido a la presencia de su presa en dicha área (Vázquez-Morquecho, 1997). En el océano Atlántico, el calderón de aletas largas bucea a grandes profundidades después del atardecer para forrajear, durante el día suelen encontrarse en aguas someras, descansando (Baird *et al.*, 2002), a diferencia de lo observado en este trabajo. La razón por la que se encuentran en aguas someras principalmente podría ser que su alimento se encuentra disponible a menores profundidades. En el caso de los zifios, reconocidos por ser buceadores de aguas mayores de 1500 m, se ha especulado que su distribución es determinada por la presencia de presas (Cañadas *et al.*, 2002) en especial en áreas con pendientes continentales como en el golfo.

En cuanto a los teutófagos grandes, los cachalotes, usaron profundidades menores a 700 m (Figura 8). Esto podría deberse a que, a pesar de tener la capacidad de descender más profundo (Whitehead, 2018; Drouot *et al.,* 2004), no lo hacen frecuentemente en el golfo, tal vez porque su alimento se encuentra disponible a menores profundidades (< 1000 m). Se ha registrado que en el golfo, el 51.4 % de su dieta consiste del calamar gigante (Díaz-Gamboa, 2009), pero es posible que se alimenten de otras especies como *Sthenoteuthis oualaniensis*, calamar de talla grande que suele encontrarse en los primeros 700 m de profundidad, siendo este alimento potencial para los teutófagos (Roper y Young, 1975; Davis *et al.*, 2007 FAO, 2010 y Gallardo, 2020;).

La región de las Grandes Islas sobresale por ser dinámica oceanográficamente, con áreas de mezcla (Hidalgo- González et al., 1997) e importante productividad primaria presente durante todo el año (Camarillo-Coop et al., 2011; Gallardo, 2020). Está influenciada por el movimiento de masas de aguas, mezcla de mareas (Álvarez-Borrego, 2008) y cambios bruscos en la profundidad del mar, que ocasionan que la temperatura superficial se encuentre 2°C por debajo del resto del golfo, y así como mayor concentración de nutrientes y CO₂, propiciando la productividad (López et al., 2007; Álvarez-Borrego, 2008; Hernández-Ayón et al., 2013). La mezcla de agua provocada por las surgencias y los frentes oceánicos permiten la recuperación de nutrientes y posibilitan la productividad primaria, esto hace que el talud continental del golfo y las áreas cercanas a las grandes islas del golfo sean regiones con alta concentración de alimento (Roden, 1972). Durante la temporada de verano, la productividad se encuentra en puntos específicos, como lo son la Región de las Grandes Islas y las costas (peninsular y continental) (Hernández-Ayón et al., 2013), lo cual explica la presencia de los teutófagos en las agregaciones de las costas de Santa Rosalía, Guaymas, y las Grandes Islas (Figura 4). La productividad primaria relativamente alta que sucede en las Grandes Islas durante el verano, comparada con el resto del golfo que permanece más oligotrófico, permite que esta región funcione como un sitio de forrajeo para megafauna (Lluch-Cota et al., 2007), dentro de la que se pueden encontrar también los cetáceos teutófagos. En esta temporada, los calamares suelen acercarse a las costas buscando sitios someros, entre los 250 a 1200 m (Gilly *et al.*, 2012) para reproducirse (Gilly *et al.*, 2006), coincidiendo con la estacionalidad de la profundidad del mar en lugares de avistamiento de teutófagos (Figura 11) y la distancia a la costa (Figura 10). Estos acercamientos además coinciden con los sitios donde ocurría históricamente la gran pesquería de calamar en la región: en la zona costera de Santa Rosalía durante el verano, y Guaymas en invierno (Bazziano, 2010; Frawley *et al.*, 2013). En cambio, en invierno soplan los vientos del norte permiten la eutrofización principalmente en la costa oeste del golfo (Lluch-Cota *et al.*, 2007; Lluch-Cota, 2000). Cabe mencionar que los modelos sobre los acercamientos a la costa, el r² bayesiano en ambos modelos son valores bajos, esto podría deberse a que hay otros factores que el modelo no logra captar, ya sea que no hay uniformidad entre los datos o que otras variables que lo afecten.

De acuerdo con la variación estacional descrita por las curvas sinusoidales ajustadas para los varamientos, se observó un pico principal que comienza en abril y llega a su máximo entre julio y agosto (Figura 9), coincidiendo con las medias estimadas, descritas anteriormente (Figura 2). Lo anterior se relaciona con la disponibilidad de alimento en dichos meses, esto permite que los teutófagos que fallecieron estuvieron lo suficientemente cerca de las costas para vararse en la costa (López *et al.*, 2002).

La variación estacional para los avistamientos mostró bimodalidad, con un pico en primavera e inicios del verano (mayo-junio) y el segundo en otoño tardío e inicio del invierno, siendo este último más prominente (Figuras 10 y 11). La razón por la que ocurre esto podría deberse a que durante los meses de noviembrediciembre, los vientos del norte permiten que la disponibilidad de alimento se distribuya a lo largo de las costas del golfo, principalmente en la costa este (Lluch – Cota *et al.*, 2007). Esta disponibilidad de alimento permite que proliferen varias especies de calamar en el área (Onychoteuthidae, Cranchiidae y Gonatidae) (Granados-Amores *et al.*, 2010). En el Pacífico mexicano, el calamar gigante, considerado el más abundante, se ha registrado que en condiciones cálidas es el menos susceptible ante los cambios ambientales en comparación con otros grupos de cefalópodos. Durante el invierno, la diversidad de calamares aumenta, y esto permite que haya mayor disponibilidad de presas para los teutófagos (FAO, 2010; Granados-Amores *et al.*, 2010). Este trabajo representa un estudio nuevo sobre la estacionalidad de los cetáceos teutófagos en el Golfo de California inferido por modelos numéricos para conocer sus patrones espaciotemporales. Estos resultados representan una base para futuros trabajos sobre el uso de hábitat y estrategias de forrajeo. Sería pertinente realizar un análisis de variables ambientales con los avistamientos para tener modelos detallados para una mejor comprensión de su ecología.

- Se observó un desfase en el acercamiento hacia la costa entre los diferentes grupos de teutófagos, siendo las especies de tallas chicas las primeras en aparecer cerca de las costas, y posteriormente las de talla mediana y grande, demostrando un patrón diferente para cada grupo (talla chica: febrero-marzo, talla mediana y grande: junio -julio).
- Los teutófagos mostraron una estacionalidad bimodal de acercamiento a la costa y ubicación en aguas más someras, con un pico entre mayo-junio y otro más prominente en noviembre y diciembre, espacialmente en la Región de las Grandes Islas y las costas de Guaymas y Santa Rosalía. En los meses de noviembre-diciembre, los teutófagos se encontraron más dispersos por el golfo, tal como lo es el patrón espacial de productividad biológica conocida.
- La estacionalidad obtenida de los varamientos permitió corroborar lo obtenido con la estacionalidad de los avistamientos.

5.2 Recomendaciones

- Es necesario realizar más estudios sobre la dieta de los teutófagos en el Golfo de California para tener una mejor comprensión de sus patrones de distribución espaciotemporal en el área. El uso de marcas satelitales podría ayudar a la comprensión de estos movimientos.
- Realizar estudios de presencia y abundancia de calamares en el Golfo de California, así como la realización de modelos estacionales. Estudios como éstos permitirían identificar las especies dominantes en el área, y estudios de su estacionalidad permitirían entender sus patrones de movimiento.
- Debido a que los calamares están estrechamente relacionados a las variables ambientales tales como la temperatura superficial del mar (afecta tanto su tamaño como su distribución) y la clorofila-a (relación indirecta), la inclusión de estas variables mejoraría los modelos estacionales de distribución de teutófagos.

- Aguiar dos Santos, R. 2001. Cephalopods in the diet of marine mammals stranded or incidentally caught along southeastern and southern Brazil. Fisheries Research, 21(34): 99-112.
- Alfonso Calles, F. B. 2020. Abundancia y distribución espacio-temporal del calderón de aletas cortas (*Globicephala macrorhynchus*) en la región oriental de las Grandes Islas del Golfo de California. CICESE. Tesis de maestría. 72pp.
- Álvarez-Borrego, S. 2008. Oceanografía de la región de las grandes islas. En: Danemann, G. D. y Ezcurra, E. Bahía de los Ángeles: recursos naturales y comunidad : línea base 2007. Instituto Nacional de Ecología. 45-65.
- Amano, M., y Yoshioka, M. 2003. Sperm whale diving behavior monitored using a suction-cup-attached TDR tag. Marine Ecology Progress Series, 258, 291-295.
- Andersen, T.G., Chung, H. J. y Sørensen B.E. 1999: Efficient method of moments estimation of a stochastic volatility model: A Monte Carlo study. Journal of Econometrics 91, 61–87.
- Arcangeli, A., Campana, I., Marini, L. y MacLeod, C. 2015. Long-term presence and hábitat use of Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*) in the Central Tyrrhenian Sea. Marine Ecology. 37 (2): 269-282.
- Argote, M. L., Amador, A., Lavín, M. F., y Hunter, J. R. 1995. Tidal dissipation and stratification in the Gulf of California. Journal of Geophysical Research, 100(C8) 16:103-118.
- Arkhipkin, A., Argüelles, J., Shcherbich, Z. y Yamashiro, C. 2014. Ambient temperature influences adult size and life span in jumbo squid (*Dosidicus gigas*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 72(3): 400-409.
- Baird, R. W. 2005. Sightings of Dwarf (*Kogia sima*) and Pygmy (*K. breviceps*) Sperm Whales from the Main Hawaiian Islands. Pacific Science, 59(3):461-466.
- Baird, R. W., Borsani, J. F., Hanson, M. B., y 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.
- Bazzino, G., Gilly, W. F., Markaida, U., Salinas-Zavala, C. A., y Ramos-Castillejos, J. 2010. Horizontal movements, vertical-habitat utilization and diet of the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Pacific Ocean off Baja California Sur, Mexico. Progress in Oceanography, 86(1-2): 59-71.
- Beasley, I., Cherel, Y., Robinson, S., Betty, E., Hagihara, R. y Gales, R. 2019. Stomach contents of long-finned pilot whales, *Globicephala melas* mass-stranded in Tasmania. PLoS ONE. 14(1): 23.
- Berta, A., Sumich, J.L. y Kovac, K. M. 2015. Marine Mammals Evolutionary Biology. (3erd Edition). Academic Press Elsevier. 550 pp.
- Bjorge, A. 2002. How persistent are Marine Mammals Habitats in an Ocean of Variability? Habitat use, home range and site fidelity in marine mammals. En: Evans, P.G.H. y Raga, J.A. Marine Mammals Biology and conservation. Kluwer Academic Plenum Publishers, New York. 589- 608.

- Blanco, C., Raduán, M.A. y Raga, J.A. 2006. Diet of Risso's dolphin (*Grampus griseus*) in the western Mediterranean Sea. Scientia Marina. 70 (3): 407-411.
- Bograd, S. J., Digiacomo, P. C., Durazo, R., Hayward, T.L., Hyrenbach, K. D., Lynn, R. J., Mantyla, A. W., Schwing, F. B., Sydeman, W. J., Baumgartner, T., Lavaniegos, B., y Moore, C.S. 2000. The State of the California Current, 1999-2000: Forward to a New Regime. CalCOFI. 41: 27.
- Bowen, W.D. 1997. Role of Marine Mammals in aquatic ecosystems. Marine Ecology Progress Series 158: 267-274.
- Boyd, I. L., y Arnbom, T. 1991. Diving Behavior in Relation to Water Temperature in the Southern Elephant Seal: Foraging Implications." Polar Biology. 11: 259–266.
- Breen, P., Pirotta, E., Allcock, L., Bennison, A., Boisseau, O., Bouch, P., Hearty, A., Jessopp, M., Kavanagh, A., Taite, M., y Rogan, E. 2020. Insights into the habitat of deep diving odontocetes around a canyon system in the northeast Atlantic Ocean from a short multidisciplinary survey. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 103-236.
- Brito-Castillo, L., Alcántara-Razo, E., Morales-Azpaitia, R., y Salinas-Zavala, C. A. 2000. Temperaturas del Golfo de California durante mayo y junio de 1996 y su relación con las capturas de calamar gigante (*Dosidicus gigas* D' ORBIGNY, 1835). 26(3): 413-440.
- Buckland, S.T., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Laake, J.L., Brochers, D.L. y Thomas, L. 2001. Introduction to Distance Sampling. Oxford University Press. Nueva York.
- Camarillo-Coop, S., Zavala, C. A., Manzano-Sarabia, M., y Aragón-Noriega, E. 2011. Presence of *Dosidicus gigas* paralarvae (Cephalopoda: Ommastrephidae) in the central Gulf of California, Mexico related to oceanographic conditions. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 91, 807-814.
- Cañadas, A., Sagarminaga, R., y 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.
- Cárdenas Hinojosa, G., Hoyos, M., y Rojas-Bracho, L. 2015. Occurrence of Cuvier's beaked whales (*Ziphius cavirostris*) at Guadalupe Island, Mexico, from 2006 to 2009. Latin American Journal of Aquatic Mammals, 10, 38.
- Clarke, M. R. 1996. Cephalopods as Prey. III. Cetaceans. Philosophical Transactions: Biological Sciences, 351(1343): 1053-1065.
- Committee on Taxonomy, 2017. List of marine mammal species and subspecies. Society for Marine Mammalogy. www.marinemammalscience.org.
- Cromer, A. H. 1998. Física en la ciencia y en la industria. Reverté. Barcelona, España. 900pp.
- Davis, R., Jaquet, N., Gendron, D., Markaida, U., Bazzino, G., y Gilly, W. 2007. Diving behavior of sperm whales in relation to behavior of a major prey species, the jumbo squid, in the Gulf of California, Mexico. Marine Ecology Progress Series. 333: 291-302.

- De Silva-Dávila, R., Hochberg, F.G., Lindgren, A. R. y Franco- Gordo, M. del C. 2013. Paralarval development, abundance, and distribution of *Pterygioteuthis hoylei* (Cephalopoda: Oegopsida: Pyroteuthidae) in the Gulf of California, México. Molluscan Research. 33 (1), 50-64.
- Diario Oficial de la Federación, 2010. Norma oficial mexicana NOM-059-SEMARNAT- 2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo, Segunda sección, México. Diario Oficial de la Federación
- Díaz Gamboa, R. E. 2009. Relaciones tróficas de los cetáceos teutófagos con el calamar gigante *Dosidicus gigas* en el Golfo de California. Tesis de Doctorado. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-Instituto Politécnico Nacional (CICIMAR-IPN). La Paz, Baja California Sur, México. 103pp.
- Dorval, E., Crone, P.R., y McDaniel, J.D. 2013. Variability of eff escapement, fishing mortality and spawning population in the market squid fishery in the California Current Ecosystem. Marine and Freshwater Research. 64: 80-90.
- Drouot, V. Gannier, A., y Goold, J. C. 2004. Diving and Feeding Behavior of Sperm Whale (Physeter macroephalus) in the Northwestern Mediterranean Sea. Aquatic Mammals, 30 (3), 419-426 pp.
- Ellison, A.M. 2004. Bayesian Inference in Ecology. Ecology Letters. 7:509-520.
- FAO. Food and Agricultural Organization. 2010. Cephalopods of the world: an annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Volumen 2. Myopsid and Oegopsid. FAO.
- Field, J. C., Elliger, C., Baltz, K., Gillespie, G. E., Gilly, W. F., Ruiz-Cooley, R. I., Pearse, D., Stewart, J. S., Matsubu, W., y Walker, W. A. 2013. Foraging ecology and movement patterns of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the California Current System. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. 95, 37-51pp.
- Francois, O., y Laval, G. 2011. Deviance Information Criteria for Model Selection in Approximate Bayesian Computation.
- Frawley, T. H., Briscoe, D. K., Daniel, P. C., Britten, G. L., Crowder, L. B., Robinson, C. J., y Gilly, W. F. 2019. Impacts of a shift to a warm-water regime in the Gulf of California on jumbo squid (*Dosidicus gigas*). ICES Journal of Marine Science.
- Gallardo, D. A. 2020. Estudio de la ecología poblacional de cachalote (*Physeter macrocephalus*) mediante técnicas de foto-identificación en la Región Oriental de las Grandes Islas del Golfo de California, México. Tesis de Licenciatura. 55pp.
- Galván-Magaña, F., Polo-Silva, C., Hernández-Aguilar, S., Sandoval-Londoño, A., Diaz, O., Aguilar-Castro, N., Castañeda-Suárez, D., Chávez-Costa, A., Baigorrí-Santacruz, Á., Torres-Rojas, Y., y Abitia, A. 2013. Shark predation on cephalopods in the Mexican and Ecuadorian Pacific Ocean. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 95, 52-62.
- Gaxiola-Castro, G., y Durazo, R. 2010. Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California 1997-2007. IMECOCAL. 501 pp.
- Geyer, C. J. 2011. Introduction to markov chain monte carlo. Handobook of markov chain monte carlo. 20116022: 45pp.

- Gilly, W.F., Markaida, U., Baxter, C.H., Block, B.A., Boustany, A., Zeidberg, L., Reisenbichler, K., Robinson, B., Bazzino, G y Salinas, C. 2006. Vertical and horizontal migrations by the jumbo squid *Dosidicus gigas* revealed by electronic tagging. Marine Ecology Progress Series. 324: 1-17 pp.
- Gilly, W. F., Zeidberg, L. D., Booth, J. A. T., Stewart, J. S., Marshall, G., Abernathy, K., y Bell, L. E. 2012. Locomotion and behavior of Humboldt squid, *Dosidicus gigas*, in relation to natural hypoxia in the Gulf of California, Mexico. Journal of Experimental Biology, 215(18), 3175-3190.
- Gómez de Segura, A., Crespo, E.A. Pedraza, S.N., Hammond, P.S. y Raga, J.A. 2006. Abundance of small cetaceans in waters of the central Spanish Mediterranean. Marine Biology. 150: 149-160 pp.
- Granados-Amores, J., Silva-Dávila, R. D., Camarillo-Coop, S., Hochberg, F., Durazo, R., Avendaño-Ibarra, R., y Hernández-Rivas, M. 2010. Composición de especies y patrones de distribución de paralarvas de calamar (1996-1999), 453-467pp.
- Hastings, W.K. 1970. Montecarlo sampling methods using Markov chains and their applications. Biometrika. 57:97-109pp.
- Hernández-Ayón, J. M., Chapa-Balcorta, C., Delgadillo-Hinojosa, F., Camacho-Ibar, V. F., Huerta-Díaz, M. A., Santamaría-del-Ángel, E., Galindo-Bect, S., y Segovia-Zavala, J. A. 2013. Dinámica del carbono inorgánico disuelto en la región de las grandes islas del golfo de California: Influencia de las masas de agua. Ciencias marinas, 39(2), 183-201.
- Hernández-de-la-Torre, B., G. Gaxiola-Castro y S. Najera-Castro. 2004. Efectos del ENSO en la producción primaria frente a Baja California. Ciencias Marinas, 30: 427-441.
- Heyning, J. E., y J.G. Mead. 1996. Suction Feeding in Beaked Whales: Morphological and Observational Evidence. Contribution in Science. Los Angeles Museum Natural History 464: 1–12.
- Hidalgo-González, R. M., y Álvarez-Borrego, S. 2004. Total and new production in the Gulf of California estimated from ocean color data from the satellite sensor SeaWIFS. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 51(6-9), 739-752.
- Jaquet, N. y Gendron, D. 2002. Distribution and relative abundance of sperm whales in relation to key environmental features, squid landings and the distribution of other cetacean species in the Gulf of California, Mexico. Marine Biology. 141, 591-601.
- Keiper, C. A. 2001. Marine mammals off the central California relative to hydrograpgy: 1986-94. 1997-99. Tesis de maestría. San Jose Estate University.
- Kessler, W. S. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. Progress in Oceanography, 69(2-4), 181-217.
- Keyl, F., Argüelles, J., Mariátegui, L., Tafur, R., Wolf, M., y Yamashiro, C. 2008. A hypothesis on range expansion and spatio-temporal shifts in size at maturity of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Eastern Pacific Ocean. CalCOFI, 49, 1-10.
- Klett Traulseb, A. 1981. estado actual de la pesquería de calamar gigante en el estado de Baja California Sur. México: Instituto Nacional de la Pesca. 21:10-28.

- Laptikhovsky, V., Arkhipkin, A., Lipinski, M., Markaida, U., Murua, H., Nigmatullin, C., T., y Hoving, H.J. 2019. Iteroparity or Semelparity in the Jumbo Squid *Dosidicus gigas:* A Critical Choice. Journal of Shellfish Research, 38: 375.
- Lavaniegos, B. E., Jiménez-Pérez, L. C y Gaxiola-Castro, G. 2002. Plankton response to El Niño 1997-1998 and La Niña 1999 in the southern region of the California Current. Progress in Oceanography, 54: 33-58.
- Lavín, M. F., y Marinone, S. G. 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. En Nonlinear processes in geophysical fluid dynamics. 173–204. Springer.
- Lluch-Cota, S. E., Aragón-Noriega, E. A., Arreguín-Sánchez, F., Aurioles-Gamboa, D., Jesús Bautista-Romero, J., Brusca, R. C., Cervantes-Duarte, R., Cortés-Altamirano, R., Del-Monte-Luna, P., Esquivel-Herrera, A., Fernández, G., Hendrickx, M. E., Hernández-Vázquez, S., Herrera-Cervantes, H., Kahru, M., Lavín, M., Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, D. B., López-Martínez, J., y Sierra-Beltrán, A. P. 2007. The Gulf of California: Review of ecosystem status and sustainability challenges. Progress in Oceanography, 73(1), 1-26.
- Lluch-Cota, S.E. 2000. Coastal upwelling in the eastern Gulf of California. Oceanológica Acta, 23(6), 731– 740.
- López, M., Candela, J., y Argote, M. L. 2006. Why does the Ballenas Channel have the coldest SST in the Gulf of California?. Geophysical Research Letters, 33(11).
- López, M., Candela, J., y García, J. 2007. Two Overflows in the Northern Gulf of California. AGU Spring Meeting Abstracts, 52, OS52A-04.
- Macleod, K., Brereton, T., Evans, P.G., Swift, R. y Vázquez, A.J. 2011. Distribution and abundance of Cuvier's beaked whales in the Canyons of Southern Biscay. In: 63st Annual Meeting of the International Whaling Commission. Norway.
- Madsen, P., Wilson, M., Johnson, M., Hanlon, R., Bocconcelli, A., Aguilar de Soto, N., y Tyack, P. 2007. Clicking for calamari: Toothed whales can echolocate squid *Loligo pealeii*. Aquatic Biology, 1, 141-150.
- Markaida, U. 2006. Food and feeding of jumbo squid Dosidicus gigas in the Gulf of California and adjacent waters after the 1997 98 El Niño event. Fisheries Research, 79 (1,2). 16 27.
- Markaida, U. y Sosa-Nishizaki, O. 2001. Reproductive biology of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, 1995-1997. Fisheries Research 54: 63-82.
- Markaida, U., y Sosa-Nishizaki, O. 2003. Food and feeding habits of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico. Journal of the Marine Biological Association of the UK, 83(3), 507-522.
- Martínez-López, A., Cervantes-Duarte, R., Reyes-Salinas, A., y Valdez-Holguín, J. E. 2001. Cambio estacional de clorofila a en la Bahía de La Paz, B. C. S., México. Hidrobiológica, 11(1), 45-52.
- McAlpine, D. F. 2014. Family Kogiidae (Pygmy Sperm Whales). En: Handbook of the Mammals of The World. 319-325.

- McAlpine, D. F. 2018. Pygmy and Dwarf Sperm Whales: *Kogia breviceps* and *K. sima*. En B. Würsig, J. G. M. Thewissen, y K. M. Kovacs (Eds.), Encyclopedia of Marine Mammals (Third Edition). 786-788. Academic Press.
- Medrano, L. 2006. Hacia una dinámica de la mastofauna marina mexicana: Análisis de composición funcional y de algunas estructuras genéticas poblacionales. Genética y mamíferos mexicanos: Presente y futuro. 32: 9-19.
- Miller, P. J.O., Johnson, M.P., Tyack, P.L., y Terray, E.A. Swimming gaits, passive drag and buoyancy of diving sperm whales *Physeter macrocephalus*. Journal of Experimental Biology. 297: 1953-1967.
- Montero Llácer, F.K. 2013. El Océano Pacífico. Conmemorando 500 años de su descubrimiento. Fundación Ramón Areces. 188pp.
- Moore, S. E. 2008. Marine mammals as ecosystem sentinels. Journal of Mammalogy, 89(3), 534–540.
- Morales-Bojórquez, E., Cisneros-Mata, M. A., Nevárez-Martínez, M. O., y Hernández-Herrera, A. 2001. Review of stock assessment and fishery biology of *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, Mexico. Fisheries Research, 12.
- Nigmatullin, Chingiz y Jereb, P. 2010. Family Ommastrephidae. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes. 2. 269-347.
- Olson, P. A. 2009. Pilot Whales: *Globicephala melas* and *G. macrorhynchus*. En W. F. Perrin, B. Würsig, y J. G. M. Thewissen (Eds.), Encyclopedia of Marine Mammals (2nd Edition). 847-852pp.
- Parsons, E., Baulch, S., Bechshoft, T., Bellazzi, G., Bouchet, P., Cosentino, A. y Sutherland, W. 2015. Key research questions of global importance for cetacean conservation. Endangered Species Research, 27(2): 113-118.
- Pauly, D. 1998. Diet composition and trophic levels of marine mammals. ICES Journal of Marine Science, 55 (3): 467-481.
- Perrin, W., Würsing, B. y Thewissen, J.C. 2008. Encyclopedia of Marine Mammals. (2nd edition). 1294pp.
- Plummer, M. 2003. JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling. Working Papers, 8.
- Portner, E. J., Markaida, U., Robinson, C. J., y Gilly, W. F. 2020. Trophic ecology of Humboldt squid, *Dosidicus gigas*, in conjunction with body size and climatic variability in the Gulf of California, Mexico. Limnology and Oceanography, 65(4), 732-748.
- Praca, E. y Gannier, A. 2008. Ecological niches of three teuthophageous odontocetes in the northwestern Mediterrean Sea. Ocean Science 4:49-59.
- Pugliares, K. R., Bogomolni, A., Touhey, K. M., Herzig, S. M., Harry, C. T., y Moore, M. J. 2007. Marine mammal necropsy: An introductory guide for stranding responders and field biologists.
- Quick, N. J., Cioffi, W. R., Shearer, J. M., Fahlman, A., y Read, A. J. 2020. Extreme diving in mammals: First estimates of behavioural aerobic dive limits in Cuvier's beaked whales. Journal of Experimental Biology, 223(18).

- R Core Team 2020. R: A language and environment for statistical computing R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org/.
- Reynolds, J.E., III, Odell, D. K. y Rommel, S.A. 1999. Marine mammals of the world. Biology of marine mammals. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 1-14.
- Roper, C. F. E., y Young, R. E. 1975. Vertical distribution of pelagic cephalopods. *Smithsonian Contributions* to Zoology. 1–51.
- Roden, G. I. 1972. Thermohaline and baroclinic flow across the Gulf of California entrance and in the Revillagigedo islands region. Physical Oceanographic, 177-183 2 (2).
- RStudio Team 2020. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA. URL <u>http://www.rstudio.com/</u>
- Smith, W. H. F. y Sanwell, D.T. 1997. Global seafloor topography from satellite altimetry and ship depth soundings. Science. 277: 1957-1962 .
- Soto-Mardones, L. 1999. Time and spatial variability of sea surface temperature in the Gulf of California. Ciencias Marinas, 25(1), 1-30.
- Staudinger, M. D., McAlarney, R. J., McLellan, W. A., y Pabst, D. A. 2013. Foraging ecology and niche overlap in pygmy (*Kogia breviceps*) and dwarf (*Kogia sima*) sperm whales from waters of the U.S. mid-Atlantic coast. Marine Mammal Science, 30(2), 626–655.
- Stolwijk, A. M., Straatman, H., y Zielhuis, G. A. 1999. Studying seasonality by using sine and cosine functions in regression analysis. Journal of Epidemiology & Community Health, 53(4), 235-238.
- Towers, J. R., Tixier, P., Ross, K. A., Bennett, J., Arnould, J. P. Y., Pitman, R. L., y Durban, J. W. 2019. Movements and dive behavior of a toothfish-depredating killer and sperm whale. ICES Journal of Marine Science, 76(1), 298-311.
- Valdez-Holguín, J. E., Gaxiola-Castro, G., y Cervantes-Duarte, R. 1995. Primary productivity in the Gulf of California, calculated from the relationship between superficial irradiance and chlorophyll in the euphotic zone. Ciencias Marinas, 21(3), 311-329.
- Vázquez-Morquecho, E. 1997. Distribución espacio-temporal, fidelidad al área y tamaño poblacional del calderón de aletas cortas (Globicephala macrorhynchus) (Gray 1846) en la Bahía de La Paz, B.C.S., México (1989-1995). Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. 66pp.
- Wessel, P. 2017. A global Self-consistent, Hierarchical, High-resolution Geography Database. NOAA Geosciences Lab. https://www.soest.hawaii.edu/pwessel/gshhg/
- West, K. L., Walker, W. A., Baird, R. W., White, W., Levine, G., Brown, E., y Schofield, D. 2009. Diet of pygmy sperm whales (*Kogia breviceps*) in the Hawaiian Archipelago. Marine Mammal Science, 25(4), 931-943.
- Whitehead. H. 2018. Sperm whale. En: Würsing, B., Thewissen, J.G.M y Kovacs, K.M. Encyclopedia of Marine Mammals (3eds). 919-925.
- Zeidberg, L.D. y Robinson, B. H. 2007. Invasive range expansion by Humboldt squid, *Dosidicus gigas*, in the eastern North Pacific. PNAS. Monterey Bay Aquarium Research Institute. 104: 12948-12950.



Figura 12. Mapa colorimétrico de la distancia a la costa. Mapa utilizado para empatar con los datos de avistamiento.



Figura 13. Mapa colorimétrico de la profundidad del mar. Mapa utilizado para empatar con los datos de avistamiento.



Histograma

Figura 14. Distribución de frecuencias de los registros de varamientos de acuerdo al día del año.



Figura 15. Histograma de profundidad del mar en el lugar del avistamiento. Con apoyo del histograma se decidió truncar los datos hasta 1500m, ya que eran pocos los datos que eran mayores de los 1500m de profundidad.

Histograma



Figura 16. **Histograma de la distancia a la costa.** Con apoyo del histograma se decidió truncar los primeros 40km de distancia, ya que después de los 40 km los datos eran escasos