

Universidad Nacional de Córdoba  
Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales  
Carrera de Ciencias Biológicas

**Efectos de los ataques de gaviotas cocineras  
(*Larus dominicanus*) en el comportamiento, la  
mortalidad y éxito reproductivo de las ballenas  
francas australes (*Eubalaena australis*) de  
Península Valdés**



**Tesinista:** María Piotto

Firma: .....

**Directora:** Carina F. Marón

Firma: .....

**Codirector:** Mariano Sironi

Firma: .....

Cátedra de Ecología, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales,  
Universidad Nacional de Córdoba

**Efectos de los ataques de gaviotas cocineras (*Larus dominicanus*) en el comportamiento, la mortalidad y éxito reproductivo de las ballenas francas australes (*Eubalaena australis*) de Península Valdés**

**Tribunal Examinador**

Nombre y Apellido: ..... Firma: .....

Nombre y Apellido: ..... Firma: .....

Nombre y Apellido: ..... Firma: .....

Calificación:

Fecha:

*El mar es un antiguo lenguaje que ya no alcanzo a descifrar.*

Jorge Luis Borges

# ÍNDICE

Resumen .....	5
Introducción .....	6
Objetivo general .....	11
Objetivos específicos.....	11
Hipótesis y predicciones.....	12
Materiales y métodos .....	12
Resultados .....	28
Discusión.....	41
Agradecimientos.....	49
Bibliografía.....	51
Anexo .....	58
Bibliografía del Anexo .....	72

## RESUMEN

Las ballenas francas australes (*Eubalaena australis*) de Península Valdés (PV) registran ataques de gaviotas cocineras (*Larus dominicanus*) desde hace al menos cinco décadas. Los mismos ocurren durante la etapa más vulnerable y de mayor gasto energético del ciclo reproductivo de las hembras: la lactancia de los ballenatos. Entre 2003 y 2013, la población de PV registró múltiples años de alta mortalidad de crías y un incremento en la frecuencia de fracasos reproductivos (fetos o lactantes que no superan la lactancia). También durante ese periodo, la frecuencia de ataque (FA, proporción de intervalos de 5 minutos en los que se observó al menos un ataque) llegó a triplicarse en relación a la reportada en 1995, y las crías se volvieron el blanco preferido de las gaviotas. En este estudio evaluamos si la FA y la presión de ataque (PA, número promedio de ataques por hora) afectan el comportamiento, la mortalidad y el éxito reproductivo de las ballenas en distintos periodos entre los años 1995 y 2019. Para evaluar si la FA y la PA difieren entre años, golfos (GN: Nuevo y GSJ: San José), madres y crías, y años de alta y baja mortalidad, realizamos Modelos Lineales Generalizados (MLG) y Generalizados Mixtos (MLGM). Construimos un modelo markoviano para evaluar si los ataques de las gaviotas afectan el comportamiento de las madres. Para analizar si la FA y la PA incrementan la probabilidad de muerte de las crías, y si la FA aumenta la probabilidad de fracaso reproductivo de las madres empleamos MLGMs. La FA y PA mostraron un primer periodo de incremento (2004-2009), un segundo periodo de bruscas fluctuaciones (2010-2013), y un tercer periodo de disminución y estabilidad (2014-2019). Sus patrones de variación difirieron entre golfos, con valores más elevados para GN. Tanto las presiones de ataque a la madre (PAM) y a la cría (PAC) como la FA fueron mayores y más variables en años de alta mortalidad. Al diferenciar por golfos, la PAM fue mayor en años de alta mortalidad tanto en el GN como en el GSJ, y mientras que PAC fue mayor sólo en el GN. La PAC fue casi cuatro veces mayor que la PAM, con una predicción mediana de 4,09 ataques/h para PAC, y de 1,34 ataques/h para PAM. Los ataques a madres y crías disminuyeron drásticamente la frecuencia relativa del descanso e incrementaron la frecuencia de natación lenta y en menor medida, de natación a velocidad intermedia-rápida y actividad superficial en madres. Por último, los ataques tuvieron un efecto pequeño e incierto sobre la mortalidad de crías y el éxito reproductivo de las hembras; incrementando la mortalidad 0,1 (IC 95 % = [0,06; 0,16]) a 0,17 (IC 95 % = [0,1; 0,26]) y la probabilidad de fracaso de 0,07 (IC 95 % = [0,03; 0,15]) a 0,13 (IC 95 % = [0,06; 0,25]) al aumentar la FA de 0,12 a 0,37. Presentamos evidencias de que los ataques de las gaviotas afectan el comportamiento de las madres, y en menor medida y con mayor incertidumbre, la mortalidad de crías y el éxito reproductivo de las hembras. Nuestro trabajo destaca el efecto pernicioso que tienen los ataques de gaviotas sobre las ballenas de PV al reducir el tiempo de descanso y aumentar el de otros comportamientos de mayor gasto energético, y advierte sobre las consecuencias que la exposición prolongada a ataques puede tener sobre otras poblaciones de cetáceos.

**PALABRAS CLAVES:** micropredación, alteraciones comportamentales, mortalidad de crías, fracasos reproductivos.

## INTRODUCCIÓN

Las ballenas francas australes (*Eubalaena australis*) visitan las costas de Península Valdés (PV), Chubut, Argentina, para aparearse, dar a luz a sus crías o sociabilizar (Payne, 1986, 1995). Cada año, más de 1.000 ballenas migran desde sus sitios estivales de alimentación en el Atlántico Sur hacia el área invernal de reproducción en PV (Crespo et al., 2019). Esta migración la realizan principalmente hembras reproductivas, pero también adultos y juveniles solitarios. Durante su estadía en PV, las madres atraviesan la etapa de mayor gasto energético de su ciclo reproductivo, la lactancia de sus crías, valiéndose únicamente de sus reservas corporales (Lockyer et al., 1986, 2007; Miller et al., 2011; Christiansen et al., 2014, 2018). Es durante esta vulnerable etapa cuando madres y crías se enfrentan a los constantes ataques de las gaviotas cocineras (*Larus dominicanus*).

Las gaviotas cocineras de PV han adquirido el hábito de alimentarse de la piel y la grasa subepidérmica de las ballenas francas (Thomas, 1988). Durante un ataque, la gaviota aterriza en el lomo de la ballena, pica y abre una lesión o, como ocurre en la mayoría de los casos, agranda en profundidad y tamaño una preexistente (Rowntree et al., 1998; Sironi et al., 2009; Fig. 1). Los ataques ocurren cuando las ballenas descansan o salen a la superficie a respirar, dejando sus espaldas parcialmente expuestas (Thomas, 1988). La mayoría de las gaviotas que atacan son adultas (80 %), aunque algunos juveniles también lo hacen (20 %), indicando que este comportamiento micropredatorio (Lafferty y Kuris, 2002; Poulin et al., 2011) es aprendido tempranamente por imitación y que se transmite, de esta forma, al resto de la población (Sironi et al., 2009).

Los primeros ataques de gaviotas fueron registrados en la década de los 70, en el Golfo San José (Cummings et al., 1972; Marón et al., 2015a). Con el tiempo, su frecuencia ha aumentado significativamente y su ocurrencia se ha extendido por toda la costa de la península (Rowntree et al., 1998; Sironi et al., 2009). Si bien por varias décadas sólo fueron registrados en PV, en los últimos años se han incrementado los reportes de ataques aislados de gaviotas a ballenas francas en distintas regiones del mundo (Groch et al., 2001; Carroll et al., 2020a; Vermeulen, *com. pers.*), como así también de ataques de otras especies de aves a mamíferos marinos (Pavés et al., 2008; Seguel et al., 2017; Towers et al., 2019; Harkness et al., 2020). Estos nuevos hallazgos enfatizan la necesidad y la importancia de evaluar el efecto de dichos ataques en el bienestar de las ballenas de Valdés, población que lleva cinco décadas consecutivas expuesta al comportamiento micropredatorio de las gaviotas.

En PV, las gaviotas cocineras atacan a grupos madre-cría, juveniles y adultos de ballenas francas. Sin embargo, la frecuencia de ataques sobre madres y crías es mayor que sobre otros

individuos (Sironi et al., 2009). Tanto la frecuencia de ataques a pares madre-cría como el blanco de ataque preferido de las gaviotas han cambiado a lo largo del tiempo. Durante las décadas de los 70 y de los 80, las madres eran atacadas con mayor frecuencia que sus crías (Thomas, 1988; Marón et al., 2015a), pero a mediados de los 90 madres y crías eran atacadas por igual, con una frecuencia promedio de 12 % (Rowntree et al., 1998). En el periodo 2005-2010, la mayoría de los ataques fueron dirigidos a las crías (Marón et al., 2015) y la frecuencia de ataque al par se duplicó (Sironi y Rowntree, 2019), en especial en uno de los golfos, el Golfo Nuevo. En 2011-2013 la frecuencia fue casi tres veces más alta que la registrada en 1995, alcanzando un valor del 39 % en 2011 y de 36 % en 2013; y entre 2015 y 2019, la frecuencia de ataque disminuyó, manteniéndose entre un 16 y un 22 %. Hasta 2019, las crías continúan siendo los blancos de ataque preferidos de las gaviotas (Sironi y Rowntree, 2019; Fig. 1), sin embargo, la magnitud de esa preferencia todavía no ha sido cuantificada, y tampoco su variabilidad entre golfos.



**Fig. 1.** Las gaviotas abren nuevas lesiones en el lomo de madres (M) y crías (C) de ballena franca austral o agrandan las preexistentes (indicadas con flechas).

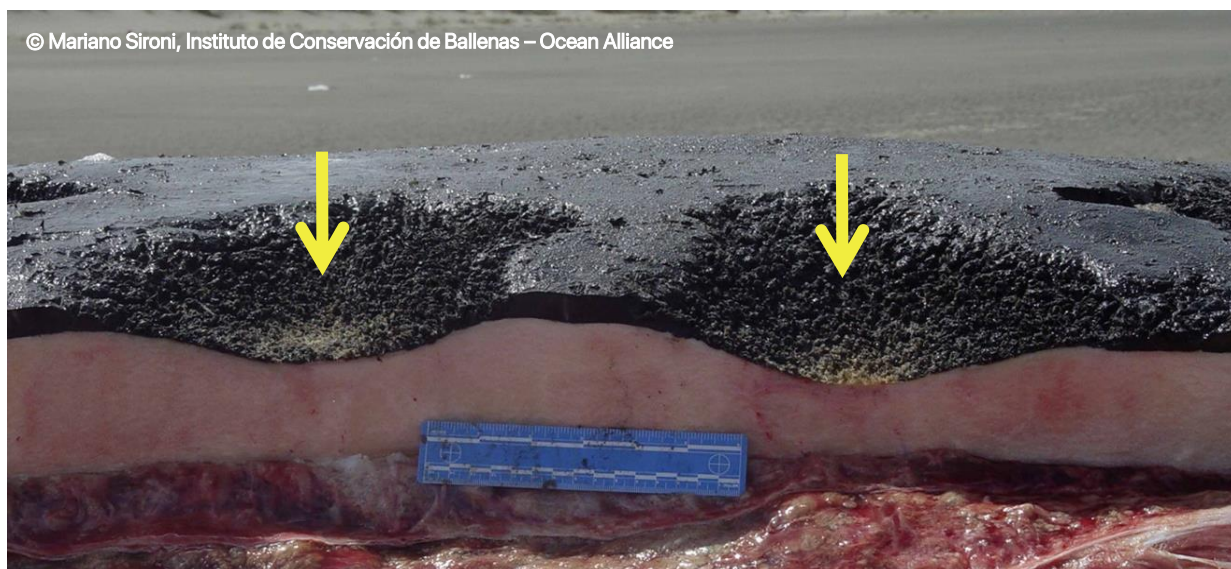
Se especula que la reducción de la frecuencia de ataques sobre las madres podría deberse al desarrollo de estrategias comportamentales defensivas y evasivas. Comportamientos como la respiración oblicua (Fazio et al., 2014) y la posición de “galeón” (con la espalda arqueada en forma de U; Thomas, 1988) reducen la exposición del lomo al respirar o descansar, respectivamente. Aunque algunas crías respiran de forma oblicua, la posición de galeón no ha sido observada debido probablemente a su pequeño tamaño. Ésta junto a otras características, como su lenta natación y el mayor tiempo que pasan en la superficie

(Sironi et al., 2009), las volverían un blanco relativamente más fácil, recibiendo inclusive aquellos ataques que en décadas anteriores eran dirigidos a las madres.

El acoso de las gaviotas afecta el comportamiento de los grupos madre-cría en el periodo energéticamente más costoso de la lactancia (Rowntree et al., 1998; Lockyer, 1981, 2007; Christiansen et al., 2018). Durante su estadía en PV, las hembras dedican la mayor parte del tiempo a descansar y amamantar, valiéndose de sus reservas energéticas para sobrevivir y producir leche, ya que el alimento es escaso en la península (Thomas y Taber, 1984; Thomas, 1988; Hoffmeyer et al., 2010; Miller et al., 2011). Los picotazos de las gaviotas interrumpen estas actividades, y provocan un incremento en la frecuencia de comportamientos de alta demanda energética (como por ejemplo, aumentar la velocidad de natación). En 1995, las madres redujeron un 20 % el tiempo destinado a actividades de baja demanda de energía y casi cuadruplicaron la frecuencia de comportamientos de natación rápida en respuesta a los ataques (Rowntree et al., 1998). A pesar de que en la década de los 2000 los ataques se duplicaron, todavía no se han realizado nuevos estudios de los efectos comportamentales que éstos causan en madres o en crías.

En la misma década se reportaron años de elevada mortalidad de crías: 607 ballenatos muertos de 2003 a 2013 con un máximo de 113 en el año 2012 (Rowntree et al., 2013). A pesar de que se desconocen las causas principales de estos eventos de alta mortalidad (Marón et al., 2015b; Wilson et al., 2015; McAloose et al., 2016; Fernandez Ajó et al., 2020), el ataque de las gaviotas ha sido propuesto como un posible contribuyente (Rowntree et al., 1998; Thomas et al., 2013; IWC, 2014; Sironi et al., 2016). Desde el año 2000 en adelante, el 99 % de los pares madre-cría presentan lesiones causadas por las gaviotas (Marón et al., 2015a; Fig. 2). El número de lesiones en pares madre-cría y en ballenatos muertos es mayor en el Golfo Nuevo en comparación al Golfo San José (Marón et al., 2015a), sitio que también registra un mayor número de ballenatos muertos (Rowntree et al., 2013). Las lesiones que causan las gaviotas pueden actuar como foco de ingreso de patógenos (Fiorito et al., 2016) y facilitar el desarrollo de infecciones (McAloose et al., 2016), además de potencialmente provocar deshidratación y pérdida de calor (McLellan et al., 2007; Uhart et al., 2008). El acoso constante también genera elevados niveles de estrés fisiológico en las crías (Fernandez Ajó et al. 2019; 2020). Si bien se han realizado múltiples estudios sobre el efecto de los ataques en la salud de las ballenas, hasta el momento no se ha evaluado si existe una relación directa entre la mortalidad de los ballenatos y la frecuencia e intensidad de los ataques.





**Fig. 2. Corte transversal del tegumento de un ballenato varado.** Las flechas señalan lesiones generadas por gaviotas. De superior a inferior: piel, grasa subcutánea y músculo.

El ciclo reproductivo de las ballenas francas dura tres años (Knowlton et al., 1994; Best et al., 2001; Cooke et al., 2001; Burnell, 2001; Cooke y Rowntree, 2003; IWC, 2012). El primer año es dedicado a la gestación (Best et al., 1994), el segundo a la lactancia (Thomas y Taber, 1984; Burnell, 2001) y el tercero es invertido en recuperar las reservas de grasa para la concepción del año siguiente (Fig. 3a). Así, un **intervalo entre pariciones normal** es de 3 años.

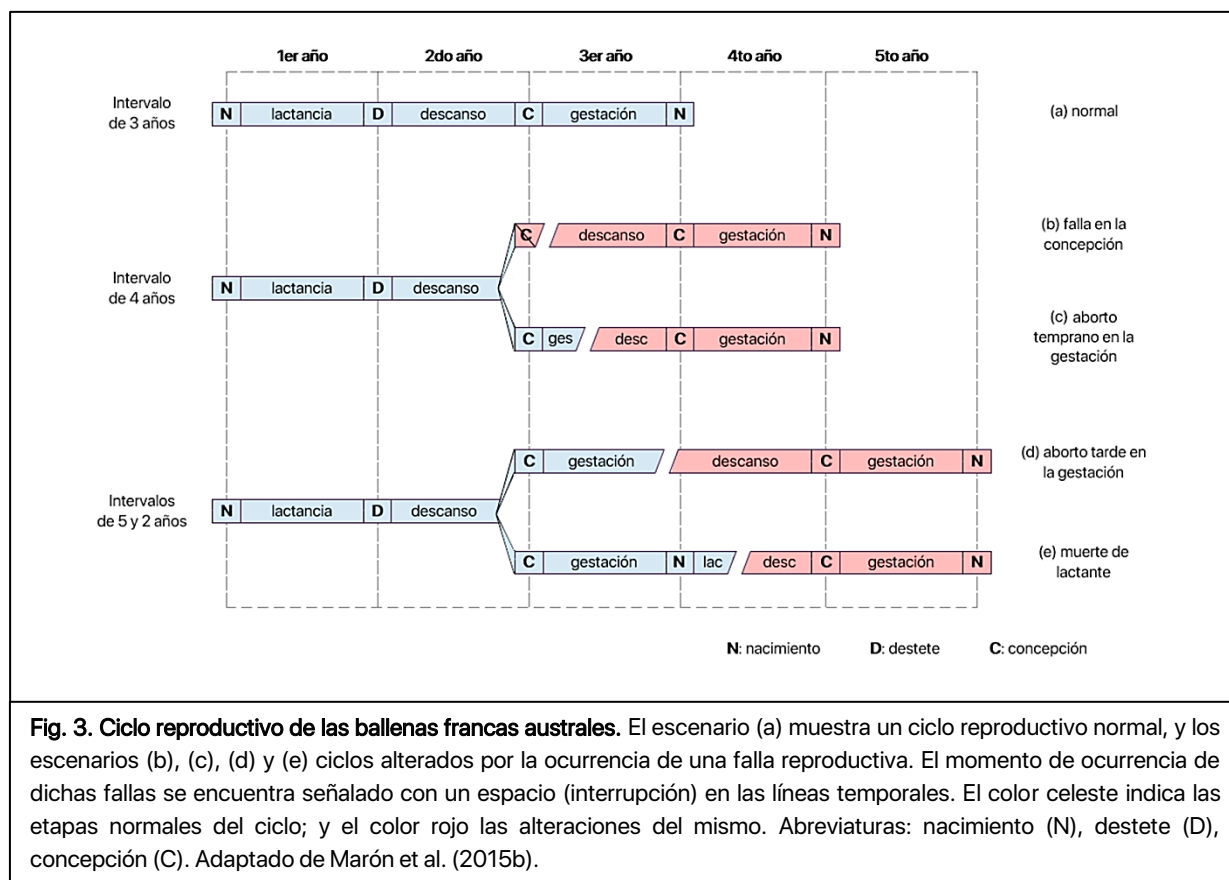
Sin embargo, se han reportado intervalos de 2, 4 y 5 años provocados por fallas en algún punto del ciclo reproductivo (Knowlton et al., 1994; Burnell, 2001; Cooke et al., 2003; IWC, 2012), como por ejemplo fallas para iniciar o sostener las primeras etapas de la preñez (intervalos de 4 años), o fallas para sostener las últimas etapas de la gestación o las primeras de la lactancia (intervalos de 2 y 5 años).

Los intervalos entre pariciones de 2 años ocurren cuando la madre pierde una cría recién nacida, con la que es fotografiada durante un relevamiento aéreo de fotoidentificación, y dos años más tarde es observada con una nueva cría (Marón et al., 2015b; Fig. 3e). La madre puede concebir al año siguiente de la muerte de su cría porque ahorró los costos energéticos de la lactancia de ese ballenato.

Los intervalos de 4 años pueden originarse por problemas en la concepción (en la fertilización o la implantación del embrión), o por abortos tempranos en la gestación (Knowlton et al., 1994; Fig. 3b y Fig. 3c), provocando que la madre dedique un año (o menos, si es un aborto temprano) al descanso reproductivo, hasta la siguiente temporada reproductiva.

Los intervalos entre pariciones de 5 años surgen de la combinación de un intervalo de 2 y un intervalo de 3 años. En este caso particular, el intervalo de 2 puede deberse tanto a un aborto

tardío en la gestación como a la muerte temprana de un lactante que no es registrado por el relevamiento aéreo (Fig. 3e y Fig. 3d).



Aunque se desconocen los factores que favorecen la ocurrencia de los intervalos de 2 y de 5 años, una de las principales causas propuestas es la disminución de la disponibilidad de presas durante la temporada de alimentación previa al nacimiento de las crías (Cooke y Rowntree, 2003; Leaper et al., 2006; Miller et al., 2011). La acumulación de reservas energéticas es crítica para la supervivencia de la madre y del ballenato durante los últimos meses de gestación (Lockyer et al., 1984; Christiansen et al., 2014) y los primeros de la lactancia (Lockyer et al., 1986, 2007; Christiansen et al., 2018). Considerando un escenario donde las reservas son limitadas las madres pueden experimentar: una reducción en la energía destinada a la gestación (Christiansen et al., 2014), un aborto espontáneo (Guinet et al., 1998; Pitcher, Calkins y Pendleton, 1998) o la interrupción de la lactancia (Iverson et al., 1991). La escasez de krill antártico (*Euphausia superba*) en sitios de alimentación como las islas Georgias del Sur ha sido propuesta como un factor que podría reducir el éxito reproductivo de las ballenas francas de Argentina y Brasil (Leaper et al., 2006; Seyboth et al., 2016), estando éste relacionado con múltiples variables ambientales, como la densidad de krill en la Antártida y la temperatura superficial del mar en las islas Georgias del Sur (Brierley et al., 1999; Atkinson et al., 2001; Trathan et al., 2003; Fielding et al., 2014).

En la década de los 2000, la población de ballenas de PV registró un aumento en la proporción estimada de intervalos entre partos de 4 y 5 años (IWC, 2012), y un incremento significativo en los intervalos de 2 años, especialmente durante los años de alta mortalidad de ballenatos (15,7 % de todos los intervalos) en comparación con los años de baja mortalidad (3%, Marón et al., 2015b). Si el acoso de las gaviotas es un factor que contribuyente a la mortalidad de crías, los ataques, que ocurren en un periodo crítico del ciclo reproductivo, podrían tener un efecto sinérgico con otros factores ambientales y afectar el éxito reproductivo de las ballenas francas a largo plazo.

En el presente estudio se evalúa el efecto de los ataques de gaviotas cocineras sobre el comportamiento y el éxito reproductivo de las madres, y la supervivencia de las crías de ballena franca austral en Península Valdés. Su importancia radica en su contribución al conocimiento sobre los factores que afectan la salud y el bienestar de la población de ballenas de Valdés, destacando que desde hace décadas enfrentan el acoso de las gaviotas, y que en 2003-2013 se han reportado eventos de alta mortalidad de crías y fallas reproductivas.

## **OBJETIVO GENERAL**

Analizar los efectos de los ataques de las gaviotas cocineras (*Larus dominicanus*) sobre el comportamiento, la mortalidad de crías y el éxito reproductivo de la ballena franca austral (*Eubalaena australis*) en Península Valdés durante el periodo 1995-2019.

## **OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

1. Cuantificar y describir la variación de la frecuencia y la intensidad (presión) de los ataques entre años, golfos y entre madres y crías.
2. Identificar, cuantificar y describir variaciones en los comportamientos de madres en respuesta a los ataques; y evaluar si las frecuencias de comportamientos de alta y baja demanda de energía en presencia y en ausencia de ataques han cambiado respecto a 1995.
3. Analizar si la probabilidad de muerte de los ballenatos varía en función de la frecuencia y la intensidad de los ataques de gaviotas.
4. Evaluar si la probabilidad de fracaso reproductivo cambia en función de la frecuencia de ataques.

## HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

*Hipótesis 1:* La frecuencia y la intensidad (presión) de ataques varían entre años, entre golfos y entre madres y crías.

*Predicción 1:* La frecuencia de ataques será mayor en el Golfo Nuevo que en el Golfo San José, y en años de alta mortalidad de crías que en años de baja mortalidad; y la intensidad de ataques será mayor en crías que en madres, especialmente en años de alta mortalidad.

*Hipótesis 2:* Las madres cambian su comportamiento en respuesta a los ataques, alterando las proporciones de comportamientos de alta y baja energía en escenarios con y sin ataques respecto a lo registrado en 1995.

*Predicción 2:* Las madres incrementarán la frecuencia de desplazamientos, especialmente los de alta demanda energética, en respuesta a los ataques de las gaviotas. Además, las proporciones de comportamientos de alta demanda de energía en presencia de ataques habrán aumentado en relación a 1995.

*Hipótesis 3:* El ataque de las gaviotas es un factor que contribuye con la muerte de los ballenatos, y consecuentemente, afecta el éxito reproductivo de las madres.

*Predicción 3:* El ataque de las gaviotas incrementará la probabilidad de muerte de las crías y de fracaso reproductivo de las madres.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de Estudio

El estudio se realizó en el Área Natural Protegida Península Valdés, ubicada al noroeste de la provincia de Chubut, Argentina (Fig. 4). PV se encuentra al sur del Golfo San Matías y al norte de Punta Ninfas. Posee un área de 3.625 km<sup>2</sup> y cuenta con 495 km de costa, distribuidos entre el Golfo San José (GSJ; hacia el Norte), la costa externa (hacia el Este) y el Golfo Nuevo (GN; hacia el Sur). El GN posee más del doble de superficie que el GSJ (2.200 y 814 km<sup>2</sup>, respectivamente), y cuenta con dos asentamientos urbanos en sus costas: la ciudad de Puerto Madryn y el municipio de Puerto Pirámides. Consecuentemente, la actividad antrópica en el GN (tráfico marítimo, plantas industriales, pesquerías y turismo) es mayor que en el GSJ (pesca artesanal y marisquería).

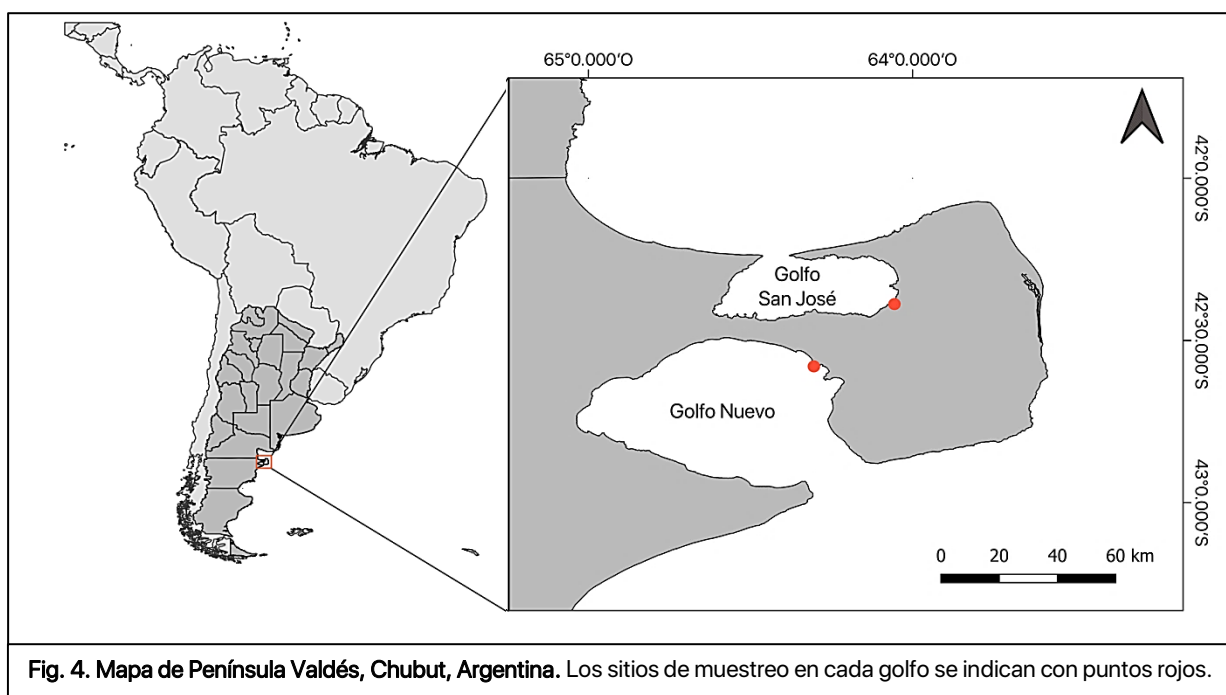


Fig. 4. Mapa de Península Valdés, Chubut, Argentina. Los sitios de muestreo en cada golfo se indican con puntos rojos.

#### Observaciones de ataques

Utilizamos las observaciones de ataques de gaviotas sobre pares madre-cría recolectadas por investigadores, asistentes de investigación y voluntarios del Instituto de Conservación de Ballenas (ICB) y Ocean Alliance (OA) desde 1995 hasta 2019. Las mismas fueron efectuadas durante el mes de septiembre, uno de los meses de mayor abundancia de ballenas en PV (Payne, 1986) y mayores niveles de acoso de gaviotas (Fazio et al., 2012) en dos sitios de muestreo: uno en el GSJ ( $42^{\circ} 22' 52,9''$  S;  $64^{\circ} 03' 19,0''$  O), y otro en el GN ( $42^{\circ} 34' 38,4''$  S;  $64^{\circ} 18' 25,2''$  O). Ambos sitios se encuentran ubicados en acantilados con vista panorámica de las bahías. Las observaciones en el GSJ fueron realizadas todos los años desde 1995 hasta 2019, y en el GN en 1995 y 2005-2019.

Empleando telescopios de gran angular 20X se efectuaron observaciones de grupos focales madre-cría para registrar simultáneamente los ataques de gaviotas que éstos recibían como así también los cambios en el comportamiento de ambas ballenas del par. Se seleccionaron los grupos focales por su proximidad a la costa y a los observadores. Para evitar confundir el grupo madre-cría con otras ballenas y/o para reubicarlo tras un periodo prolongado de inmersión, se identificó a cada individuo focal mediante características morfológicas distintivas (patrón de callosidades, que es único para cada ballena según Payne y Dorsey (1983); presencia de manchas dorsales en el cuerpo o coloración morfo-gris según Eroh et al. (2017); presencia y forma de marcas en el cuerpo o heridas; etc.). Se realizaron observaciones durante 15 min como mínimo (observaciones menores a este tiempo fueron descartadas para los análisis) y de 60 min como máximo si había otro grupo madre-cría sobre el que continuarlas. Si transcurrida

una hora no era posible localizar un nuevo grupo, el muestreo se continuó con el mismo grupo observado en un principio. Las observaciones se abandonaron cuando el grupo focal estaba demasiado lejos para ser seguido visualmente (aproximadamente a más de 2 km) o cuando se perdió de vista tras un periodo prolongado de inmersión.

#### Ataque y episodio de ataque

Un *ataque* de gaviota es definido como un evento en el cual el pico de una gaviota se pone en contacto con el cuerpo de una ballena, especialmente con su lomo que queda expuesto cuando las ballenas salen a respirar o descansan. Un *episodio de ataque* es una secuencia de ataques o un ataque aislado que ocurre en un intervalo de 5 min (Thomas, 1988; Rowntree et al., 1998; Sironi et al., 2009). A partir de las observaciones y el registro de los ataques y episodios de ataques definimos las siguientes variables indicadoras de ataque:

#### Presión de ataque

La *presión de ataque* (PA) representa el número promedio de ataques que reciben las madres o las crías durante el periodo de hora en un año dado. La PA informa la *intensidad* promedio de los ataques, es decir, cómo se concentran los ataques en periodos de una hora durante una temporada determinada.

Calculamos las PAs a madres (PAM) y a crías (PAC) por golfos (cociente entre el número de ataques que reciben madres o crías y el número de horas de observación para cada golfo), y las PA totales a madres y a crías (cociente entre el número de ataques que reciben madres o crías y el número de horas de observación sin distinguir por golfos) para el periodo 2004-2019 (Tabla 1).

#### Frecuencia de ataque

Registramos los *episodios de ataque* (ataques de gaviotas sobre pares madre-cría en intervalos de 5 minutos), empleando la técnica de muestreo 1 - 0 (Martin y Bateson, 1986; Thomas, 1986; Rowntree et al. 1998). Valores de 1 fueron asignados a los intervalos de 5 min en los que la madre y/o la cría fueron picoteadas al menos una vez, y valores de 0 fueron asignados a los intervalos en los que no hubo ataques. La *frecuencia de ataque* (FA) representa la proporción de intervalos registrados con un valor de 1 respecto al total de intervalos analizados. A diferencia de la PA, que informa la intensidad de ataque durante 1 hora sobre madres o crías, la FA indica la proporción de tiempo del día (considerando sólo las horas de luz) que las madres y crías son blancos de ataques. Así, años con iguales FA anuales podrían diferir en sus PAs, y años con iguales PAs podrían registrar FAs diferentes.

Para el presente estudio las FAs anuales sobre el par (no se distingue entre madre y cría) fueron tomadas de Sironi et al. (2009) y de Sironi y Rowntree (2019), quienes reportan las FAs en el GSJ y GN, y la FA total (proporción de intervalos con ataques en relación a todos los intervalos analizados sin distinguir por golfo) (Tabla 1).

**Tabla 1. Resumen de variables indicadoras de ataque.**

Variable	Blanco	Sitio	Años de registro
Presión de ataque (PA)	Madre	Golfo Nuevo	2005 - 2019
	(PAM)	Golfo San José	2004 - 2019
		Total	2004 - 2019
(PAC)	Cría	Golfo Nuevo	2005 - 2019
	(PAC)	Golfo San José	2004 - 2019
		Total	2004 - 2019
Frecuencia de Ataque (FA)	Madre + Cría	Golfo Nuevo	1995, 2005 - 2019
	Madre + Cría	Golfo San José	1995 - 2019
	Madre + Cría	Total	1995 - 2019

#### Observaciones de comportamiento

Las observaciones de comportamiento se realizaron simultáneamente a las de los ataques en 2004-2018. Hasta el año 2012 únicamente se registró el comportamiento de la madre, y el de la cría se asumió igual y no se registró (según Thomas, 1988; Rowntree et al., 1998). A partir del año 2013 comenzó a registrarse el comportamiento de cada individuo del par de manera independiente. Para el presente estudio no contamos con los datos tomados durante 2014 debido al cierre de la Universidad Nacional de Córdoba por el aislamiento social preventivo y obligatorio en el contexto de la pandemia de COVID-19.

Utilizamos la técnica de muestreo focal instantáneo (Altmann, 1974) para registrar los patrones de comportamiento de las ballenas. El comportamiento de cada individuo del grupo madre-cría se registró al comienzo de cada intervalo de 5 min. Las categorías empleadas en este estudio para clasificar los patrones de comportamiento registrados en el campo fueron: *comportamientos de alta energía*, *comportamientos de baja energía* y *otros comportamientos*. Las unidades de comportamiento asignadas a las anteriores categorías se detallan en la Tabla 2.

Las nataciones se registraron como actividades de alta y baja energía según su velocidad (lenta, intermedia y rápida). La velocidad fue considerada *lenta* cuando no se produjeron huellas en la superficie, no se generó espuma a lo largo del trayecto de la ballena y el observador no necesitó mover el telescopio para registrarlo; *media*, cuando se formaron huellas pequeñas en la superficie, se produjo escasa espuma en el trayecto, y el observador en ocasiones movió el telescopio para seguir al individuo focal; y *rápida*, cuando se formaron huellas marcadas en la superficie, se produjo abundante espuma en el trayecto, y el observador necesitó mover constantemente el telescopio para no perder de vista a la ballena.

La categoría “otros comportamientos” contiene sólo dos unidades: “amamantamiento” y “debajo del agua”. El amamantamiento es registrado únicamente en las crías, y se observa cuando ésta permanece debajo del agua, a la altura de las glándulas mamarias de su madre, saliendo a respirar de un lado o del otro. Se registró “debajo del agua” cuando no se pudo localizar al animal en el instante de registro, o bien cuando se lo localizó pero no se pudo determinar su comportamiento porque permaneció en inmersión y no hubo espuma en superficie que indicara “actividad bajo el agua”. Por otra parte, en la categoría “comportamientos de baja energía” registramos “descanso debajo del agua” cuando la ballena permaneció debajo del agua por menos de 5 minutos saliendo a respirar en el mismo sitio que se la observó por última vez, y “natación debajo del agua” (lenta, intermedia o rápida) si salió a respirar en un sitio diferente al del último registro.

Los patrones de comportamiento contenidos en las categorías comportamientos de baja energía, de alta energía y otros comportamientos son mutuamente excluyentes entre sí, es decir, un intervalo de 5 min no puede contener más de una de estas actividades.

#### Agrupamiento de las unidades de comportamiento

Agrupamos las **unidades de comportamiento de la madre** en 7 grupos (Tabla 2) para poder desarrollar un modelo estimable con los datos. No agrupamos las unidades de comportamiento de las crías porque, debido a su acotado registro, no fueron empleadas en el modelo de comportamiento (ver “Comportamientos de madres y ataques de gaviotas”). Empleamos tres criterios de agrupamiento: 1) la demanda energética del comportamiento (comportamientos de alta y baja demanda de energía se agruparon en grupos diferentes); 2) la capacidad defensiva de los comportamientos (agrupamos los comportamientos según valores similares de media de ataques y sus intervalos de confianza del 95 %; ver Anexo “Grupos de comportamiento”; Fig. S1); y 3) las implicancias biológicas de los comportamientos (dentro de las categorías energéticas se separaron ciertos comportamientos que podrían tener diferentes



**Tabla 2. Categorías, grupos, y unidades de comportamiento y sus descripciones.** Los grupos fueron asignados únicamente a los comportamientos de las madres. El descanso en posición de galeón es una unidad de comportamiento que sólo se registra en madres (nunca fue observado en crías), y el amamantamiento es una unidad que sólo se registra en crías.

Categorías de Comportamientos	Grupos de comportamientos	Unidades de Comportamiento	Descripción
Comportamientos de baja energía	Descanso (D)	Descanso en la superficie (DS)	Permanece prácticamente inmóvil <i>en la superficie, exponiendo el dorso</i> sin dejar expuestas la cabeza y la cola.
		Descanso debajo del agua (DDA)	Permanece prácticamente inmóvil <i>debajo del agua</i> , sale a respirar en el mismo punto.
		Descanso en posición de galeón (GAL; madre)	Permanece prácticamente inmóvil <i>en la superficie, arqueando el dorso</i> y dejando únicamente expuestas al aire la cabeza y la cola.
	Natación lenta (NL)	Natación lenta en la superficie (NLS)	Se desplaza lentamente <i>en superficie</i> (espalda expuesta al aire) durante todo el trayecto.
		Natación lenta debajo del agua (NLDA)	Se desplaza lentamente <i>debajo del agua</i> (cuerpo no expuesto al aire). Se mantiene sumergido durante el trayecto, únicamente se lo ve cuando emerge para respirar.
	Comportamientos de alta energía	Natación a velocidad intermedia-rápida I (NIR-I)	Natación a velocidad intermedia debajo del agua (NIDA)
Natación a velocidad intermedia en la superficie (NIS)			Se desplaza a velocidad media en la <i>superficie</i> (espalda expuesta al aire). El desplazamiento deja pequeñas huellas en el agua y genera escasa espuma en el recorrido.
Natación a velocidad intermedia-rápida II (NIR-II)		Natación a rápida velocidad en la superficie (NRS)	Se desplaza a gran velocidad en superficie (espalda expuesta al aire). El desplazamiento deja grandes huellas en el agua y genera espuma en el recorrido.
		Natación a rápida velocidad debajo del agua (NRDA)	Se desplaza a gran velocidad <i>debajo del agua</i> (cuerpo no expuesto al aire). El desplazamiento deja grandes huellas en el agua y genera espuma en el recorrido.
Actividad superficial (AS)		Actividad superficial (AS)	Saltos, coletazos, giros, visibles en la superficie, sin desplazamiento del animal.
Actividad debajo del agua (ADA)		Actividad debajo del agua (ADA)	Movimientos activos bajo el agua, se observan sus movimientos bajo el agua o espuma en superficie.
Otros comportamiento	---	Amamantamiento (Am; cría)	La cría permanece bajo el agua, lactando, sale a respirar alternadamente de un lado y de otro de la madre, a la altura de las glándulas mamarias de ésta; mientras la madre se encuentra en posición galeón o descansando.

Indeterminado (I)	Debajo del agua (DA)	Permanece debajo del agua y fuera de vista por más de 5 minutos. No hay indicios (espuma en superficie, huellas) que permitan determinar su comportamiento.
----------------------	-------------------------	-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

implicancias; por ejemplo, aunque el descanso y la natación lenta se clasifican como de baja energía y registran un promedio similar de ataques, los separamos en grupos diferentes porque los primeros no sólo permiten reponer energía sino que también habilitan el amamantamiento de las crías). Los grupos resultantes fueron:

1. Descanso (D): descanso en la superficie, descanso debajo del agua y descanso en posición de galeón.
2. Natación lenta (NL): natación lenta en la superficie y debajo del agua.
3. Natación a velocidad intermedia-rápida I (NIR-I): natación a velocidad intermedia debajo del agua.
4. Natación a velocidad intermedia-rápida II (NIR-II): natación a velocidad intermedia y rápida en la superficie y natación a velocidad rápida debajo del agua.
5. Actividad debajo del agua.
6. Actividad en la superficie.
7. Indeterminado (I): debajo del agua.

#### Mortalidad anual de crías y años de alta y baja mortalidad

Calculamos la mortalidad anual de crías como el cociente entre el número de crías muertas  $m(x)$  y el número estimado de crías nacidas  $Nac(x)$  durante la temporada.

$$Mort(x) = \frac{m(x)}{Nac(x)}$$

Tomamos el número de crías muertas por temporada  $m(x)$  durante el periodo 1995-2002 de Rowntree et al. (2013), y desde el 2003 al 2019, de los registros del Programa de Monitoreo Sanitario Ballena Franca Austral (PMSBFA, 2019). Brevemente, el trabajo del PMSBFA permite estimar el número de ballenas que mueren cada temporada en PV y alrededores, su edad (cría, juvenil, adulto, desconocido) y la fecha en la que se reportaron los varamientos desde el año 2003 hasta la actualidad.

Estimamos el número de ballenatos nacidos  $Nac(x)$  durante la temporada como la suma entre el número de crías vivas  $C(x)$  registradas por los relevamientos aéreos (RA) del ICB-OA,

y el número de crías muertas  $m(x)_{RA}$  reportadas hasta el día en el que se efectuó el relevamiento.

$$Nac(x) = C(x) + m(x)_{RA}$$

Utilizamos la definición de Marón et al., (2015b) para clasificar los años como años de alta mortalidad de crías (cuando el número de crías muertas excede los valores esperados según la tasa de crecimiento poblacional anual) o de baja mortalidad.

#### Relevamiento aéreo y catálogo de fotoidentificación

Las ballenas francas pueden ser identificadas individualmente a través del patrón de callosidades en sus cabezas y, ocasionalmente, las manchas en sus lomos (Payne y Dorsey, 1983). Desde 1971, se realizan relevamientos aéreos anuales para fotografiar e identificar a las ballenas que visitan Valdés (Payne, 1986). Los muestreos se efectúan a lo largo del perímetro de la península, durante el mes de septiembre. Las fotografías son incorporadas al catálogo de fotoidentificación creado por el ICB y OA, el cual contiene un registro de individuos avistados y reavistados desde 1971 hasta la actualidad. En el caso de las hembras, el catálogo provee información sobre los años en que fueron avistadas con o sin crías, permitiendo conocer la duración de sus intervalos entre pariciones y su estado reproductivo en el año que son fotografiadas.

Buscamos en el catálogo todas aquellas hembras que fueron avistadas con crías en el periodo 1995-2017, y contamos la cantidad de intervalos de 2, 3, 4, y 5 años que ocurrieron en ese periodo. No consideramos aquellos intervalos mayores a 5 años por la incertidumbre que suponen.

#### Éxito reproductivo a partir de intervalos entre pariciones

Definimos que un *éxito reproductivo* ocurre cuando una cría nacida sobrevive hasta el destete, y un *fracaso reproductivo* cuando la madre no concibe, se produce un aborto o el recién nacido no supera la lactancia. Detectamos los fracasos reproductivos por alteraciones en la duración del intervalo de 3 años. Estas definiciones no consideran como fracaso la muerte de un ballenato destetado (mayor a un año). Asociamos éxitos y fracasos al año de nacimiento de la cría, no al de su destete.

Los intervalos entre pariciones permiten identificar si el **ciclo reproductivo** de una hembra adulta fue exitoso (consiguió concebir, mantener la gestación y destetar a su cría; intervalo de 3 años) o si ocurrieron fallas reproductivas durante él (intervalos de 2, 4 y 5 años). Sin embargo, los intervalos por sí solos **no permiten detectar el año puntual en el que ocurre un éxito o**

**un fracaso reproductivo**, porque duran al menos dos años, y los éxitos o fracasos ocurren en un momento determinado de los mismos (no necesariamente en el año en que inician los intervalos). Para contabilizar éxitos y fracasos anuales es necesario hacer una interpretación de los intervalos a partir de lo que conocemos sobre el ciclo reproductivo de las ballenas francas. Específicamente, un intervalo de 3 años revela que la primera cría registrada, la que origina el intervalo, completó la lactancia (éxito reproductivo), ya que los tres años subsiguientes indican que la madre pasó por las etapas esperadas para un ciclo normal (lactancia, descanso y gestación); en cambio, un intervalo de 2 años indica que la primera cría no alcanzó a destetarse (fracaso reproductivo), porque los dos años siguientes evidencian que la madre entró directamente a un periodo de descanso al no invertir un año en la lactancia, para luego concebir, gestar y dar a luz un nuevo ballenato con el que se la ve dos años después en PV. Los intervalos de 2 y de 3 años codifican un fracaso y un éxito, respectivamente, para el año en que inician. Sin embargo, los intervalos de 4 y 5 contienen más información para extraer (ver Tabla 3).

Consideramos que los intervalos de 4 años son el resultado de un éxito que ocurre el año de inicio del intervalo y un fracaso (fallas en la concepción o aborto temprano) que ocurre dos años después. Por ejemplo, si una hembra tiene una cría en 2010, esa cría se desteta con éxito en 2011 y seguidamente la madre descansa un año (2011-2012), luego intenta concebir y fracasa (en 2012), descansa un año (2012-2013), concibe al año siguiente (2013), y es vista con su nueva cría un año después en PV (en 2014, cuatro años desde su último registro con cría).

Los intervalos entre pariciones de 5 años surgen de la combinación de intervalos de 2 y de 3 años, pudiendo interpretarse como  $2 + 3$  ó  $3 + 2$ . Brevemente, si el intervalo de 5 años corresponde a un intervalo de 3 seguido de uno de 2 años ( $3 + 2$ ), el nacimiento que inició el intervalo se considera exitoso, y el fracaso ocurre tres años después de éste, al sufrir la madre un aborto tardío o al morir un lactante que no es registrado por el relevamiento aéreo. En cambio, si el intervalo de 5 años corresponde a un intervalo de 2 años seguido de un intervalo de 3 ( $2 + 3$ ), el nacimiento registrado en el año de inicio del intervalo resulta en fracaso, y dos años después ocurre otro nacimiento no registrado por el relevamiento aéreo que resulta exitoso (ver Anexo “Interpretaciones de intervalos entre pariciones de 5 años y sus implicancias” y Fig. S2). Las implicancias de cada combinación son distintas, y no tenemos certeza sobre cuál de las dos puede haber ocurrido con mayor frecuencia. Sin embargo, debido a que los intervalos de 5 años son tan representativos en la muestra como los intervalos de 2 (54 y 48 intervalos respectivamente), y a que los intervalos de 2 son escasos en relación a los de 3 (48 vs. 383), decidimos incorporarlos en los análisis mediante estas dos combinaciones para analizar sus patrones y luego discutir sus implicancias.

Tabla 3. Información decodificada de los intervalos entre pariciones.

Intervalo	Número de éxitos	Número de fracasos
2 años	0	1
3 años	1	0
4 años	1	1 (no se contabiliza en este estudio)
5 años (3 + 2)	1	1
5 años (2 + 3)	1	1

Debido a que los fracasos interpretados de un intervalo de 4 años (fallo en la concepción o en preñez *temprana*) no son comparables con los decodificados de intervalos de 2 y de 5 años (fallo en preñez *tardía* o lactancia; ver Anexo “Incompatibilidad entre los fracasos provenientes de intervalos de 4 años y de 2 y 5 años”), decidimos excluirlos de este estudio. En el presente estudio únicamente trabajamos con los fracasos decodificados de intervalos de 2 y 5 años, por su relación con la mortalidad de crías. De los intervalos de 4 empleamos los éxitos que los conforman, porque éstos son comparables con los éxitos decodificados de los intervalos de 3 años.

El análisis de éxito reproductivo se realiza para el periodo 1995-2013 si trabajamos sólo con éxitos y fracasos provenientes de intervalos de 2, 3 y 4 años, y para 1995-2012 si incluimos los intervalos de 5 años, porque al momento de realizar este análisis el catálogo contenía información hasta 2017. No obstante, debimos recopilar los intervalos entre pariciones desde 1992 para identificar los éxitos y los fracasos decodificados de intervalos de 5 años que ocurrieron en 1995, 1996 y 1997 (por ejemplo, a 1995 le corresponde un fracaso, si existe un intervalo que comprende 1992-1997 y lo interpretamos como 3 + 2; o no le corresponde ni fracaso ni éxito, si lo interpretamos como 2 + 3). En función de la decodificación de intervalos anteriormente explicada, contamos la cantidad de éxitos y fracasos provenientes de intervalos de 2, 3, 4 y 5 años para cada año del periodo estudiado.

#### Análisis estadístico

Empleamos el software R versión 4.0.2 para efectuar todos los análisis estadísticos (R Core Team, 2020). Los Modelos Lineales Generalizados Mixtos (MLGM) fueron ajustados utilizando la función *glmer* del paquete de *lme4* (Bates et al., 2014). El modelo de comportamiento fue desarrollado en colaboración con el Grupo de Ecología Cuantitativa del INIBIOMA (CONICET - Universidad Nacional del Comahue).

### Presión de ataque y frecuencia de ataque

Para analizar si la *presión de ataque* difería entre madres y crías, entre golfos y entre años, ajustamos un Modelo Lineal Generalizado (MLG). Modelamos el número de ataques diarios utilizando una distribución Binomial Negativa por tratarse de un conteo con sobredispersión (función de enlace *log*; O'Hara y Kotze, 2010). Empleamos como variables predictoras categóricas de efectos fijos a los factores madre-cría, golfo, año y sus interacciones, e incorporamos como variable compensatoria (*offset*) al logaritmo del número de horas de observación diaria (*log(h)*) para generar predicciones en la escala *ataques/h*. Realizamos un Análisis de la Devianza tipo II para evaluar la contribución de cada factor al ajuste del modelo. Por último, comparamos la PA en años de alta y de baja mortalidad de crías evaluando la predicción mediana y su intervalo de confianza para cada nivel del factor madre-cría, considerando o no una distinción por golfo. En ambas comparaciones calculamos un intervalo de confianza del 95 % aproximado considerando la variabilidad entre años y entre golfos, según correspondiera, además de la incertidumbre en las predicciones.

Analizamos la *frecuencia de ataque* mediante un MLGM suponiendo una distribución Binomial de la variable respuesta (intervalos en los que se registró al menos un ataque sobre el par madre-cría vs. intervalos en los que no se registró ningún ataque; función de enlace *logit*). Incorporamos como variables predictoras categóricas de efectos fijos el golfo, el año y su interacción, e incluimos un efecto aleatorio sobre el día de observación. Nuevamente, realizamos un Análisis de la Devianza tipo II para evaluar la contribución de cada factor al ajuste del modelo. Comparamos la FA en años de alta y de baja mortalidad de crías evaluando la predicción mediana y su intervalo de confianza distinguiendo y sin distinguir por golfo. En ambas comparaciones calculamos un intervalo de confianza del 95 % aproximado considerando la variabilidad entre años y entre golfos, según correspondiera, además de la incertidumbre en las predicciones.

Para cuantificar los efectos de los factores y sus interacciones en los análisis anteriormente mencionados, comparamos las medianas de los predichos para cada nivel del factor de interés. Por ejemplo, para evaluar el efecto del factor madre-cría sobre PA, calculamos la mediana de las predicciones de PAM y PAC para ambos golfos en todos los años; y asociado a cada mediana reportamos un intervalo de confianza del 95 % que considera la incertidumbre en cada predicción puntual y la incertidumbre asociada a la variabilidad entre años y golfos.

### Comportamiento de madres y crías

Evaluamos si los comportamientos de madres y crías se encontraban correlacionados comparando las frecuencias relativas de cada combinación de unidades de comportamientos

con las frecuencias esperadas si fueran independientes (producto de las frecuencias marginales). Para resumir la asociación entre las variables con un índice, calculamos la V de Cramer (0 = asociación nula entre variables; 1 = asociación total). Empleamos únicamente los datos tomados durante 2013 y 2015-2018, años en los que se registraron tanto los comportamientos de madres como de crías.

### Comportamiento de madres y ataques de gaviotas

Para evaluar el efecto del ataque de gaviotas sobre el comportamiento de las madres, ajustamos un modelo markoviano en el que las probabilidades de transición de un comportamiento en el intervalo  $t - 1$  a otro en el intervalo  $t$  dependen de los ataques acumulados que recibieron la madre y/o la cría hasta dicho intervalo. Incluimos los ataques a la cría para evaluar si afectan el comportamiento de las madres. Sin embargo, en el modelo no incorporamos el comportamiento de las crías porque sólo contamos con 5 años de registro (36,97 % de las observaciones disponibles para madres), y su inclusión hubiera aumentado drásticamente la complejidad del modelo.

Definimos la variable respuesta  $y_t$  como un vector fila de largo 7 (una columna por cada grupo de comportamiento) que posee el número 1 en la posición del comportamiento observado, y 0 en las posiciones que corresponden a los otros comportamientos no observados en el intervalo  $t$ . Supusimos que los datos provenían de una distribución Multinomial con tamaño muestral igual a 1 (también conocida como distribución Categórica):

$$y_t \sim \text{Multinomial}(y_{t-1} \times \Gamma_t)$$

siendo  $\Gamma_t$  una matriz de transición cuyos elementos  $\gamma_{ij,t}$  representan la probabilidad de observar el comportamiento  $j$  en el intervalo  $t$  dado que en el intervalo  $t - 1$  (5 min antes) se observó el comportamiento  $i$ .

Para asociar las probabilidades de transición a los ataques de gaviotas definimos una matriz de predictores lineales,  $\mathbf{H}_t$ , con elementos  $\eta_{ij,t}$ , y especificamos el enlace *multinomial logit* para transformar los predictores  $\eta_{ij,t}$  en probabilidades  $\gamma_{ij,t}$ :

$$\gamma_{ij,t} = \frac{\exp(\eta_{ij,t})}{\sum_{k=1}^7 \exp(\eta_{ik,t})}$$

con

$$\eta_{ij,t} = \begin{cases} \alpha_{ij} + \beta_{ij} \times z_{t-1} & \text{si } i \neq j \\ 0 & \text{si } i = j \end{cases}$$

donde  $z_t$  es una variable latente, y  $\alpha_{ij}$  y  $\beta_{ij}$  parámetros a estimar que regulan cómo cambian las probabilidades de transición de la matriz  $\mathbf{\Gamma}_t$  en función de  $z_t$ . Fijamos la diagonal de  $\mathbf{H}_t$  en 0 para que el modelo sea identificable (es necesario fijar un elemento en cada fila de dicha matriz; Leos-Barajas et al., 2017).

La variable latente  $z_t$  intenta representar el grado de perturbación de las ballenas frente a los ataques;  $z_t$  *aumenta* cuando las madres o crías son atacadas en el intervalo  $t$ , y *disminuye* cuando no lo son. Definimos esta variable de forma recursiva,  $z_t = f(z_{t-1}, \text{ataque}_t)$ , y la limitamos entre 0 y 1. La misma nos permite evaluar el efecto acumulado de los ataques (o de la ausencia de ataques) en el tiempo sin recurrir a predictoras de ataque con retrasos temporales (lo cual hubiera sido inviable dada la duración de los seguimientos de comportamiento, en promedio de 52,43 min). Sin embargo, este enfoque requiere estimar el valor inicial de  $z_t$  en cada seguimiento ( $z_0$  de aquí en adelante).

Para modelar la dinámica de  $z_t$  supusimos incrementos dependientes del número de ataques que siguen una curva de saturación, y decaimientos de forma exponencial en ausencia de ataques:

$$z_t = z_{t-1} + p_{aum,t} \times (1 - z_{t-1}) \times a_t - p_{dec} \times z_{t-1} \times (1 - a_t)$$

donde  $a_t$  es una predictora binaria que vale 1 cuando hay un ataque (a madre,  $a_m$ , o cría,  $a_c$ ) en el intervalo  $t$  ó 0 si no hay ataques, y  $p_{aum,t}$  y  $p_{dec}$  son parámetros a estimar, que indican en qué proporción aumenta o disminuye  $z$  cuando hay o no hay ataques, respectivamente.  $p_{dec}$  es una constante, porque depende de la ausencia de ataques, y  $p_{aum,t}$  es una función del número de ataques a madre y a cría ( $na_m$  y  $na_c$ , respectivamente):

$$\text{logit}(p_{aum,t}) = \kappa_{mc} - \delta_m \times a_{m,t} \times (1 - a_{c,t}) + \lambda_m \times (na_{m,t} - 1) \times a_{m,t} - \delta_c \times a_{c,t} \times (1 - a_{m,t}) + \lambda_c \times (na_{c,t} - 1) \times a_{c,t}$$

$na_m$  y  $na_c$  representan el número de ataques a madre y a cría (se les restó 1 para mejorar la interpretabilidad de los parámetros);  $a_{m,t}$  y  $a_{c,t}$  indican presencia o ausencia de ataques a madre o cría en el intervalo  $t$ ;  $\kappa_{mc}$  es el *intercept* correspondiente a un escenario de ataque a la madre y a la cría;  $\delta_m \geq 0$  es el parámetro que se le resta a dicho *intercept* si sólo hay ataques a la madre, y  $\delta_c \geq 0$  el que se le resta si sólo hay ataques a la cría;  $\lambda_m \geq 0$  es la pendiente que regula el aumento de  $p_{aum,t}$  si en un intervalo se observa más de un ataque a la madre; y



$\lambda_c \geq 0$  la pendiente que regula el aumento de  $p_{aum,t}$  si en un intervalo se observa más de un ataque a la cría.

Para evaluar los cambios en las probabilidades de cada comportamiento en función de  $z$ , incondicionales al comportamiento previo, calculamos el vector de estado estacionario estimado para una secuencia de  $z$  entre 0 y 1. Este vector indica cuál sería la probabilidad de observar cada comportamiento si  $z$  permaneciera fija durante un largo tiempo en un valor determinado (no debe interpretarse directamente como la probabilidad de cada comportamiento en el tiempo  $t$  dado un valor de  $z_t$ ).

Además, evaluamos cómo cambian las proporciones de comportamientos luego de 1 y 2 h sin ataques comparando las proporciones observadas (modelo de la media) con las predichas en ambos escenarios. Para ello estimamos valores de  $z$  en los que sería probable encontrar a las ballenas luego de 1 y 2 h sin ataques ( $z_{1h}$  y  $z_{2h}$ ). Calculamos dichos valores para cada seguimiento  $s$  ( $z_{s,1h}$  y  $z_{s,2h}$ ) a partir de los valores iniciales estimados ( $z_0$ ):

$$\begin{aligned} z_{s,1h} &= z_{s,0} \times (1 - p_{dec})^{60/5} \\ z_{s,2h} &= z_{s,0} \times (1 - p_{dec})^{120/5} \end{aligned}$$

Luego, para cada par  $\{z_{s,1h}; z_{s,2h}\}$  calculamos sus vectores de estados estacionarios  $\{\mathbf{S}_{s,1h}; \mathbf{S}_{s,2h}\}$ , y por último, los promediamos entre todos los seguimientos para cada escenario de no ataque ( $z_{1h}$  y  $z_{2h}$ ).

Para comparar la frecuencia de comportamientos de alta y baja energía en presencia y ausencia de ataque con los resultados reportados por Rowntree et al. (1998), calculamos las proporciones de comportamientos observados inmediatamente después de un ataque. Para facilitar la comparación, no consideramos en dicho cálculo el grupo de comportamiento Indeterminado, y restamos su proporción a la proporción estimada tras una hora sin ataques ( $\mathbf{S}_{1h}$ ).

Ajustamos el modelo con enfoque Bayesiano utilizando *Stan* (Stan Development Team, 2020a), mediante su interfaz en R, *rstan* (R Core Team, 2020; Stan Development Team, 2020b). Corrimos 4 cadenas de 1.500 iteraciones cada una, usando otras 1.500 como *warm up*. El número efectivo de muestras medio obtenido fue de 6.288,7, y el mínimo fue de 439,6; todos los parámetros mostraron valores de  $\hat{R} < 1,01$ , indicando que las cadenas convergieron (Vehtari et al., 2020). Para la mayor parte de los parámetros definimos previas débilmente informativas (ver Anexo “Previas del modelo de comportamiento”) escogidas mediante simulaciones predictivas previas. Evaluamos el ajuste del modelo comparando la probabilidad

media predicha para cada observación según nuestro modelo y el modelo de la media (o modelo nulo).

### Distribución temporal de la proporción de crías muertas

Analizamos si la proporción de crías muertas mensualmente (**cociente entre muertas en un mes y muertas en el año**) variaba entre años mediante MLGs. Utilizamos los registros de ballenas muertas del PMSBFa para conocer el número de crías que mueren cada mes cada año y asumimos una distribución Binomial del número de crías muertas por mes. Empleamos como variables predictoras de efectos fijos el factor mes y la interacción mes\*año, para evaluar si la variable respuesta variaba entre años; y el factor mes y la interacción mes\*AltaBaja para realizar comparaciones entre años de alta y baja mortalidad de crías. Para evaluar si la distribución intraanual de las muertes cambiaba entre años pero con distinta variabilidad en años de baja y de alta mortalidad, ajustamos un MLG separado para los años de alta y otro para los de baja mortalidad. Incorporamos como variables predictoras categóricas de efectos fijos al mes y a la interacción mes\*Alta o mes\*Baja. Realizamos Análisis de la Devianza tipo II para evaluar la contribución de cada factor al ajuste de los modelos.

### Mortalidad de crías y ataques de gaviotas

#### *FA, PAC y PAM*

Para analizar el efecto de las variables predictoras de ataque (FA, PAC y PAM totales) sobre la mortalidad de crías ajustamos MLGMs suponiendo una distribución Binomial (función de enlace *logit*) del número de crías muertas por año ( $m(x)$ ). Dado que las variables predictoras y sus parámetros mostraron una alta correlación, ajustamos un MLGM para cada una de ellas a fin de evaluar y comparar sus efectos individuales sobre la mortalidad de crías. Consideramos efectos lineales de las variables e incluimos un efecto aleatorio del año en cada modelo. En el modelo con FA, acotamos los años de análisis a 2004-2019 (Tabla 1), para que el modelo fuera comparable con los de PAC y PAM.

#### *FA y variables ambientales*

Para analizar en mayor profundidad el efecto de los ataques sobre la mortalidad de crías, realizamos otro MLGM empleando únicamente a la FA como variable indicadora de ataque con todos sus años de registro (1995-2019,  $n = 27$ ). Asumimos nuevamente una distribución Binomial del número de crías muertas por año ( $m(x)$ ; función de enlace *logit*) e incluimos un efecto aleatorio del año. Para controlar la variabilidad no explicada en la mortalidad de crías y evitar sobreestimar o subestimar el efecto de los ataques, incorporamos como variables regresoras a las anomalías de la temperatura superficial del mar (TSM) en las islas Georgias del

Sur (importante área de alimentación para las ballenas de PV, Valenzuela et al., 2009) y la densidad de krill antártico (*Euphausia superba*) en la Península Antártica. Elegimos estas predictoras para suplir a la densidad de krill en las islas Georgias del Sur (ver Anexo “Modelos de mortalidad y éxito reproductivo: variables ambientales”), variable que podría afectar la mortalidad de crías (y el éxito reproductivo de las madres; Leaper et al. 2006, Seyboth et al. 2016), y que posee mediciones interrumpidas durante el periodo de interés. Para la selección de dichas variables realizamos un análisis exploratorio que constó de 54 MLGMs (ver Anexo “Exploración del retraso temporal en el efecto de las variables ambientales” y Figs. S7 - S10). Tomamos la densidad estandarizada de krill antártico (densidad numérica estandarizada de krill postlarval por m<sup>2</sup>) en el norte y noroeste de la Península Antártica desde 1993 hasta 2016 de la base de datos KRILLBASE (Atkinson et al., 2017). Seleccionamos únicamente los datos tomados en diciembre, enero y febrero (meses de desove del krill, Fach et al., 2006), mediante redes de plancton de arrastre vertical, entre los 0 y 1.007 m de profundidad, en sitios ubicados al sur del Frente Polar, y los resumimos anualmente mediante su media aritmética (ver Anexo “Modelos de mortalidad y éxito reproductivo: variables ambientales”). Para calcular las anomalías de TSM en las islas Georgias del Sur utilizamos Google Earth Engine (Gorelick et al., 2017). Tomamos las TSM en grados Celsius de la base de datos de Reynolds et al. (2008) y calculamos el promedio de las anomalías de mayo a abril del año siguiente desde 1993 hasta 2019 (ver Anexo “Modelos de mortalidad y éxito reproductivo: variables ambientales”). Incorporamos ambas variables en el modelo con un *lag* de 1 año, y con un efecto lineal para la densidad de krill y un efecto cuadrático para las anomalías de TSM en las islas Georgias del Sur:

$$p(\text{muerte}) = f(\text{FA}, \text{Anomalías TSM}, \text{Anomalías TSM}^2, \text{Año})$$

Evaluamos el efecto parcial de cada variable sobre la mortalidad de crías mediante predicciones parciales y sus intervalos de confianza del 95 %. Realizamos las predicciones fijando las demás predictoras en sus medias, y calculamos los intervalos considerando únicamente la incertidumbre en la estimación de los efectos fijos.

### Éxito reproductivo y ataques de gaviotas

Para evaluar el efecto del ataque de gaviotas sobre el éxito reproductivo ajustamos un MLGM Binomial (enlace *logit*), incluyendo efectos lineales de la FA y de la densidad de krill al oeste y norte de la Península Antártica con retraso de 1 año, un efecto cuadrático de la TSM en las islas Georgias del Sur con retraso de 1 año y el factor año con efecto aleatorio (modelo I,

Tabla 4). Para este modelo sólo utilizamos los fracasos decodificados de los intervalos de 2 años y los éxitos interpretados de los intervalos de 3 y de 4 años.

$$p(\text{fracaso reproductivo}) = f(\text{FA}, \text{Anomalías TSM}, \text{Anomalías TSM}^2, \text{Año})$$

Para evitar perder información empleando únicamente fracasos de codificados de intervalos de 2 años, también ajustamos variantes del modelo I incluyendo los éxitos y fracasos decodificados de ambas interpretaciones (3 + 2: modelo III, y 2 + 3: modelo IV).

**Tabla 4. Resumen de los modelos de éxito reproductivo.**

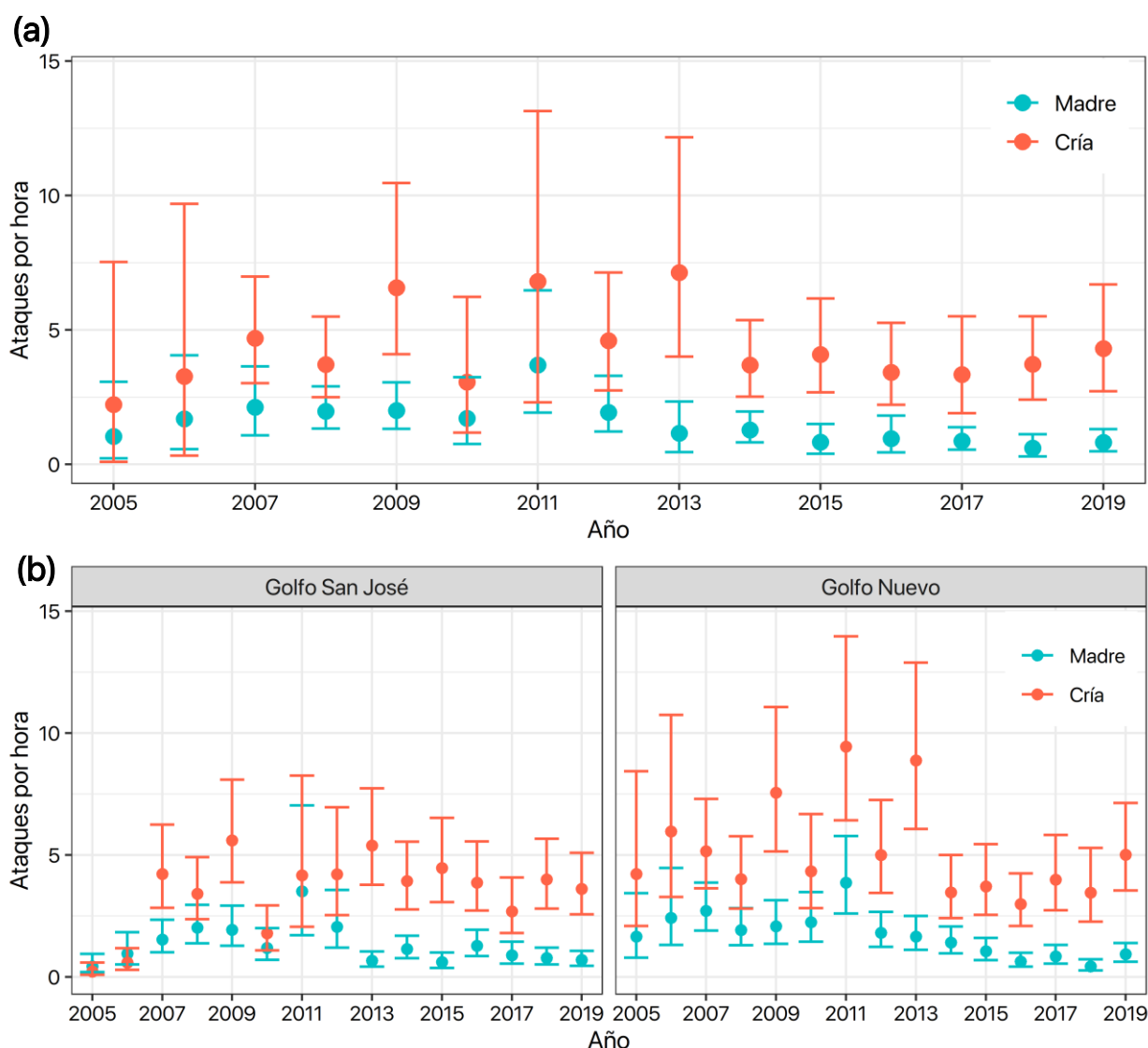
Modelo	Éxitos decodificado de...	Fracasos decodificados de...	Predictoras	Comentarios
I	Intervalos de 3 años y de 4 años	Intervalos de 2	FA, krill en Península Antártica y TSM en islas Georgias del Sur	Modelo base
II	Intervalos de 3 años, de 4 años, y de intervalos de 5 interpretados como intervalos de 3 + 2	Intervalos de 2 e intervalos de 5 interpretados como intervalos de 3 + 2	FA, krill en Península Antártica y TSM en islas Georgias del Sur	Modelo para evaluar qué interpretación de los intervalos de 5 muestra un patrón más similar al estimado en el Modelo I
III	Intervalos de 3 años y de 4 años, y de intervalos de 5 interpretados como intervalos de 2 + 3	Intervalos de 2 e intervalos de 5 interpretados como intervalos de 2 + 3	FA, krill en Península Antártica y TSM en islas Georgias del Sur	Modelo para evaluar qué interpretación de los intervalos de 5 muestra un patrón más similar al estimado en el Modelo I

## RESULTADOS

### Presión de ataque y frecuencia de ataque

La PA varió notablemente entre madres y crías, golfos y años (Fig. 5, ver Anexo “Tabla S1”). La PAC fue casi cuatro veces mayor que la PAM, con una predicción mediana de 4,09 ataques/h (IC 95 % = [0,29; 10,08]) para PAC, y de 1,34 ataques/h (IC 95 % = [0,38; 4,15]) para PAM. La PA en el GN fue mayor que en el GSJ, con una predicción mediana de 3,22 ataques/h (IC 95% = [0,48; 10,06]) y de 1,98 ataques/h (IC 95% = [0,26; 6,32]), respectivamente. Los valores máximos y mínimos de PAs difirieron entre años: la PAC fue máxima en 2013 (7,14; IC 95 % = [4; 12,17]) y mínima en 2005 (2,22; IC 95 % = [0,1; 7,53]), mientras que PAM reportó su valor máximo en 2011 (3,69; IC 95 % = [1,92; 6,47]), y su valor mínimo en 2018 (0,61; IC 95 % = [0,29; 1,12]; Fig. 5a). El cociente entre PAC y PAM varió entre años, siendo mayor y más variable en 2007-2013 (alta mortalidad) y más constante en 2015-2019 (baja mortalidad; Fig. 5a, ver Anexo “Tabla S1”). Por último, el patrón de variación

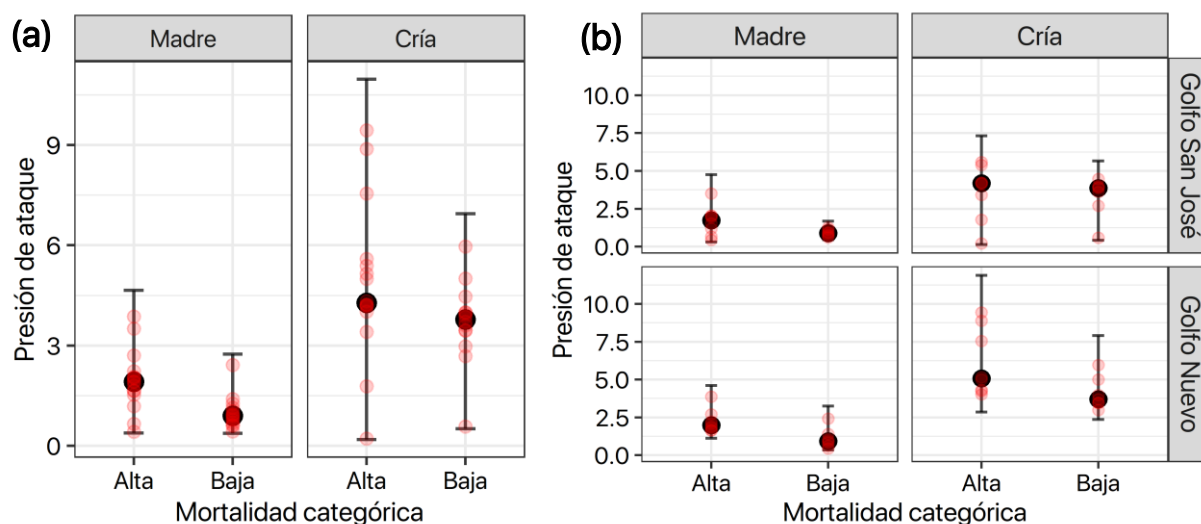
interanual de las PAs fue diferente en cada golfo. En el periodo 2005-2010, la PAC mostró notables fluctuaciones en GN y GSJ, y en 2011-2013, la PAC evidenció un considerable incremento respecto a PAM en el GN (Fig. 5b).



**Fig. 5. (a) Variación anual de presión de ataque a la cría y a la madre.** Los puntos representan las predicciones medianas para cada año y las barras los intervalos de confianza del 95 % de cada predicción. **(b) Variación anual de presión de ataque a la cría y a la madre en el Golfo San José y en el Golfo Nuevo.** Nuevamente, los puntos representan las predicciones medianas para cada año en cada golfo, y las barras los intervalos de confianza del 95 % asociado cada predicción.

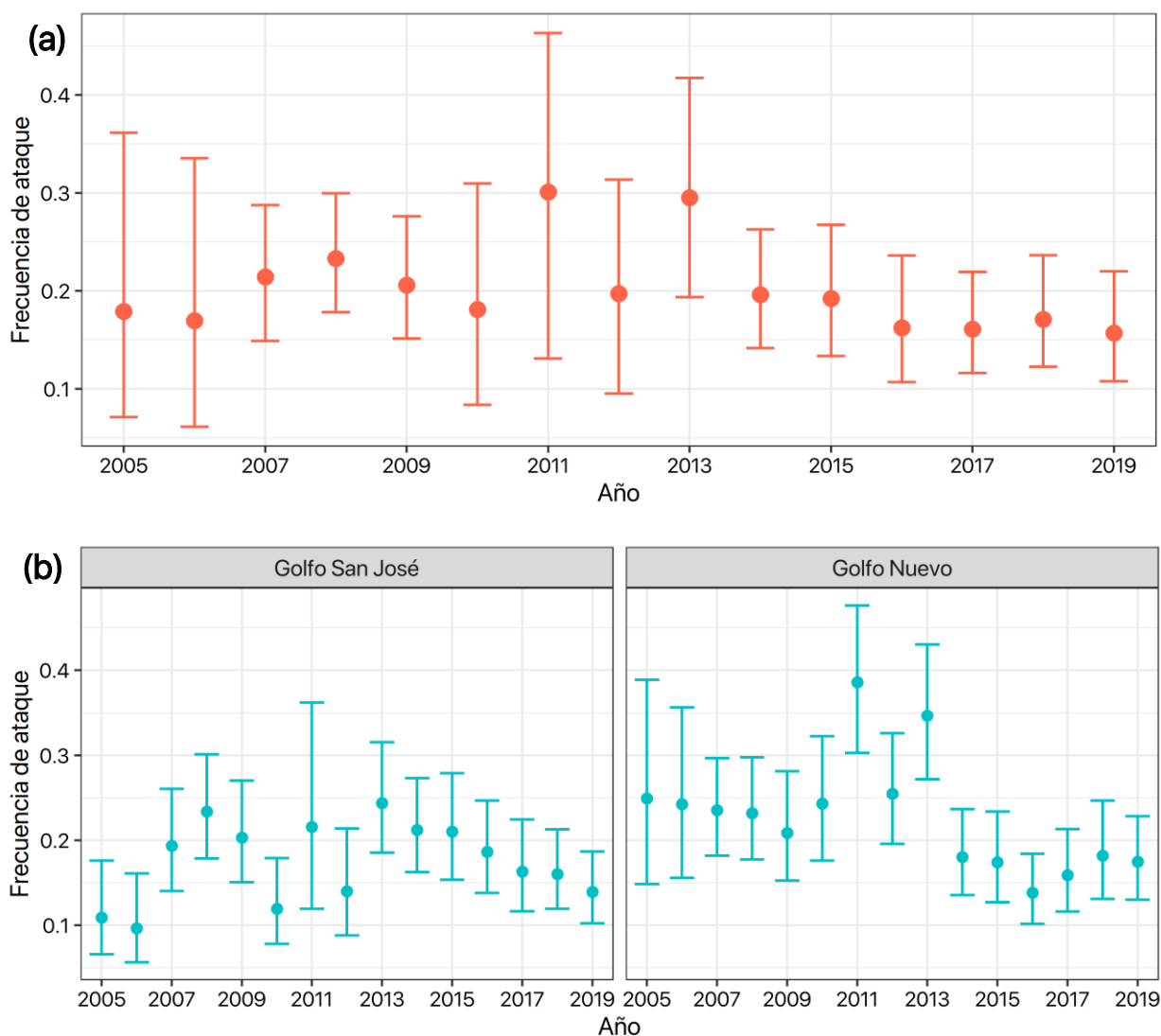
Las PAC y PAM fueron mayores y más variables en años de alta mortalidad respecto a los de baja mortalidad (Fig. 6a). La predicción mediana para PAM fue igual a 1,92 (IC 95% = [0,38; 4,66]) en años de alta mortalidad y de 0,91 (IC 95 % = [0,38; 2,74]) en años de baja mortalidad. Esta diferencia se repitió al comparar entre golfos, especialmente en el GN (Fig. 6b, ver Anexo “Tabla S2”). La PAC también fue mayor en años de alta mortalidad (3,78, IC 95% = [0,51; 6,94]) en relación a los de baja mortalidad (4,28, IC 95% = [0,19; 10,96]), sin embargo, su variación entre dichos años fue menor que la de la PAM (i.e. la PAC y la PAM no mostraron cambios proporcionales en años de alta y de baja mortalidad). Al distinguir por

golfos, la PAC en el GSJ prácticamente no varió entre años de alta y de baja mortalidad, pero en el GN alcanzó valores más altos en años de alta mortalidad (5,07, IC 95 % = [2,85; 11,89], en años de alta mortalidad, y 3,71, IC 95 % = [2,36; 7,9] en años de baja; Fig. 6b, ver Anexo “Tabla S2”).



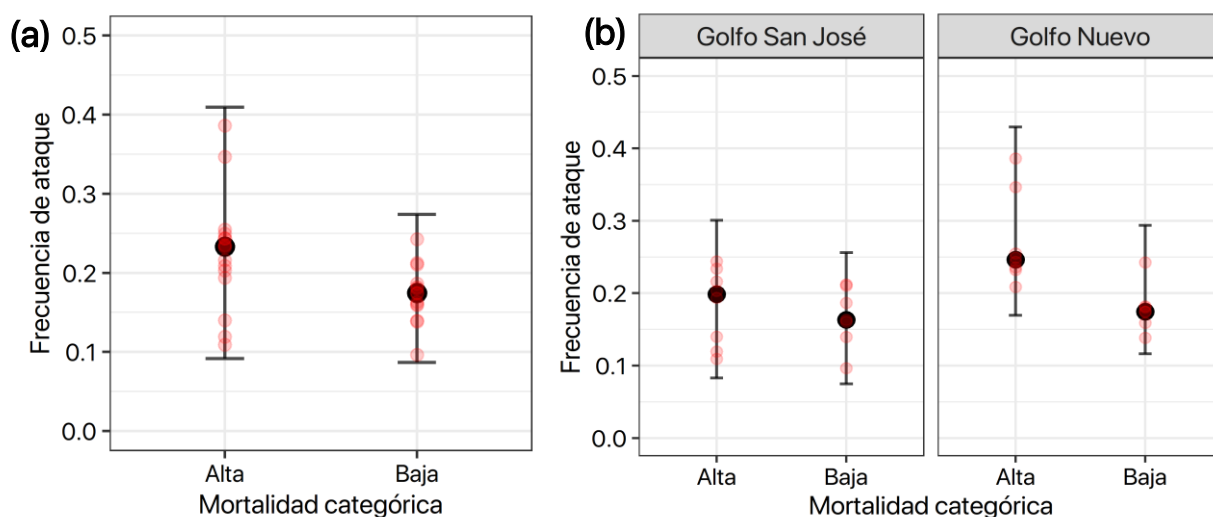
**Fig. 6. (a) Presión de ataque en función de la mortalidad categórica (alta y baja) y el individuo del par focal (madre y cría). (b) Presión de ataque en función de la mortalidad categórica, individuo del par focal y golfo. Los puntos rosas representan la PA media predicha para cada combinación de madre–cría, golfo y año, mientras que los negros indican las medianas de los grupos comparados (mediana de los puntos rosas). Las barras representan los intervalos de confianza del 95 % considerando la variabilidad entre años y golfos (a) o sólo entre años (b), además de la incertidumbre en las predicciones.**

La FA varió entre golfos y entre años (Fig. 7, ver Anexo “Tabla S3”). La FA en el GN fue mayor que en el GSJ, con una predicción mediana de 0,23 para GN y de 0,19 para el GSJ (IC 95 % = [0,12; 0,41], y [0,08; 0,29], respectivamente). Considerando el periodo 2005-2019, la FA registró su valor máximo en 2011 (0,3; IC 95 % = [0,13; 0,46]) y su valor mínimo en 2019 (0,16, IC 95 % = [0,11; 0,22]) (Fig. 7a). Sus patrones de variación anual fueron diferentes en cada golfo, especialmente en el periodo 2005-2013 (Fig. 7b). Sin embargo, a partir del 2014 la FA disminuyó en ambos golfos. En el GSJ, la FA evidenció una tendencia a aumentar de 2005 a 2009, luego mostró un periodo de gran variación, y por último comenzó disminuir a partir del 2014. En cambio, en el GN, la FA se mantuvo alta desde 2005 hasta 2010, en 2011-2013 sufrió grandes fluctuaciones, y en 2014 también entró en un periodo de estabilidad, con valores inferiores a los registrados en el primer periodo.



**Fig. 7. (a) Variación anual de frecuencia de ataque.** Los puntos representan las predicciones medianas para cada año y las barras los intervalos de confianza del 95 % de cada predicción. **(b) Variación anual de la frecuencia de ataque en el Golfo San José y en el Golfo Nuevo.** Nuevamente, los puntos representan las predicciones medianas para cada año en cada golfo, y las barras los intervalos de confianza del 95 % asociado cada predicción.

La FA fue mayor en años de alta mortalidad en comparación a los de baja mortalidad (predicciones medianas de 0,23 y 0,17, respectivamente), pero evidenció mayor variabilidad en años de alta mortalidad (IC 95 % = [0,09; 0,41] en años de alta, y [0,09; 27] en años de baja; Fig. 8a). Similares resultados se encontraron al diferenciar por golfos, pero en el GSJ la diferencia fue menor (GSJ: 0,2 en años de alta y 0,16 en años de baja; GN: 0,25 y 0,17 respectivamente; Fig. 8b; ver Anexo “Tabla S4”).



**Fig. 8. (a) Frecuencia de ataque en función de la mortalidad categórica (alta y baja). (b) Frecuencia de ataque en función de la mortalidad categórica y golfo.** Los puntos rosas representan la FA predicha para cada combinación de golfo y año, mientras que los negros indican las medianas de los grupos comparados (medianas de los puntos rosas). Las barras representan los intervalos de confianza del 95 % considerando la variabilidad entre años y golfos (a) o sólo entre años (b), además de la incertidumbre en las predicciones.

### Comportamiento de madres y crías

		Observado											
Comportamiento de madres	DA	0.002	0	0	0.001	0.002	0	0	0	0	0.014	0.002	0.089
	ADA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.003	0.007	0
	AS	0	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0.025	0	0
	NRDA	0	0	0	0	0	0	0	0	0.008	0	0	0
	NRS	0	0	0	0	0	0	0	0.001	0.001	0	0	0
	NIDA	0	0	0	0	0.001	0.003	0.078	0	0	0.004	0	0
	NIS	0	0	0	0	0	0.016	0.003	0	0	0.001	0	0
	NLDA	0	0	0	0.019	0.226	0.002	0.003	0	0	0.017	0	0
	NLS	0	0	0	0.07	0.018	0	0	0	0	0.007	0	0
	GAL	0.009	0.004	0.006	0.001	0.001	0	0	0	0	0.008	0.001	0.001
	DDA	0.025	0.112	0.002	0	0.001	0	0	0	0	0.025	0.006	0.002
	DS	0.094	0.028	0.009	0.001	0.001	0	0	0	0	0.026	0.004	0.004
			Independientes										
Comportamiento de madres	DA	0.016	0.017	0.003	0.009	0.026	0.002	0.008	0	0.001	0.003	0.001	0.011
	ADA	0.003	0.004	0.001	0.002	0.006	0	0.002	0	0	0.001	0	0.002
	AS	0.022	0.022	0.004	0.012	0.035	0.003	0.011	0	0.001	0.003	0.001	0.014
	NRDA	0.002	0.002	0	0.001	0.002	0	0.001	0	0	0	0	0.001
	NRS	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	NIDA	0.014	0.015	0.003	0.008	0.023	0.002	0.007	0	0.001	0.002	0.001	0.009
	NIS	0.004	0.004	0.001	0.002	0.006	0	0.002	0	0	0.001	0	0.002
	NLDA	0.042	0.043	0.008	0.024	0.067	0.005	0.022	0	0.002	0.007	0.003	0.028
	NLS	0.015	0.016	0.003	0.009	0.025	0.002	0.008	0	0.001	0.002	0.001	0.01
	GAL	0.003	0.003	0.001	0.002	0.004	0	0.001	0	0	0	0	0.002
	DDA	0.024	0.025	0.005	0.014	0.039	0.003	0.013	0	0.001	0.004	0.002	0.016
	DS	0.022	0.023	0.004	0.013	0.035	0.003	0.011	0	0.001	0.004	0.001	0.015
			Comportamiento de crías										
		DS	DDA	Am	NLS	NLDA	NIS	NIDA	NRS	NRDA	AS	ADA	DA

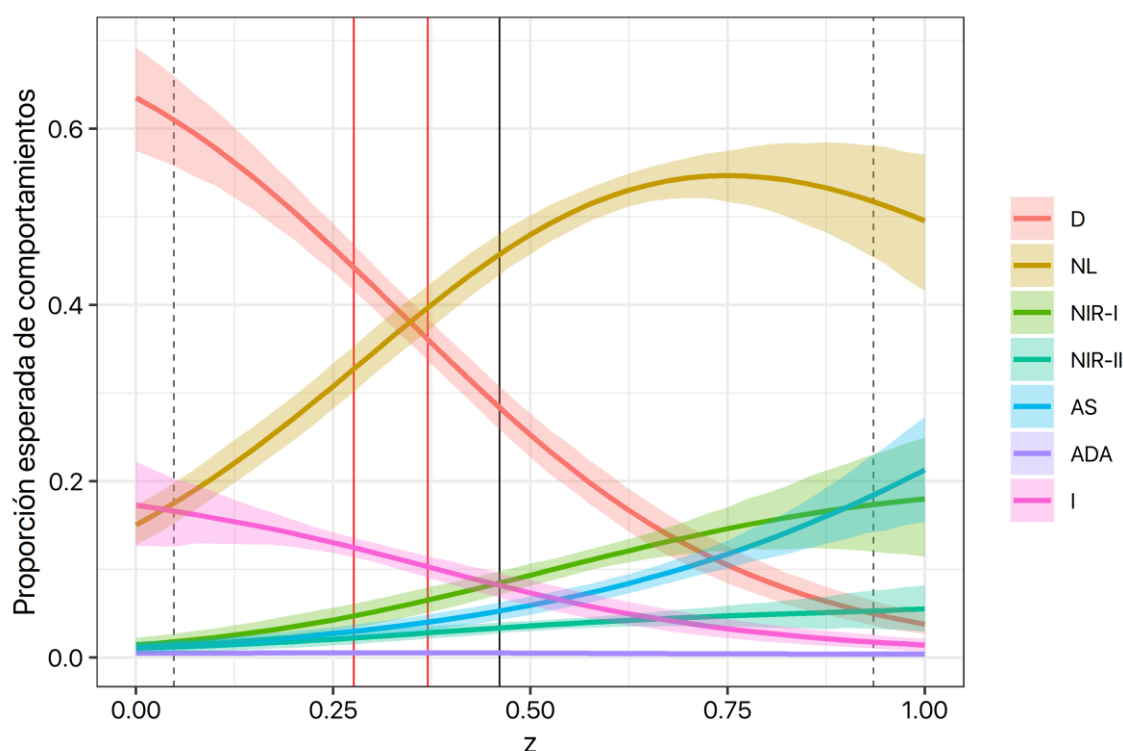
**Fig.9. Correlación entre unidades de comportamientos de madres y de crías.** La tabla superior muestra las proporción observada de cada combinación de comportamientos, y la inferior las proporciones esperadas si el comportamiento de madres y crías fueran independientes (producto de las proporciones marginales). Valores observados mayores a los esperados sugieren que las unidades están positivamente correlacionadas, es decir, que suelen ocurrir juntas.



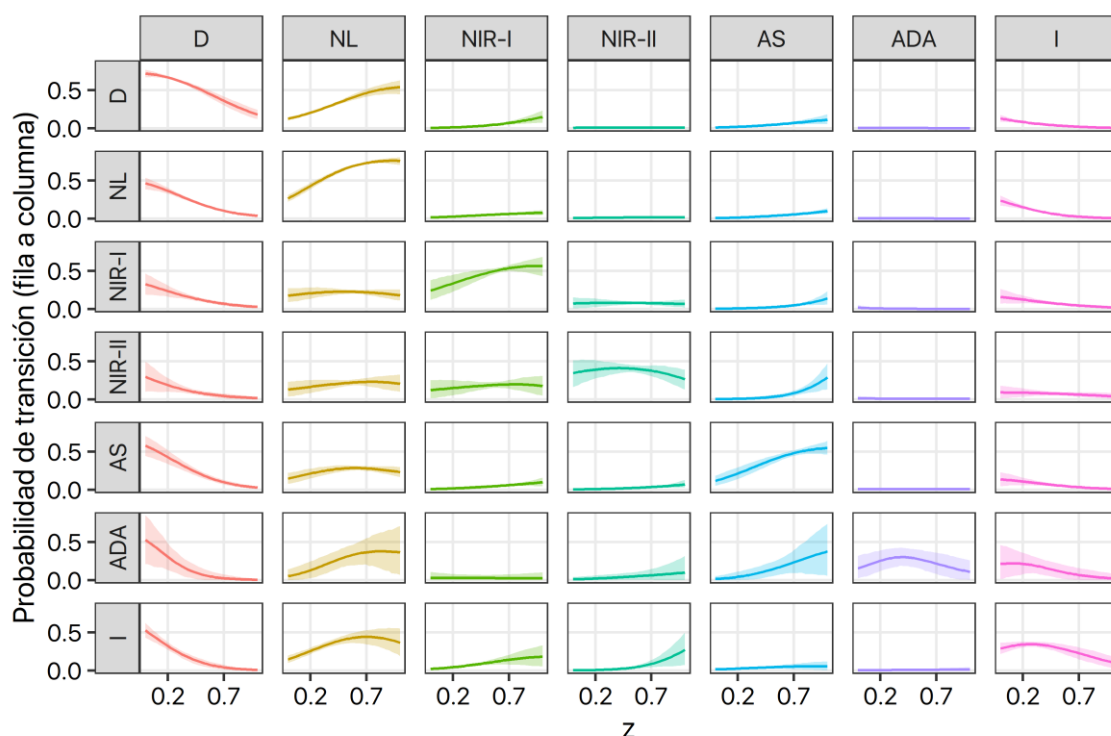
Los resultados sugieren una alta correlación positiva entre comportamientos coincidentes de las madres y de las crías; la  $V$  de Cramer estimada fue igual a 0,701 (IC 95 % = [0,693; 0,707]). Sin embargo, las crías muestran una elevada actividad superficial cuando las madres se encuentran descansando (Fig. 9), y su amamantamiento sólo se correlaciona con el descanso en la superficie o el descanso en posición de galeón de la madre.

### Comportamiento de madres y ataques de gaviotas

El modelo de comportamiento predijo que los ataques de gaviotas, tanto a madres como a crías, aumentan la probabilidad de nataciones lentas (NL) y de comportamientos de alta energía (AS, NIR-I y NIR-II), y disminuye drásticamente la probabilidad de descanso (D) en las madres (Fig. 10 y Fig. 11). Por otro lado, se observó que el comportamiento de las madres presenta una sustancial autocorrelación temporal en la escala de intervalos de 5 min, es decir que las ballenas tienden a permanecer en el comportamiento en el que se encontraban en el intervalo anterior (la máxima probabilidad de transición de un comportamiento a otro suele encontrarse en la diagonal de la matriz; Fig. 11.)



**Fig. 10. Vectores de estado estacionario en función de la variable latente  $z$ .** Las líneas corresponden a la media de la distribución posterior, y las bandas al intervalo de mayor densidad del 95 %. Estos vectores indican la proporción esperada de cada comportamiento si  $z$  se mantuviera constante por un largo período de tiempo. Las líneas punteadas señalan los valores mínimo y el máximo estimados de  $z$ ; la línea negra corresponde a la media de  $z$  a lo largo de todos los intervalos, y las líneas rojas representan las medias de  $z$  luego de 1 y 2 h sin ataques ( $z_{1h}$  a la derecha y  $z_{2h}$  a la izquierda), partiendo desde  $z_0$  en cada seguimiento. Abreviaturas: D: descanso; NL: natación lenta; NIR-I: natación a velocidad intermedia-rápida - I; NIR-II: natación a velocidad intermedia-rápida - II; AS: actividad superficial; ADA: actividad debajo del agua; I: indeterminado.

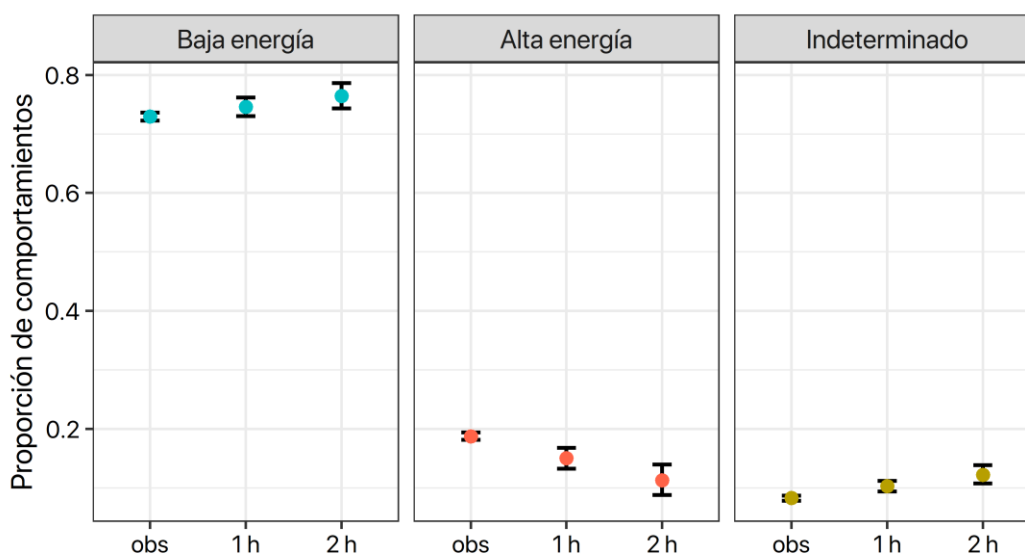


**Fig. 11. Matriz de transición en función de la variable latente z.** El eje y indica la probabilidad de transición entre cada par de comportamientos de un intervalo  $t - 1$  a un intervalo  $t$  (5 min después; fila a columna). La diagonal de la matriz muestra las probabilidades de permanecer en el comportamiento previo. Las líneas corresponden a la media de la distribución posterior, y las bandas al intervalo de mayor densidad del 95 %. Abreviaturas: D: descanso; NL: natación lenta; NIR-I: natación a velocidad intermedia-rápida - I; NIR-II: natación a velocidad intermedia-rápida - II; AS: actividad superficial; ADA: actividad debajo del agua; I: indeterminado.

La dinámica de la variable latente  $z$  mostró una respuesta relativamente lenta a los ataques (o al cese de ellos), con un rango que varió entre  $0,016 \text{ h}^{-1}$  y  $0,354 \text{ h}^{-1}$ , y con una media de  $0,094 \text{ h}^{-1}$  (variación intraseguimiento o del mismo individuo focal). En cambio, el promedio de  $z$  por seguimiento presentó una variabilidad elevada, con un mínimo de 0,06, una media igual a 0,472, y un máximo de 0,907 (variación interseguimientos o distintos individuos focales; valores correspondientes a la media de la distribución posterior).  $z$  mostró mayor variabilidad intraanual que interanual; en promedio,  $z$  varió intraanualmente de 0,09 a 0,88, mientras que la media anual de  $z$  tuvo valores de 0,351 a 0,614 de variación interanual; ver Anexo “Tabla S5”). Por último, la variable  $z$  presentó aumentos más marcados ante ataques a las madres que ante ataques a las crías (ver Anexo “Tabla S5”).

Los vectores de estado estacionario medios  $\mathbf{S}_{1h}$  y  $\mathbf{S}_{2h}$  mostraron que la proporción de descanso aumentaría desde 0,314 (Intervalo de Mayor Densidad del 95 % = [0,307; 0,321]) a 0,366 (IMD 95 % = [0,343; 0,390]) si no hubiera ataques durante una hora, ó a 0,437 (IMD 95 % = [0,391; 0,482]) si no hubiera ataques por dos horas (ver Anexo “Proporciones de comportamiento observadas y en ausencia de ataque” y Fig. S11). Para comportamientos de natación lenta, se predijo el cambio opuesto, disminuyendo de 0,415 (IMD 95 % = [0,408; 0,423]) a 0,380 (IMD 95 % = [0,362; 0,397]) y a 0,327 (IMD 95 % = [0,292; 0,361]) en

escenarios de una y dos horas sin ataques, respectivamente (Fig. S11). A pesar de que estos comportamientos de baja energía presentaron tendencias opuestas, la suma de ellos aumentaría desde 0,729 (IMD 95 % = [0,722; 0,736]) a 0,758 (IMD 95 % = [0,738; 0,780]) o a 0,770 (IMD 95 % = [0,747; 0,791]) en comparación con los de alta energía, bajo escenarios de 1 y 2 horas sin ataques, respectivamente (Fig. 12). Bajo dichos escenarios, los comportamientos de alta energía disminuirían desde 0,188 (IMD 95 % = [0,182; 0,194]) a 0,151 (IMD 95 % = [0,133; 0,168]) o a 0,113 (IMD 95 % = [0,088; 0,140]), respectivamente.



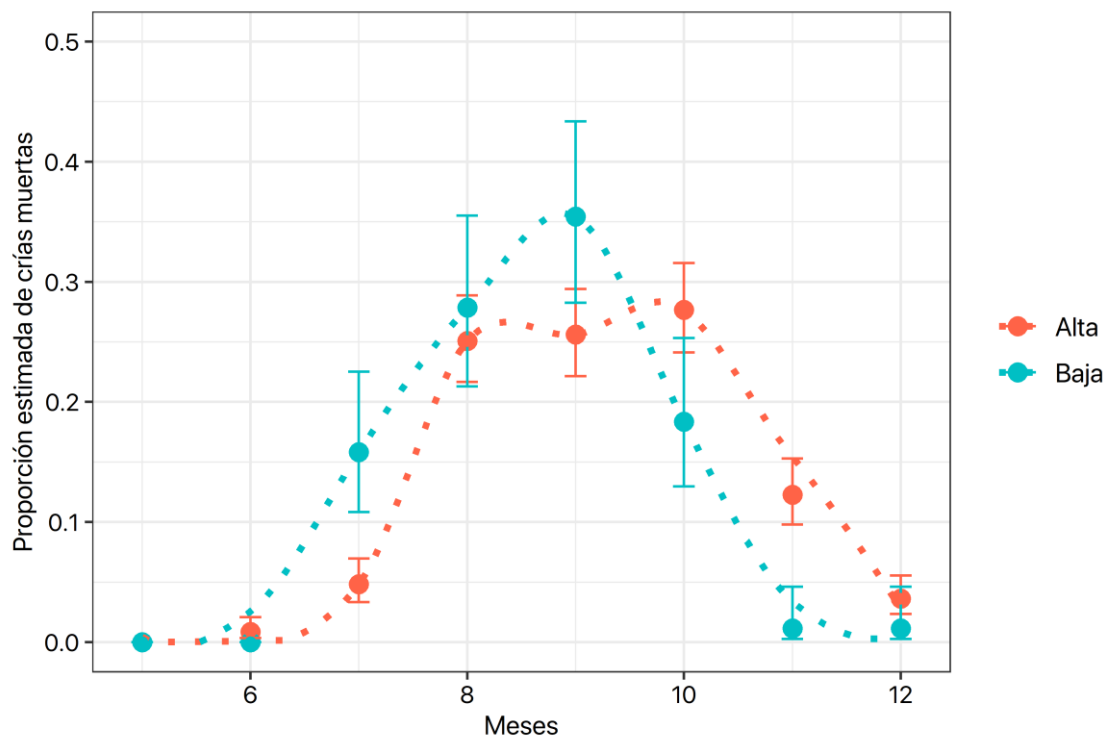
**Fig. 12.** Probabilidad estimada de observar cada categoría de comportamiento marginal al ataque (obs; modelo de la media) y en escenarios de 1 y 2 h sin ataques. Las barras indican los IMD del 95 %. Baja energía: D y NL (celeste); Alta energía: NIR-I, NIR-II, AS y ADA (rojo); Indeterminado: DA (amarillo).

La proporción observada de comportamientos de alta energía inmediatamente después de un ataque fue igual a 0,299 y la de baja energía, complementariamente, fue de 0,701. La proporción estimada de comportamientos de alta energía en el escenario de 1 h sin ataques (descontando al grupo I) fue de 0,166, y la de baja energía fue de 0,834.

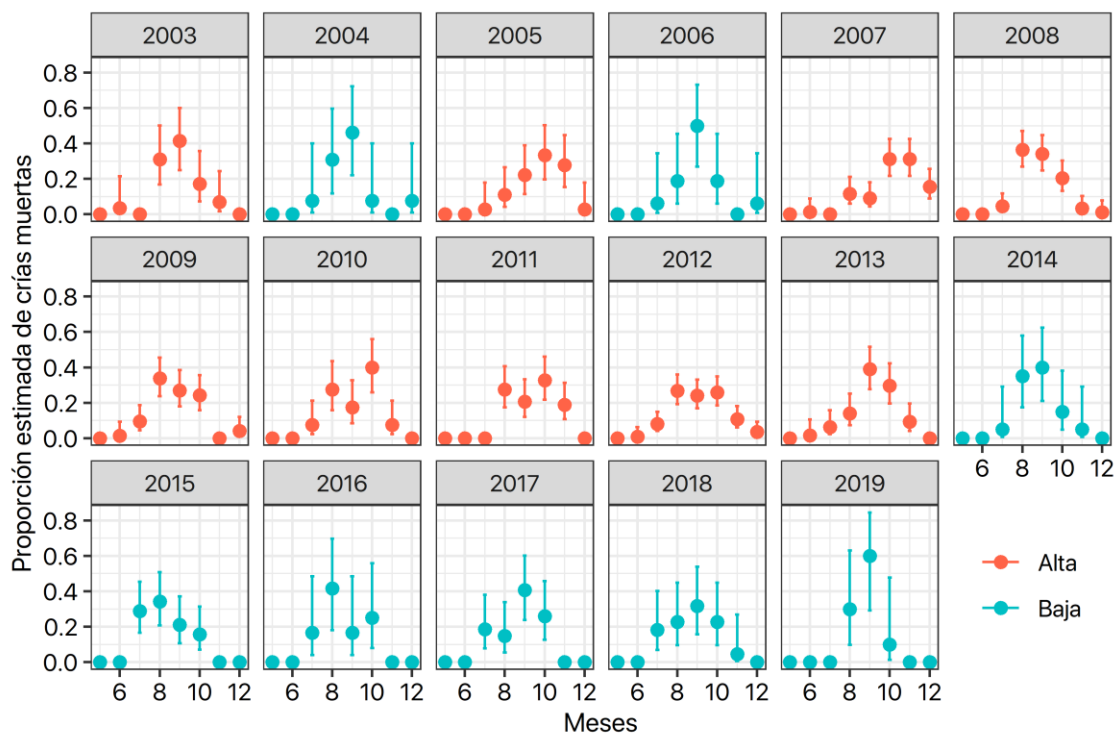
El modelo markoviano presentó un ajuste notablemente mejor al modelo de la media. La probabilidad individual (no conjunta) de los datos para el modelo de la media varió entre 0,032 y 0,415, con una media de 0,291, mientras que las probabilidades del modelo que considera una dinámica markoviana regulada por los ataques varió entre 0,033 y 0,732, con una media de 0,426.

#### Distribución temporal de la proporción de crías muertas

La proporción de crías muertas por mes varió entre meses, años (ver Anexo “Tabla S6”), años de baja y de alta mortalidad (ver Anexo “Tabla S7”; Fig. 13), y entre años de alta mortalidad (ver Anexo “Tabla S8”). Pero la proporción de crías muertas por mes no varió entre años de baja mortalidad (ver Anexo “Tabla S9”).



**Fig. 13. Proporción estimada de crías muertas por mes en años de baja y de alta mortalidad.** Los puntos representan las probabilidades predichas y las barras los intervalos de confianza del 95 % de cada predicción. En el eje de las abscisas se presentan los meses de la temporada de cría (6: junio, 8: agosto, 10: octubre, 12: diciembre); en color rojo se diferencian los resultados para años de alta mortalidad de crías, y en ceeste los resultados para años de baja mortalidad.



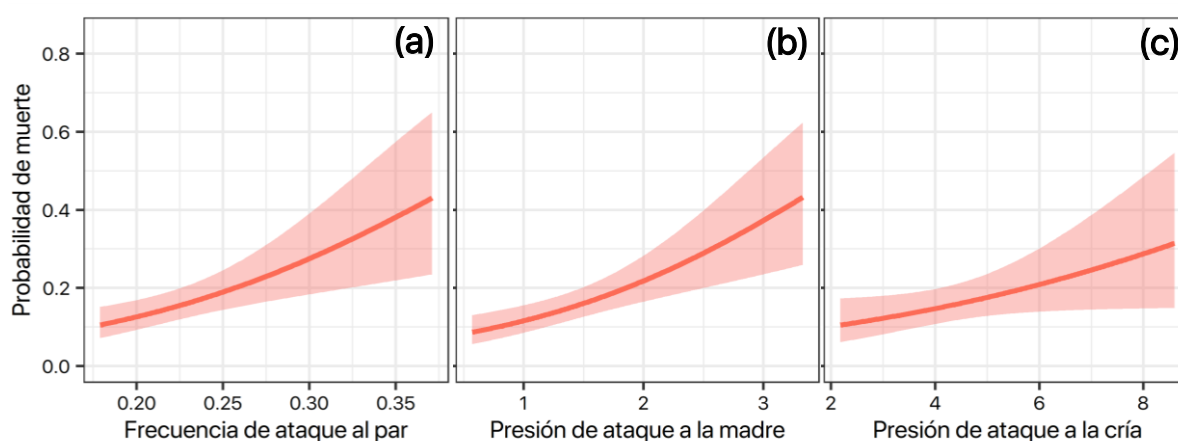
**Fig. 14. Proporción estimada de crías muertas por mes y por año.** Los puntos representan las probabilidades predichas y las barras los intervalos de confianza del 95 % de cada predicción. En el eje de las abscisas se presentan los meses de la temporada de cría (6: junio, 8: agosto, 10: octubre, 12: diciembre); en color rojo se destacan los años de alta mortalidad de crías, y en ceeste los de baja mortalidad.

En años de alta mortalidad, el modelo predijo una proporción de crías muertas máxima a principio de la temporada (agosto; 2005, 2007, 2010 y 2011) o en su final (octubre; 2003, 2008, 2009). Sin embargo, la proporción de crías muertas en 2012 mostró dos picos, uno en octubre y otro en noviembre; y sólo en 2013, alcanzó su valor máximo en septiembre. En años de baja mortalidad, el modelo predijo valores máximos de la proporción de crías muertas en septiembre (a la mitad de la temporada). Únicamente en 2015, 2016 la proporción más alta se registró en octubre (Fig. 14).

### Mortalidad de crías y ataques de gaviotas

#### FA, PAM y PAC

Los tres modelos estimaron un incremento en la probabilidad de muerte de las crías al aumentar FA, PAM o PAC (Tabla 5). El modelo con FA predijo un incremento de la mortalidad de 0,11 (IC 95 % = 0,07; 0,15]) a 0,43 (IC 95 % = 0,23; 0,43]) al incrementar esta variable de 0,18 a 0,37 (Fig. 15a), con un error absoluto medio (EAM) igual a 0,076. El modelo con PAM como predictora, estimó un incremento de la mortalidad de 0,09 a 0,43 (IC 95 % = [0,06; 0,13] y [0,26; 0,62], respectivamente), al incrementar PAM de 0,57 a 3,33 ataques/h (Fig. 15b), con un EAM igual a 0,069. Por último, el modelo con PAC mostró un incremento en la probabilidad de muerte de 0,11 a 0,31 (IC 95 % = [0,06; 0,17] y [0,15; 0,55]) al aumentar ésta de 2,18 a 8,60 ataques/h (Fig. 15c), y su EAM fue 0,075. El menor AICc lo obtuvo el modelo con PAM (142,3), seguido por el modelo con FA (144,35), y en último lugar el modelo con PAC (149) como variable indicadora de ataque.



**Fig. 15. Probabilidad de muerte de las crías en función de la frecuencia de ataque (FA), la presión de ataque a la madre (PAM) y a la cría (PAC).** Los gráficos representan las predicciones parciales para la FA, la PAM y la PAC, variables indicadoras de ataques empleadas en tres modelos distintos. La FA es adimensional por tratarse de una proporción, y las PAs se presentan como ataques/h.

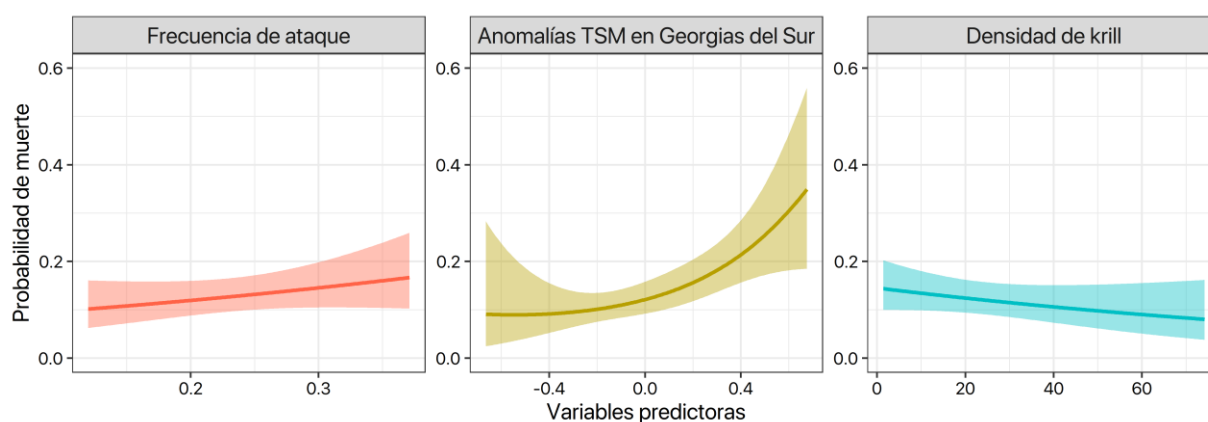
**Tabla 5. Resumen de los modelos de mortalidad en función del ataque.** Ajustamos el modelo con las predictoras estandarizadas para que los parámetros sean más comparables entre sí.

Modelo	Parámetro	Estimación	Desvío estándar	Valor Z	p-valor
FA	<i>Intercept</i>	-1,69	0,15	-10,94	< 0,01
	FA	0,5	0,16	3,2	< 0,01
PAM	<i>Intercept</i>	-1,69	0,14	-11,78	< 0,01
	PAM	0,55	0,15	3,76	< 0,01
PAC	<i>Intercept</i>	-1,69	0,18	-9,58	< 0,01
	PAC	0,35	0,18	1,95	0,051

### FA y variables ambientales

Las estimaciones del modelo de mortalidad y variables ambientales evidenciaron un incremento en la probabilidad de muerte de las crías al aumentar la frecuencia de ataque o las anomalías de TSM, y una disminución de la misma al aumentar la densidad de krill (Fig. 16; Tabla 6). El modelo predijo un incremento de la mortalidad de 0,1 (IC 95 % = [0,06; 0,16]) a 0,17 (IC 95 % = [0,1; 0,26]) al aumentar la frecuencia de ataque de 0,12 a 0,37; y de 0,09 (IC 95 % = [0,02; 0,28]) a 0,35 (IC 95 % = [0,18; 0,56]) al aumentar las anomalías de TSM en las islas Georgias del Sur con temperaturas de  $-0,66^{\circ}\text{C}$  a  $0,68^{\circ}\text{C}$ . Por otro lado, predijo una reducción de la probabilidad de muerte de 0,14 (IC 95 % = [0,1; 0,2]) a 0,08 (IC 95 % = [0,04; 0,16]) al incrementar la densidad de krill de  $1,44 \text{ ind/m}^2$  a  $74,15 \text{ ind/m}^2$ .

El desvío estándar estimado sobre el *intercept* fue de 0,514 (efecto aleatorio del año). Para un año promedio el modelo estimó una mortalidad de 0,13, pudiendo variar entre 0,05 y 0,29 (percentiles 2,5 % y 97,5 %) en otros años. Considerando únicamente los efectos fijos estimados, el modelo predijo los datos usados para la estimación con un error absoluto medio de 0,056.



**Fig. 16. Efectos parciales de las anomalías de la frecuencia de ataque (FA), la temperatura superficial del mar (TSM) en las islas Georgias del Sur y la densidad de krill en el noroeste y norte de la Península Antártica sobre la probabilidad de muerte de las crías.** La FA es adimensional por tratarse de una proporción, las anomalías de TSM se encuentran en grados Celsius y la densidad de krill en  $\text{ind/m}^2$ .

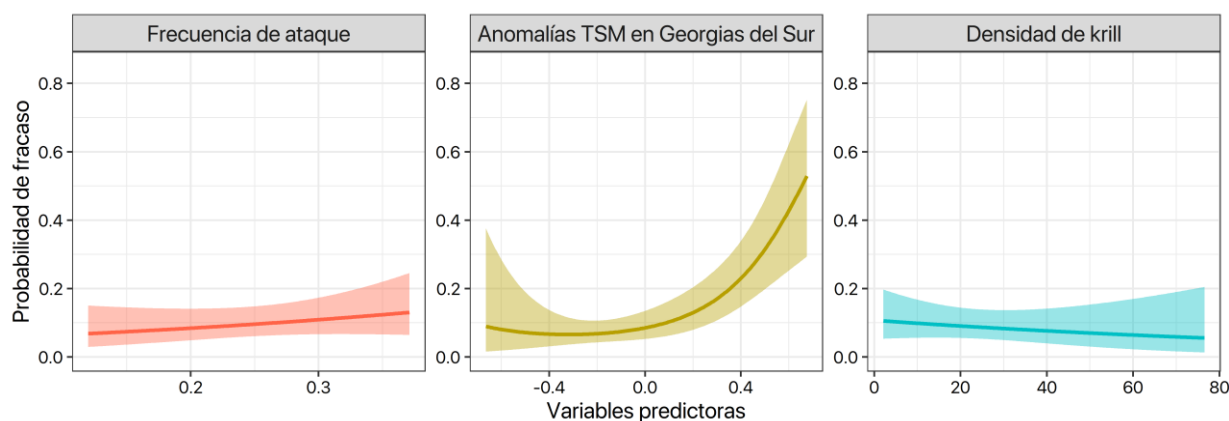
**Tabla 6. Resumen del modelo de mortalidad en función de las anomalías de temperatura superficial del mar (TSM) en las islas Georgias del Sur, la densidad de krill en el noroeste y norte de la Península Antártica y la frecuencia de ataque (FA). Ajustamos el modelo con las predictoras estandarizadas para que los parámetros sean más comparables entre sí.**

Parámetro	Estimación	Desvío estándar	Valor Z	<i>p</i> -valor
<i>Intercept</i>	-1,99	0,16	-12,7	< 0,01
Anomalías TSM	1,24	0,5	2,51	0,01
Anomalías TSM <sup>2</sup>	1,14	1,26	0,9	0,37
FA	0,16	0,13	1,25	0,21
Krill	-0,16	0,13	-1,27	0,2

### Éxito reproductivo y ataques de gaviotas

El modelo I estimó un incremento en la frecuencia de fracasos reproductivos ante un aumento en la frecuencia de ataque o en las anomalías de TSM, y una disminución de la misma ante un aumento de la densidad de krill en la Antártida (Fig. 17, Tabla 7). El modelo predijo un incremento en la frecuencia de fracasos de 0,07 (IC 95 % = [0,03; 0,15]) a 0,13 (IC 95 % = [0,06; 0,25]) al aumentar la FA de 0,12 a 0,37; y de 0,09 (IC 95 % = [0,02; 0,38]) a 0,53 (IC 95 % = [0,29; 0,75]) al aumentar las anomalías de TSM de -0,66°C a 0,68°C. El modelo predijo una reducción en la frecuencias de fracaso de 0,11 a 0,06 al incrementar la densidad de krill de 2,12 a 76,54 ind/m<sup>2</sup>; efecto prácticamente nulo debido a la gran incerteza asociada a la predicción (IC 95 % = [0,05; 0,2] y [0,01; 0,2], respectivamente).

El desvío estándar estimado sobre el *intercept* de este modelo fue de 0,214 (efecto aleatorio del año). Para un año promedio el modelo predijo una frecuencia de fracasos de 0,09, con un rango de variación interanual de 0,06 a 0,13 (percentiles 2,5 % y 97,5 %). Considerando únicamente los efectos fijos estimados, el modelo predijo los datos con un error absoluto medio de 0,071.

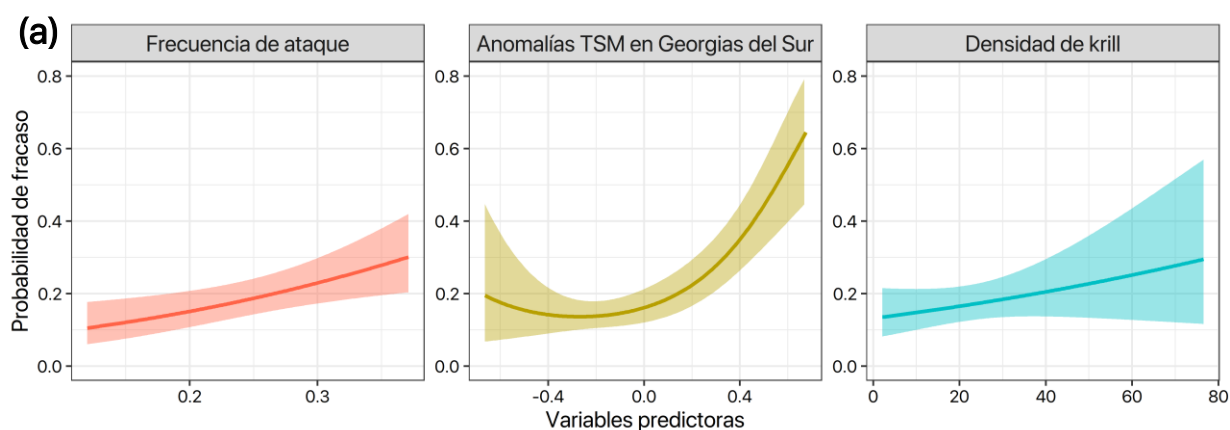


**Fig. 17. Efectos parciales de la frecuencia de ataque (FA), las anomalías de temperatura superficial del mar (TSM) en las islas Georgias del Sur y la densidad de krill en el noroeste y norte de la Península Antártica sobre la probabilidad de fracaso reproductivo.** La FA es adimensional por tratarse de una proporción, las anomalías de TSM se encuentran en grados Celsius y la densidad de krill en ind/m<sup>2</sup>.

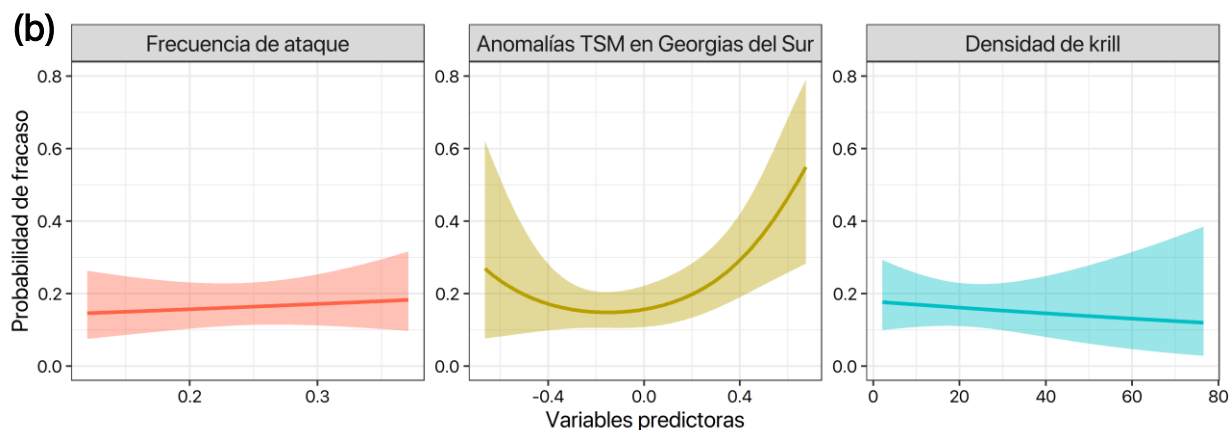
**Tabla 7. Resumen del modelo I.** El modelo fue ajustado con predictoras estandarizadas (Anomalías TSM: anomalías de TSM en las islas Georgias del Sur; FA: frecuencia de ataque; y krill: densidad de krill estandarizada en el noroeste y norte la Península Antártica) para que la magnitud de su efecto sea comparable entre sí.

Parámetro	Estimación	Desvío estándar	Valor Z	<i>p</i> -valor
Intercept	-2,37	0,26	-9,03	< 0,01
Anomalías TSM	1,79	0,67	2,68	< 0,01
Anomalías TSM <sup>2</sup>	2,81	1,63	1,72	0,08
FA	0,2	0,19	1,05	0,29
Krill	-0,17	0,24	-0,72	0,47

Los modelos II y III estimaron un aumento en la frecuencia de fracasos al incrementar la frecuencia de ataque o las anomalías de TSM en las islas Georgias del Sur (Fig. 18a y Fig. 18b). Sin embargo, el modelo II predijo un incremento de la frecuencia de fracasos frente a un incremento en la densidad de krill, y el modelo III una reducción de los fracasos ante un incremento de esta variable (Fig.18a y Fig. 18b, ver Anexo “Tabla S10” y “Tabla S11”). Detalladamente, el modelo II predijo un incremento en la frecuencia de fracasos de 0,11 (IC 95 % = [0,06; 0,18]) a 0,3 (IC 95 % = [0,2; 0,42]) al incrementar la FA de 0,12 a 0,37; y el modelo III estimó ante ese mismo incremento de FA, un aumento de la frecuencia de fracasos de 0,15 a 0,18 (IC 95 % = [0,08; 0,26] y [0,1; 0,32], respectivamente). Respecto a las anomalías de TSM en las islas Georgias del Sur, el modelo II predijo un aumento en la frecuencia de fracasos de 0,2 (IC 95 % = [0,07; 0,45]) a 0,65 (IC 95 % = [0,45; 0,8]) al aumentar las anomalías de -0,66°C a 0,68°C, mientras que el modelo III predijo un aumento en la frecuencia de fracasos de 0,27 a 0,55 (IC 95 % = [0,08; 0,62] y [0,28; 0,79]). Por último, el modelo II estimó un aumento en la frecuencia de fracasos de 0,14 (IC 95 % = [0,08; 0,22]) a 0,29 (IC 95 % = [0,12; 0,57]) al aumentar la densidad de krill de 2,12 a 76,54 ind/m<sup>2</sup>; y el modelo III estimó una reducción de la frecuencia de fracasos de 0,18 a 0,12 (IC 95 % = [0,1; 0,29] y [0,03; 0,38]) ante el mismo incremento de krill. El error absoluto medio del modelo II fue 0,072, y el de III 0,081.







**Fig. 18. Efectos parciales de la frecuencia de ataque (FA), las anomalías de la temperatura superficial del mar (TSM) en las islas Georgias del Sur y la densidad de krill en el noroeste y norte de la Península Antártica sobre la probabilidad de fracaso reproductivo para el modelo II (a) y modelo III (b).** La FA es adimensional por tratarse de una proporción, las anomalías de TSM se encuentran en grados Celsius y la densidad de krill en ind/m<sup>2</sup>.

## DISCUSIÓN

La población de ballenas de PV registra ataques de gaviotas cocineras desde hace al menos cinco décadas. Numerosos estudios demuestran el efecto negativo de esta interacción sobre el comportamiento (Rowntree et al., 1998; Sironi et al., 2009), la fisiología (Fernandez Ajó et al., 2018, 2020), la condición corporal y la salud de las ballenas francas (Uhart et al., 2008; Marón et al., 2015a, McAloose et al., 2016). En el presente trabajo presentamos evidencias de que los ataques de las gaviotas continúan afectando el comportamiento de las madres, y, en menor medida y con mayor incerteza, afectan la mortalidad de las crías y el éxito reproductivo de las hembras.

Nuestros resultados indican que la intensidad y la frecuencia de los ataques han cambiado con el tiempo y difieren entre golfos. Durante los últimos 15 años, la frecuencia y la presión de ataque registraron un primer periodo de incremento (2005-2009), un segundo periodo de bruscas fluctuaciones interanuales (2010-2013; en el que FA triplicó los valores de 1995), y un tercer periodo de reducción y estabilidad (2014-2019). Sin embargo, su patrón de variación temporal fue diferente en cada golfo, con una tendencia a registrar mayores valores en GN que en GSJ. Tales diferencias podrían deberse a fluctuaciones intra e interanuales de factores locales que posiblemente afectan la ocurrencia de los ataques, como por ejemplo la velocidad del viento (Fazio et al., 2012), el número de gaviotas atacantes en cada golfo, la abundancia de ballenas en las bahías (mayor en GN que en GSJ), la disponibilidad de invertebrados en el intermareal (presas habituales de las gaviotas; Bertellotti, 1998) y el alimento disponible en basurales cercanos a la costa (Lisnizer et al., 2011). Asimismo, otros factores, como el acentuado crecimiento poblacional de las colonias de gaviotas en Patagonia Norte durante los

2000 (Lisnizer et al., 2011), podrían contribuir a aumentar el ataque en ambos golfos generando patrones similares de incremento de PA y FA. En este contexto, resulta interesante destacar que la marcada disminución en la frecuencia y la presión de ataque desde 2014 (tercer periodo) coincide parcialmente con la aplicación de una medida de control sanitario de gaviotas (Bertellotti et al., 2014). En 2013 se eliminaron 1.230 gaviotas atacantes en los alrededores de Puerto Pirámides, y en 2012 y 2014 también se tomaron medidas de control, aunque no se han reportado los sitios de aplicación ni el número de gaviotas eliminadas (IWC, 2014). Sin embargo, el control de gaviotas finalizó en 2014, su probable efecto sobre la FA fue de corto plazo y muy localizado en sitio donde se llevó a cabo. Por ello, es probable que la disminución registrada en la FA y en la PA en los años siguientes (correspondientes al tercer periodo, 2014-2019) se deba a otras variables diferentes del control de individuos que afecten el comportamiento micropredatorio o a la abundancia de gaviotas atacantes en el área. Hasta la actualidad se desconocen los efectos de las medidas de control sobre la población de gaviotas y su posible influencia sobre la población de ballenas a largo plazo. Nuestros estudios, basados en un monitoreo sistemático de las interacciones gaviotas-ballenas desde 1995, junto con información sobre el control sanitario y otras variables ambientales, podrían contribuir a la evaluación de la eficacia de dicha medida sobre la frecuencia de ataques a las ballenas.

La presión de ataque sobre las crías fue en promedio casi cuatro veces mayor que sobre las madres durante el periodo analizado (2005-2019). Estos resultados coinciden con el incremento reportado del tamaño de lesiones de gaviotas en las crías durante la década del 2000, el cual triplicó al de las madres (Marón et al., 2015a). Sin embargo, la PAC fue levemente mayor en años de alta mortalidad, a diferencia de lo reportado para las lesiones, cuyo tamaño no varió entre ballenatos que murieron en años de alta y baja mortalidad (Marón et al., 2015a). La inconsistencia entre estos resultados podría deberse a la gran variabilidad que muestran tanto la PAC como el tamaño de las lesiones, y a la falta de control sobre el factor golfo en el análisis de lesiones, control que nos permitió identificar un incremento de PAC en GN en años de alta mortalidad de crías. Por su parte, la PAM mostró mayores diferencias que la PAC entre años de alta y baja mortalidad, diferencias que se mantuvieron al distinguir por golfos, especialmente en el GN. Así, en años de alta mortalidad de crías y en especial en el GN, la intensidad de los ataques aumenta principalmente sobre las madres, y en segundo lugar sobre las crías. Estos resultados adquieren relevancia al considerar que el GN es el sitio donde se registra un mayor número de ballenatos muertos así como un mayor número de lesiones de gaviotas en promedio por cría (Rowntree et al., 2013; Marón et al., 2015a; Sironi et al., 2016). Por último, aunque la FA mostró una tendencia similar para los años de alta mortalidad, las predicciones tuvieron

mayor incertidumbre asociada, posiblemente porque la medición se efectuó sobre el par y no sobre madres y crías por separado.

Nuestro modelo de comportamiento sugiere que los ataques de las gaviotas aumentan el nivel de actividad de las ballenas. Sin embargo, las ballenas muestran tener una inercia comportamental considerable entre un comportamiento y el siguiente, en situaciones de ataque y de no ataque. La variable latente  $z$  puede interpretarse como un gradiente comportamental que en un extremo está dominado por el descanso y en el otro por la natación lenta y comportamientos de alta demanda energética (NIR-I, NIR-II, AS; Fig. 10).  $z$  presentó mayor variabilidad entre seguimientos (i.e. entre individuos) que dentro de un mismo seguimiento (i.e. por individuo), sugiriendo que existen factores no observados que tienen un efecto notablemente mayor sobre el comportamiento que el causado sólo por los ataques en una escala temporal de  $\sim 1$  h. Dichos factores podrían ser la intensidad de ataques a la que estuvieron expuestas las ballenas *previo* a las observaciones realizadas, variables ambientales (tormentas, cambios en la velocidad del viento, etc.) que afectan su comportamiento, o condiciones propias de las ballenas (edad, condición corporal y fisiológica, etc.). Posiblemente, estos factores no observados varíen a una escala temporal intraanual, ya que la variabilidad de  $z$  dentro de una temporada es notablemente mayor a su variabilidad entre temporadas. Estudios a futuro podrían incorporar seguimientos más largos para evaluar el efecto de las gaviotas a una escala temporal mayor y comprender en profundidad cuáles son los factores que podrían generar la variabilidad intraanual observada.

Los resultados muestran que el acoso de las gaviotas incrementa el gasto energético de las madres al alterar su comportamiento habitual, similar a lo reportado por Rowntree et al., (1998) en 1995. Las madres reducen considerablemente la frecuencia de descanso (D) cuando son atacadas ellas y/o sus crías, incrementando la frecuencia de natación lenta (NL), y en menor medida, las de nataciones a velocidad intermedia-rápida (NIR-I y NIR-II) y la de actividad en superficie (AS). El cambio de un comportamiento de baja energía (descanso) a otro también de baja energía (natación lenta) en respuesta al ataque no sólo indica la interrupción del comportamiento habitual de las madres (Thomas y Taber, 1984) sino la inversión de energía para evitar los ataques, ya que el desplazamiento requiere más energía que el descanso. Asimismo, los comportamientos de alta energía (NIR-I, NIR-II y AS) que se incrementan durante el hostigamiento, se reducen casi a cero luego de 2 h sin ataques, probablemente debido al gasto energético que requieren. Estos resultados indican que en escenarios de ataque no sólo los comportamientos de alta demanda de energía se incrementan, sino y mayoritariamente, los de baja demanda energética que suponen un gasto adicional para las ballenas. Es decir que el incremento del gasto energético en respuesta a los ataques es mayor al que observaríamos al

comparar únicamente frecuencias de comportamientos de alta y de baja demanda energética en escenarios con y sin ataques.

En relación a 1995, las frecuencias de comportamientos de alta demanda energética en presencia de ataques evidenciaron un cambio considerable (Rowntree et al., 1998). Distinto a nuestras predicciones, la proporción observada de comportamientos de alta energía inmediatamente después de un ataque fue igual a 0,299 en el periodo 2004-2018, la mitad de la frecuencia observada en 1995 ( $\sim 0,6$ ). Sin embargo, las proporciones de comportamientos de alta demanda de energía luego de 1 h sin ataques no cambiaron drásticamente entre 1995 (proporción **observada** de  $\sim 0,2$ ) y 2004-2018 (proporción **estimada** de 0,166). Lo anterior sugiere que actualmente los ataques podrían alterar menos el comportamiento de las ballenas en comparación a 1995. La magnitud de este cambio se incrementa si consideramos que los episodios de ataque son más frecuentes en la actualidad que en los 90 (i.e. los intervalos inmediatamente después de un ataque implican en promedio más ataques previos en 2004-2018 que en 1995). Esta atenuación de la respuesta de las ballenas a los ataques podría deberse a un proceso comportamental, sugiriendo que las madres se podrían haber adaptado a tolerar los ataques y/o a defenderse de ellos adoptando posiciones defensivas como la respiración oblicua y la posición de galeón, que se han extendido en la población durante los 2000 (Sironi et al., 2009; Fazio et al., 2014).

Aunque actualmente los comportamientos de alta energía inmediatamente después de un ataque son menos frecuentes que en 1995, el sustancial incremento de la FA durante 2004-2018 podría provocar que las ballenas pasen una mayor parte del día en comportamientos de alta energía que en 1995. En consecuencia, la reducción de las frecuencias de comportamientos de alta energía frente a ataques inmediatos podría deberse a limitaciones energéticas y no a un proceso adaptativo. Si las ballenas son actualmente atacadas con una frecuencia tres veces mayor que en 1995, invertir el doble o el triple del tiempo en dichos comportamientos podría no ser energéticamente rentable, obligándolas a reducirlos en un escenario con ataques. En este sentido, es posible que las ballenas se encuentren en el límite de energía que pueden destinar para evitar a las gaviotas, y recurran a comportamientos de alta demanda energética únicamente cuando los ataques se han extendido en el tiempo o sean varias las gaviotas atacando. Lo anterior significaría que el exceso de ataques que reciben en comparación a 1995 no podría ser *atenuado* con un incremento de comportamientos que requieren más energía; situación que podría tener consecuencias en la salud de las ballenas, como por ejemplo, el incremento en los niveles de estrés fisiológico. Fernández Ajó et al. (2018) reportan una estrecha relación entre el grado de lesiones de gaviotas en crías muertas y un patrón de cambio en las concentraciones de glucocorticoides que sugiere fatiga o agotamiento suprarrenal debido al estrés crónico.

Asimismo, se ha observado que los ataques incrementan la frecuencia respiratoria de los pares madre-cría, indicando que las ballenas se encuentran más agitadas en años o en situaciones con mayor frecuencia de ataques (Rowntree y Sironi, 2013; Azizeh et al., en revisión). Próximos análisis serán realizados para evaluar si efectivamente las ballenas pasan más tiempo del día en comportamientos de alta demanda de energía en relación a lo observado en 1995, y si la respuesta comportamental de las ballenas a los ataques de gaviotas ha cambiado a lo largo de los años. De esta forma podremos comenzar a comprender si los cambios en las frecuencias de comportamiento en un escenario con ataques provienen de un proceso adaptativo o de una limitación energética.

El acoso de las gaviotas afecta el comportamiento de las madres y, aunque el presente análisis no lo evaluó, otros estudios demuestran que el hostigamiento también afecta el comportamiento de las crías (Fazio et al., 2014). Nuestro modelo indica que las madres cambian su comportamiento cuando son atacadas y, en menor medida, cuando son atacadas sus crías. Sin embargo, considerando que las crías son casi cuatro veces más atacadas que sus madres, el comportamiento de las madres podría verse más afectado (en términos absolutos) por los ataques a las crías que a ellas mismas. Dichos cambios en el comportamiento materno pueden ser más pronunciados en años de alta mortalidad de crías, especialmente en el GN, ya que reportamos que tanto PAM como PAC se incrementan durante esos años. La interrupción del descanso, una de las principales consecuencias comportamentales del ataque de gaviotas, podría tener consecuencias severas para el par madre-cría, en un momento en el que la madre prácticamente no dispone de alimento y destina el 25 % de sus reservas energéticas a su ballenato (Christiansen et al., 2018). Las crías dependen enteramente de la leche materna para desarrollarse (Christiansen et al., 2016, 2020) y adquirir la resistencia necesaria para migrar a las áreas de alimentación con sólo tres meses de vida (Thomas y Taber, 1984). Considerando que el descanso en superficie y en posición de galeón de la madre se encuentran positivamente correlacionados con el comportamiento de amamantamiento de las crías, la reducción de la frecuencia del descanso en un escenario con ataques podría contribuir a aumentar la probabilidad de muerte de los ballenatos (Rowntree et al., 2013). Además, debido a que madres y crías muestran comportarse igual (i.e. comportamientos positivamente correlacionados), los ataques de gaviotas podrían causar incrementos en la frecuencia de natación intermedia y rápida en las crías, llevándolas a invertir energía en evadir a las gaviotas y a reducir aún más su tiempo de amamantamiento, juego y descanso, necesarios para sobrevivir y crecer (Thomas y Taber, 1984; Rowntree et al., 2013).

El patrón de distribución temporal de crías muertas a lo largo de la temporada reproductiva cambia sustancialmente entre años de alta y de baja mortalidad. En años de baja mortalidad, la

distribución de la abundancia de ballenatos muertos se asemeja a la distribución estimada de nacimientos durante la temporada, siendo septiembre el mes en el que se registran tanto el mayor número de crías muertas como el mayor número de pares madre-cría (Payne, 1986). Esto sugiere que en años de baja mortalidad, los factores de mortalidad actúan por igual durante toda la temporada y que todos los ballenatos tienen la misma probabilidad de morir. Por el contrario, el patrón de distribución durante los años de alta mortalidad indica que existen factores actuando en un momento puntual de la temporada de cría, ya sea temprano (agosto, cuando nacen la mayoría de las crías) o al final (octubre, cuando ya no se registran nacimientos). Las muertes que ocurren al principio de la temporada podrían ser causadas por variables que limitan las reservas energéticas de las madres, porque una condición corporal empobrecida afecta principalmente los últimos meses de gestación y los primeros meses de lactancia (Lockyer, 1984, 1986, 2007; Christiansen et al., 2014, 2018). Por el contrario, los varamientos registrados al final de la temporada podrían deberse a factores locales que actúan al final o bien durante toda la temporada, y cuyos efectos se acumulan hasta causar la muerte de los ballenatos. Ejemplos de estos últimos podrían ser las biotoxinas algales (Rowntree et al., 2013; Wilson et al., 2015), los contaminantes orgánicos (Torres et al., 2015), o el estrés crónico causado por las gaviotas cocineras (Fernández Ajó et al., 2018, 2020).

De acuerdo con nuestra predicción, el ataque de las gaviotas incrementa la probabilidad de muerte de los ballenatos. Debido a que la magnitud de su efecto es pequeña y la incertidumbre asociada es considerable, el ataque de las gaviotas sería un factor contribuyente a la mortalidad y no una causa principal de la misma. Sin embargo, es probable que la magnitud de dicho efecto se encuentre subestimada, ya que empleamos FA como variable indicadora de ataque y no la intensidad de ataque sobre la madre (PAM), variable que mejor explica la influencia de los ataques en la mortalidad de los ballenatos pero que tiene un registro temporal más reducido. Consideramos que los ataques de gaviotas actúan de forma sinérgica con los principales factores de mortalidad de crías, pero que tendrían mayor influencia sobre los eventos de mortalidad que se concentran al final de la temporada. En octubre, las madres y crías que se encuentran en PV han acumulado un número máximo de lesiones de gaviotas (Marón et al., 2015a), ya que durante agosto y septiembre se registran los valores más elevados de ataques (Fazio et al., 2012). Ante este escenario, creemos que el efecto acumulado de los ataques (el estrés crónico, la interrupción del amamantamiento, incrementos en la frecuencias de comportamientos de alta demanda de energía, posibles ingresos de patógenos, pérdida de calor, etc.), podrían contribuir al pico de varamientos que se registra hacia el final de la temporada en ciertos años de alta mortalidad.

En coincidencia con los análisis de mortalidad y con nuestra predicción, los ataques de las gaviotas parecen afectar negativamente el éxito reproductivo de las hembras. El efecto de los ataques sobre la probabilidad de fracaso reproductivo es pequeño y posee bastante incertidumbre asociada. El hecho de que ambos análisis efectuados con datos independientes muestren el mismo patrón (que los ataques aumentan la probabilidad de muerte de las crías y la probabilidad de fracaso reproductivo de las madres con similar magnitud e incertidumbre) demuestra el potencial efecto que el ataque de las gaviotas podría tener sobre la dinámica poblacional de las ballenas de Valdés.

Nuestros análisis exploratorios sugieren que las anomalías de TSM en las Georgias del Sur desde mayo hasta abril del año previo al de registro de la mortalidad y del éxito reproductivo (i.e. el abril del año de la concepción; Fig. 3), es la variable que mejor explica los incrementos en la probabilidad de muerte de las crías y el fracaso reproductivo de las madres. Leaper et al. (2006) discuten resultados similares para la población de PV al reportar una correlación negativa entre las anomalías de TSM de febrero - abril con un retraso de un año y el número esperado de crías entre 1971 y 2000. Sin embargo, el éxito reproductivo de la subpoblación de ballenas francas de Santa Catarina, Brasil, no se correlacionó con las anomalías de TSM en las Georgias del Sur desde junio a abril; probablemente porque el análisis se realizó con un *set* reducido de datos (Seyboth et al., 2016). El retraso particular con el que las anomalías de TSM parecen afectar el reclutamiento de las ballenas de PV sugiere que la temporada de alimentación durante el año de descanso, en la que las madres recuperan la energía invertida en su anterior cría, es esencial para destetar con éxito a su siguiente ballenato. Si además tenemos en consideración que nuestros modelos exploratorios (ver Anexo “Exploración del retraso temporal en el efecto de las variables ambientales”, Fig. S7 y Fig. S8) indican que la temporada de alimentación previa al nacimiento también afecta el éxito reproductivo de las madres, podríamos suponer un efecto acumulativo de las TSM en el éxito reproductivo de las ballenas. Esto podría significar que una condición corporal empobrecida en la concepción que no es revertida durante la temporada de alimentación previa al nacimiento, podría repercutir en el periodo de mayor costo energético del ciclo reproductivo, la lactancia de los ballenatos (Lockyer, 1986; Christiansen et al., 2018). Lo anterior cobra relevancia al considerar la complejidad del sistema que define a las anomalías de TSM en las islas Georgias del Sur. Tanto factores locales como globales (El Niño y el Modelo Anular del Sur) influyen dichas anomalías (Trathan et al., 2003; Meredith et al., 2008). Así, el accionar individual o conjunto de estos factores podrían limitar la acumulación de energía de las hembras durante sucesivas temporadas de alimentación, provocando finalmente un fracaso reproductivo (o la muerte de un

lactante). Nuevos análisis que modelen el efecto acumulado de las anomalías en las islas Georgias del Sur serán realizados para verificar esta hipótesis.

Por otro lado, nuestros modelos de mortalidad y éxito reproductivo sugieren que la densidad de krill en la Península Antártica en diciembre - febrero con un retraso de un año podría no ser un *proxy* eficiente de la densidad de krill en las Georgias del Sur, o bien que la misma no tendría un efecto considerable sobre la mortalidad y el éxito reproductivo. Especulamos que lo anterior podría deberse a las limitaciones de nuestra variable para reemplazar la densidad de krill en las Georgias del Sur (ver Anexo “Modelos de mortalidad y éxito reproductivo: variables ambientales”). La densidad que empleamos, si bien fue seleccionada mediante un análisis exploratorio, no cuenta con información sobre la abundancia de krill en el mar de Weddell (fuente principal de eufásidos para las Georgias del Sur; Atkinson et al., 2001; Fach et al., 2006), ya que no hay datos disponibles para esta región en el periodo 1995-2019 (Atkinson et al., 2017; ver Anexo “Modelos de mortalidad y éxito reproductivo: variables ambientales”). Por otro lado, dado que la población de krill en las islas Georgias del Sur no es automantenida, la cantidad de krill que llega a sus aguas no sólo depende del reclutamiento en las regiones fuente, sino también de los cambios en la circulación oceánica que transporta eufásidos hacia las Georgias del Sur. Consecuentemente, tanto la variabilidad en su transporte desde la Antártida hacia las Georgias del Sur (Thorpe et al., 2002; Trathan et al., 2003; Reid et al., 2010), como los cambios en la cantidad de individuos que son arrastrados hacia sus costas (Murphy et al., 1998; Brierley et al., 1999), podrían contribuir a que esta variable sea un *proxy* poco eficiente, ya que sugieren que la conexión entre las densidades de krill en la Antártida y en las Georgias del Sur puede verse alterada en ciertos años. En este contexto, es relevante destacar que la industria pesquera de krill en la Antártida ha crecido drásticamente durante las últimas décadas (Nicol et al., 2012, 2016); y que la extracción de 120.000 toneladas anuales entre 1991 y 2008, y de 300.000 a partir del 2009, ha llevado a destacar la necesidad de medidas regulatorias que protejan la fauna que se alimenta de krill antártico (Nicol et al., 2012), como la de las Georgias del Sur. Por último, consideramos necesario mencionar que, si bien las islas Georgias del Sur son un sitio de alimentación comúnmente utilizado por las ballenas francas del Atlántico Sur (Valenzuela et al., 2009; Carroll et al., 2020b; Jackson et al., 2020), sólo una parte de la población de PV se alimenta en este área (Tormosov et al., 1998). Debido a la industria ballenera que se desarrolló en sus costas durante el siglo pasado y a la alta fidelidad que mantienen las líneas maternas a los sitios de alimentación (Valenzuela et al., 2009), muchas familias que se alimentaban allí fueron eliminadas, dejando a este sitio con menos visitantes (Carroll et al., 2020b; Kennedy et al., 2020, Jackson et al. 2020). En consecuencia, para tener una visión completa de los factores ambientales que pueden condicionar las reservas



energéticas de las madres de PV y afectar su éxito reproductivo, es necesario incorporar a los modelos medidas de abundancia de presas (eufáusidos y copépodos) en otros sitios de alimentación (Tormosov et al., 1998).

El presente estudio evidencia el efecto de los ataques de gaviotas cocineras en el comportamiento, la mortalidad y el éxito reproductivo de las ballenas francas de Península Valdés. El incremento en la frecuencia de comportamientos de alta demanda energética, y el efecto negativo en el éxito reproductivo de las madres y la supervivencia de las crías, advierten sobre las consecuencias que la exposición prolongada a la micropredación puede tener en otras especies de mamíferos marinos que han comenzado a registrar este tipo de interacción. Por último, este estudio destaca la importancia de continuar desarrollando investigaciones no invasivas a largo plazo, que permitan conocer cómo cambian las dinámicas de la interacción y evaluar (o reevaluar) la implementación de nuevas acciones de manejo.

## **AGRADECIMIENTOS**

La presente tesina fue posible gracias a la dedicación, el compromiso y el acompañamiento de las siguientes personas e instituciones. Por ello, agradezco:

A la Universidad Nacional de Rosario (UNR) y a la Universidad Nacional de Córdoba (UNC) por haberme enseñado a valorar y vivir la educación como un derecho. Gracias a todxs lxs argentinx que sustentan y mantienen en pie la educación pública; mis estudios no hubiesen sido posible si la educación no fuese pública, ¡gracias!

A lxs profesores de primer año de la Licenciatura en Recursos Naturales (UNR) y al personal no docente de la UNR y de la UNC, en especial a Analía, Jorge y Victoria de Bedelía, porque su gran predisposición y colaboración permitieron que el cambio de universidad se lleve a cabo de forma rápida y prolija, y consecuentemente, que haya podido estudiar la carrera que me apasiona.

A la Cátedra de Ecología de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la UNC por haberme brindado el lugar y la tutela necesarios para realizar la presente tesina.

Al Instituto de Conservación de Ballena y Ocean Alliance, por haberme dado la oportunidad, el espacio y el apoyo para realizar esta tesina, y por haberme confiado las bases de datos que construyen con tanto esfuerzo desde hace décadas. Gracias a la Dra. Victoria Rowntree, al Dr. Mariano Sironi, a la Lic. Florencia Vilches, Mag. María Laura Marcías, Dra. Carina Marón, Mag. Macarena Agrelo, Lic. Agustina Saez, y a todxs lxs compañerxs de campo que participaron del programa de monitoreo del cual se obtuvieron los datos empleados en la presente tesina. Gracias al Dr. Roger Payne, John Atkinson, al Dr. Mariano Sironi, a Marcos Ricciardi, Diego Taboada, Roxana Schteinbarg, y demás investigadores, colaboradores, fotógrafxs y voluntarixs que realizan un valiosísimo trabajo durante los relevamientos aéreos y colaboran con la construcción del catálogo de fotoidentificación. Gracias además al Dr. Mariano Sironi (ICB) y a la Dra. Victoria Rowntree (OA) por haberme confiado los datos de dicho

catálogo; significa un honor enorme. Gracias al equipo del Programa de Monitoreo Sanitario Ballena Franca Austral por su invaluable trabajo en campo, y especialmente a la Dra. Marcela Uhart por haberme permitido emplear los datos que se obtienen de ese trabajo. Gracias a todxs lxs voluntarixs que contribuyeron a digitalizar la base de datos de ataques de gaviotas del ICB, y a Carla Reati y Martín Pires por su ayuda en la transferencia de datos de comportamiento. Gracias también a Roxana Schteinbarg y a Diego Taboada, y a todas las personas que colaboran para que los proyectos del ICB nazcan, crezcan y vuelen. ¡Muchas gracias a esta familia-equipo enorme e increíble, por su trabajo, su energía y su apoyo!

A la Dirección de Fauna y Flora Silvestre y la Subsecretaría de Turismo y Áreas Protegidas (actual Ministerio de Turismo y Áreas Protegidas) de la provincia de Chubut, por permitirnos acceder anualmente al Área Protegida para recopilar los datos que se emplearon en el presente trabajo.

A la Dra. Laura Ballesteros y a Mateo La Rosa por haber rescatado del confinamiento las planillas de datos que permitieron el desarrollo de esta tesina.

A la Comisión de Tesina, por su trabajo *ad honorem* y por su voluntad para ayudar, y a lxs miembros del Tribunal Examinador, la Dra. Luciana Torre, el Dr. Ricardo Sahade y la Dra. Laura Bellis, por su acompañamiento durante esta etapa y por su valioso aporte al presente trabajo.

Al Dr. Juan Manuel Morales y a la Lic. Sofía Ruiz Suárez, por su asesoramiento en el modelo de comportamiento.

A Ignacio Quacesi y a Fernando Piotto, por su colaboración en el diseño gráfico de las figuras; a Mariano Sironi, Macarena Agrelo, Florencia Vilches, Paula Faiferman, Fredrik Christiansen, Agustina Saez y Candelaria Piemonte por las fotografías que ilustraron la presentación y este manuscrito; y al Dr. Javier Nori y nuevamente a Macarena Agrelo por su asistencia en la construcción de los mapas que figuran en el presente trabajo.

Al Dr. Mariano Sironi, por haberme brindado su apoyo y confianza para la realización de esta tesina, por haberme confiado desde el primer dato que registró en 1995 hasta el último que tomó en 2019, y por inspirarme con su trabajo desde siempre. Gracias, gracias, y muchos más gracias, Marian.

A la Dra. Carina Marón, por guiarme y acompañarme en cada paso de esta instancia; por su confianza, por su tiempo y su diálogo, por su predisposición y compromiso. ¡Muchas gracias por haber trabajado codo a codo conmigo, Cariuchi!

Al Biol. Iván Barberá, compañero de corridas serranas y corridas en R, por su valiosísima contribución a la presente tesina, especialmente en los análisis estadísticos y en la construcción del modelo de comportamiento. Gracias, Pajarillo, por tu dedicación y paciencia; trabajar en equipo con vos fue de las mejores experiencias que viví durante esta etapa.

A mis amigxs, por su apoyo, por su compañía, por cada una de las aventuras que vivimos juntxs y que nos construyen hoy como las personas que somos. Gracias a Ari, Anita y Marita, a Vir, y a Sol, Tin y Dori, por haberme acompañado en este y en tantos otros caminos; gracias por desafiar la distancia conmigo. Gracias a mis amigxs de la facu, especialmente a Mateo, Mica, Fran, Cit, Emita, Miri y Pedrito, por estos años de tanta diversión, crecimiento y hermandad, por su escucha y compañerismo,

por las instancias de reflexión y de construcción conjunta; atesoraré siempre los instantes que compartimos y vivimos.

Y a mi familia, por haberme enseñado el valor del amor, de la perseverancia y del trabajo, y por haberme acompañado en cada uno de mis proyectos. Gracias a mis abuelos Marta, Lucrecia, Emilio y Norberto, y a mi tía abuela Lili, por incentivar me a soñar desde pequeña, por su cariño multidimensional y su eterna compañía. Gracias a Matilda y a Titán, por revelarme nuevas dimensiones de amor y por su simple presencia. Gracias a mi hermano Fer, por su camaradería, por su nobleza y por su paciencia, por ser mi amigo desde siempre. Gracias a mis viejos, Marilia y Gabriel, por haberme apoyado económica y emocionalmente durante esta etapa, por haberme acompañado en cada uno de los objetivos que me propuse, por haberme enseñado el valor de la dedicación y del trabajo; gracias mamá y papá por su apoyo y su abrazo, gracias, por confiar y creer en mí siempre.

## BIBLIOGRAFÍA

Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49(3-4), 227-266.

Atkinson, A., Hill, S. L., Pakhomov, E. A., Siegel, V., Anadon, R., Chiba, S.,...Ward, P. (2017). KRILLBASE: a circumpolar database of Antarctic krill and salp numerical densities, 1926–2016. *Earth System Science Data*, 9(1), 193-210.

Atkinson, A., Whitehouse, M. J., Priddle, J., Cripps, G. C., Ward, P., y Brandon, M. A. (2001). South Georgia, Antarctica: a productive, cold water, pelagic ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 216, 279-308.

Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., y Walker, S. (2014). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *arXiv:1406.5823*.

Bertellotti, M., Fazio, A., Fiorito, C. (1 - 4 diciembre de 2014). Medidas para mitigar los ataques de gaviotas a ballenas. En J. V. Rodríguez Mahecha (Director General). IV Congreso Colombiano de Zoología: la biodiversidad sensible: un patrimonio natural irremplazable. Cartagena de Indias, Colombia.

Bertellotti, M. (1998). Dieta y estrategias de alimentación de poblaciones en expansión de gaviota cocinera (*Larus dominicanus*). (Tesis de doctorado). Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Argentina.

Best, P. B. (1994). Seasonality of reproduction and the length of gestation in southern right whales *Eubalaena australis*. *Journal of Zoology*, 232(2), 175-189.

Best, P.B., Brandão, A., y Butterworth, D. S. (2001). Demographic parameters of southern right whales off South Africa. *Journal of Cetacean Research and Management*, 2(2), 161-169.

Brierley, A. S., Demer, D. A., Watkins, J. L., y Hewitt, R. P. (1999). Concordance of interannual fluctuations in acoustically estimated densities of Antarctic krill around South Georgia and Elephant Island: biological evidence of same-year teleconnections across the Scotia Sea. *Marine Biology*, 134(4), 675-681.

Burnell, S. R. (2001). Aspects of the reproductive biology and behavioural ecology of right whales off Australia. *Journal of Cetacean Research and Management (Special Issue)*, 2, 89-102.

Carroll, E. L., Ott, P. H., McMillan, L. F., Galletti Vernazzani, B., Neveceralova, P., Vermeulen, E., ...Jackson, J. A. (2020b). Genetic Diversity and Connectivity of Southern Right Whales (*Eubalaena australis*) Found in the Brazil and Chile–Peru Wintering Grounds and the South Georgia (Islas Georgias del Sur) Feeding Ground. *Journal of Heredity*, 111(3), 263-276.

Carroll, E. L., Riekkola, L., Constantine, R., Cole, R., Stuck, E., Zerbini, A. N., ...Childerhouse, S. (2020a). Tohorā nō Aotearoa-New Zealand Southern Right Whale Research Programme 2020 Expedition Report. Recuperado de [https://www.researchgate.net/publication/344036596\\_Tohora\\_no\\_Aotearoa\\_-\\_New\\_Zealand\\_Southern\\_Right\\_Whale\\_Research\\_Programme\\_2020\\_Expedition\\_Report](https://www.researchgate.net/publication/344036596_Tohora_no_Aotearoa_-_New_Zealand_Southern_Right_Whale_Research_Programme_2020_Expedition_Report)

Christiansen, F., Dawson, S. M., Durban, J. W., Fearnbach, H., Miller, C. A., Bejder, L., ...Moore, M. J. (2020). Population comparison of right whale body condition reveals poor state of the North Atlantic right whale. *Marine Ecology Progress Series*, 640, 1-16.

Christiansen, F., Dujon, A. M., Sprogis, K. R., Arnould, J. P., y Bejder, L. (2016). Noninvasive unmanned aerial vehicle provides estimates of the energetic cost of reproduction in humpback whales. *Ecosphere*, 7(10), e01468.

Christiansen, F., Víkingsson, G. A., Rasmussen, M. H., y Lusseau, D. (2014). Female body condition affects foetal growth in a capital breeding mysticete. *Functional Ecology*, 28(3), 579-588.

Christiansen, F., Vivier, F., Charlton, C., Ward, R., Amerson, A., Burnell, S., y Bejder, L. (2018). Maternal body size and condition determine calf growth rates in southern right whales. *Marine Ecology Progress Series*, 592, 267-281.

Cooke, J. G., Rowntree, V. J., y Payne, R. (2001). Estimates of demographic parameters for southern right whales (*Eubalaena australis*) observed off Península Valdés, Argentina. *Journal of Cetacean Research and Management*, 2(2), 125-132.

Cooke, J., Rowntree, V. J., y Payne, R. (2003). Analysis of inter-annual variation in reproductive success of South Atlantic right whales (*Eubalaena australis*) from photoidentifications of calving females observed off Península Valdés, Argentina, during 1971–2000 (Documento de la Comisión Ballenera Internacional SC/55/023). Recuperado de <https://iwc.int/home>

Crespo, E. A., Pedraza, S. N., Dans, S. L., Svendsen, G. M., Degradi, M., y Coscarella, M. A. (2019). The southwestern Atlantic southern right whale, *Eubalaena australis*, population is growing but at a decelerated rate. *Marine Mammal Science*, 35(1), 93-107.

Cummings, W. C., Fish, J. F., y Thompson, P. O. (1972). Sound production and other behavior of southern right whales, *Eubalena glacialis*. *Transactions of San Diego Society of Natural History*. 17, 1-14.

Eroh, G. D., Clayton, F. C., Florell, S. R., Cassidy, P. B., Chirife, A., Marón, C. F., ...Leachman, S. A. (2017). Cellular and ultrastructural characterization of the grey-morph phenotype in southern right whales (*Eubalaena australis*). *PloS one*, 12(2), e0171449.

Fach, B. A., y Klinck, J. M. (2006). Transport of Antarctic krill (*Euphausia superba*) across the Scotia Sea. Part I: Circulation and particle tracking simulations. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 53(6), 987-1010.

Fazio, A., Argüelles, M. B., y Bertellotti, M. (2014). Change in southern right whale breathing behavior in response to gull attacks. *Marine biology*, 162(2), 267-273.

Fazio, A., Bertellotti, M., y Villanueva, C. (2012). Kelp gulls attack Southern right whales: a conservation concern?. *Marine biology*, 159(9), 1981-1990.

Fernandez Ajó, A. A., Hunt, K. E., Giese, A. C., Sironi, M., Uhart, M., Rowntree, V. J.,...Buck, C. L. (2020). Retrospective analysis of the lifetime endocrine response of southern right whale calves to gull wounding and harassment: A baleen hormone approach. *General and Comparative Endocrinology*, 296, 113536.

Fernández Ajó, A. A., Hunt, K. E., Uhart, M., Rowntree, V., Sironi, M., Marón, C. F.,...Buck, C. L. (2018). Lifetime glucocorticoid profiles in baleen of right whale calves: potential relationships to chronic stress of repeated wounding by Kelp Gulls. *Conservation physiology*, 6(1), coy045.

Fielding, S., Watkins, J. L., Trathan, P. N., Enderlein, P., Waluda, C. M., Stowasser, G.,...Murphy, E. J. (2014). Interannual variability in Antarctic krill (*Euphausia superba*) density at South Georgia, Southern Ocean: 1997–2013. *ICES Journal of Marine Science*, 71(9), 2578-2588.

Fiorito, C. D., Bentancor, A., Lombardo, D., y Bertellotti, M. (2016). *Erysipelothrix rhusiopathiae* isolated from gull-inflicted wounds in southern right whale calves. *Diseases of aquatic organisms*, 121(1), 67-73.

Gorelick, N., Hancher, M., Dixon, M., Ilyushchenko, S., Thau, D., y Moore, R. (2017). Google Earth Engine: Planetary-scale geospatial analysis for everyone. *Remote sensing of Environment*, 202, 18-27.

Groch, K. R. (2001). Cases of harassment by kelp gulls (*Larus dominicanus*) on right whales (*Eubalaena australis*) of Southern Brazil. *Biotemas*, 14(1), 147-156.

Guinet, C., Roux, J. P., Bonnet, M., y Mison, V. (1998). Effect of body size, body mass, and body condition on reproduction of female South African fur seals (*Arctocephalus pusillus*) in Namibia. *Canadian Journal of Zoology*, 76(8), 1418-1424.

Harkness, P., y Sprogis, K. R. (2020). Silver gull harassment of humpback whales in Exmouth Gulf, Western Australia. *Marine and Freshwater Research*. 10.1071/MF20129.

Hoffmeyer, M. S., Lindner, M. S., Carribero, A., Fulco, V. K., Menéndez, M. C., Severini, M. D. F.,...Berrier, E. (2010). Planktonic food and foraging of *Eubalaena australis*, on Península Valdés (Argentina) nursery ground. *Revista de biología marina y oceanografía*, 45(1), 131-139.

Iverson, S. J., Oftedal, O. T., y Boness, D. J. (1991). The Effect of El Niño on Pup Development in the California Sea Lion (*Zalophus californianus*) II. Milk Intake. *Pinnipeds and El Nino* (pp. 180-184). Berlín, Alemania: Springer.

IWC (International Whaling Commission). (2012). Documento del Comité Científico de la Comisión Ballenera Internacional SC/64/Rep5. Recuperado de: <https://iwc.int/home>

IWC. (2014). Documento del Comité Científico de la Comisión Ballenera Internacional SC/66a/Rep/9. Recuperado de: <https://iwc.int/home>

Jackson, J. A., Kennedy, A., Moore, M., Andriolo, A., Bamford, C. C., Calderan, S.,...Carroll, E. L. (2020). Have whales returned to a historical hotspot of industrial whaling? The pattern of southern right whale *Eubalaena australis* recovery at South Georgia. *Endangered Species Research*, 43, 323-339.

Kennedy, A. S., Carroll, E. L., Baker, C. S., Bassoi, M., Danielle Buss, D., Collins, M. A.,...Jackson, J. (2020). Whales return to the epicentre of whaling? Preliminary results from the 2020 cetacean survey at South Georgia (Islas Georgias del Sur) (Documento de la Comisión Ballenera Internacional SC/68B/CMP/22). Recuperado de: <https://iwc.int/home>

Knowlton, A. R., Kraus, S. D., y Kenney, R. D. (1994). Reproduction in North Atlantic right whales (*Eubalaena glacialis*). *Canadian Journal of Zoology*, 72(7), 1297-1305.

Lafferty, K. D., y Kuris, A. M. (2002). Trophic strategies, animal diversity and body size. *Trends in Ecology y Evolution*, 17(11), 507-513.

Leaper, R., Cooke, J., Trathan, P., Reid, K., Rowntree, V., y Payne, R. (2006). Global climate drives southern right whale (*Eubalaena australis*) population dynamics. *Biology Letters*, 2(2), 289-292.

Leos-Barajas, V., Photopoulou, T., Langrock, R., Patterson, T. A., Watanabe, Y. Y., Murgatroyd, M., y Papastamatiou, Y. P. (2017). Analysis of animal accelerometer data using hidden Markov models. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(2), 161-173.

Lisnizer, N., Garcia-Borboroglu, P., y Yorio, P. (2011). Spatial and temporal variation in population trends of Kelp Gulls in northern Patagonia, Argentina. *Emu-Austral Ornithology*, 111(3), 259-267.

Lockyer, C. (1981). Estimation of the energy costs of growth, maintenance and reproduction in the female minke whale, (*Balaenoptera acutorostrata*), from the southern hemisphere. Reporte de la Comisión Ballenera Internacional, 31, 337-343.

Lockyer, C. (1984). Review of baleen whale (Mysticeti) reproduction and implications for management. Reporte de la Comisión Ballenera Internacional, 6, 27-50.

Lockyer, C. (1986). Body fat condition in Northeast Atlantic fin whales, *Balaenoptera physalus*, and its relationship with reproduction and food resource. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43(1), 142-147.

Lockyer, C. (2007). All creatures great and smaller: a study in cetacean life history energetics. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87(4), 1035-1045.

Marón, C. (2015b). Feeding ecology, gull harassment and reproductive success of female southern right whales. (*Tesis de doctorado*). University of Utah, Estados Unidos.

Marón, C. F., Beltramino, L., Di Martino, M., Chirife, A., Seger, J., Uhart, M.,...y Rowntree, V. J. (2015a). Increased wounding of southern right whale (*Eubalaena australis*) calves by kelp gulls (*Larus dominicanus*) at Península Valdés, Argentina. *PLoS One*, 10(10).

Martin, P., y Bateson, P. (1986). *Measuring behaviour: An introductory guide*. Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press.

McAloose, D., Rago, M. V., Di Martino, M., Chirife, A., Olson, S. H., Beltramino, L.,...Uhart, M. M. (2016). Post-mortem findings in southern right whales *Eubalaena australis* at Península Valdés, Argentina, 2003-2012. *Diseases of aquatic organisms*, 119(1), 17-36.

McLellan, W. A., Moore, M. J., y Touhey, K. M. (2007). Patagonian Southern Right Whale Mortality Investigation. Report on the Collaborative Investigation of Southern Right Whale (*Eubalaena australis*) Mortalities, Peninsula Valdés, Chubut, Argentina 31 October – 9 November 2007.

Meredith, M. P., Murphy, E. J., Hawker, E. J., King, J. C., y Wallace, M. I. (2008). On the interannual variability of ocean temperatures around South Georgia, Southern Ocean: Forcing by El Niño/Southern Oscillation and the southern annular mode. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 55(18-19), 2007-2022.

Miller, C. A., Reeb, D., Best, P. B., Knowlton, A. R., Brown, M. W., y Moore, M. J. (2011). Blubber thickness in right whales *Eubalaena glacialis* and *Eubalaena australis* related with reproduction, life history status and prey abundance. *Marine Ecology Progress Series*, 438, 267-283.

Murphy, E. J., Watkins, J. L., Reid, K., Trathan, P. N., Everson, I., Croxall, J. P.,...Hofmann, E. (1998). Interannual variability of the South Georgia marine ecosystem: biological and physical sources of variation in the abundance of krill. *Fisheries Oceanography*, 7(3-4), 381-390.

Nicol, S., Foster, J., y Kawaguchi, S. (2012). The fishery for Antarctic krill—recent developments. *Fish and Fisheries*, 13(1), 30-40.

Nicol, S., y Foster, J. (2016). The fishery for Antarctic krill: Its current status and management regime. *Biology and ecology of Antarctic krill* (pp. 387-421). Cham, Suiza: Springer.

O'Hara, R., y Kotze, J. (2010). Do not log-transform count data. *Nature Precedings*, 1-1.

Pavés, H. J., Schlatter, R. P., y Espinoza, C. I. (2008). Scavenging and predation by Black Vultures *Coragyps atratus* at a South American sea lion breeding colony. *Vulture News*, 58, 4-15.

Payne, R. (1986). Long term behavioral studies of the southern right whale (*Eubalaena australis*). Reporte de la Comisión Ballenera Internacional, 10, 161-167.

Payne, R. (1995). *Entre Ballenas*. Nueva York, Estados Unidos: Scribner Book Company.

Payne, R., y Dorsey, E. M. (1983). Sexual dimorphism and aggressive use of callosities in right whales (*Eubalaena australis*). *Communication and behavior of whales*, 295-332.

Pitcher, K.W., Calkins, D.G. y Pendleton, G.W. (1998) Reproductive performance of female Steller sea lions: an energetics-based reproductive strategy? *Canadian Journal of Zoology*, 76, 2075–2083.

Poulin, R. (2011). The many roads to parasitism: a tale of convergence. *Advances in parasitology*, 74, 1-40.

Programa de Monitoreo Sanitario Ballena Franca Austral. (2019). Informe Temporada 2019. Península Valdés, Argentina. Recuperado de: <https://www.ballenas.org.ar>

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2013. Disponible en <https://www.r-project.org>

Reid, K., Watkins, J. L., Murphy, E. J., Trathan, P. N., Fielding, S., y Enderlein, P. (2010). Multiple time scales of variability in the krill population at South Georgia. *Marine Ecology Progress Series*, 399:243–252.

Reynolds, R. W., y Banzon, V. F. (2008). NOAA Optimum Interpolation 1/4 Degree Daily Sea Surface Temperature (OISST) Analysis, Version 2. *NOAA National Centers for Environmental Information*, 10.

Rowntree, V. J., McGuinness, P., Marshall, K., Payne, R., Sironi, M., y Seger, J. (1998). Increased harassment of right whales (*Eubalaena australis*) by kelp gulls (*Larus dominicanus*) at Península Valdés, Argentina. *Marine Mammal Science*, 14(1), 99-115.

Rowntree, V. J., Uhart, M., Sironi, M., Chirife, A., Di Martino, M., La Sala, L.,...Rowles, T. (2013). Unexplained recurring high mortality of southern right whale *Eubalaena australis* calves at Península Valdés, Argentina. *Marine Ecology Progress Series*, 493, 275-289.

Seguel, M., Muñoz, F., Montalva, F., Perez-Venegas, D., Pavés, H., y Gottdenker, N. (2017). Kelp and dolphin gulls cause perineal wounds in South American fur seal pups (*Arctocephalus australis*) at Guafo Island, Chilean Patagonia. *Royal Society open science*, 4(7), 170638.

Seyboth, E., Groch, K. R., Dalla Rosa, L., Reid, K., Flores, P. A., y Secchi, E. R. (2016). Southern right whale (*Eubalaena australis*) reproductive success is influenced by krill (*Euphausia superba*) density and climate. *Scientific reports*, 6, 28205.

Sironi, M., Rowntree, J., Di Martino, M., Beltramino, L., Rago, V., Marón, C. F., y Uhart, M. (2016). Southern right whale mortalities at Península Valdés, Argentina: updated information for 2014–2015 (Documento de la Comisión Ballenera Internacional SC/66b/BRG). Recuperado de: <https://iwc.int/home>

Sironi, M., Rowntree, V. J., Snowdon, C. T., Valenzuela, L., y Marón, C. (2009). Kelp gulls (*Larus dominicanus*) feeding on southern right whales (*Eubalaena australis*) at Península Valdés, Argentina: updated estimates and conservation implications (Documento de la Comisión Ballenera Internacional SC/61/BRG). Recuperado de: <https://iwc.int/home>

Sironi, M., y Rowntree, V. J. (2013). Informe de actividades científicas año 2013 del Instituto de Conservación de Ballenas / Ocean Alliance. Buenos Aires, Argentina. Recuperado de: <https://ballenas.org.ar/reportes/>

Sironi, M., y Rowntree, V. J. (2019). Informe de actividades científicas año 2019 del Instituto de Conservación de Ballenas / Ocean Alliance. Buenos Aires, Argentina. Recuperado de: <https://ballenas.org.ar/reportes/>

Stan Development Team (2020a). Stan Modeling Language Users Guide and Reference Manual, 2.26. Disponible en: <https://mc-stan.org/>

Stan Development Team (2020b). RStan: the R interface to Stan. R package version 2.21.2. Disponible en: <http://mc-stan.org/>

Thomas, P. O. (1986). Methodology for behavioural studies of cetaceans: Right whale mother-infant behaviour. *Reports of the International Whaling Commission (Special Issue)*, (8), 113-119.

Thomas, P. O., Uhart, M., McAloose, D., Sironi, M., Rowntree, V. J., Brownell, J.,...Wilson, C. (2013). Workshop on the southern right whale die-off at Península Valdés, Argentina (Documento de la Comisión Ballenera Internacional SC/60/BRG15). Recuperado de: <https://iwc.int/home>

Thomas, P. O., y Taber, S. M. (1984). Mother-infant interaction and behavioral development in Southern Right Whales, *Eubalaena australis*. *Behaviour*, 88(1-2), 42-60.

Thomas, P.O. (1988). Kelp gulls, *Larus dominicanus*, are parasites on flesh of the southern right whale, *Eubalaena australis*. *Ethology*, 79(2), 89-103.

Thorpe, S. E., Heywood, K. J., Brandon, M. A., y Stevens, D. P. (2002). Variability of the southern Antarctic Circumpolar Current front north of South Georgia. *Journal of Marine Systems*, 37: 87–105.

Tormosov, D. D., Mikhaliyev, Y. A., Best, P. B., Zemsky, V. A., Sekiguchi, K., y Brownell Jr, R. L. (1998). Soviet catches of southern right whales *Eubalaena australis*, 1951–1971. Biological data and conservation implications. *Biological Conservation*, 86(2), 185-197.

Torres, P., Miglioranza, K. S. B., Uhart, M. M., Gonzalez, M., y Commendatore, M. (2015). Organochlorine pesticides and PCBs in southern right whales (*Eubalaena australis*) breeding at Península Valdés, Argentina. *Science of the Total Environment*, 518, 605-615.

Towers, J. R., y Gasco, N. (2020). Giant petrels (*Macronectes* spp.) prey on depredating sperm whales (*Physeter macrocephalus*). *Polar Biology*, 43, 919-924.



Trathan, P. N., Brierley, A. S., Brandon, M. A., Bone, D. G., Goss, C., Grant, S. A.,...Watkins, J. L. (2003). Oceanographic variability and changes in Antarctic krill (*Euphausia superba*) abundance at South Georgia. *Fisheries oceanography*, 12(6), 569-583.

Uhart, M., Rowntree, V.J., Mohamed, N., Pozzi, L., La Sala, L., Andrejuk, J.,...Rowles, T. (2008). Strandings of southern right whales (*Eubalaena australis*) at Península Valdés, Argentina from 2003-2007 (Documento de la Comisión Ballenera Internacional SC/60/BRG15). Recuperado de <https://iwc.int/home>

Valenzuela, L. O., Sironi, M., Rowntree, V. J., y Seger, J. (2009). Isotopic and genetic evidence for culturally inherited site fidelity to feeding grounds in southern right whales (*Eubalaena australis*). *Molecular Ecology*, 18(5), 782-791.

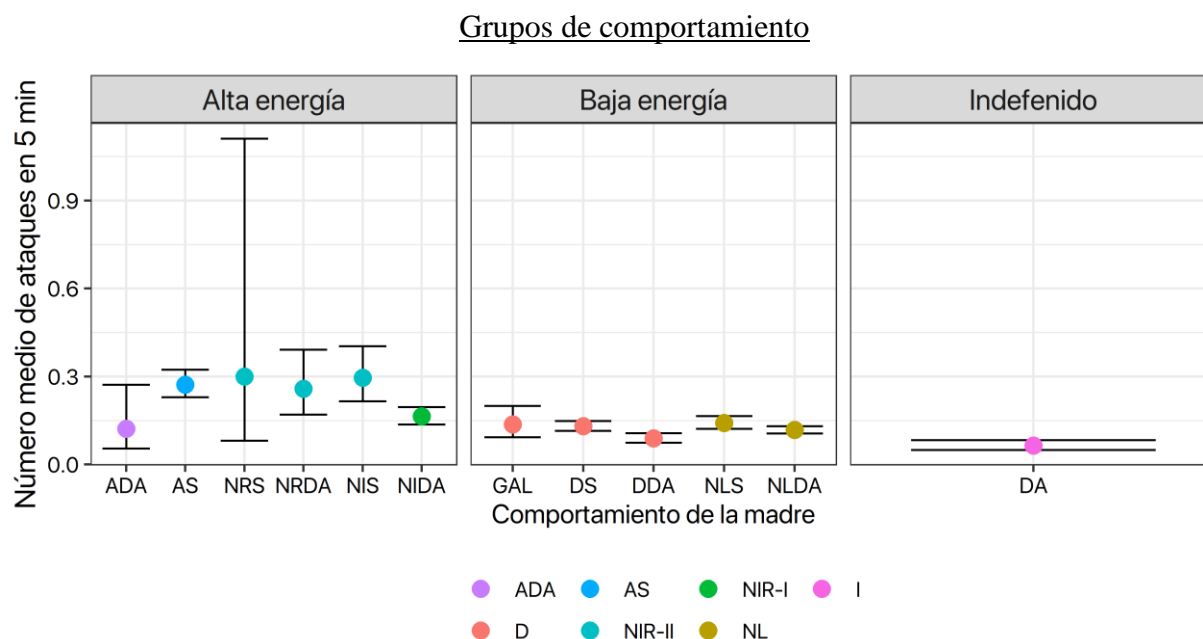
Vehtari, A., Gelman, A., Simpson, D., Carpenter, B., y Bürkner, P. C. (2020). Rank-normalization, folding, and localization: An improved  $\hat{R}$  for assessing convergence of MCMC. *Bayesian Analysis* arXiv:1903.08008

Wilson, C., Sastre, A. V., Hoffmeyer, M., Rowntree, V. J., Fire, S. E., Santinelli, N. H.,...Uhart, M. M. (2016). Southern right whale (*Eubalaena australis*) calf mortality at Península Valdés, Argentina: Are harmful algal blooms to blame? *Marine Mammal Science*, 32(2), 423-451.

Zerbini, A. N., Fernandez Ajó, A. F., Andriolo, A., Clapham, P. J., Crespo, E. A., González, R.,...Sironi, M., et al. (2018). Satellite tracking of southern right whales (*Eubalaena australis*) from Golfo San Matías, Rio Negro Province, Argentina (Documento de la Comisión Ballenera Internacional SC/67b/CMP17). Recuperado de <https://iwc.int/home>

Zerbini, A. N., Rosenbaum, H., Mendez, M., Sucunza, F., Andriolo, A., Harris, G.,... Ajó, A. (2016). Tracking southern right whales through the southwest Atlantic: an update on movements, migratory routes and feeding grounds (Documento de la Comisión Ballenera Internacional SC/66b/BRG26). Recuperado de <https://iwc.int/home>

## ANEXO



**Fig. S1. Número medio de ataques en 5 min para cada unidad de comportamiento de las madres de ballena franca austral.** Los puntos representan las medias predichas para cada unidad, y las barras los intervalos de confianza del 95 %. Abreviaturas de las unidades: ADA: actividad debajo del agua; AS: actividad superficial; NRS: natación a rápida velocidad en la superficie; NRDA: natación a rápida velocidad debajo del agua; NIS: natación a velocidad intermedia en la superficie; NIDA: natación a velocidad intermedia debajo del agua; GAL: descanso en posición de galeón; DS: descanso en la superficie; DDA: descanso debajo del agua; NLS: natación lenta en la superficie; NLDA: natación lenta debajo del agua; y DA: debajo del agua. Abreviaturas de los grupos: ADA: actividad debajo del agua; AS: actividad superficial; NIR-II: natación a velocidad intermedia-rápida – II; NIR-I: natación a velocidad intermedia-rápida – I; D: descanso; NL: natación lenta; e I: indeterminado.

Ajustamos un Modelo Lineal Generalizado para evaluar si el número de ataques que reciben las madres en 5 min difiere entre las distintas unidades de comportamiento. Asumimos una distribución Binomial Negativa del número de ataques por intervalo (función de enlace *log*), y graficamos la media predicha para cada unidad de comportamiento y su intervalo de confianza del 95 % (Fig. S1).

Tanto el descanso en la superficie como el descanso debajo del agua y en posición de galeón (DS, DDA y GAL, comportamientos de baja demanda energética) registraron promedios de ataques similares. Agrupamos estas tres unidades en único grupo (“Descanso”) porque además comparten similares implicancias biológicas (la madre repone energías durante ellos y la cría puede amamantarse). Siguiendo el mismo criterio, agrupamos como “Natación lenta” a la natación lenta en la superficie y debajo del agua (NLS y NLDA).

Respecto a los comportamientos de alta demanda de energía, decidimos no agrupar la natación a velocidad intermedia debajo del agua (NIDA) con la natación a velocidad intermedia en la superficie (NIS) porque difirieron en el promedio de ataques registrados. Sin embargo, tanto la natación a velocidad intermedia en la superficie como la natación a rápida velocidad en

la superficie o debajo del agua (NRS y NRDA) son comportamientos de alta demanda energética, que registran medias de ataque similares y que no poseen implicancias biológicas sustancialmente diferentes (los tres son desplazamientos a altas velocidades que requieren de abundante energía y no permiten que la cría amamante). Por consiguiente generamos dos grupos para las nataciones a alta velocidad, uno conformado únicamente por la natación a velocidad intermedia debajo del agua (Natación a velocidad intermedia-rápida I), y otro por las tres unidades mencionadas anteriormente (Natación a velocidad intermedia-rápida II).

Por otro lado, si bien la actividad superficial (AS) y la actividad debajo del agua (ADA) se encuentran en la misma categoría energética, las primeras registraron un promedio de ataques mayor que las últimas, por lo que decidimos no agruparlas y generar dos grupos separados.

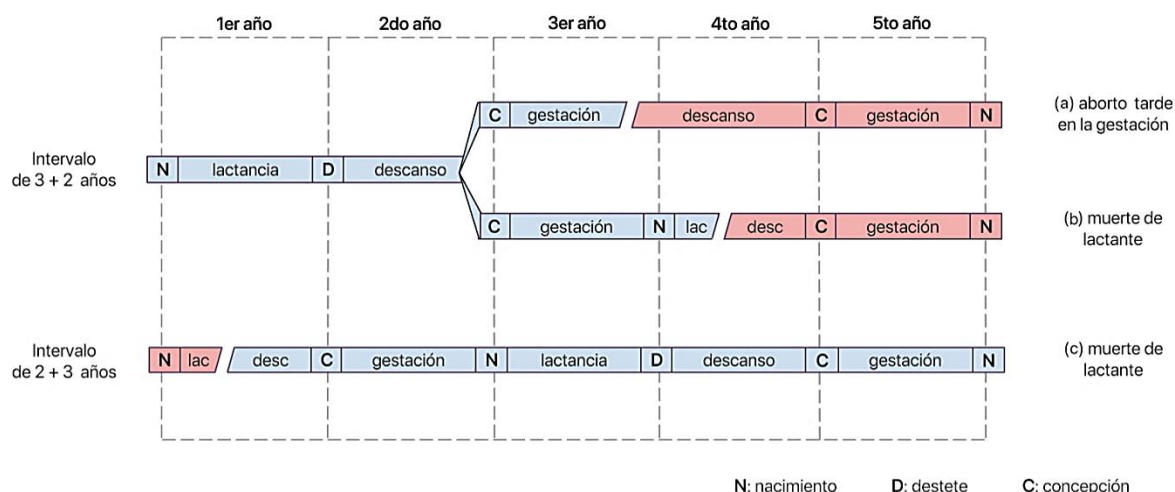
Por último, decidimos crear un grupo que contenga solamente a la unidad debajo del agua (DA) debido a la incertidumbre que esta supone. Llamamos a este grupo “Indeterminado”.

#### Interpretaciones de intervalos entre pariciones de 5 años y sus implicancias

Existen dos combinaciones de intervalos de 2 y de 3 años que pueden originar un intervalo de 5 años:  $2 + 3$  y  $3 + 2$ ). Sin embargo, las implicancias de una u otra combinación son distintas:

- Si el intervalo de 5 años corresponde a un intervalo de 3 seguido de uno de 2 años ( $3 + 2$ ), el nacimiento que inició el intervalo se registra durante el relevamiento aéreo y es exitoso, y el fracaso ocurre tres años después de éste, producto de un aborto tardío o de la muerte de un lactante sin haber ocurrido un reavistamiento de la madre y su cría en la península (porque la muerte ocurre antes del relevamiento y éste no registra a la madre sola, porque el nacimiento y la muerte ocurren luego del relevamiento, o porque el relevamiento no registró al par). Con esta interpretación de los intervalos de 5, si una madre es vista con una cría en el año 2000 y con otra cría en 2005 supondremos que luego de dar a luz a su cría del 2000, dedicó un año a la lactancia y luego ocurrió el destete, seguidamente la madre descansó un año, en 2003 gestó un nuevo ballenato pero sufrió un aborto tardío o la cría murió al poco tiempo de haber nacido (pero madre-cría no fueron registradas por el relevamiento aéreo), en 2004 recuperó energía y concibió nuevamente, y finalmente en 2005 nació otra cría con la que la madre fue reavistada (Fig. S2a y Fig S2b).
- En cambio, si el intervalo de 5 años corresponde a un intervalo de 2 seguido de un intervalo de 3 años ( $2 + 3$ ), el nacimiento que inicia el intervalo resulta en fracaso reproductivo porque el lactante muere (en este caso la muerte del ballenato ocurre luego del relevamiento, porque el mismo sí fue avistado con su madre), y dos años después

ocurre otro nacimiento que resulta exitoso y que no es registrado por el relevamiento (porque ocurrió temprano en la temporada y el par madre-cría migró a los sitios de alimentación antes de la realización del relevamiento, porque ocurrió luego del relevamiento o porque el relevamiento no registró ese par; Fig. S2c). Esta combinación de intervalos no habilita la posibilidad de que ocurran abortos tardíos, porque el ballenato que no sobrevive siempre es registrado por el relevamiento aéreo.



**Fig. S2. Interpretaciones de los intervalos entre pariciones de 5 años en las hembras reproductivas de ballena franca austral.** (a) y (b) son dos escenarios reproductivos posibles si el intervalo de 5 es interpretado como un intervalo de 3 seguido por otro de 2 años (3 + 2). (c) es el único escenario posible si los intervalos de 5 son interpretados como un intervalo de 2 años seguido de uno de 3 (2 + 3). Las interrupciones en las líneas representan la ocurrencia de una falla reproductiva, y el color rojo las etapas que se alteran respecto a un ciclo reproductivo normal.

### Incompatibilidad entre los fracasos provenientes de intervalos de 4 años y de 2 y 5 años

Los fracasos que ocurren en un intervalo de 4 años no son comparables con los decodificados de intervalos de 2 y de 5 años. Los de 4 ocurren durante la concepción o los primeros meses de gestación, y los de 2 y 5 en los últimos meses de la gestación o los primeros meses de la lactancia. Si se los piensa como dos *pruebas* distintas que debe sortear un ballenato para alcanzar el destete (la primera, ser concebido y completar la gestación temprana, y la segunda, superar la gestación tardía y completar la lactancia) los fracasos provenientes de intervalos de 2 años representan *éxitos* para los fracasos provenientes de intervalos de 4 años, ya que todos los fetos que murieron por abortos tardíos o los ballenatos que murieron siendo lactantes pasaron la primera prueba pero no la segunda. Sin embargo, como en los fracasos de 4 el ballenato no alcanza siquiera a *intentar pasar la segunda prueba*, estos no resultan comparables con los fracasos decodificados de intervalos de 2 y de 5 años. Consecuentemente los fracasos decodificados de intervalos de 2 y de 5 años y los decodificados de intervalos de 4 años deben ser tratados en análisis distintos. En este estudio, sólo incluimos en los modelos los fracasos derivados de los intervalos de 2 y 5 años por la relación que éstos guardan con la mortalidad de crías (i.e. todas las crías que mueren en Valdés han pasado la primera prueba).

### Previas del modelo de comportamiento

Parámetros de la matriz de transición:

$$\alpha_{ij} \sim \text{Normal}(0; 4) \quad \forall ij \text{ (media y desvío estándar);}$$

$$\beta_{ij} \sim \text{Normal}(0; 4) \quad \forall ij.$$

Parámetros que regulan la dinámica de z:

$$p_{dec} \sim \text{logit}^{-1}[\text{Normal}(0; 1,5)];$$

$$\kappa_{mc} \sim \text{Normal}(0; 1,5);$$

$$\delta_m \sim \text{Exponencial}(2) \text{ (parámetro tasa o rate);}$$

$$\delta_c \sim \text{Exponencial}(2);$$

$$\lambda_m \sim \text{Exponencial}(3);$$

$$\lambda_c \sim \text{Exponencial}(3).$$

Valor de z inicial, previo al comienzo de cada seguimiento (s):

$$z_{0s} \sim \text{Uniforme}(0; 1) \quad \forall s.$$

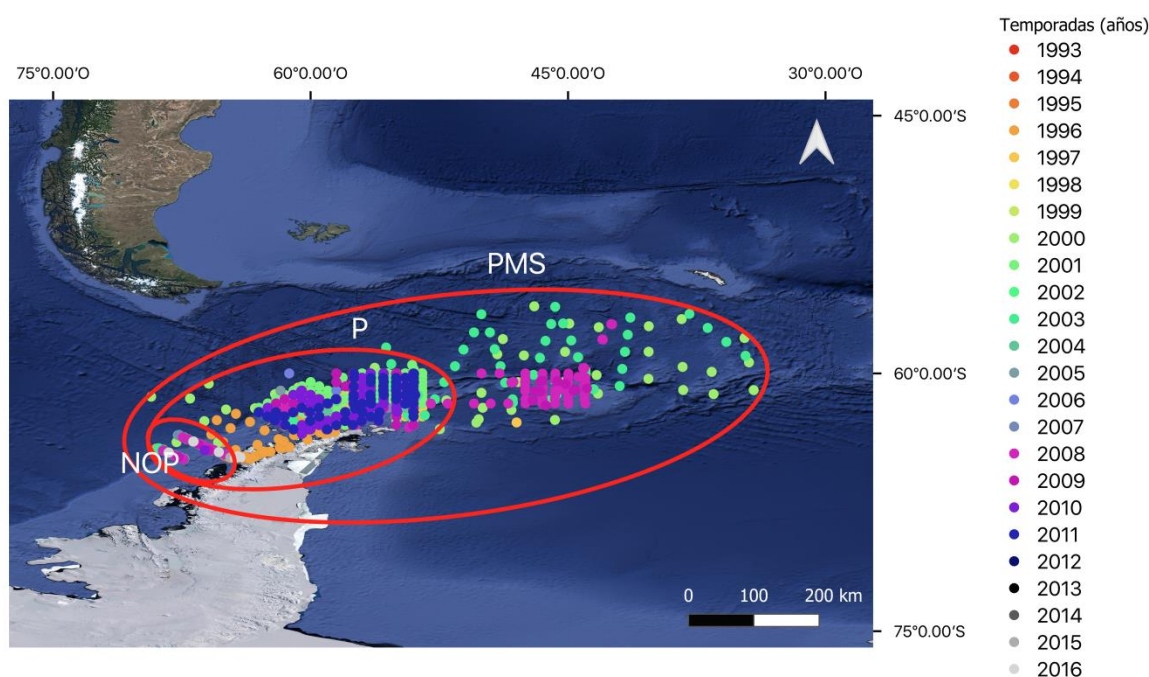
### Modelos de mortalidad y éxito reproductivo: variables ambientales

La densidad de krill antártico (*Euphasia superba*) en las zonas de alimentación de las ballenas francas tiene un registro interrumpido y escaso para el periodo 1995-2019. Los datos para las islas Georgias del Sur, uno de los principales sitios de alimentación de las ballenas de Valdés (Valenzuela et al., 2009), se encuentran disponibles únicamente para los años 1996-2005 y 2007-2016, y otras zonas de alimentación como el Mar Argentino no han sido muestreadas. Resolvimos esta limitación trabajando con la densidad de krill en la Antártida y con las anomalías de temperatura superficial del mar (TSM) en las zonas de alimentación. Estas variables son posibles indicadores de la densidad de krill antártico en los sitios de alimentación (Leaper et al., 2006; Seyboth et al., 2016), ya que se relacionan con la disponibilidad de estos eufásidos en dichas regiones (Hoffman et al., 1998; Atkinson et al., 2001; Trathan et al., 2003; Fach et al., 2006; Fielding et al., 2014).

#### Densidad de krill en la Antártida

Trabajamos con la densidad de krill en el oeste y en el norte de la Península Antártica (incluido el estrecho de Bransfield) y en el mar de Scotia porque son sitios que proveen de krill a las islas Georgias del Sur (Hoffman et al., 1998; Fach et al., 2006; Murphy et al., 2007; no existen registros durante 1993-2019 para el mar de Weddell, otro de los sitios que abastece de krill a las Georgias del Sur; Atkinson et al., 2001; Fach et al., 2006). Tomamos la densidad estandarizada de krill (densidad numérica estandarizada: número de krill postlarval por m<sup>2</sup> estandarizado al método de muestreo; Atkinson et al., 2017) desde 1993 hasta 2016 de la base de datos KRILLBASE (Atkinson et al., 2017). Seleccionamos únicamente los datos tomados en

diciembre, enero y febrero (meses de desove del krill, elegidos por Fach et al. 2006 en sus modelos de transporte) mediante redes de plancton de arrastre vertical (según lo recomendado en el Apéndice I de Atkinson et al. 2008), entre 0 y 1.007 m de profundidad, en sitios ubicados al sur del Frente Polar (rango de distribución normal del krill antártico). Evaluamos la distribución espacial de los sitios de muestreo y la cantidad de datos tomados anualmente, y en función de esto definimos tres variables: 1) densidad de krill en el noroeste de la Península Antártica (NOP; que tiene un registro ininterrumpido pero sólo cuenta con 7 - 30 datos anuales; Fig. S3); 2) densidad de krill en el noroeste y norte de la Península Antártica (P; la región norte no posee datos a partir del 2012); y 3) densidad de krill en el noroeste y norte de la Península Antártica y en el mar de Scotia (PMS; el mar de Scotia fue muestreado sólo en 1997, 2000, 2003, 2008 y 2009; ver “Variaciones interanuales de krill antártico”). Conociendo las limitaciones de los datos (la amplitud de las regiones, la interrupción y heterogeneidad de los muestreos), decidimos explorar el efecto de las tres variables (NOP, P y PMS) sobre la probabilidad de muerte de las crías y la probabilidad de éxito reproductivo de las madres. Resumimos los datos anualmente mediante el promedio de las densidades de krill registradas en cada región cada temporada (asociamos los datos de diciembre al año de enero y febrero).



**Fig. S3. Distribución espacial de los sitios de muestreo de krill en la Península Antártica.** Los elipses indican las regiones (NOP: noroeste de la Península Antártica, P: noroeste y norte de la Península Antártica, y PMS: noroeste y norte de la Península Antártica y mar de Scotia) donde se tomaron los datos de densidad de krill, y los colores distinguen las temporadas de muestreo.

### Temperatura superficial del mar en sitios de alimentación

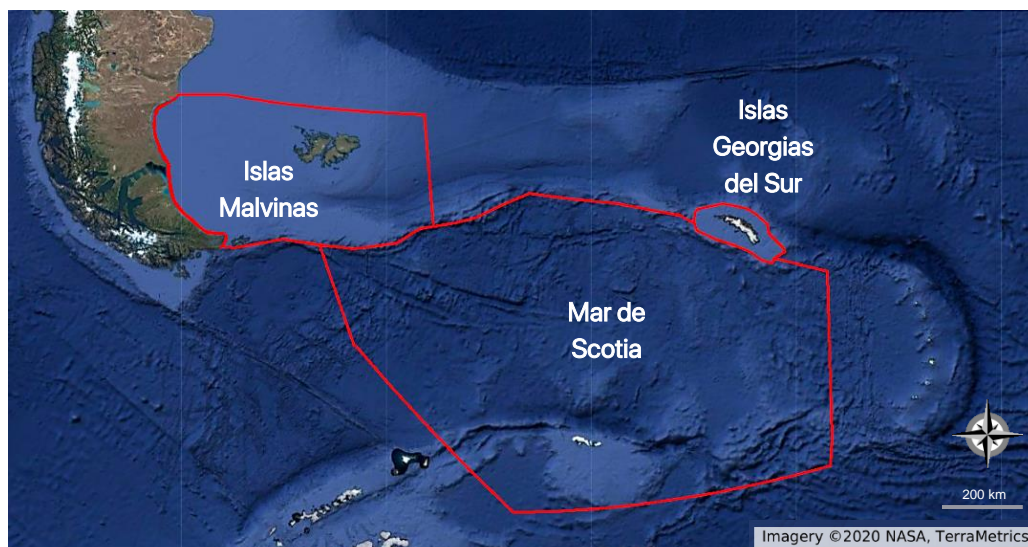
Las ballenas francas se alimentan de krill a partir de los 45 - 50° S (Tormosov et al., 1998). La temperatura superficial del mar (TSM) se relaciona inversamente con la abundancia de

eufásidos en sitios de alimentación como las islas Georgias del Sur (Trathan et al., 2003; Fielding et al., 2014), pudiendo repercutir en el éxito reproductivo de las ballenas francas (Leaper et al., 2006). Estudios de isótopos estables y haplotipos mitocondriales proponen una alta fidelidad materna al sitio de alimentación, y postulan a las islas Georgias del Sur como uno de los principales sitios de alimentación de la población de ballenas francas de Valdés (Valenzuela et al., 2009). Aunque varios artículos han reconfirmado la importancia de este sitio (Zerbini et al., 2016, 2018; Carroll et al., 2020; Kennedy et al., 2020; Jackson et al., 2020) recientes estudios de seguimiento satelital han revelado que el área de alimentación es más amplia, y que inclusive podría llegar hasta la isla Elefante en la Antártida (Zerbini et al., 2016, en preparación). Basados en estos antecedentes, decidimos trabajar con las anomalías anuales de TSM en tres zonas con registros de ballenas francas durante la temporada de alimentación: la región circundante a las islas Malvinas, las costas de las islas Georgias del Sur, y el mar de Scotia (Fig. S4). Calculamos el promedio de las anomalías anuales de cada región individual y de las tres regiones juntas ponderando y no ponderando por su superficie (promedio ponderado y no ponderado) durante tres periodos: 1) febrero, marzo y abril (feb - abr), 2) mayo - abril del siguiente año (may - abr; se asoció al año correspondiente a abril), y 3) octubre - abril del año siguiente (oct - abr; se asoció al año correspondiente a abril). Así, contamos con tres series de anomalías anuales para cada una de las tres regiones y para sus promedios ponderado y no ponderado (**15 variables en total**). Decidimos evaluar el efecto de las anomalías en feb - abr porque su correlación con el éxito reproductivo de las ballenas de Valdés ha sido previamente reportada (Leaper et al., 2006). Por otro lado, decidimos explorar el efecto de las anomalías durante el periodo mayo - abril, porque el *pool* de krill durante los meses de verano puede verse afectado por variables que actúan antes y durante que las ballenas arriben a los sitios de alimentación (i.e. la abundancia de krill en una temporada de alimentación puede verse afectada por variables que actúan desde que termina la temporada de alimentación previa, hasta que termina la de interés; Fielding et al., 2014). Por último, como se estima que el krill antártico arriba a las islas Georgias del Sur aproximadamente en octubre (Fach et al., 2006), decidimos explorar además el efecto de las anomalías durante el período octubre - abril.

Tomamos los datos de TSM de la base de datos diaria de Reynolds et al. (2008), con una resolución de 0,25°, y calculamos las anomalías para cada combinación de región y periodo en Google Earth Engine (Gorelick et al., 2017) de la siguiente manera:

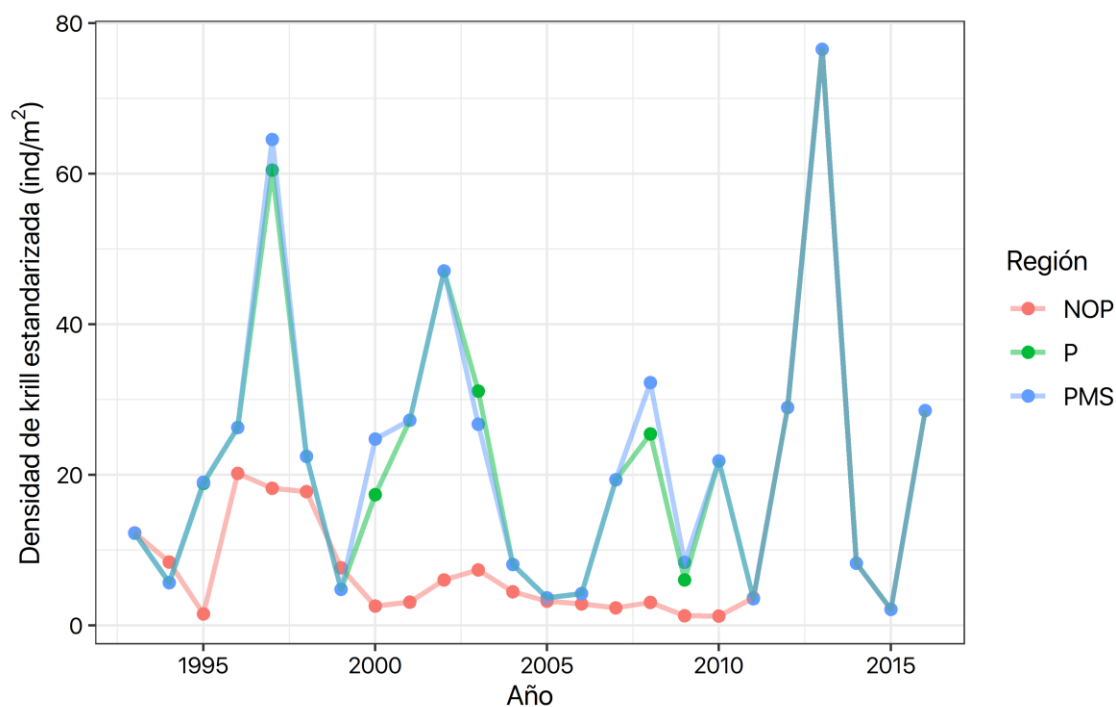
- 1- Calculamos el promedio de TSM para cada periodo de interés (feb - abril, etc.) entre 1983 y 2019 (serie de promedios anuales). Por ejemplo, para la región de las islas Georgias del Sur, filtramos los datos diarios entre febrero y abril y calculamos su promedio en cada año.

- 2- Calculamos la media de dichos promedios entre los años 1983 y 2013 (media de largo plazo).
- 3- A la serie de promedios anuales (1) le restamos la media de largo plazo (2) para expresar los valores como anomalías, y seleccionamos los valores desde 1993 hasta 2019 (ver “Variaciones interanuales de las anomalías de TSM”).



**Fig. S4. Polígonos de anomalías de TSM.** Definimos los polígonos (islas Georgias del Sur, islas Malvinas y mar de Scotia) en función de las zonas de alimentación propuestas para las ballenas francas que se alimentan de krill e información obtenida de seguimiento satelital de individuos.

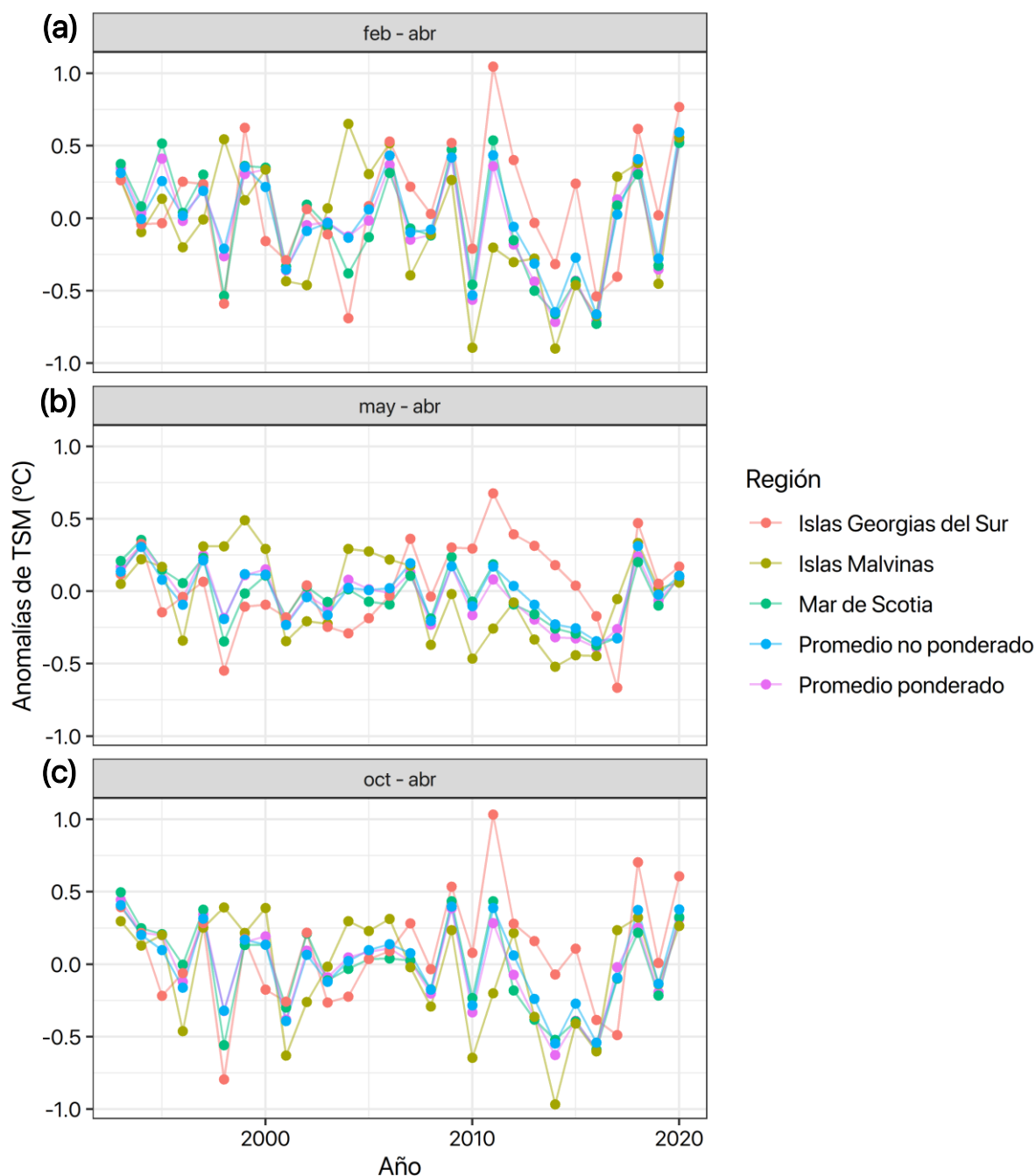
### Variaciones interanuales de krill antártico



**Fig. S5. Variabilidad interanual de la densidad de krill postlarval estandarizada** (densidad del krill estandarizada, ind/m<sup>2</sup>, según un único método de muestreo, un lance RMT8 nocturno de 0 - 200 m el 1 de enero; método de estandarización de Atkinson et al., 2008) en NOP (noroeste de la Península Antártica; rosa), P (noroeste y norte de la Península Antártica; verde) y PMS (noroeste y norte de la Península Antártica y mar de Scotia; celeste).



### Variaciones interanuales de las anomalías de TSM



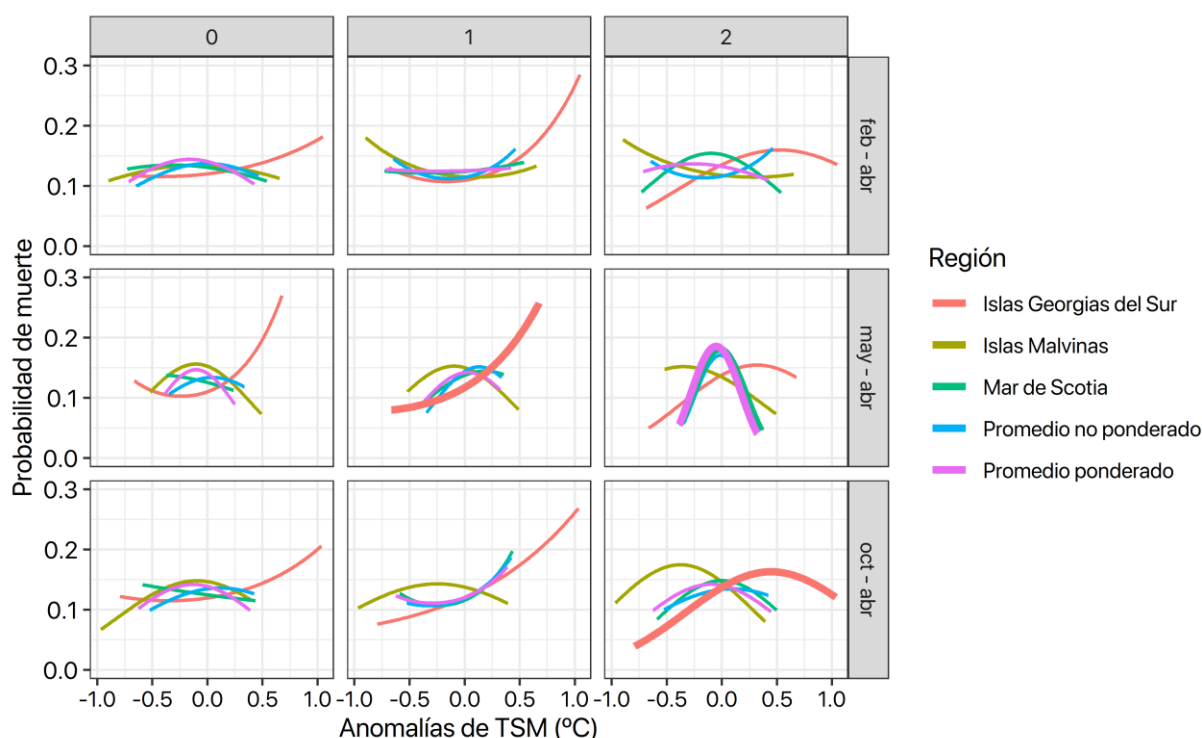
#### Exploración del retraso temporal en el efecto de las variables ambientales

La bibliografía no es clara respecto al retraso temporal con el que las variables densidad de krill y TSM en los sitios de alimentación podrían afectar al reclutamiento de ballenas francas (Leaper et al., 2006; Seyboth et al., 2016). Recurrimos a MLGMs para detectar el *lag* temporal con el que de cada variable podría afectar a la mortalidad y el éxito reproductivo. Evaluamos el efecto de cada variable individualmente (NOP, P, PMS con efecto lineal; e islas Georgias del

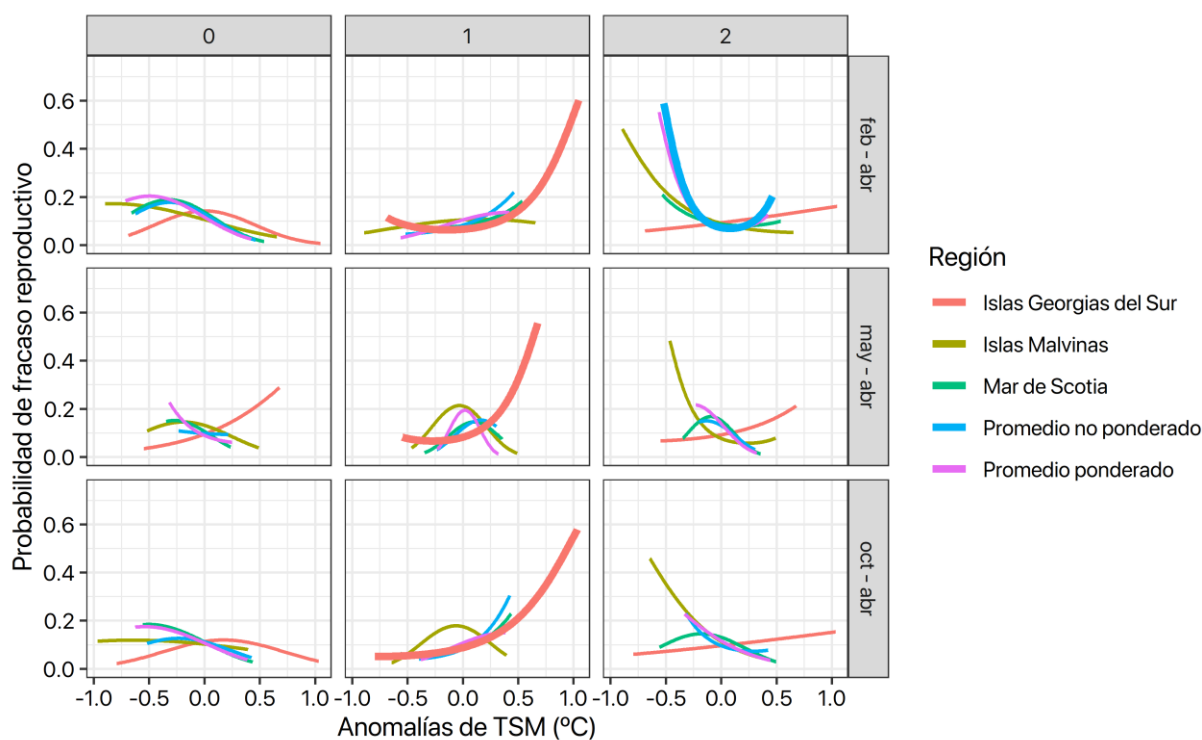
Sur, islas Malvinas, mar de Scotia, Promedio ponderado y Promedio no ponderado con efectos cuadráticos), probando *lags* de 0, 1 y 2 años. Es decir, realizamos 3 modelos por cada variable, 54 modelos en total (45 para las anomalías de TSM y 9 para la densidad de krill). En todos los modelos asumimos una distribución Binomial del número de crías muertas ( $m(x)$ ) o de los fracasos reproductivos, e incluimos la variable año con un efecto aleatorio (para modelar la sobredispersión) y la frecuencia de ataque (FA) como predictora (para analizar si su efecto sobre la mortalidad o el éxito reproductivo cambiaba sustancialmente en presencia de alguna variable). Comparamos los modelos mediante su error absoluto medio (EAM) sobre los datos de entrenamiento (considerando predicciones de efectos fijos), su AICc (corregido por tamaño muestral) y el efecto parcial de la predictora sobre la mortalidad y el éxito reproductivo.

### Anomalías de TSM

Seleccionamos el promedio de las anomalías de TSM en las islas Georgias del Sur en mayo - abril con un *lag* de 1 año porque fue la variable que mostró el mejor ajuste tanto en el modelo de mortalidad como en el de éxito reproductivo. El efecto parcial de esta variable sobre la mortalidad de crías y sobre el éxito reproductivo mostró un patrón semejante en los dos modelos y coincidió con nuestra hipótesis (que existe un efecto negativo de las anomalías sobre la probabilidad de muerte de los ballenatos y el éxito reproductivo de las madres). Los EAMs de los modelos con esta variable fueron 0,062 en el modelo de mortalidad (el tercer error más bajo en comparación con los otros modelos; Fig. S7) y 0,068 en el modelo de éxito reproductivo (error más pequeño en comparación con los otros modelos; Fig. S8). El AICc del modelo de mortalidad con las anomalías de TSM en las islas Georgias del Sur fue de 201,61 que corresponde al tercer menor valor de los 45 modelos de mortalidad probados; y el del modelo de éxito reproductivo fue 77,16 también tercer menor valor de los 45 obtenidos. El efecto de la FA sobre la mortalidad y el éxito reproductivo no cambió sustancialmente en los distintos modelos evaluados. Por último, tanto la región en cuestión (islas Georgias del Sur) como el retraso temporal con el que la variable afecta el éxito reproductivo (y consecuentemente sobre la mortalidad de crías) coinciden con lo reportado por Leaper et al., (2006) en la misma población de ballenas francas.



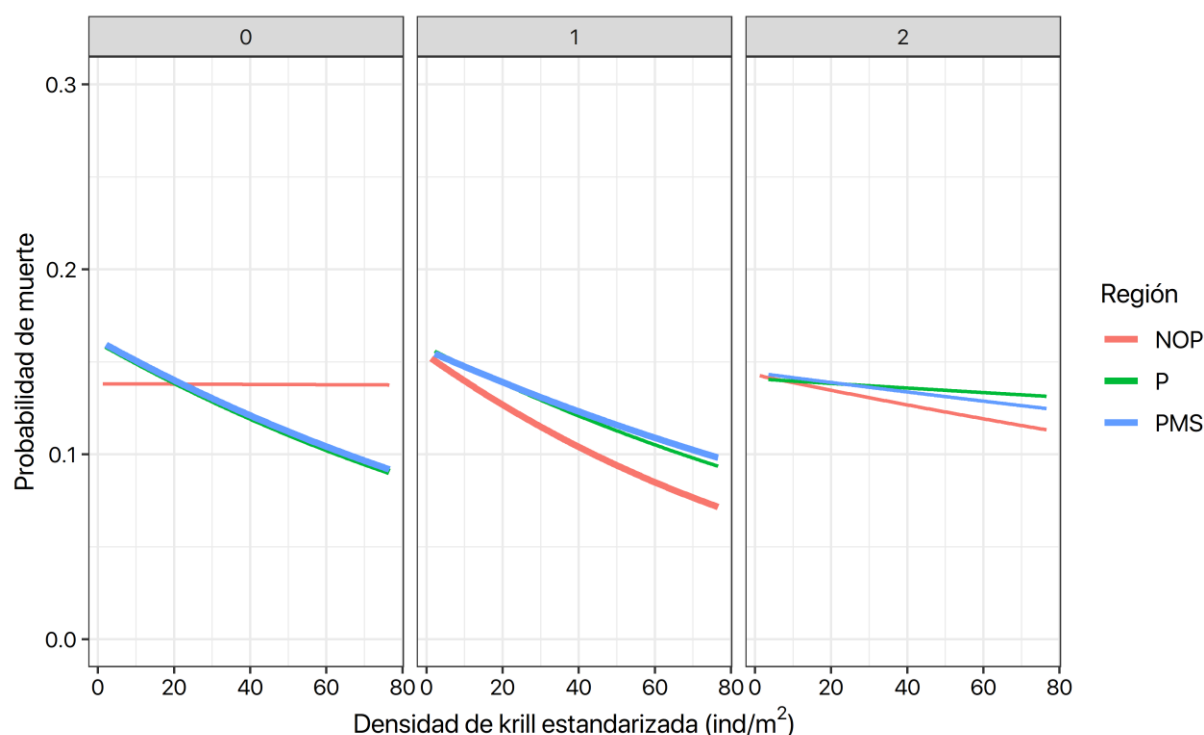
**Fig. S7. Efectos parciales de las anomalías de temperatura superficial del mar (TSM) sobre la probabilidad de muerte de crías de ballena franca austral.** Los colores distinguen las regiones (islas Georgias del Sur, islas Malvinas, mar de Scotia, promedio ponderado y no ponderado de las anteriores), las columnas diferencian los tres retrasos temporales probados (0, 1 y 2 años), y las filas el periodo de tiempo promediado (feb-abril: febrero – abril; may-abr: mayo – abril; y oct-abr: octubre – abril). Las cuatro curvas más gruesas corresponden a los modelos con menor EAM (promedio de anomalías en may-abr con *lag* de 1 año en las islas Georgias del Sur; oct-abr con *lag* de 2 años en las islas Georgias del Sur; y may-abr con *lag* de 2 años en mar de Scotia y Promedio ponderado).



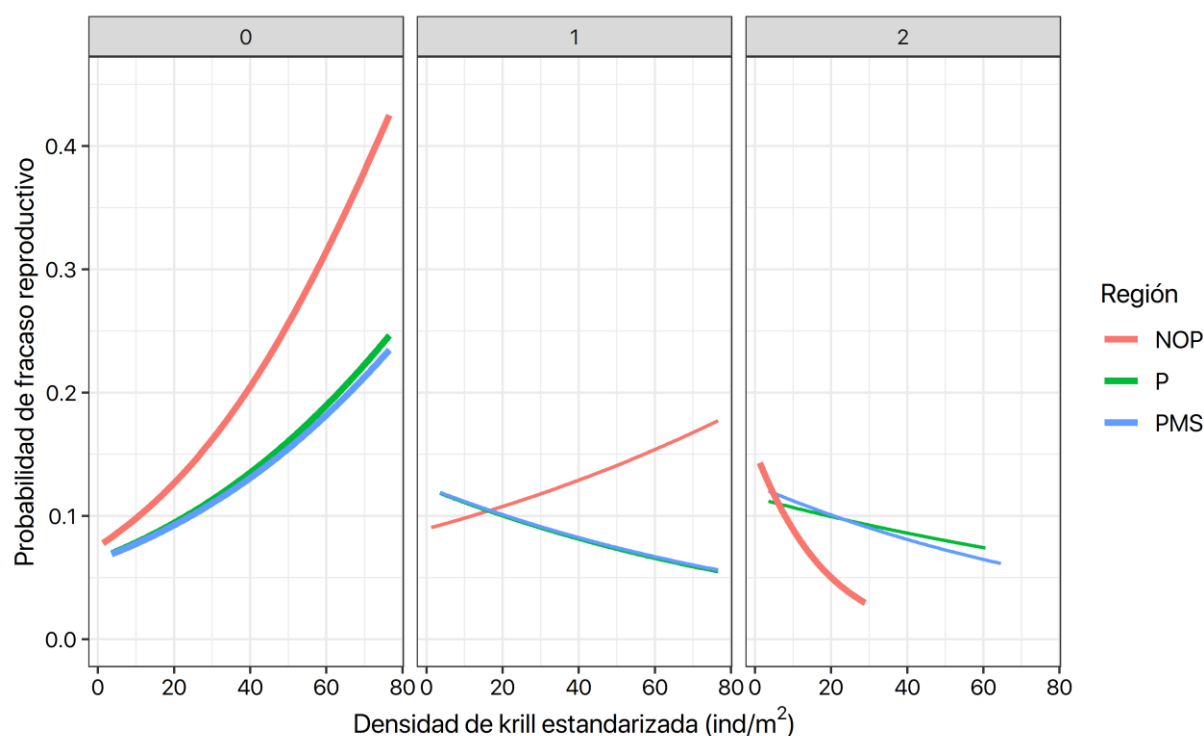
**Fig. S8. Efectos parciales de las anomalías de temperatura superficial del mar (TSM) sobre la probabilidad de fracaso reproductivo.** Los colores distinguen las regiones (islas Georgias del Sur, islas Malvinas, mar de Scotia, promedio ponderado y no ponderado de las anteriores), las columnas diferencian los tres retrasos temporales probados (0, 1 y 2 años), y las filas el periodo de tiempo promediado (feb-abril: febrero – abril; may-abr: mayo – abril; y oct-abr: octubre – abril). Las cuatro curvas más gruesas corresponden a los modelos con menor EAM (promedio de anomalías en feb-abr, may-abr, oct-abr con *lag* de 1 año en las islas Georgias del Sur, y feb-abr con *lag* de 2 años del promedio no ponderado).

### Densidad de krill

Elegimos el promedio de la densidad de krill estandarizada en la Península Antártica con un *lag* de 1 año como variable explicativa para los modelos de mortalidad y de éxito reproductivo. Los efectos parciales de esta variable sobre la probabilidad de muerte y sobre la probabilidad de fracaso reproductivo fueron semejantes entre sí y coherentes con lo esperado (efectos negativos sobre dichas probabilidades). El EAM del modelo de mortalidad con P fue 0,077 (quinto modelo con menor EAM) y el del modelo de éxito reproductivo fue 0,084 (Fig. S9 y Fig. S10). Sin embargo, los EAM no variaron notablemente entre modelos; la diferencia entre el menor y mayor EAM fue 0,002 en los modelos de mortalidad y en los de éxito reproductivo 0,012. El AICc del modelo de mortalidad con P fue 179,68 y el del éxito reproductivo 72,48, pero nuevamente, las diferencias entre modelos fueron pequeñas (siendo la diferencia entre el menor y el mayor AICCs igual a 1,33 en los modelos de mortalidad, y 2,25 en los de éxito reproductivo). El efecto parcial de la FA sobre la mortalidad de crías y el éxito reproductivo no cambió sustancialmente en presencia de las distintas variables de krill. Nos decidimos por la densidad de krill en la Península Antártica no sólo por sus efectos parciales sobre la mortalidad y el éxito reproductivo, sino también porque es la región que más se asemeja a las empleadas por Fach et al., (2006) en sus modelos de transporte de krill desde la Antártida hacia las islas Georgias del Sur.



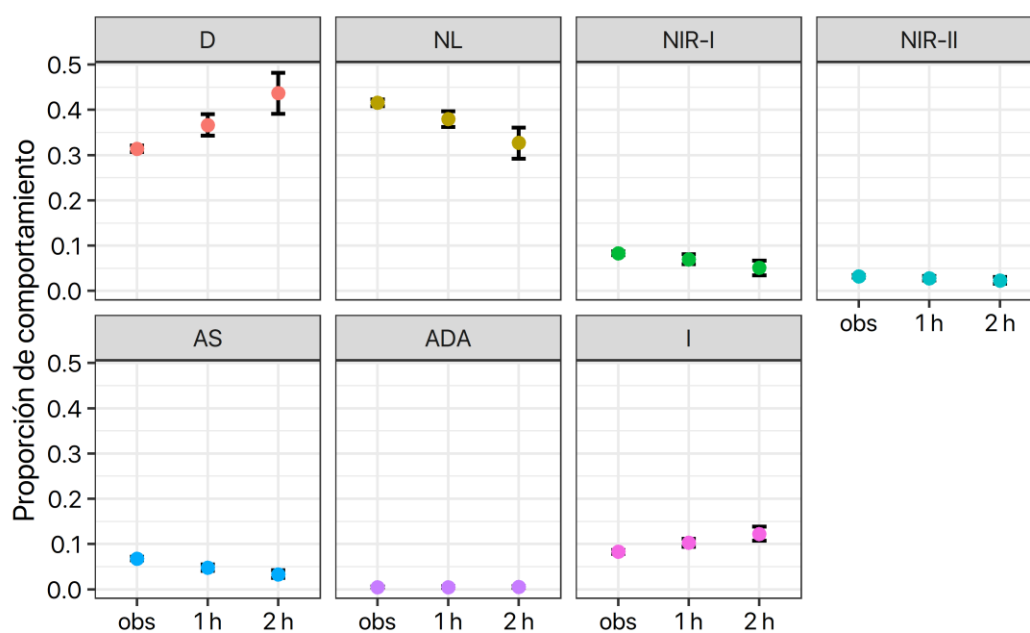
**Fig. S9. Efectos parciales de las densidades de krill en la Antártida en la probabilidad de muerte de los ballenatos.** Los colores distinguen las regiones (NOP: noroeste de la Península Antártica, P: noroeste y norte de la Península Antártica, y PMS: noroeste y norte de la Península Antártica y en el mar de Scotia) y las columnas diferencian los tres retrasos temporales probados (0, 1 y 2 años). Las cuatro curvas más gruesas corresponden a los cuatro modelos con menor EAM (PMS y P con *lag* de 0 años; y NOP y PMS con *lag* de 1 año).



**Fig. S10. Efectos parciales de las densidades de krill en la Antártida en la probabilidad de fracaso reproductivo.** Los colores distinguen las regiones (NOP: noroeste de la Península Antártica, P: noroeste y norte de la Península Antártica, y PMS: noroeste y norte de la Península Antártica y en el mar de Scotia) y las columnas diferencian los tres retrasos temporales probados (0, 1 y 2 años). Las cuatro curvas más gruesas corresponden a los cuatro modelos con menor EAM (NOP, P y PMS con *lag* de 0 años, y NOP con un *lag* de 2 años).

Por último, realizamos una correlación cruzada para identificar posibles correlaciones entre las variables y evitar sobreparametrizaciones en los modelos. No hallamos evidencias suficientes para suponer correlación entre las mismas.

#### Proporciones de comportamiento observadas y en ausencia de ataques



**Fig. S11. Probabilidad estimada de observar cada comportamiento marginal al ataque (obs; modelo de la media) y en escenarios de 1 y 2 h sin ataques.** Las barras indican los IMD del 95 %. Abreviaturas: D: descanso; NL: natación lenta; NIR-I: natación a velocidad intermedia-rápida - I; NIR-II: natación a velocidad intermedia-rápida - II; AS: actividad superficial; ADA: actividad debajo del agua; I: indeterminado.

## Tablas

**Tabla S1. Resumen del Análisis de la Devianza para el modelo de presión de ataque (PA) en función de madre-cría, golfo y año.**

Factor	Valor $\chi^2$ de la razón de verosimilitud	Grados de libertad	<i>p</i> - valor
madre - cría	408,70	1	< 0,01
año	130,8	14	< 0,01
golfo	20,47	1	< 0,01
madre - cría × año	69,64	14	< 0,01
madre - cría × golfo	1,22	1	0,27
año × golfo	76,51	14	< 0,01
madre - cría × año × golfo	19,19	14	0,16

**Tabla S2. Presión de ataque (PA) mediana estimada para la madre y para la cría, por golfo (GN: Golfo Nuevo, GSJ: Golfo San José) y en años de alta y baja mortalidad (Alta y Baja), y su intervalo de confianza del 95 %.**

Madre - cría	Golfo	Año de alta o baja mortalidad	PA mediana estimada	Límite inferior IC 95 %	Límite superior IC 95 %
Madre	GN	Alta	1,99	1,13	4,6
Madre	GN	Baja	0,93	0,34	3,25
Madre	GSJ	Alta	1,73	0,31	4,75
Madre	GSJ	Baja	0,89	0,45	1,68
Cría	GN	Alta	5,07	2,85	11,89
Cría	GN	Baja	3,71	2,36	7,9
Cría	GSJ	Alta	4,18	0,14	7,31
Cría	GSJ	Baja	3,86	0,42	5,67

**Tabla S3. Resumen del Análisis de la Devianza para el modelo de frecuencia de ataque (FA) en función de golfo y año.**

Factor	Valor $\chi^2$ de la diferencia de devianzas	Grados de libertad	<i>p</i> - valor
golfo	38,3	15	< 0,01
año	80,72	28	< 0,01
golfo × año	30,46	14	< 0,01

**Tabla S4. Frecuencia de ataque (FA) mediana estimada para cada golfo (GN: Golfo Nuevo, GSJ: Golfo San José) y en años de alta y baja mortalidad (Alta y Baja), y su intervalo de confianza del 95 %.**

Golfo	Año de alta o baja mortalidad	FA mediana estimada	Límite inferior IC 95 %	Límite superior IC 95 %
GN	Alta	0,25	0,17	0,43
GN	Baja	0,17	0,12	0,29
GSJ	Alta	0,2	0,08	0,3
GSJ	Baja	0,16	0,07	0,26

Tabla S5. Resumen de la distribución posterior de los parámetros que regulan la dinámica de la variable latente  $z$ . MAP = *Maximum a posteriori*; IMD superior e inferior corresponden a los límites del Intervalo de Mayor Densidad del 95 %.

Parámetro	MAP	Media	Mediana	IMD inferior	IMD superior
$p_{dec}$	0,03	0,02	0,02	0,02	0,03
$\kappa_{mc}$	-3,06	-3,14	-3,11	-3,82	-2,5
$\delta_m$	0,05	0,5	0,39	$-3,82^{-5}$	1,417
$\delta_c$	0,68	0,78	0,72	$3,48^{-3}$	1,65
$\lambda_m$	0,01	0,13	0,1	$8,83^{-6}$	0,33
$\lambda_c$	0,13	0,13	0,131	$2,57^{-4}$	0,27

Tabla S6. Resumen del Análisis de la Devianza para el modelo de la proporción de crías muertas en función del mes y del año (o temporada reproductiva).

Factor	Valor $\chi^2$ de la razón de verosimilitud	Grados de libertad	$p$ - valor
mes	773,37	7	< 0,01
mes $\times$ año	294,27	128	< 0,01

Tabla S7. Resumen del Análisis de la Devianza para el modelo de la proporción de crías muertas en función del mes y de los años de alta y baja mortalidad (AltaBaja).

Factor	Valor $\chi^2$ de la razón de verosimilitud	Grados de libertad	$p$ - valor
mes	773,37	7	< 0,01
mes $\times$ AltaBaja	63,35	8	< 0,01

Tabla S8. Resumen del Análisis de la Devianza para el modelo de la proporción de crías muertas en función del mes y de los años de alta mortalidad.

Factor	Valor $\chi^2$ de la razón de verosimilitud	Grados de libertad	$p$ - valor
mes	600,9	7	< 0,01
mes $\times$ añoAlta	185,09	64	< 0,01

Tabla S9. Resumen del Análisis de la Devianza para el modelo de la proporción de crías muertas en función del mes y de los años de baja mortalidad.

Factor	Valor $\chi^2$ de la razón de verosimilitud	Grados de libertad	$p$ - valor
mes	235,74	7	< 0,01
mes $\times$ añoBaja	45,84	56	0,83

**Tabla S10. Resumen del modelo II.** El modelo fue ajustado con predictoras estandarizadas (Anomalías TSM: anomalías de TSM en las islas Georgias del Sur; FA: frecuencia de ataque; y krill: densidad de krill estandarizada en el noroeste y norte de la Península Antártica) para que la magnitud de su efecto sea comparable entre sí.

Parámetro	Estimación	Desvío estándar	Valor Z	p-valor
<i>intercept</i>	-1,65	0,17	-9,51	< 0,01
Anomalías TSM	1,47	0,46	3,22	< 0,01
Anomalías TSM <sup>2</sup>	2,74	1,15	2,38	0,02
FA	0,37	0,13	2,77	< 0,01
krill	0,25	0,2	1,25	0,21

**Tabla S11. Resumen del modelo III.** El modelo fue ajustado con predictoras estandarizadas (Anomalías TSM: anomalías de TSM en las islas Georgias del Sur; FA: frecuencia de ataque; y krill: densidad de krill estandarizada en el noroeste y norte de la Península Antártica) para que la magnitud de su efecto sea comparable entre sí.

Parámetro	Estimación	Desvío estándar	Valor Z	p-valor
<i>intercept</i>	-1,68	0,22	-7,69	< 0,01
Anomalías TSM	0,86	0,58	1,48	0,14
Anomalías TSM <sup>2</sup>	2,85	1,48	1,93	0,05
FA	0,08	0,17	0,44	0,66
krill	-0,11	0,25	-0,45	0,65

## BIBLIOGRAFÍA DEL ANEXO

Atkinson, A., Hill, S. L., Pakhomov, E. A., Siegel, V., Anadon, R., Chiba, S.,...Ward, P. (2017). KRILLBASE: a circumpolar database of Antarctic krill and salp numerical densities, 1926–2016. *Earth System Science Data*, 9(1), 193-210.

Atkinson, A., Siegel, V., Pakhomov, E. A., Rothery, P., Loeb, V., Ross, R. M.,...Fleming, A. H. (2008). Oceanic circumpolar habitats of Antarctic krill. *Marine Ecology Progress Series*, 362, 1-23.

Atkinson, A., Whitehouse, M. J., Priddle, J., Cripps, G. C., Ward, P., y Brandon, M. A. (2001). South Georgia, Antarctica: a productive, cold water, pelagic ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 216, 279-308.

Carroll, E. L., Ott, P. H., McMillan, L. F., Galletti Vernazzani, B., Neveceralova, P., Vermeulen, E.,...Jackson, J. A. (2020). Genetic Diversity and Connectivity of Southern Right Whales (*Eubalaena australis*) Found in the Brazil and Chile–Peru Wintering Grounds and the South Georgia (Islas Georgias del Sur) Feeding Ground. *Journal of Heredity*, 111(3), 263-276.

Fach, B. A., y Klinck, J. M. (2006). Transport of Antarctic krill (*Euphausia superba*) across the Scotia Sea. Part I: Circulation and particle tracking simulations. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 53(6), 987-1010.

Fielding, S., Watkins, J. L., Trathan, P. N., Enderlein, P., Waluda, C. M., Stowasser, G.,...Murphy, E. J. (2014). Interannual variability in Antarctic krill (*Euphausia superba*) density at South Georgia, Southern Ocean: 1997–2013. *ICES Journal of Marine Science*, 71(9), 2578-2588.



Gorelick, N., Hancher, M., Dixon, M., Ilyushchenko, S., Thau, D., y Moore, R. (2017). Google Earth Engine: Planetary-scale geospatial analysis for everyone. *Remote sensing of Environment*, 202, 18-27.).

Hofmann, E. E., Klinck, J. M., Locarnini, R. A., Fach, B., y Murphy, E. (1998). Krill transport in the Scotia Sea and environs. *Antarctic Science*, 10(4), 406-415.

Jackson, J. A., Kennedy, A., Moore, M., Andriolo, A., Bamford, C. C., Calderan, S.,...Carroll, E. L. (2020). Have whales returned to a historical hotspot of industrial whaling? The pattern of southern right whale *Eubalaena australis* recovery at South Georgia. *Endangered Species Research*, 43, 323-339.

Kennedy, A. S., Carroll, E. L., Baker, C. S., Bassoi, M., Danielle Buss, D., Collins, M. A.,...Jackson, J. (2020). Whales return to the epicentre of whaling? Preliminary results from the 2020 cetacean survey at South Georgia (Islas Georgias del Sur) (Documento de la Comisión Ballenera Internacional SC/68B/CMP/22). Recuperado de <https://iwc.int/home>

Leaper, R., Cooke, J., Trathan, P., Reid, K., Rowntree, V., y Payne, R. (2006). Global climate drives southern right whale (*Eubalaena australis*) population dynamics. *Biology Letters*, 2(2), 289-292.

Murphy, E. J., Watkins, J. L., Trathan, P. N., Reid, K., Meredith, M. P., Thorpe, S. E.,...Fleming, A. H. (2007). Spatial and temporal operation of the Scotia Sea ecosystem: a review of large-scale links in a krill centred food web. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1477), 113-148.

Reynolds, R. W., y Banzon, V. F. (2008). NOAA Optimum Interpolation 1/4 Degree Daily Sea Surface Temperature (OISST) Analysis, Version 2. *NOAA National Centers for Environmental Information*, 10.

Seyboth, E., Groch, K. R., Dalla Rosa, L., Reid, K., Flores, P. A., y Secchi, E. R. (2016). Southern right whale (*Eubalaena australis*) reproductive success is influenced by krill (*Euphausia superba*) density and climate. *Scientific reports*, 6, 28205.

Tormosov, D. D., Mikhaliev, Y. A., Best, P. B., Zemsky, V. A., Sekiguchi, K., y Brownell Jr, R. L. (1998). Soviet catches of southern right whales *Eubalaena australis*, 1951–1971. Biological data and conservation implications. *Biological Conservation*, 86(2), 185-197.

Trathan, P. N., Brierley, A. S., Brandon, M. A., Bone, D. G., Goss, C., Grant, S. A.,... Watkins, J. L. (2003). Oceanographic variability and changes in Antarctic krill (*Euphausia superba*) abundance at South Georgia. *Fisheries oceanography*, 12(6), 569-583.

Valenzuela, L. O., Sironi, M., Rowntree, V. J., y Seger, J. (2009). Isotopic and genetic evidence for culturally inherited site fidelity to feeding grounds in southern right whales (*Eubalaena australis*). *Molecular Ecology*, 18(5), 782-791.

Zerbini, A. N., Fernandez Ajó, A. F., Andriolo, A., Clapham, P. J., Crespo, E. A., González, R.,...Sironi, M., et al. (2018). Satellite tracking of southern right whales (*Eubalaena australis*) from Golfo San Matías, Rio Negro Province, Argentina (Documento de la Comisión Ballenera Internacional SC/67b/CMP17). Recuperado de <https://iwc.int/home>

Zerbini, A. N., Rosenbaum, H., Mendez, M., Sucunza, F., Andriolo, A., Harris, G.,... Ajó, A. (2016). Tracking southern right whales through the southwest Atlantic: an update on movements, migratory routes and feeding grounds (Documento de la Comisión Ballenera Internacional SC/66b/BRG26). Recuperado de <https://iwc.int/home>