



Universidad Veracruzana

Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías (ICIMAP)

Campus Veracruz

Programa de Doctorado en Ecología y Pesquerías

**Patrón de residencia y sexo como factores determinantes de la  
dinámica poblacional de los tursiones (*Tursiops truncatus*) en las  
aguas costeras de Alvarado, Veracruz**

**Tesis**

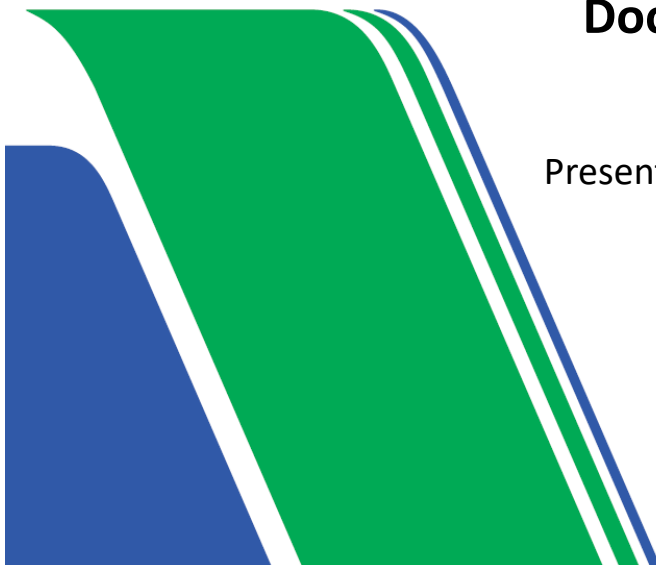
que para obtener el grado de:

**Doctor en Ecología y Pesquerías**

Presenta: **Esp., M.E.P. Jaime Bolaños Jiménez**

**28 de enero de 2022**

“Lis de Veracruz: Arte, Ciencia, Luz”





**Universidad Veracruzana**

Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías (ICIMAP)

Campus Veracruz

Programa de Doctorado en Ecología y Pesquerías

**Patrón de residencia y sexo como factores determinantes de la  
dinámica poblacional de los tursiones (*Tursiops truncatus*) en las  
aguas costeras de Alvarado, Veracruz**

**Tesis**

que para obtener el grado de

**Doctor en Ecología y Pesquerías**

Presenta: **Esp., M.E.P. Jaime Bolaños Jiménez**

**COMITÉ TUTORAL**

**Director de Tesis**

Dr. Eduardo Morteo Ortiz

**Asesores**

Dr. Javier Bello Pineda

Dr. Christian A. Delfín Alfonso

Dr. Pedro Fruet

Dr. Eduardo Secchi

**28 de enero de 2022**

“Lis de Veracruz: Arte, Ciencia, Luz”





Universidad Veracruzana  
Dirección General de Investigaciones  
Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías

**M. E. P. JAIME BOLAÑOZ JIMÉNEZ**  
**ESTUDIANTE DEL DOCTORADO EN ECOLOGÍA Y PESQUERÍAS**  
**UNIVERSIDAD VERACRUZANA**  
**P R E S E N T E**

**INSTITUTO DE  
CIENCIAS  
MARINAS Y  
PESQUERÍAS,  
U.V.**

Calle Hidalgo No.  
817  
Colonia Río Jamapa,  
C P 94290,  
Boca del Río,  
Veracruz,  
México

**Teléfonos**  
(229) 956 70 70  
956 72 27

**COORDINACION  
DE POSGRADO EN  
ECOLOGÍA Y  
PESQUERIAS, U.V.**

Mar Mediterráneo  
No. 314  
Fracc. Costa Verde  
CP 94294  
Boca del Río,  
Veracruz,  
México

**Teléfono**  
(229) 202 28 28

Habiendo sido debidamente revisado y aceptado el trabajo escrito de su tesis denominada "Patrón de residencia y sexo como factores determinantes de la dinámica poblacional de los tursiones (*Tursiops truncatus*) en las aguas costeras de Alvarado, Veracruz", y habiendo conseguido los votos necesarios por parte de su comité tutorial coincidiendo en cuanto a que tanto el contenido, como el formato de este trabajo es satisfactorio como prueba escrita para sustentar su examen final de posgrado de DOCTOR EN ECOLOGÍA Y PESQUERÍAS se le autoriza a usted presentar la versión electrónica final de su trabajo.

Sin otro particular, me es grato reiterarle la seguridad de mi más distinguida consideración.

**ATENTAMENTE**  
**"LIS DE VERACRUZ: ARTE, CIENCIA, LUZ**  
**Boca del Río, Ver. noviembre 10 del 2021**

**Dr. Javier Bello Pineda**  
**Director**

INSTITUTO DE  
CIENCIAS MARINAS  
Y PESQUERIAS  
BOCA DEL RIO, VER.



UNIVERSIDAD VERACRUZANA  
COORDINACION DEL  
POSGRADO EN  
ECOLOGIA Y PESQUERIAS



Foto: Jaime Bolaños Jiménez

***Háblame del mar, marinero.  
Dime si es verdad  
lo que dicen de él.  
Desde mi ventana  
no puedo yo verlo.  
Desde mi ventana  
el mar no se ve.***

***Háblame del mar, marinero.  
Cuéntame que sientes  
allí, junto a él.  
Desde mi ventana  
no puedo saberlo,  
desde mi ventana  
el mar no se ve.***

***del poema de Rafael Alberti  
(en versión de Pepa Flores)***

## **Dedicatoria**

*Esta grata navegación que hoy llega a buen puerto  
está dedicada a mi esposa, Auristela,  
a mis hijos Alex, Jimmy y Henry Daniel (Q.E.P.D.) y  
a mis nietos favoritos:  
Aleannys, Thiago y Mia Isabella:*

*Los amo, ustedes son mi mayor inspiración*

## **Agradecimientos**

Mis mayores agradecimientos al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el otorgamiento de la beca 291197/CVU636908 que me permitió llegar a este puerto, así como por el financiamiento al proyecto 221750 al LabMMar que permitió el trabajo de campo.

A mi comité, integrado por los Doctores Eduardo Morteo, Javier Bello, Christian Delfín, Pedro Fruet y Eduardo Secchi. Su asesoría, pero sobre todo su amistad, han sido invaluable y les estoy profundamente agradecido. Al ICIMAP y al LabMMar por el apoyo institucional y financiero para mis estancias de investigación y demás actividades académicas planteadas.

A los coordinadores de Postgrado Cesar Meiners, Héctor Perales y Mark Marín y a su asistente, Sra. Andrea Negrón Guerrero, por su dedicación y diligencia para la siempre oportuna atención a mis diligencias y trámites. A los directores del ICIMAP Lourdes Jiménez y Javier Bello por su apoyo y amistad. A todos los miembros de la comunidad del ICIMAP, quienes siempre me trataron con gentil deferencia y me hicieron sentir como un “residente”. A todos los estudiantes e investigadores del LabMMar, “residentes”, “visitantes” y “transitorios”, que participaron en las labores de campo y gabinete que me permitieron contar con “mis datos”. A nuestros lancheros Roberto “Pelón” Tiburcio, Jesús “Chucho” Tiburcio y Erick Tiburcio, quienes siempre nos proporcionaron navegaciones confortables y nos regresaron sanos y salvos al muelle de Alvarado.

A mis compañeros del postgrado y encuentros sociales Altagracia, Lourdes, Angel y Saraí, Robert y Piedad, Germán y Gaby, Javier y Reyna, César y Gloria, Ernest y Citlalli. Gracias por “reclutarme” a sus respectivos cardúmenes.

A Fernando Trujillo (Fundación Omacha, Colombia), Pedro Sánchez Palomino (Universidad Nacional de Colombia), Manuel Cach y Manuel Mendoza Carranza (ECOSUR, México), por haberme dedicado su tiempo como tutores de pasantía de investigación.

A los siguientes colegas y amigos, quienes me apoyaron con requerimientos específicos, referencias, orientaciones y opiniones para mejorar mi trabajo y conocimientos: Paul Conn,

Alberto Delgado-Estrella, Martina Duras, Dagmar Fertl, Tim Gerrodette, Aimee R. Lang, Carlos Lira, Cecilia Passadore, Grgur Pleslić, Kate Sprogis, Gaby de Tezanos-Pinto, Randy Reeves, Nathalie Ward y Randy Wells.

La Sub-Delegación de la CONAPESCA en Veracruz muy gentilmente proporcionó acceso a sus bases de datos de capturas pesqueras y permisos de embarcaciones para el período de estudio.

Mis mayores agradecimientos a Auristela, mi esposa; a mis hijos Alex y Jimmy, a mis nietos Aleannys, Thiago y Mía Isabella, así como a mis padres y hermanos por ser ese faro que siempre me guía a puerto seguro.

## Estructura del documento

La presente tesis se encuentra estructurada en cuatro capítulos que llevan una secuencia lógica relacionada con el orden de los objetivos específicos planteados, tal como se describe a continuación:

**Capítulo I.** Se efectúa el planteamiento del problema de investigación, mediante una revisión bibliográfica de los antecedentes y del estado del arte del conocimiento de la especie y de las condiciones ambientales e interacciones entre pesquerías y tursiones en la región sur-occidental del golfo de México, enfocándose en el planteamiento de soluciones integrales mediante el abordaje del problema según el marco conceptual de la Teoría General de Sistemas (von Bertalanffy, 1976) y la Teoría de los Sistemas Complejos (García, 1986; ver también Pickett et al., 2005).

**Capítulo II.** Este capítulo se encuentra desarrollado en el formato de la revista **Frontiers in Marine Science** y allí se da cumplimiento al objetivo particular I acerca de la posible existencia de diferencias en los parámetros poblacionales de los tursiones según el patrón de residencia, utilizando un marco metodológico novedoso y demostrando cuantitativamente la existencia de una comunidad núcleo en un ecosistema de aguas abiertas.

**Capítulo III.** Capítulo con el formato de la revista **Marine Mammal Science**, en el cual se da cumplimiento al objetivo particular número 2 acerca de la posible existencia de diferencias en los parámetros poblacionales de los tursiones según el sexo de los individuos.

**Capítulo IV. Conclusión General.** Se presenta la conclusión general del estudio.

**Anexos.** Se incluyen en su formato original, en idioma inglés, copias de los artículos publicados.



# Índice de contenido

Dedicatoria.....	v
Agradecimientos.....	vi
Estructura del documento.....	viii
Índice de contenido.....	ix
Índice de tablas.....	xii
Índice de figuras.....	xiii
Resumen.....	xiv
<b>Capítulo I. Planteamiento del problema.....</b>	<b>1</b>
1. Introducción.....	2
2. Marco teórico.....	3
2.1. El tursión.....	3
2.2. Las aguas costeras de Alvarado.....	4
2.3. La pesca artesanal en el puerto de Alvarado.....	8
2.4. Los tursiones de las aguas costeras de Alvarado.....	9
3. Abordaje del problema.....	12
4. Preguntas de investigación e hipótesis.....	13
5. Objetivos.....	15
5.1. Objetivo general.....	15
5.2. Objetivos particulares.....	15
6. Literatura citada.....	16
<b>Capítulo II. La dinámica poblacional confirma la existencia de una comunidad núcleo del tursión (<i>Tursiops truncatus</i>) en aguas abiertas del suroeste del golfo de México (Con formato de la revista <i>Frontiers in Marine Science</i>).....</b>	<b>23</b>
1. Introducción.....	24
2. Material y Métodos.....	28
2.1. Zona de estudio.....	28
2.2. Protocolo de muestreo.....	29
2.3. Foto-identificación.....	30
2.4. Tasa de marcados.....	30
2.5. Determinación del patrón de residencia.....	31
2.6. Parámetros poblacionales.....	32
2.7. Cumplimiento de las asunciones del modelo y estimaciones de los parámetros.....	34
3. Resultados.....	34
3.1. Esfuerzo.....	34
3.2. Agrupamiento de los individuos.....	35

3.3.	Curvas de descubrimiento.....	36
3.4.	Pruebas de bondad del ajuste y selección del mejor modelo.....	40
3.5.	Parámetros poblacionales.....	38
3.6.	Sobrevivencia aparente y reclutamiento.....	38
3.7.	Abundancia.....	42
3.8.	Población cerrada y comunidad núcleo.....	42
4.	Discusión.....	43
5.	Literatura citada.....	50
Anexo 2.1.	Definición de términos.....	58
Anexo 2.2.	Gráfico de residuos estudentizados.....	61
Anexo 2.3.	Arreglo matricial resumido (m-array).....	62
<b>Capítulo III. La estructura de sexos como factor determinante de la dinámica poblacional de los tursiones de las aguas costeras de Alvarado, Veracruz, suroeste del golfo de México (con formato de la revista Marine Mammal Science).....</b>		<b>66</b>
1.	Introducción.....	67
2.	Material y métodos.....	70
2.1.	Zona de estudio.....	72
2.2.	Protocolo de muestreo.....	73
2.3.	Foto-identificación y determinación del sexo de los individuos.....	74
2.4.	Modelado de las estimaciones poblacionales.....	76
2.5.	Bondad del ajuste y selección de los modelos .....	77
2.6.	Tasa de marcados.....	78
3.	Resultados.....	80
3.1.	Esfuerzo.....	80
3.2.	Curva de descubrimiento y número de recapturas.....	82
3.3.	Pruebas de bondad del ajuste y selección de los mejores modelos.....	83
3.4.	Estimaciones de parámetros.....	84
3.4.1.	Probabilidades de captura y supervivencia.....	84
3.4.2.	Reclutamiento.....	85
3.4.3.	Abundancias por temporada.....	87
4.	Discusión.....	88
4.1.	Tasa de descubrimiento y probabilidades de captura.....	90
4.2.	Sobrevivencia.....	90
4.3.	Reclutamiento.....	92
4.4.	Abundancia.....	93
4.5.	Conclusión.....	95
5.	Literatura citada.....	97
Anexo 3.1.	Consideraciones para las estimaciones del tamaño del grupo y tasa de marcados.....	111

Anexo 3.2. Gráfico de caja y bigotes de las probabilidades de captura.....	112
Anexo 3.3. Gráfico de residuales de abundancias.....	113
Anexo 3.4. Arreglo matricial resumido de los historiales de captura de los tursiones de las aguas costeras del Sistema Lagunar de Alvarado, Veracruz, según la estructura de sexos .....	114
<b>Capítulo IV. Conclusión General</b> .....	115
Anexo 4. Transcripción de artículo en la revista <i>Frontiers in Marine Science</i> .....	118
Anexo 5. Transcripción de artículo en la revista <i>Marine Mammal Science</i> .....	133

## Índice de tablas

	Pág.
<b>Capítulo 2.</b>	
Tabla 2.1. Resumen del esfuerzo de estudio y foto-identificación de tursiones en las aguas costeras del Sistema Lagunar de Alvarado, Veracruz, suroeste del golfo de México.....	36
Tabla 2.2. Conjunto de modelos candidatos dispuestos en orden ascendente por AICc para el análisis poblacional del tursión en las aguas costeras del Sistema Lagunar de Alvarado, Veracruz, suroeste del golfo de México, entre 2006-2010.....	40
Tabla 2.3. Reclutamiento de la superpoblación del tursión en las aguas costeras del Sistema Lagunar de Alvarado, suroeste del golfo de México, 2006-2010.....	42
<b>Capítulo 3</b>	
Tabla 3.1. Resumen del esfuerzo de navegación y foto-identificación de tursiones de las aguas costeras del Sistema Lagunar de Alvarado Veracruz, al suroeste del golfo de México.....	81
Tabla 3.2. Conjunto de modelos candidatos dispuestos en orden ascendente por AICc para el análisis poblacional de tursiones en las aguas costeras del Sistema Alvarado Veracruz, suroeste del golfo de México, entre 2006-2010.....	85
Tabla 3.3. Reclutamiento de la superpoblación de tursiones en las aguas costeras del Sistema Lagunar de Alvarado, suroeste del golfo de México, 2006-2010.....	86
Tabla 3.4. Comparación entre las estimaciones de sobrevivencia aparente ( $\Phi$ ) del género <i>Tursiops</i> disponibles en la literatura.....	92

## Índice de figuras

	Pág.
<b>Capítulo 1.</b>	
Figura 1.1. Mapa del Sistema Lagunar de Alvarado.....	5
Figura 1.2. Plataforma continental en el golfo de México.....	6
Figura 1.3. Salinidad superficial y patrón de corrientes sobre la plataforma continental del golfo de México durante primavera-verano (izquierda) y otoño-invierno (derecha).....	7
Figura 1.4. Aletas dorsales de tursiones de Alvarado, Veracruz, útiles para foto-identificación.....	9
<b>Capítulo 2.</b>	
Figura 2.1. Ubicación del área de estudio.....	29
Figura 2.2. Diagrama de barras de la frecuencia de recapturas de tursiones en las aguas costeras del Sistema Lagunar de Alvarado entre mayo de 2006 y agosto de 2010.....	37
Figura 2.3. Diagrama de caja y bigotes de los valores de $IH_4$ , por temporada y año, según el patrón de residencia.....	38
Figura 2.4. Curvas de frecuencia acumulada de descubrimiento de nuevos tursiones en las aguas costeras del Sistema Lagunar de Alvarado, entre 2006-2010, según el patrón de residencia.....	39
Figura 2.5. Probabilidades de captura ( $p$ ) del tursión ( <i>T. truncatus</i> ) en las aguas costeras del Sistema Lagunar de Alvarado según su patrón de residencia.....	41
<b>Capítulo 3</b>	
Figura 3.1. Ubicación del área de estudio.....	71
Figura 3.2. Frecuencia de avistamientos individuales de tursiones por temporada en las aguas costeras del Sistema Lagunar de Alvarado entre mayo de 2006 y agosto de 2010.....	82
Figura 3.3. Curva de descubrimiento de la frecuencia acumulada de nuevos tursiones foto-identificados en las aguas costeras del Sistema Lagunar Alvarado, entre 2006-2010, por estructura de sexos.....	83
Figura 3.4. Abundancia del tursión ( <i>T. truncatus</i> ) por temporada en las aguas costeras del Sistema Lagunar Alvarado, suroeste del golfo de México, según la estructura de sexos.....	87

## Resumen

En las aguas costeras del golfo de México, los tursiones suelen presentar diversos patrones de residencia que incluyen residentes anuales, residentes estacionales, visitantes ocasionales e individuos transitorios, entre otros. En estudios de captura-marcado-recaptura, la presencia de individuos con diferentes patrones de residencia y/o uso de hábitat resulta en una violación a los supuestos de homogeneidad en la muestra, por lo cual los resultados pueden presentar sesgos que limitan las inferencias. El propósito del presente trabajo fue comprobar la existencia de una comunidad núcleo de tursiones (residentes) en las aguas costeras de Alvarado, Veracruz, bajo la hipótesis de que dicha comunidad se comporta como una población cerrada y determinar si existen diferencias en parámetros poblacionales por sexo. Se utilizaron técnicas estándar de foto-identificación y modelos de captura-marcado-recaptura para estudiar la dinámica poblacional de los tursiones según el patrón de residencia y el sexo de los individuos. Se utilizó la base de datos del Laboratorio de Mamíferos Marinos de la Universidad Veracruzana (LabMMar-ICIMAP-IIB-UV), la cual contiene el catálogo de individuos foto-identificados durante 75 navegaciones efectuadas entre mayo de 2006 y agosto de 2010. Se registraron 263 encuentros con grupos de tursiones y se identificaron 231 individuos, de los cuales 48 fueron probables hembras (PF), 14 probables machos (PM) y 169 cuyo sexo no pudo ser determinado. Las historias de captura se agruparon por temporada climática (secas, lluvias, nortes) y, posteriormente, se estratificó la muestra según el patrón de residencia y el sexo de los individuos. Se utilizó el programa MARK para determinar los parámetros poblacionales de los tursiones según la mencionada estratificación, utilizando la formulación POPAN del modelo de Jolly-Seber, que proporciona información de la sobrevivencia, reclutamiento y abundancia. Las pruebas de bondad del ajuste fueron significativas por la presencia de animales transitorios, reconocidos como individuos presentes en la zona de estudio durante una única temporada, y estos fueron excluidos de la muestra. La determinación del patrón de residencia individual se calculó con el índice estandarizado de fidelidad al sitio  $IH_4$  en combinación con el método de conglomerados de k-medias. 1) **Análisis según el patrón de residencia:** El método de k-medias, aplicado a la matriz de  $IH_4$ , mostró que el mejor agrupamiento fue de 3 grupos. Estos fueron denominados visitantes ocasionales (OV), residentes ocasionales (OR) y

residentes regulares (RR). Los grupos OR y RR cumplieron con las suposiciones de población cerrada y, por lo tanto, fueron definidos como “comunidad núcleo”. La abundancia de la comunidad núcleo (OR+RR) fue de 123 individuos (IC95%: 114-133). **2) Según el sexo de los individuos:** el reclutamiento de PF (0.14, rango: 0.04-0.10) y PM (0.09, rango: 0.09-0.09) fue bajo y asincrónico, indicando alta residencia. La abundancia de PF estuvo entre 38 (IC 95%: 31-47) y 60 (IC 95%: 48-74). La abundancia de PM estuvo entre 9 (IC 95%: 7-11) y 14 (IC 95%: 12-16). El cumplimiento de los supuestos de población cerrada para los grupos OR y RR confirmó la existencia de una comunidad núcleo de tursiones en las aguas costeras de Alvarado. Se establece que dicha comunidad está compuesta por hembras y machos residentes que presentan pequeñas fluctuaciones de abundancia consistentes con un posible efecto de capacidad de carga. A diferencia de estudios anteriores, se calcularon con alta precisión nuevos parámetros poblacionales para los distintos tipos de individuos que habitan la zona y se demostró cuantitativamente por primera vez, la existencia de una comunidad núcleo en un ecosistema de aguas abiertas.

Palabras Clave: Capturabilidad, abundancia, sobrevivencia, reclutamiento, fidelidad al sitio, estructura de sexos, capacidad de carga, tursiones

# Capítulo I

## Planteamiento del problema



Foto: Jaime Bolaños Jiménez



## 1. Introducción

A partir de la década de los 1970s, las interacciones entre las pesquerías y los mamíferos marinos empezaron a ser reconocidas como la principal amenaza para muchas de las poblaciones de estos últimos (Reeves et al., 2005; Read et al., 2006). Un avance fundamental para la evaluación del problema fue la realización del “Simposio sobre mortalidad de cetáceos en trampas y redes pasivas”, organizado en 1990 en La Jolla, California, por la Comisión Ballenera Internacional (CBI, 1994). Durante la década siguiente, se identificaron seis especies o poblaciones de cetáceos que ameritaban de acciones urgentes para la reducción de las amenazas, incluyendo el delfín chino del Río Yangtsé (*Lipotes vexillifer* Miller, 1918) -ya considerado funcionalmente extinto- y la vaquita marina (*Phocoena sinus* Norris y McFarland, 1958) en el alto golfo de California, de la cual quedan menos de 30 individuos (Rojas-Bracho y Taylor, 2017).

Las cifras más recientes indican que, anualmente, al menos unos 300,000 cetáceos mueren en todo el mundo debido a interacciones con faenas pesqueras (Reeves et al., 2005). Durante los últimos 20-25 años, al menos 75% de las especies de cetáceos odontocetos y 64% de mysticetos han sido afectadas por pesquerías de enmalle (Reeves et al., 2013), incluyendo el tursiÓN en diferentes tanto en el golfo de México como en otras regiones del mundo (Bolaños-Jiménez y Rojas-Bracho, 2005).

En su revisión, Bolaños-Jiménez y Rojas-Bracho (2005) documentaron al tursiÓN como una de las especies afectadas por pesquerías de enmalle y de arrastre en el Gran Caribe, incluyendo la parte mexicana del golfo de México. Dichos autores recomendaron diferentes medidas de mitigación que incluyeron la determinación de aspectos como especies afectadas y sus parámetros poblacionales, magnitud de las capturas incidentales e información acerca de las características de las pesquerías (v.gr. tipos, vulnerabilidad, zonas de pesca, esfuerzo pesquero).

El presente trabajo se encuentra enmarcado en el proyecto “Ecología trófica de las interacciones entre delfines costeros (*Tursiops truncatus*) y la pesca artesanal en aguas veracruzanas”, llevado a cabo por el Laboratorio de Mamíferos Marinos del Instituto de Investigaciones Biológicas (LabMMAR) y el Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías (ICIMAP) de la Universidad Veracruzana, con financiamiento del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), el cual fue diseñado con el propósito de “determinar las variaciones temporales en la composición,

nivel trófico y calidad de la dieta de los tursiones en las aguas de la costa central del estado de Veracruz, enfatizando las posibles diferencias en los individuos (tursiones) que interactúan regularmente con la pesca artesanal de la zona bajo análisis”.

## **2. Marco teórico**

### **2.1. El tursión**

El tursión común, *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821), también conocido como tonina, delfín mular o “nariz de botella” es una especie cosmopolita, ya que se encuentra en regiones tropicales y subtropicales de todo el mundo, principalmente a lo largo de las zonas costeras, aunque también se puede encontrar en zonas oceánicas (Wells y Scott, 2018). Físicamente, se le considera un delfín de tamaño mediano, ya que suele medir entre 2 - 4 m y pesar entre 500 - 600 kg.

Tradicionalmente, *Tursiops Gervais*, 1855 fue considerado un género monotípico, con *Tursiops truncatus* como única especie en todo el mundo. Sin embargo, a finales del siglo XX, el tursión del Indo-Pacífico fue reconocido como una especie distinta y denominada *T. aduncus* (Wang et al., 1999). Por otra parte, dentro de la especie *T. truncatus*, se reconocen tres subespecies: tursión del Mar Negro (*T. t. ponticus* Barabash-Nikiforov, 1940), tursión de Lahille (*T. t. gephyreus* Lahille, 1908) en el sur de Suramérica (Brasil, Argentina, Uruguay) y el tursión común, *T. t. truncatus* (Montagu, 1821), ampliamente distribuido en todo el mundo (Committee on Taxonomy, 2018).

Mead y Potter (1990, 1995) postularon la existencia de dos poblaciones (o ecotipos) de *Tursiops truncatus* en el Atlántico nor-occidental, siendo una de ellas de hábitos costeros y la otra de hábitos oceánicos. Estos investigadores lograron demostrar diferencias en la distribución, tamaño corporal, dieta y carga parasitaria de los dos ecotipos. Sus observaciones coincidieron con hallazgos efectuados en California y México (Norris y Prescott, 1961), Pacífico noreste (Walker, 1981), Sudáfrica (Ross, 1977) y Pacífico sudamericano (van Waerebeek, et al., 1990). Los avances recientes en estudios moleculares han permitido demostrar la existencia de ambos ecotipos en el Gran Caribe (Caballero et al. 2011), incluyendo el golfo de México y Caribe mexicano. Sin embargo, aún no se han encontrado evidencias para considerar a estos ecotipos como especies o subespecies diferentes ya que, según estos estudios, algunas poblaciones costeras fueron fundadas por individuos oceánicos (Segura-García et al., 2018). Los tursiones del ecotipo oceánico suelen explorar ambientes costeros y, a su vez, los tursiones costeros pueden explorar hábitats oceánicos,

sobre todo en sitios donde la plataforma continental es extensa (Tezanos-Pinto, 2009). Debido a sus hábitos costeros, los tursiones se encuentran entre las especies marinas con mayor potencial para interactuar con actividades antrópicas propias de zonas costeras, tales como la pesca artesanal.

## **2.2. Las aguas costeras de Alvarado, Veracruz**

Las aguas costeras del área de estudio en Alvarado, Veracruz, son someras (hasta 20 m), con una temperatura media de 27°C (Morteo, 2011) y se encuentran fuertemente influenciadas por la desembocadura del Sistema Lagunar de Alvarado (SLA). El SLA es un humedal costero ubicado en el centro-sur del Estado de Veracruz, suroeste del golfo de México, formado por la confluencia de los ríos Acula, Blanco, Limón y -principalmente- el Papaloapan (Fig. 1.1); presenta forma alargada, paralelo a la línea de la costa, con una longitud aproximada 26 km, con 5 km de anchura máxima y profundidad media de 2.5 m, para una superficie total de unos 80 km<sup>2</sup> (de la Lanza-Espino y Lozano-Montes, 1999). El sistema contiene varios cuerpos lagunares interiores, incluyendo las lagunas Alvarado, Buen País, Tlalixcoyan y La Camaronera, así como un gran número de otros cuerpos acuáticos y zonas de inundación (Contreras, 1985). La comunicación del SLA con el golfo de México se efectúa mediante un canal de unos 400 m de ancho y 2.5 km de longitud (Fig. 1.1).

La principal influencia en el sistema la ejerce el río Papaloapan, con una longitud de 445 km y una cuenca que ocupa unos 39 000 km de los estados Oaxaca, Puebla y Veracruz (Contreras, 1985; Contreras y Castañeda, 2004). El caudal del río Papaloapan ocupa el séptimo lugar mundial, con 44 829 hm<sup>3</sup> anuales y, junto con el río Coatzacoalcos, constituye el segundo sistema fluvial más importante de México, después del sistema Grijalva-Usumacinta (Bello et al., 2010).

La región presenta tres temporadas climáticas marcadas: “secas” aproximadamente de marzo a mayo, en la que el suministro de agua dulce sólo llega hasta la parte sureste del sistema; “lluvias”, de mayo a septiembre, ocasionalmente hasta octubre, en la cual el aporte de los ríos y las precipitaciones generan un descenso de la salinidad; finalmente, la temporada de “nortes” (vientos del norte), de noviembre a febrero, caracterizada por lluvias y descenso de la temperatura, que ocasionan turbulencia y mayor turbiedad en la laguna y su zona de influencia en aguas costeras (de la Lanza-Espino y Lozano-Montes, 1999).

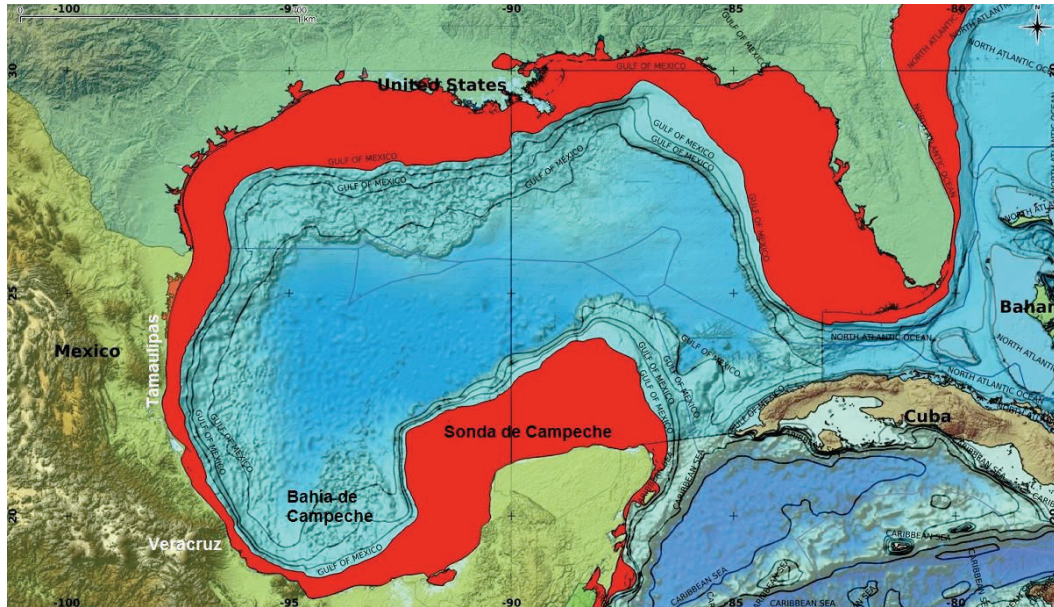


**Figura 1.1.** Mapa del Sistema Lagunar de Alvarado (SLA).

La cuenca del Papaloapan es una de las áreas que registran mayor concentración de precipitación de todo el país, con un promedio anual de más de 3 000 mm en el curso medio y alto de la cuenca (CONAGUA, 2003, cit. por Bello et al., 2010); la trampa de nutrientes es muy eficiente y el tiempo de residencia de aguas es medio pero, debido al pulso de descarga fluvial, su interacción ecológica con el océano es muy alta; su gran volumen es generado por lluvias estacionales y de origen ciclónico, que provienen tanto del golfo de México como del océano Pacífico (Bello et al., 2010).

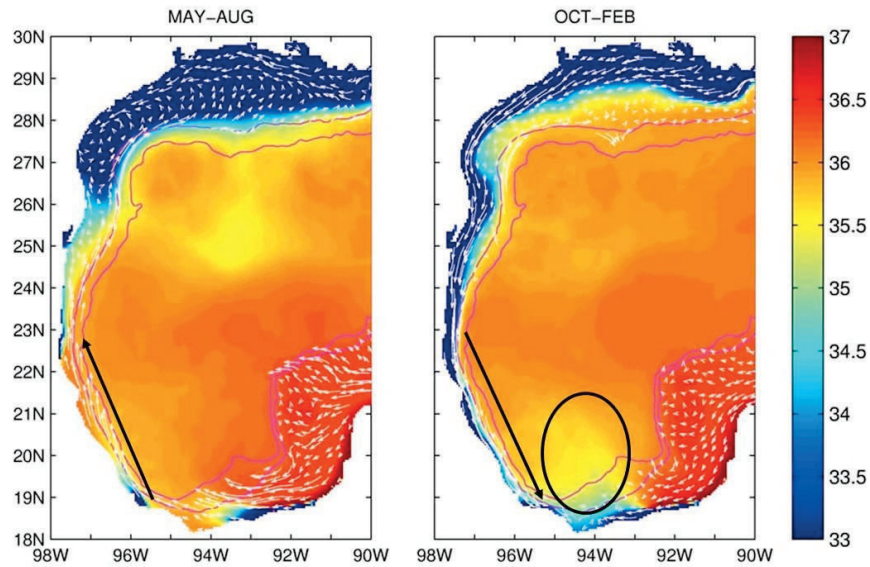
A lo largo de los estados de Tamaulipas y Veracruz, la plataforma continental se dispone paralelamente a la costa, a una distancia aproximada de 30 km, mientras que al acercarse a la Sonda de Campeche se ensancha hasta unos 200 km (Zavala-Hidalgo et al., 2006) (Fig. 1.2). A escala

local, los procesos oceanográficos más importantes son las corrientes, oleaje, surgencias y aportes fluviales (Zavala-Hidalgo et al., 2003, 2006; Dubranna et al., 2011; Salmerón-García et al., 2011).



**Figura 1.2.** Plataforma continental en el golfo de México (en rojo). Fuente: modificado de Calderón-Bustamante (2017).

Los principales estudios acerca de los procesos oceanográficos de la plataforma continental del golfo de México han sido realizados, entre otros, por Zavala-Hidalgo et al. (2003, 2006), Dubranna et al. (2011) y Salmerón-García et al. (2011). Estos estudios indican que las corrientes en la plataforma Tamaulipas-Veracruz están fundamentalmente determinadas por la dirección de los vientos y la concavidad característica del perfil del golfo. Durante la primavera y verano, el viento promedio fluye hacia el oeste y noroeste, impulsando corrientes “ascendentes” (sur-norte) desde el sur de la plataforma en la bahía de Campeche hasta el norte de la plataforma Tamaulipas-Veracruz. En otoño e invierno, la dirección cambia y el viento sopla hacia el sur y el suroeste forzando una corriente “descendente” (norte-sur) desde la plataforma de Tamaulipas y Veracruz hasta el sur de la bahía de Campeche (Fig. 1.3); esta circulación llega hasta la parte más meridional de bahía de Campeche, donde se encuentra con una corriente opuesta, cuya confluencia genera un transporte mar afuera de agua de menor salinidad que proviene, principalmente, de los sistemas de los ríos Coatzacoalcos y Grijalva-Usumacinta (Zavala-Hidalgo et al., 2003) (Fig. 1.3).



**Figura 1.3.** Salinidad superficial y patrón de corrientes sobre la plataforma continental del golfo de México durante primavera-verano (izquierda) y otoño-invierno (derecha). Las flechas indican el sentido general de la corriente sobre la plataforma continental, estados de Veracruz y Tamaulipas. El óvalo negro indica el transporte, hacia afuera de la plataforma continental, de agua de menor salinidad, producto del encuentro de la corriente descendente y la corriente que proviene de la Sonda de Campeche. Fuente: modificado de Zavala-Hidalgo (2003).

La contribución de agua dulce para la plataforma continental en la región genera altas anomalías en la clorofila-a entre los meses de julio y noviembre (Zavala-Hidalgo et al., 2003; Salmerón-García et al., 2011). Por otra parte, la relativa estrechez de la plataforma ocasiona que el oleaje costero ejerza notable influencia sobre la circulación en la plataforma y talud continental, con efectos incluso hasta la isóbata de los 2 000 m (Dubranna et al., 2011).

Otro de los procesos oceanográficos que ejerce influencia sobre la región costera de Veracruz es la surgencia. Los modelos sugieren que la ocurrencia de surgencias en la plataforma continental Tamaulipas-Veracruz es de abril a agosto, con un pico en julio, debido a la penetración de aguas profundas provenientes de fuera de la plataforma; estas aguas rara vez alcanzan la superficie, probablemente debido a la gran estabilidad de la capa superior de agua más cálida (Zavala-Hidalgo

et al., 2003). Finalmente, los autores anteriormente citados encontraron que los gradientes generados por las numerosas aportaciones de agua dulce, mediante las desembocaduras de los ríos a lo largo de la costa mexicana, tienen un impacto bajo en la circulación en la plataforma continental.

### **2.3. La pesca artesanal en el puerto de Alvarado**

México se encuentra entre los 20 mayores productores pesqueros del mundo, con capturas que han promediado más de  $1.3 \times 10^6$  t anuales entre 2003-2014 (FAO, 2016). Según el reporte más reciente de la Carta Nacional Pesquera (SAGARPA, 2012), los desembarques pesqueros anuales se han estabilizado alrededor de  $1.5 \times 10^6$  t en peso vivo. Para el año 2010, la producción pesquera nacional registrada fue de 1,47 millones de toneladas, las cuales representan  $1.7 \times 10^7$  pesos mexicanos a precios de playa; de este total, 18% corresponde a pesquerías del golfo de México y Caribe (SAGARPA, 2012). Para 1998 el Estado de Veracruz contaba con un registro de 15 571 embarcaciones para la pesca ribereña, de las cuales 10 276 (66%) usaban motor (Jiménez-Badillo, 2006). En cuanto a las artes de pesca, el inventario arrojaba 23 073 redes, de las cuales 17 205 (74.6%) corresponden a cooperativas y uniones de pescadores y 5 868 (25.4%) a empresas privadas (Jiménez-Badillo, 2006). La mayoría de las pesquerías de la costa central de Veracruz son multi-específicas, no reguladas y son principalmente para subsistencia y sostenimiento del hogar, por lo cual la mayoría de las embarcaciones combinan diferentes artes y faenan sobre diferentes especies a lo largo del año (Rechimont, 2015, Rechimont et al., 2018).

Aunque la ciudad de Alvarado fue fundada en 1518, es solo hasta el año 1560 que las fuentes históricas mencionan directamente a la actividad pesquera (Ramos, 1997). A pesar de contar con una amplia tradición pesquera, la información disponible acerca de esta actividad para el puerto de Alvarado es muy escasa. En las aguas costeras de este puerto pesquero existen unos 2 000 pescadores, la mayoría de los cuales (75-85%) operan dentro de la laguna de Alvarado, mientras que el resto lo hace en las aguas adyacentes a la desembocadura de la laguna; las faenas se efectúan durante todo el año y constituyen una de las actividades económicas más importantes de la región (Morteo, 2011; Morteo et al., 2012). El análisis de la base de datos aportada por la Sub-Delegación de Pesca de Veracruz indica que para 2018, la cantidad de permisos otorgados por la oficina de

pesca de Alvarado incluyó 103 cooperativas, 386 permisos de pesca y 1 520 embarcaciones (CONAPESCA, 2018).

### **Los tursiones de las aguas costeras de Alvarado**

La mayoría de las publicaciones y trabajos recientes disponibles acerca de los tursiones de Alvarado han sido efectuadas por investigadores y estudiantes del LabMMar (v.gr. Del Castillo-Olvera, 2010; Morteo, 2011; Morteo et al., 2012, 2014, 2017; Rechimont, 2015, Rechimont et al., 2018; Chávez-Martínez, 2017, Arias-Zapata et al., 2018, Morales-Rincón et al., 2019, entre otros), e hicieron uso de la técnica conocida como “foto-identificación”, la cual permite reconocer individualmente a los delfines a lo largo del tiempo, gracias a las diferentes marcas o cicatrices que éstos pueden presentar en su aleta dorsal y que son el equivalente a una huella digital (Fig. 1.4) (Würsig y Jefferson, 1990; Urian et al., 2015).



**Figura 1.4.** Aletas dorsales de tursiones de Alvarado, Veracruz, útiles para foto-identificación. Fotos: Jaime Bolaños, LabMMar.

Los resultados indican que la población de tursiones de la localidad es de tipo abierta, donde las abundancias diarias se encuentran alrededor del centenar de individuos y en la que aproximadamente un 27 % de los individuos son considerados residentes y 73 % visitantes ocasionales y transitorios (Morteo et al., 2017). Esta circunstancia implica que, diariamente, delfines de aguas adyacentes se desplazan hasta cercanías de la desembocadura de la Laguna de Alvarado, por razones que podrían incluir la búsqueda de presas, refugio o de pareja, así como la socialización con tursiones residentes (Morteo et al., 2017). Los estudios disponibles indican que en la zona de estudio las hembras tienen mayor tendencia a permanecer en el sitio y asociarse temporalmente con otras hembras mediante vínculos débiles; los machos, por el contrario, tienden



a pasar menos tiempo en la zona de estudio y suelen formar alianzas más estables en las que predominan los pares y tríos, lo cual coincide con lo que se conoce de la especie en otras regiones del golfo de México (Morteo, 2011; Morteo et al., 2012, 2014). Estos patrones parecen indicar que, tal como sucede en otras regiones (Caballero et al., 2011), los machos no residentes son los principales responsables del flujo genético entre localidades adyacentes (Morteo et al., 2014).

Adicionalmente, los hallazgos de los investigadores del LabMMar (Morteo, 2011; Morteo et al., 2012, 2014, 2017; Rechimont, 2015; Morales-Rincón et al., 2019; Chávez-Martínez, 2017 y Rechimont et al. 2018) han proporcionado evidencias sobre la naturaleza de las interacciones entre delfines, embarcaciones y artes de pesca. En total, los autores lograron la identificación individual de 172 delfines, de los cuales 77 interactuaron con las embarcaciones y artes pesqueras. De estos últimos, el 22 % interactuaron intencionalmente, 30 % al azar y 48 % eludieron los encuentros. Entre los residentes (n = 23), solo el 13 % interactuó intencionalmente con las embarcaciones y redes, 30 % aleatoriamente y 57 % eludió los encuentros. Los autores concluyeron que tanto los delfines residentes como los no residentes interactúan con la pesquería; sin embargo, los residentes lo hacen en menor proporción, probablemente debido a que han estado más expuestos a los refuerzos negativos generados por previas conductas agresivas de los pescadores hacia ellos (Morteo et al., 2012; García-Vital et al., 2015; Morales-Rincón, 2016; Arias-Zapata et al., 2018; Arias-Zapata, 2019). Los resultados hasta ahora obtenidos indican que la mayor proporción de individuos que interactúan con las embarcaciones y artes pesqueras serían los tursiones no residentes, probablemente machos, los cuales han estado menos expuestos a reacciones agresivas por parte de los pescadores (Morales-Rincón et al., 2019).

Rechimont (2015), Rechimont et al. (2018) y Chávez-Martínez (2017) presentan una aproximación inicial al estudio del consumo de peces por parte de los tursiones directamente de las redes o artes pesqueras (comportamiento de clepto-parasitismo, conocido como “depredación”), incluyendo la determinación de los daños a la pesquería ocasionados por esta interacción, aunque sin llegar a cuantificarlos en términos pecuniarios.

Rechimont (2015) evaluó la depredación de tursiones sobre redes de enmalle en dos localidades del litoral de Veracruz: Mata de Uva, limítrofe con el Parque Nacional Sistema Arrecifal

Veracruzano, y Alvarado, distantes entre sí poco menos de 40 km. En Mata de Uva hubo interacciones en un 20% de los lances, mientras que en Alvarado las hubo en un 80% de los mismos. Según los resultados de dicho estudio, la mayor probabilidad de depredación sobre la captura en las redes estuvo relacionada con valores altos de captura por unidad de esfuerzo (CPUE) y con la presencia de la sierra, *Scomberomorus maculatus* (Mitchill, 1815) y, por otra parte, la depredación no afectó significativamente la composición de especies capturadas en los lances y que en general, las pérdidas ocasionadas a los pescadores por el consumo de presas fueron bajas, pero que los daños a las artes de pesca fueron importantes (Rechimont, 2015).

Posteriormente, Morales-Rincón (2016) desarrolló un etograma para categorizar y comparar el comportamiento de los delfines en ausencia y presencia de actividades pesqueras. De esta forma, no sólo determinó que el repertorio conductual de los delfines es menor en presencia de redes y embarcaciones, sino que los grupos de delfines se atomizan al acercarse para depredar, de modo que más del 90% de las interacciones ocurren individualmente o en pares, exclusivamente con delfines adultos y en un radio menor a 20 m. Esto ha sido explicado como una estrategia “egoísta” para reducir las posibilidades de ser encontrados y acosados por los pescadores (García-Vital et al., 2015).

Por su parte, Chávez-Martínez (2017) evaluó las interacciones entre los tursiones y la pesquería de enmalle en Alvarado en los períodos 2009-2010 y 2015-2016 y, entre otras cosas, estudió la biomasa y composición de las capturas comparando lances sin interacción y con interacción. Esta autora encontró que los tursiones interactuaron con la faena en el 46 % de los lances, pero los eventos de depredación efectiva sobre la captura fueron de solamente el 12 %. Es decir, no todas las interacciones incluyeron daños a la captura o al arte. En lo que se refiere a la biomasa y CPUE, los promedios derivados de los lances con interacción y sin interacción no presentaron diferencias significativas. No obstante, la autora no efectuó comparaciones con los lances en los que hubo eventos de depredación, por lo cual no fue factible calcular el daño económico. Por su parte, Arias-Zapata et al. (2018) y Arias-Zapata (2019) evaluaron la percepción de los pescadores con respecto a los tursiones y encontraron que 54% piensa que siempre hay daño a la pesca, 51% opinó que los delfines rompen las redes y 23% afirmó que pierden entre 81-100% de producción pesquera debido a la presencia de delfines, lo que implica una pérdida económica diaria de \$500-2 000 MXN.

### 3. Abordaje del problema

La tendencia actual para la conservación de la diversidad biológica y el manejo de los recursos pesqueros, establecida en diferentes convenios internacionales como la Convención de las Naciones Unidas sobre el Derecho del Mar (1982), el Convenio sobre Diversidad Biológica (SCDB, 1992) y sus Directrices para el Manejo Ecosistémico (SCDB, 2004), así como el Código de conducta para la pesca responsable de la FAO (FAO, 1995), establece la importancia de la incorporación del “Enfoque ecosistémico” en la resolución de conflictos relacionados con actividades pesqueras, incluyendo las interacciones entre las pesquerías y los mamíferos marinos. El enfoque ecosistémico enfatiza la adaptabilidad en la gestión de los recursos, con el fin de responder adecuadamente ante la naturaleza compleja y cambiante de los ecosistemas y reconoce que los seres humanos son un componente integral de muchos ecosistemas (SCDB, 1992; SCDB, 2004), por lo cual las interacciones entre los seres humanos entre sí y -a su vez- con el ecosistema deben ser consideradas cuando esas interacciones son conflictivas.

De acuerdo con estas consideraciones, el problema de las interacciones entre la pesquería artesanal de Alvarado, Veracruz y la población local de tursiones, puede ser abordado desde la “Teoría general de sistemas” (von Bertalanffy, 1976), y la “Teoría de los sistemas complejos” (García, 1986; ver también Pickett et al., 2005). En principio, von Bertalanffy (op. cit.) observó que el razonamiento en términos de sistemas desempeñaba ya en la década de los 60s un papel dominante en variados campos, desde el empresarial, hasta el de la ciencia pura, por lo cual se hacía necesaria la adopción del “enfoque de sistemas”. Es decir: “Dado un determinado objetivo, encontrar caminos o medios para alcanzarlo requiere que el especialista en sistemas (o el equipo de especialistas) considere soluciones posibles y elija las que prometen optimización, con máxima eficiencia y mínimo costo en una red de interacciones tremendamente compleja” (von Bertalanffy, 1976).

Más recientemente, Pickett et al. (2005) propusieron el concepto de “Bio-complejidad” como “El grado de conexión que se da entre las interacciones en los sistemas ecológicos que comprenden componentes sociales, biológicos y físicos, que incorporan la estructura espacial, la conectividad organizacional y las contingencias históricas” (Pickett et al., 2005). Estos autores proponen un

marco conceptual para el manejo de recursos naturales que involucra la integración de los aspectos espaciales, temporales y organizacionales, con énfasis en la interacción estrecha entre los enfoques ecológico y social, con el fin de identificar aquellos aspectos propios de ambas ciencias que los científicos puedan utilizar para la integración interdisciplinaria.

El reconocimiento del problema de la interacción hostil entre los delfines y la pesquería artesanal local como un “problema complejo”, su abordaje con enfoque ecosistémico y la incorporación de todas las partes interesadas en la evaluación y búsqueda de soluciones al problema puede generar, en el corto plazo, alternativas viables para la conciliación de los intereses de conservación de los tursiones y el manejo responsable de la pesquería artesanal de Alvarado, que podrían ser un ejemplo replicable en otras regiones donde se presentan estas interacciones. En tal sentido, este trabajo proporciona información científica respecto al estatus poblacional de los tursiones, que puede ser utilizada por las autoridades con fines de conservación de la especie y el manejo de la pesquería.

#### **4. Preguntas de investigación e hipótesis**

Las investigaciones previas en la zona de estudio han demostrado que la población de tursiones de la zona de estudio es abierta (Morteo, 2011) y que, además, existe segregación sexual, donde las hembras presentan mayores niveles de fidelidad al sitio y residencia (Morteo et al., 2014). Por otra parte, aproximadamente un 27% de los individuos son residentes de largo plazo (Morteo et al., 2017). Por tales motivos, surgen varias preguntas de investigación, tales como:

¿Cuáles son los patrones de fidelidad al sitio y residencia de los tursiones que utilizan las aguas costeras de Alvarado?

¿Hay diferencias significativas entre los parámetros poblacionales de los tursiones residentes y no residentes?

¿Hay diferencias significativas en los parámetros poblacionales de los tursiones hembras y machos?

¿Cuáles son las tendencias de los parámetros poblacionales de los tursiones?

¿Cuáles son las magnitudes de los parámetros poblacionales (abundancia, sobrevivencia y tasas de reclutamiento) de los tursiones de la zona de estudio?

Bajo este contexto, se formula la siguiente hipótesis general del estudio:

**Hipótesis:**

Con base en el marco teórico hasta aquí expuesto y el conocimiento de los tursiones de la zona de estudio, se establece la hipótesis general de que:

La estructura de la población será consistente con los patrones generales de poblaciones de grandes vertebrados con comportamiento social y, por lo tanto, los parámetros poblacionales podrán ser explicados por diferencias en el patrón de residencia y/o el sexo de los individuos. Las hipótesis específicas son:

1. La población de delfines que utiliza las aguas costeras de Alvarado, Veracruz, es abierta, sin embargo, existe una comunidad núcleo que se comporta como una población cerrada.
2. La comunidad núcleo está compuesta por hembras y machos residentes, y se caracteriza porque las hembras presentarán mayores valores de abundancia y sobrevivencia, mientras que los machos presentarán mayores valores de reclutamiento.

## **5. Objetivos**

### **5.3. Objetivo general**

Caracterizar la estructura poblacional de los tursiones que utilizan las aguas costeras de Alvarado, en términos de los parámetros abundancia, sobrevivencia y reclutamiento, según el patrón de residencia y el sexo de los individuos.

### **5.4. Objetivos particulares**

- 5.4.1. Determinar las posibles diferencias en los parámetros poblacionales de los tursiones de las aguas costeras de Alvarado según el patrón de residencia de los individuos.
- 5.4.2. Determinar las posibles diferencias en los parámetros poblacionales de los tursiones de las aguas costeras de Alvarado según sexo de los individuos.

## 6. Literatura citada

Arias-Zapata, A., E. Morteo, B.E. Cortina-Julio, C.A. Delfín-Alfonso, A. Rugeles-Estupiñán, & N.E. Narchi. 2018. 100 pescadores dijeron: Percepción ante las interacciones con delfines costeros. XXXVI Reunión Anual de la Sociedad Mexicana de Mastozoología Marina, Villahermosa, Tabasco, mayo 27 al 31 de 2018 (póster).

Arias-Zapata, A. 2019. Percepción de pescadores artesanales ante la interacción con delfines costeros (*Tursiops truncatus*). Tesis de Experiencia Recepcional, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana. 52 pp.

Bello, J. et al. 2010. Sitio piloto Rio Papaloapan-Laguna de Alvarado. Descripción detallada de los sitios piloto. Pp.435-439. In: Buenfil Friedman, J. Adaptación a los impactos del cambio climático en los humedales costeros del golfo de México, volumen 2. Instituto Nacional de Ecología, México.

Bolaños-Jiménez, J. & L. Rojas-Bracho. 2005. A review of fisheries bycatch of marine mammals in the Wider Caribbean Region. Working paper presented at the Regional Workshop of Experts on the Development of the Marine Mammal Action Plan for the Wider Caribbean Region, Barbados, 18-21 July 2005. Available at: [www.cep.unep.org/pubs/meetingreports/MMAP/WG27-Inf5en.doc](http://www.cep.unep.org/pubs/meetingreports/MMAP/WG27-Inf5en.doc)

Caballero, S., V. Islas-Villanueva, G. Tezanos-Pinto, S. Duchene, A. Delgado-Estrella, R. Sanchez-Okrucky. & A. Mignucci-Giannoni. 2011. Phylogeography, genetic diversity and population structure of common bottlenose dolphins in the Wider Caribbean inferred from analyses of mitochondrial DNA control region sequences and microsatellite loci: conservation and management implications. *Animal Conservation*. doi: 10.1111/j.1469-1795.2011.00493.x

Calderón-Bustamante, O. 2017. respuesta dinámica del golfo de México al paso de un frente frío intenso. Caso del frente frío no. 4 DE 2007. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). 125 pp.

CBI (International Whaling Commission). 1994. Report of the workshop on mortality of cetaceans in passive fishing nets and traps. Rep. Int. Whal. Commn., 15(Spec Issue): 6–71.

Chávez-Martínez, K. 2017. Nivel y amplitud tróficos de los tursiones (*Tursiops truncatus*) en Alvarado, Veracruz, México por medio de isótopos estables de nitrógeno y carbono. Tesis de Maestría. Posgrado en Ecología Marina, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. Ensenada, Baja California, México.

Committee on Taxonomy. 2018. List of Species and subspecies. Society for Marine Mammalogy. Disponible en: <https://www.marinemammalscience.org/species-information/list-marine-mammal-species-subspecies/>

CONAPESCA. 2018. Base de datos de permisionarios, Sub-Delegación de Pesca de Veracruz, VER.

Contreras, E.F. 1985. Lagunas Costeras Mexicanas: Centro de Ecodesarrollo. Secretaría de Pesca, México D.F., 253 pp.

Contreras, F. & O. Castañeda. 2004. Coastal Lagoons and Estuaries of the Gulf of Mexico: Toward the Establishment of Ecological Indicators. Pp. 230-261, in: Caso, M., I. Pisanty & E. Ezcurra (Eds. English version). Environmental analysis of the Gulf of Mexico. Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies Special Publication Series No. 1.

Cruz-Escalona, V., F. Arreguín-Sánchez & M. Zetina-Rejón. 2007. Analysis of the ecosystem structure of Laguna Alvarado, western Gulf of Mexico, by means of a mass balance model. Estuarine, Coastal and Shelf Science. 72. 155-167. 10.1016/j.ecss.2006.10.013.

Del Castillo-Olvera, V. 2010. Ecología poblacional del tursión (*Tursiops truncatus*) en la costa de Alvarado, Veracruz. Tesis de Licenciatura en Biología. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, México. 82 pp.



Dubranna, J., P. Pérez-Brunius, M. López & J. Candela. 2011. Circulation over the continental shelf of the western and southwestern Gulf of Mexico. *J. Geophys. Res.*, 116, C08009, doi: 10.1029/2011JC007007.

FAO. 1995. Code of Conduct for Responsible Fisheries. FAO, Rome.

FAO. 2016. The State of World Fisheries and Aquaculture. FAO, Rome.

García, R. 1986. Conceptos básicos para el estudio de sistemas complejos. En: Leff, E. Los problemas del conocimiento y la perspectiva ambiental del desarrollo. Siglo XXI Editores, México, pp. 45-71.

García-Vital M., E. Morteo, I. Martínez-Serrano, A. Delgado-Estrella & C. Bazúa-Durán. 2015. Inter-individual association levels correlate to behavioral diversity in coastal bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) from the Southwestern Gulf of Mexico. *Therya*, 6(2):337-350. ISSN: 2007-3364, doi: 10.12933/therya-15-270

Jiménez-Badillo, M.L. 2006. Caracterización de la Pesca en la Zona Costera Veracruzana. 265-296 p. In: Moreno, C.P., Peresbarbosa, R.E. y Travieso, B.A.C. (Eds.). Estrategia para el Manejo costero integral: el enfoque municipal. Volumen I. Instituto de Ecología A.C. y Gobierno del Estado de Veracruz-Llave. México. 1266 p.

de la Lanza-Espino, G., & L. Lozano-Montes. 1999. Comparación fisicoquímica de las lagunas de Alvarado y Términos. *Hidrobiología*, 9(1): 15-30

Mead, J. G. & C.W. Potter. 1990. Natural history of bottlenose dolphins along the central Atlantic coast of the United States, pp. 165-195 in Leatherwood, S. and Reeves, R. R. (eds) *The bottlenose dolphin*. Academic Press, New York, xviii + 653 pp.

Mead, J.G. & C.W. Potter. 1995. Recognizing two populations of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) off the Atlantic coast of North America: Morphological and ecological considerations. International Biological Research Institute Report (IBI), 5: 31-43.

Morales-Rincón, N., Morteo, E., & Delfín-Alfonso, C. A. (2019). Influence of artisanal fisheries on the behavior and social structure of *Tursiops truncatus* in the Southwestern Gulf of Mexico. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 99, 1841–1849. doi: 10.1017/S002531541900078X.

Morteo, E. 2011. Ecología social de los delfines (*Tursiops truncatus*) en las aguas costeras de Alvarado, Veracruz, México. Tesis de Doctorado en Ciencias. Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, Universidad Veracruzana, Veracruz, México. 129 pp.

Morteo, E., A. Rocha-Olivares, P. Arceo-Briseño, & L.G. Abarca-Arenas. 2012. Spatial analyses of bottlenose dolphin–fisheries interactions reveal human avoidance off a productive lagoon in the western Gulf of Mexico. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 92: 1893-1900.

Morteo, E., Rocha-Olivares, A., & Abarca-Arenas, L. 2014. Sexual segregation of coastal bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Southwestern Gulf of Mexico. *Aquatic Mammals*, 40(4): 375–385.

Morteo, E., A. Rocha-Olivares & L.G. Abarca-Arenas. 2017. Abundance, Residency, and Potential Hazards for Coastal Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*) off a Productive Lagoon in the Gulf of Mexico. *Aquatic Mammals*, 43(3): 308-319.

Norris, K.S. & J.H. Prescott. 1961. Observations on Pacific cetaceans of Californian and Mexican waters. *Univ. Cal. Publ. Zool.*, 63: 291–402.

Pickett, S.T.A., M.L. Cadenasso, & J.M. Grove. 2005. Biocomplexity in coupled natural–human systems: a multidimensional framework. *Ecosystems*, 8:225–232. DOI: 10.1007/s10021-004-0098-7.

Ramos, M. 1997. Apuntes históricos y geográficos del Municipio de Alvarado. Editora de Gobierno Xalapa, Ver., 2ª. Edición.

Read, A.J., P. Drinker, & S. Northridge. 2006. Bycatch of marine mammals in U.S. and global fisheries. *Conserv. Biol.*, 20: 163–169.

Rechimont, M.E. 2015. Evaluación de la depredación del delfín costero (*Tursiops truncatus*) sobre la pesquería artesanal en la costa central de Veracruz. Tesis de Maestría, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología. Xalapa, Veracruz. 59 pp.

Rechimont, M.E., A.L. Lara-Domínguez, E. Morteo, I. Martínez-Serrano, & M. Equihua. 2018. Depredation by coastal bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the southwestern Gulf of Mexico in relation to fishing techniques. *Aquatic Mammals*, 44(4): 366-378.

Reeves, R.R., P. Berggren, E.A. Crespo, N. Gales, S.P. Northridge, G.N. di Sciara, W.F. Perrin, A.J. Read, E. Rogan, B.D. Smith & K. Van Waerebeek. 2005. Global Priorities for Reduction of Cetacean Bycatch. World Wildlife Fund Report. WWF.

Reeves, R.R., McClellan, K. & T.B. Werner. 2013. Marine mammal bycatch in gillnet and other entangling net fisheries, 1990 to 2011. *Endang. Species Res.*, 20: 71–97 doi: 10.3354/esr00481

Rojas-Bracho, L. & B.L. Taylor. 2017. *Phocoena sinus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T17028A50370296. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-2.RLTS.T17028A50370296.en>. Downloaded on 06 April 2018.

Ross, G. J. B. 1977. The taxonomy of bottlenosed dolphins *Tursiops* species in South African waters, with notes on their biology. *Annals Cape Provincial Museums, (Natural History)* 11(9): 135-194.

SAGARPA (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación). 2012. Carta Nacional Pesquera. México.

SCDB (Secretaría del Convenio sobre la Diversidad Biológica). 1992. Convenio sobre Diversidad Biológica. 1992.

SCDB (Secretaría del Convenio sobre la Diversidad Biológica). 2004. Enfoque por ecosistemas, 50 p. (Directrices del CDB)

Salmerón-García, O., J. Zavala-Hidalgo, A. Mateos-Jasso & R. Romero-Centeno. 2011. Regionalization of the Gulf of Mexico from space-time chlorophyll-a concentration variability. *Ocean Dynamics*, 61(4): 439-448.

Segura-García I., L. Rojo-Arreola, A. Rocha-Olivares, G. Heckel, J.P. Gallo-Reynoso, & R. Hoelzel. 2018. Eco-Evolutionary processes generating diversity among bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, populations off Baja California, Mexico. *Evolutionary Biology*, 45(2): 223-236.

Tezanos-Pinto, G., C.S. Baker, K. Russell, K. M. R.W. Baird, A. Hutt, G. Stone, A.A. Mignucci-Giannoni, S. Caballero, T. Endo, S. Lavery, M. Oremus, C. Olavarría & C. Garrigue. 2009. A Worldwide perspective on the population structure and genetic diversity of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in New Zealand. *J. Hered.*, 100(1): 11–24, <https://doi.org/10.1093/jhered/esn039>

Urian, K.A. Gorgone, A. Read, B. Balmer, R.S. Wells, P. Berggren, J. Durban, T. Eguchi, W. Rayment, & P.S. Hammond. 2015. Recommendations for photo-identification methods used in capture-recapture models with cetaceans. *Mar Mam Sci*, 31: 298-321.

Van Waerebeek, K., J.C. Reyes, A.J. Read, & J.S. McKinnon. 1990. Preliminary observations of bottlenose dolphins from the Pacific coast of South America. pp. 143–154. In S. Leatherwood, and R. R. Reeves (Eds.). *The Bottlenose Dolphin*. Academic Press.

Von Bertalanffy, L. 1976. Teoría general de los sistemas. 1ra ed. en Español. Fondo de Cultura Económica, México. 311 pp.

Walker, W.A. 1981. Geographic variation in morphology and biology of bottlenose dolphins [Tursiops) in the eastern north Pacific. NOAA/NMFS Administrative Report no. LJ-81-00003c, 21 pp., 9 tables, 6 figs., 6 tables in appendix.

Wang, J.Y., L.S. Chou, & B.N. White. 1999. Mitochondrial DNA analysis of sympatric morphotypes of bottlenose dolphins (genus: Tursiops) in Chinese waters. *Molecular Ecology*, 8: 1603-1612.

Wells, R. S., & Scott, M. D. (2018). “Bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, common bottlenose dolphin,” in *Encyclopedia of marine mammals*, 3rd Edn, eds B. Würsig, J. G. M. Thewissen, and K. Kovacs (San Diego: Academic Press), 118–125. doi: 10.1016/B978-0-12-804327-1.00072-8.

Würsig, B., & Jefferson, T. A. (1990). Methods of photo-identification for small cetaceans. *Rep. Int. Whaling Comm.* 12, 43–52.

Zavala-Hidalgo, J., A. Gallegos-García, B. Martínez-López, S.L. Morey, & J.J. O’Brien. 2006. Seasonal upwelling on the Western and Southern Shelves of the Gulf of Mexico. *Ocean Dynamics* (2006) 56: 333. <https://doi.org/10.1007/s10236-006-0072-3>

Zavala-Hidalgo J, S.L. Morey, & J.J. O’Brien. 2003. Seasonal circulation on the western shelf of the Gulf of Mexico using a high-resolution numerical model. *J. Geophys. Res.*, 108(C12):3389 DOI:10.1029/2003JC001879

## Capítulo II

La dinámica poblacional confirma la existencia de una comunidad núcleo del tursión (*Tursiops truncatus*) en aguas abiertas del suroeste del golfo de México



Foto: Jaime Bolaños Jiménez

## **La dinámica poblacional confirma la existencia de una comunidad núcleo del tursiún (*Tursiops truncatus*) en aguas abiertas del suroeste del golfo de México**

### **1. Introducción**

En la mayoría de las poblaciones de fauna silvestre, el sexo y la edad tienen profundos efectos sobre las posibilidades de que un individuo se reproduzca y/o muera (Neal, 2004), por lo que estos factores se consideran rutinariamente al estudiar la estructura y la dinámica de una población (Ojasti y Dallmeier, 2000). Otros factores con el potencial de influir en la estructura de la población son la fidelidad al sitio (FS) y la filopatría (Bose et al., 2017). La FS ha sido definida como la "tendencia a regresar a un lugar previamente ocupado" (Greenwood, 1980; Switzer, 1993), mientras que la filopatría es la tendencia a permanecer en un ambiente familiar, principalmente relacionado con el hábitat natal (Begon et al., 2006). Se ha sugerido que varios factores ambientales influyen en la fidelidad al sitio y/o la filopatría de las especies, entre los que se cuentan la estabilidad del hábitat, la previsibilidad del éxito o fracaso reproductivo, la variabilidad en la calidad del territorio dentro de un hábitat y las presiones propias de la población; también pueden influir características individuales como el éxito reproductivo previo, la edad y el conocimiento de otros sitios (Switzer, 1993).

En los estudios de cetáceos, los patrones de FS y residencia se evalúan utilizando información sobre el número de recapturas, la duración de la estadía y/o la recurrencia promedio de los individuos (ver Ballance 1990 y Morteo et al. 2012a). A este respecto, Ballance (1990) afirmó que "un alto número de reavistamientos, un largo período de tiempo entre el primer avistamiento y el último reavistamiento, y un corto intervalo de tiempo entre avistamientos consecutivos describen a un animal con un alto grado de residencia". Por lo tanto, el patrón de residencia individual puede considerarse como una manifestación de la FS y la filopatría.

Para las especies de cetáceos sociales, como los delfínidos (Familia Delphinidae), otros factores que pueden dar forma a la población y la estructura social son el parentesco y la condición reproductiva (Bigg, 1982; Wells et al., 1987). Por otra parte, el sexo y la edad también influyen en la forma en que los delfínidos utilizan sus hábitats. En general, las hembras tratan de asegurar la sobrevivencia de sus crías, ya que su distribución a menudo está estrechamente relacionada con la

calidad y/o accesibilidad de los recursos alimenticios y hábitats que tienen un menor riesgo de depredación; por el contrario, la distribución de los machos a menudo está más relacionada con la distribución de las hembras, que con la disponibilidad de alimentos (Gowans et al., 2007). Los delfínidos viajan rutinariamente durante todo el día y pueden explorar grandes áreas, incluyendo todo su ámbito hogareño o -incluso- múltiples hábitats en un solo día (Gowans et al., 2007). En consecuencia, el ámbito hogareño de cada individuo -que puede depender de la edad y el sexo- da como resultado sociedades estructuradas que suelen ser estables en el tiempo (Wells et al., 1980; 1987), en las que las hembras tienden a tener ámbitos hogareños más restringidos y ser residentes de largo plazo en áreas específicas, mientras que los machos tienden a explorar ámbitos más amplios (Gowans et al., 2007).

Desde el trabajo de Ballance (1990), se han utilizado diversos métodos para evaluar la residencia de cetáceos y esa falta de estandarización dificulta la comparación adecuada entre los estudios de FS (Tschopp et al., 2018, infra). Tschopp et al. (op. cit.) encontraron que, en general, los métodos para cuantificar la fidelidad al sitio incluyen tres enfoques: 1) proporciones (una relación entre el número de avistamientos o reavistamientos y una medida de esfuerzo), 2) categorías (por ejemplo, alta, moderada, baja) y 3) modelos (métodos de máxima verosimilitud). Recientemente, Tschopp et al. (2018) desarrollaron y compararon el rendimiento de una serie de índices estandarizados -basados en los parámetros de Ballance- para poder cuantificar el grado de fidelidad al sitio y garantizar una mejor comparabilidad entre diferentes investigaciones.

En cuanto a los delfínidos, varios autores (por ejemplo, Gowans et al., 2007; Wells y Scott, 2018) han predicho que, en entornos marinos abiertos, donde la disponibilidad de alimentos es irregular e impredecible y el riesgo de depredación puede ser alto, los delfines se extienden por territorios más amplios y forman grupos más grandes con el fin de poder localizar cardúmenes de presas ampliamente distribuidos y reducir la probabilidad de depredación. En contraste, en entornos costeros complejos, con disponibilidad predecible de recursos y potencialmente menores probabilidades de depredación, se predice que los delfines permanecerán residentes en áreas relativamente pequeñas y formando grupos más pequeños para evitar la competencia por el acceso a presas. Este parece ser el caso de las poblaciones de tursiones (*Tursiops truncatus*) que habitan bahías, estuarios, sondas, o hábitats costeros semicerrados en el golfo de México (GoM). Esta



especie ha sido ampliamente estudiada en el norte del GoM sobre la base de modelos de foto-identificación y captura-marcado-recaptura (CMR) (ver reseña en Vollmer y Rosel, 2013). En el norte del GoM, donde está mejor documentada la presencia de residentes de largo plazo durante todo el año, también hay evidencia de cambios estacionales en la abundancia; la mayoría de las veces se cree que estos son el resultado de movimientos de residentes estacionales a corto plazo y/o de transitorios al área. En general, se piensa que estos visitantes a corto plazo provienen de poblaciones costeras adyacentes, aunque aún no se dispone de estudios exhaustivos dirigidos a abordar esta cuestión (Vollmer y Rosel, 2013).

El tursión ha sido ampliamente documentado en algunas localidades del sur del GoM (Ortega-Ortiz, 2002; Ortega-Ortiz et al., 2004; Ramírez-León et al., 2020), incluyendo aguas del Sistema Lagunar de Tamiahua (Galindo et al., 2009; Valdés- Arellanes et al., 2011; Martínez-Serrano et al., 2011); Nautla (Morteo et al., 2019), así como aguas adyacentes al Sistema Lagunar de Alvarado (SLA), en el estado de Veracruz (Morteo, 2011; Morteo et al., 2012a, 2014, 2017, 2019; Morales-Rincón et al., 2019) y en algunas zonas costeras de los estados de Tabasco, Campeche y Yucatán (Delgado-Estrella, 2015).

En las aguas costeras del SLA, Morteo et al. (2014) encontraron que esta población se encuentra segregada sexualmente, donde las hembras presentaron mayor fidelidad al sitio, mayor tiempo de residencia y mantienen asociaciones más débiles con un mayor número de hembras, que los machos. En tal sentido, dichos autores postularon que los machos son los principales responsables del flujo genético entre las localidades adyacentes (Morteo et al., 2014).

Los estudios mediante CMR se han utilizado como un método general de muestreo y análisis para evaluar el estado y las tendencias de muchas poblaciones de fauna silvestre (White y Burnham, 1999). La documentación fotográfica de marcas naturales permanentes en la aleta dorsal de cetáceos (es decir, la foto-identificación) ha sido utilizada desde principios de la década de 1970 para estudiar aspectos como la estructura del grupo, la fidelidad al sitio, los patrones de movimiento y la abundancia, utilizando modelos CMR (Würsig y Jefferson, 1990). Estos modelos suelen requerir del cumplimiento de un conjunto de suposiciones (supuestos o premisas) estadísticas restrictivas acerca de las propiedades de la población en estudio, tales como la homogeneidad individual en las probabilidades de captura y sobrevivencia, entre otras (Krebs, 1972). El

incumplimiento de estas suposiciones implica que el modelo no se ajusta adecuadamente a los datos y, por lo tanto, puede introducir un sesgo severo en las estimaciones de los parámetros (Krebs, 1972). En las poblaciones estructuradas de delfínidos, la heterogeneidad en las probabilidades de captura o sobrevivencia a menudo se produce por la edad, sexo o tamaño de los individuos (Williams et al., 1993), así como por la utilización de fotografías con marcas no permanentes o inconspicuas, baja calidad fotográfica y por los vínculos sociales (Morteo et al., 2012b).

En estudios recientes, los investigadores comenzaron a incluir la fidelidad al sitio y el patrón de residencia como factores clave para explicar la heterogeneidad en los datos al estudiar la demografía o la ecología de la población de varias especies de cetáceos, incluido el tursión del sur de Australia (*Tursiops cf australis*, Zanardo et al., 2016; Passadore et al., 2017), el delfín jorobado australiano (*Sousa sahalensis*, Hunt et al., 2017), el delfín de Risso (*Grampus griseus* en el Mar Mediterráneo (Carlucci et al., 2020) y el rorcual común (*Balaenoptera physalus*) en el Atlántico canadiense (Schleimer et al., 2019). Estos investigadores calcularon las tasas de avistamiento y los índices de fidelidad al sitio para cada individuo y luego utilizaron métodos de conglomerados o clusters (Legendre y Legendre, 2012) para identificar grupos de individuos con grados similares de fidelidad al sitio, antes de ejecutar el análisis CMR. En particular, Haughey et al. (2020) utilizaron por primera vez los índices estandarizados de Tschopp et al. (2018) para estratificar la muestra por patrón de residencia y estimar los parámetros de población del tursión del Indo-Pacífico (*T. aduncus*) en aguas de Australia occidental.

En este estudio, se utilizó el -recientemente desarrollado- índice estandarizado de fidelidad al sitio  $IH_4$  (Tschopp et al., 2018) para determinar las potenciales diferencias en los parámetros poblacionales entre los tursiones comunes (*Tursiops truncatus*) residentes y no residentes que utilizan las aguas costeras cercanas a la desembocadura del SLA, al suroeste del golfo de México. Sobre la base del conocimiento de la zona de estudio, se planteó la hipótesis de que los tursiones que utilizan las aguas costeras marinas adyacentes al SLA forman parte de una población abierta dentro de la cual existe una comunidad núcleo (sensu Wells et al., 1987), que se comporta como una población cerrada, en el sentido de que está compuesta por todos los grupos e individuos "... que comparten grandes porciones de sus rangos de distribución e interactúan entre sí en una

medida mucho mayor que con miembros de unidades similares en aguas adyacentes, pero donde se produce intercambio genético entre comunidades".

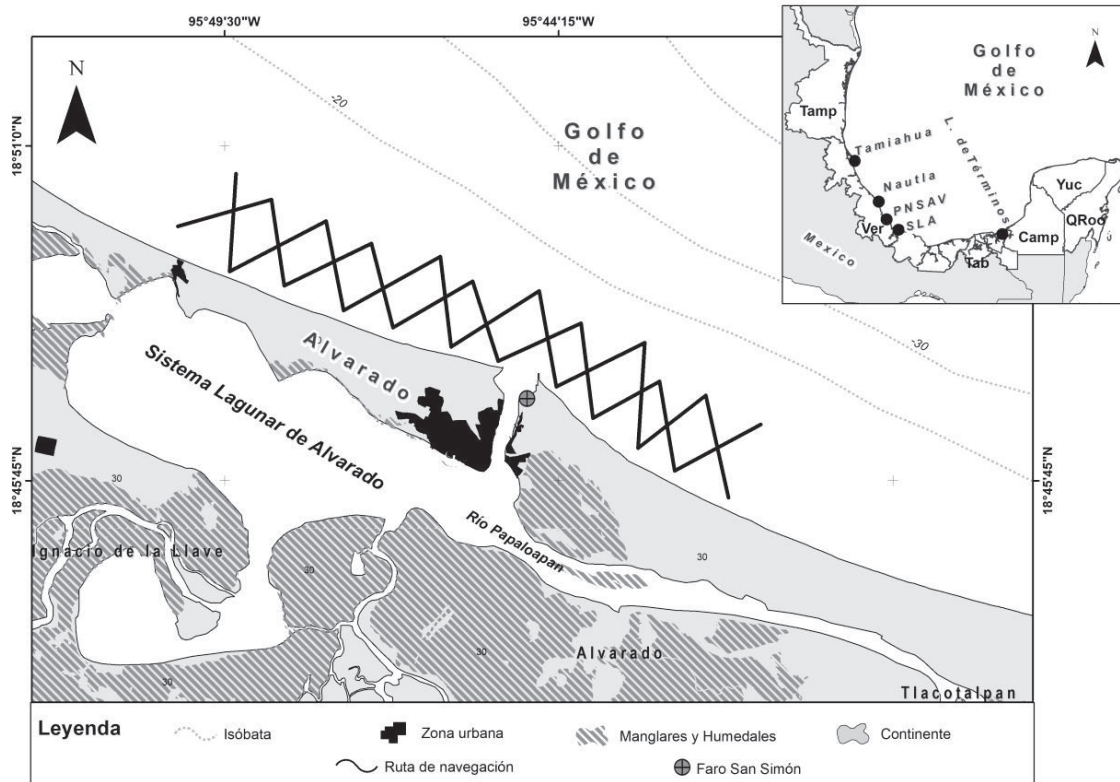
## **2. Material y métodos**

Para este estudio, se utilizó el catálogo de identificación fotográfica y la base de datos del Laboratorio de Mamíferos Marinos de la Universidad Veracruzana (LabMMar-IIB-ICIMAP). Esta base de datos incluye los historiales de avistamiento de 231 tursiones, obtenidos a partir de 75 navegaciones de foto-identificación realizadas entre mayo de 2006 y agosto de 2010 (Morteo, 2011; Morteo et al., 2012a, 2014, 2017). Previamente, Morteo et al. (2014, 2017) utilizaron un subconjunto de estas bases de datos, que cubrió el período mayo 2006-abril 2008, para explorar la abundancia y la ecología social de esta población de delfines bajo modelos poblacionales abiertos, tomando a la población como una unidad homogénea y sin considerar las variaciones temporales o la estructura de la población. Las definiciones detalladas de los términos metodológicos se presentan en el Anexo 2.1

### **2.1. Zona de estudio**

Las aguas costeras de Alvarado, Veracruz, son someras (menos de 20 m), con una temperatura promedio de 27°C (Morteo, 2011), y están fuertemente influenciadas por la descarga del Sistema Lagunar Alvarado (de la Lanza-Espino y Lozano-Montes, 1999; Cruz-Escalona et al., 2007). El SLA es un humedal costero ubicado en el centro-sur del Estado de Veracruz, al suroeste del golfo de México, formado por la confluencia de los ríos Acula, Blanco, Limón, y -principalmente- Papaloapan (Fig. 2.1). El SLA tiene una forma alargada, paralela a la costa, con una longitud aproximada de 26 km, una anchura máxima de 5 km y una profundidad media de 2,5 m, para una superficie total de unos 80 km<sup>2</sup> (de la Lanza-Espino y Lozano-Montes, 1999). El clima es tropical, con tres estaciones climáticas marcadas; Siguiendo a Morteo (2011) y Morteo et al. (2014), definimos estos periodos como: Secas, caracterizado por una reducción significativa en la precipitación promedio, que se extiende aproximadamente desde marzo hasta junio; Lluvias, en el que la escorrentía provoca un alto aporte de materia orgánica y nutrientes a las aguas costeras, de julio a octubre, y, finalmente, los "Nortes" o "Vientos del Norte", con vientos fuertes asociados a

frentes fríos del norte que pueden durar varios días (de la Lanza-Espino y Lozano-Montes, 1999; Cruz-Escalona et al., 2007).



**Figura 2.1.** Ubicación del área de estudio (SLA = Sistema Lagunar Alvarado). Los acrónimos en cursiva indican los nombres de los estados (TAMP = Tamaulipas, VER = Veracruz, TAB = Tabasco, CAM = Campeche, YUC = Yucatán, QRoo = Quintana Roo). También se muestran lugares cercanos con estudios sobre tursiones (por ejemplo, Laguna de Términos, Nautla, VRS = Parque Nacional del Sistema Arrecifal de Veracruz). Las líneas en zigzag indican las líneas de transecto estudiadas.

## 2.2. Protocolo de muestreo

El protocolo de campo y gabinete representa una extensión de los procedimientos descritos en Morteo (2011) y Morteo et al. (2014, 2017). Todas las navegaciones se realizaron siguiendo un

patrón en zigzag que comenzaba en la desembocadura del SLA y se extendía 4 km mar adentro y 9 km a cada lado de la boca del estuario (Morteo, 2011; Morteo et al., 2014, 2017, ver Fig. 2.1), para una superficie aproximada de 72 km<sup>2</sup>. Típicamente, todas las navegaciones cubrieron la totalidad del área de estudio; por otra parte, no se realizaron recorridos dentro del sistema lagunar, debido a que los recorridos iniciales mostraron prácticamente nula presencia de delfines (Morteo, obs. pers.).

### **2.3. Foto-identificación**

Se utilizaron técnicas estándar de foto-identificación para identificar y catalogar individualmente a los delfines adultos según las marcas permanentes presentes en sus aletas dorsales (Würsig y Jefferson, 1990; Urian et al., 2015; Morteo et al., 2014, 2017). Todas las fotografías fueron calificadas por calidad (PQ) y distintividad de los delfines (D). Siguiendo a Urian et al. (2013, 2015), solo se utilizaron imágenes excelentes (PQ1) y de buena calidad (PQ2) de delfines muy distintivos (D1) y promedio (D2) para el análisis, con el fin de minimizar errores en la identificación de los individuos. Para análisis descriptivo, se utilizaron curvas de descubrimiento de nuevos individuos identificados a través del tiempo (Fisher, 1943; Colwell et al., 2004).

### **2.4. Tasa de marcados**

Para cada avistamiento, se calculó una tasa de marcados ( $\theta$ ), que representa la proporción de animales marcados presentes en los grupos, con el fin de utilizarlas para ajustar las estimaciones de abundancia teniendo en cuenta la fracción no marcada de la población y así, producir estimaciones de abundancia (por temporada) para toda la población (Wilson et al., 1999; Wickman et al., 2020). Siguiendo a Morteo et al. (2014, 2017), se utilizó una combinación de enfoques analíticos y de campo para estimar con mayor precisión y exactitud el tamaño del grupo y la  $\theta$  para cada encuentro. En campo, se registraron los estimados mínimo, máximo y mejor del tamaño del grupo, y se utilizó la mejor estimación para calcular una tasa de marcados para cada avistamiento. Utilizando el conjunto de datos completo (N = 263 grupos), se determinó que la diferencia promedio entre las estimaciones del tamaño mínimo y máximo del grupo fue de 0.92 delfines (3.70 SD) y esta diferencia aumentó con grupos más grandes. Como el tamaño promedio del grupo para todo el período de estudio fue relativamente pequeño ( $9.0 \pm 11.2$  SD) y la desviación estándar de

la diferencia entre las estimaciones de campo extremas (mínimo vs. máximo) fue inferior a un individuo, se considera que las estimaciones del tamaño del grupo son representativas de la cantidad total de animales en el grupo. Además, se utilizaron los criterios empíricos desarrollados independientemente por Würsig (1978) y Ballance (1990) para verificar el recuento de delfines en el campo; este enfoque establece que la probabilidad de haber fotografiado a todos los delfines en un grupo es superior al 95% si todos los individuos marcados en el avistamiento fueron fotografiados correctamente al menos en cuatro ocasiones (Ballance, 1990; Würsig y Jefferson, 1990).

## 2.5. Determinación del patrón de residencia

Morteo et al. (2012a) revisaron los parámetros propuestos por Ballance (1990), sugirieron modificaciones y establecieron "Ocurrencia", "Permanencia" y "Periodicidad", como sus nombres. La ocurrencia se redefinió como el número de veces que el animal fue recapturado (es decir, eliminando el primer avistamiento del cálculo); la permanencia se definió como "el tiempo (días) durante el cual se registró un individuo, determinado por la diferencia entre su primer y último avistamiento", mientras que la periodicidad se redefinió como "la recurrencia del individuo, determinada por el inverso del tiempo medio (en días) entre recapturas consecutivas". Tschopp et al. (2018) utilizaron estas definiciones para evaluar el desempeño de sus índices estandarizados. Para el propósito de este estudio, la periodicidad se calculó tanto por temporada como por año.

Se utilizó el índice  $IH_4$  de Tschopp et al. (2018) para dividir la muestra en grupos, según la fidelidad al sitio de los individuos. Se eligió este índice porque consistentemente tuvo el mejor desempeño en todos los escenarios, y los autores lo propusieron como una medida estandarizada de fidelidad al sitio (SSFI). El  $IH_4$  se basa en la media armónica de los parámetros permanencia (IT) y periodicidad (It), tal como se expresa en la ecuación 1:

$$IH_4 = \frac{2}{\frac{1}{IT} + \frac{1}{It}} \quad (1)$$

Donde:                      IT = Permanencia  
                                   It = Periodicidad

Para cada delfín, se procedió a calcular el  $IH_4$  por temporada y año, con el fin de tener en cuenta su presencia en el área de estudio, a lo largo del período estudiado, bajo diferentes estratificaciones temporales. A continuación, se construyó una matriz ( $IH_4$ -matriz) en la cual cada línea correspondía a un delfín individual y las columnas incluían las dos medidas (anual y por temporada) del  $IH_4$ . Esta matriz se utilizó para dividir la muestra en grupos mediante el método de conglomerados de K-medias (Legendre y Legendre, 2012). Con el método de K-medias, un conjunto de  $n$  objetos (= delfines) en un espacio  $p$ -dimensional (=  $IH_4$ -matriz) puede dividirse en  $K$  grupos -o conglomerados- de tal manera que los objetos dentro de cada conglomerado son más similares entre sí, que con los objetos de otros conglomerados; el número de grupos ( $K$ ) puede ser determinado por el usuario basado en su conocimiento experto (Legendre y Legendre, 2012), pero existen algunos criterios numéricos para seleccionar la mejor estrategia de agrupación (infra). Se utilizó la función `cascadeKM` del paquete "vegan" (Oksanen et al., 2019) del entorno R (R Core Team, 2018) para determinar el mejor número de conglomerados por medio del método de K-medias. El  $K$  más adecuado fue seleccionado mediante el índice de Calinski-Harabasz (ICH, Calinski y Harabasz, 1974; Legendre y Legendre, 2012) disponible en el paquete `vegan`. Según lo indica el ICH, el conglomerado con el índice de valor más alto corresponde a la mejor estrategia de agrupación dados los datos (Calinski y Harabasz, 1974; Oksanen et al., 2019). Debido a que el interés del análisis se enfocó en encontrar diferencias según el patrón de residencia, los individuos transitorios fueron excluidos de la muestra. Siguiendo a White y Burnhan (1999), fueron definidos como transitorios aquellos individuos que estuvieron presentes en el área de estudio solo durante una temporada, independientemente del número de recapturas que tuvieron durante esa temporada. A través del análisis de conglomerados, se comparó el desempeño de 2 y 3 conglomerados ( $K$ ), respectivamente.

## **2.6. Parámetros poblacionales**

Las estimaciones se hicieron bajo modelos estándar de CMR por medio del programa MARK (White y Burnham, 1999). En MARK, los parámetros se pueden establecer como variantes ( $t$ ) o constantes ( $.$ ) en el tiempo, así como variantes entre grupos y a lo largo del tiempo ( $g*t$ ), constantes en el tiempo, pero diferentes entre grupos ( $g$ ), o constantes en el tiempo e iguales entre grupos ( $.$ ). Es decir, los parámetros pueden cambiar o ser constantes entre intervalos u ocasiones de muestreo,

o ser iguales o diferentes para cada grupo estudiado. Los modelos que mejor se ajustaron a los datos se seleccionaron utilizando el valor más bajo del Criterio de Información de Akaike, corregido para muestras pequeñas (AICc, Akaike, 1973; White y Burnham, 1999). Previo a los análisis, las historias de avistamiento fueron agrupadas por temporada y se estratificaron según el patrón de residencia. Se utilizaron dos fases para estimar los parámetros de población. En la primera fase, se utilizó el enfoque de la superpoblación (formulación POPAN), del modelo de Jolly-Seber (Schwarz y Arnason, 1996; White y Burnham, 1999) para determinar la sobrevivencia, el reclutamiento y la abundancia estacional de los delfines de acuerdo con su patrón de residencia, bajo el supuesto de población abierta. En el segundo paso, se utilizaron métodos para poblaciones cerradas disponibles en la rutina CAPTURE del programa MARK para determinar las abundancias estacionales de la comunidad núcleo solamente. Finalmente, las abundancias totales se estimaron como:

$$N_T = \frac{N_m}{\theta} \quad (2)$$

Donde  $N_T$  = abundancia total,  $N_m$  = abundancia de individuos marcados, y  $\theta$  = tasa de marcados. La varianza se calculó utilizando el método Delta (Wilson et al., 1999) como:

$$Var(N_T) = N_T^2 \left[ \frac{var(N_m)}{N_m^2} + \frac{1-\theta}{n\theta} \right] \quad (3)$$

donde  $n$  es el número total de individuos en los que se estimó  $\theta$ . El error estándar se calculó como:

$$SE(N_T) = \sqrt{(Var(N_T))} \quad (4)$$

y luego, los intervalos de confianza log-normales al 95 % (Burnham et al., 1987; Tezanos-Pinto et al., 2013) fueron calculados como:

$$N_i = \frac{N_T}{C} \text{ y } N_s = N_T \times C$$

donde  $N_i$  y  $N_s$  son el límite inferior y superior, respectivamente, del intervalo de confianza, y

$$C = z_{0.025} \times \sqrt{\log_e \left[ 1 + (CV(N_T))^2 \right]} \quad (5)$$



donde  $z_{0,025}$  es el desvío normal (1,96), y CV es el coeficiente de variación.

## **2.7. Cumplimiento de las suposiciones del modelo y estimaciones de los parámetros**

Para poder efectuar inferencias válidas en estudios de CMR, se requiere de la verificación del cumplimiento de las suposiciones del modelo por medio de pruebas de bondad del ajuste (Pollock et al., 1990; White y Burnham, 1999). El software U-CARE (versión 2.3.2, Choquet et al., 2005, 2009) fue utilizado para evaluar la bondad de ajuste del(los) modelo(s) a los datos.

Se utilizó la parametrización POPAN del modelo de Jolly-Seber (Schwarz y Arnason, 1996) para obtener estimaciones para cada grupo de sobrevivencia aparente ( $\Phi$ , en adelante sobrevivencia), abundancia, capturabilidad ( $p$ ) y probabilidad de entrada de individuos de la superpoblación (en adelante reclutamiento) al área de estudio. La sobrevivencia se denomina "aparente" ya que el algoritmo no puede discriminar entre la mortalidad y la emigración permanente (White y Burnham, 1999). Se utilizó el enfoque de población cerrada (Otis et al., 1978; Chao et al., 1992; Stanley y Burnham, 1999; Stanley y Richards, 2005) para obtener estimaciones del tamaño de la población para la fracción más residente de la población. La suposición de cierre demográfico y geográfico fue confirmada mediante la prueba de Stanley y Burnham (1999) del paquete ClosedTest (Stanley y Burnham, 1999; Stanley y Richards, 2005). Se aplicaron estos datos a toda la muestra ( $n = 231$  individuos), así como a los grupos obtenidos a través del método K-medias. En todos los casos, la probabilidad de primera captura se estableció igual a las probabilidades de recaptura ( $p = c$ ), ya que el proceso de toma de fotografías no implica la captura física de individuos, por lo que no se espera ningún efecto conductual derivado de la captura (Tezanos-Pinto et al., 2013).

## **3. Resultados**

### **3.1. Esfuerzo.**

Entre mayo de 2006 y agosto de 2010, se efectuaron 75 navegaciones de foto-identificación, totalizando 6 328.8 km recorridos, 288.6 horas de esfuerzo de búsqueda y 110.9 horas fotografiando grupos de delfines (Tabla 2.1). El esfuerzo de búsqueda varió de 3.8 a 8.15 horas día<sup>-1</sup> ( $\bar{x} = 3.6 \pm 1.1$  SD) y, en todos los recorridos, se cubrió el área de estudio completa. En general, el esfuerzo fue mayor durante las dos primeras temporadas, pero no se encontró evidencia de diferencias significativas en el esfuerzo de búsqueda entre las estaciones (Kruskal-Wallis,  $H = 0.91$ ,

$p = 0.63$ ). El esfuerzo de identificación fotográfica ( $h \cdot \text{día}^{-1}$ ) varió de 0.0 a 3.6 (media de  $1.4 \pm 0.8$  DE), y no se encontraron diferencias estacionales significativas (Kruskal-Wallis,  $H = 10.55$ ,  $p = 0.10$ ).

En total, se registraron doscientos sesenta y tres encuentros con grupos de tursiones, con un total de 2 320 delfines muestreados, de los cuales se identificaron 231 individuos distintos. Se procesaron 30 402 imágenes, de las cuales 10 958 (36%) fueron útiles para la foto-identificación. El tamaño del grupo promedió 9.0 individuos (11.2 SD, rango: 1-100), y se mantuvo similar entre las temporadas (Kruskal-Wallis,  $H = 2.62$ ,  $p = 0.27$ ). El número de recapturas para delfines marcados varió de 0 a 12 ocasiones, donde el 36.8 % ( $n = 85$ ) de los individuos capturados fueron transitorios, ya que solo estuvieron presentes durante una temporada (Fig. 2.2).

### **3.2. Agrupamiento de los individuos**

El ICH (Calinski y Harabasz, 1974) indicó que  $K = 3$  grupos (ICH = 389.4) fue la mejor estrategia de agrupación según los datos. El grupo 1 consistió en 46 individuos con bajos índices de fidelidad al sitio estacional (media =  $0.27 \pm 0.08$  SD) y anual (media =  $0.31 \pm 0.18$  SD). Estos individuos fueron reavistados entre 1-4 temporadas (Fig. 2.2). El grupo 2 comprendió a 45 individuos con índices de fidelidad al sitio estacionales medios (media =  $0.49 \pm 0.10$  SD) y anuales (media =  $0.76 \pm 0.10$  SD); estos individuos fueron reavistados entre 2-8 temporadas. El conglomerado 3 consistió en 55 individuos con altos índices de fidelidad estacional (media =  $0.79 \pm 0.09$  SD) y anual (media =  $0.96 \pm 0.06$  SD); estos individuos fueron recapturados entre 5-12 temporadas. Siguiendo a Zanardo et al. (2016) y Passadore et al. (2017), estos grupos fueron definidos como "visitantes ocasionales" (OV), "residentes ocasionales" (OR) y "residentes regulares" (RR), respectivamente (Fig. 2.3, ver definiciones en Anexo 2.1).

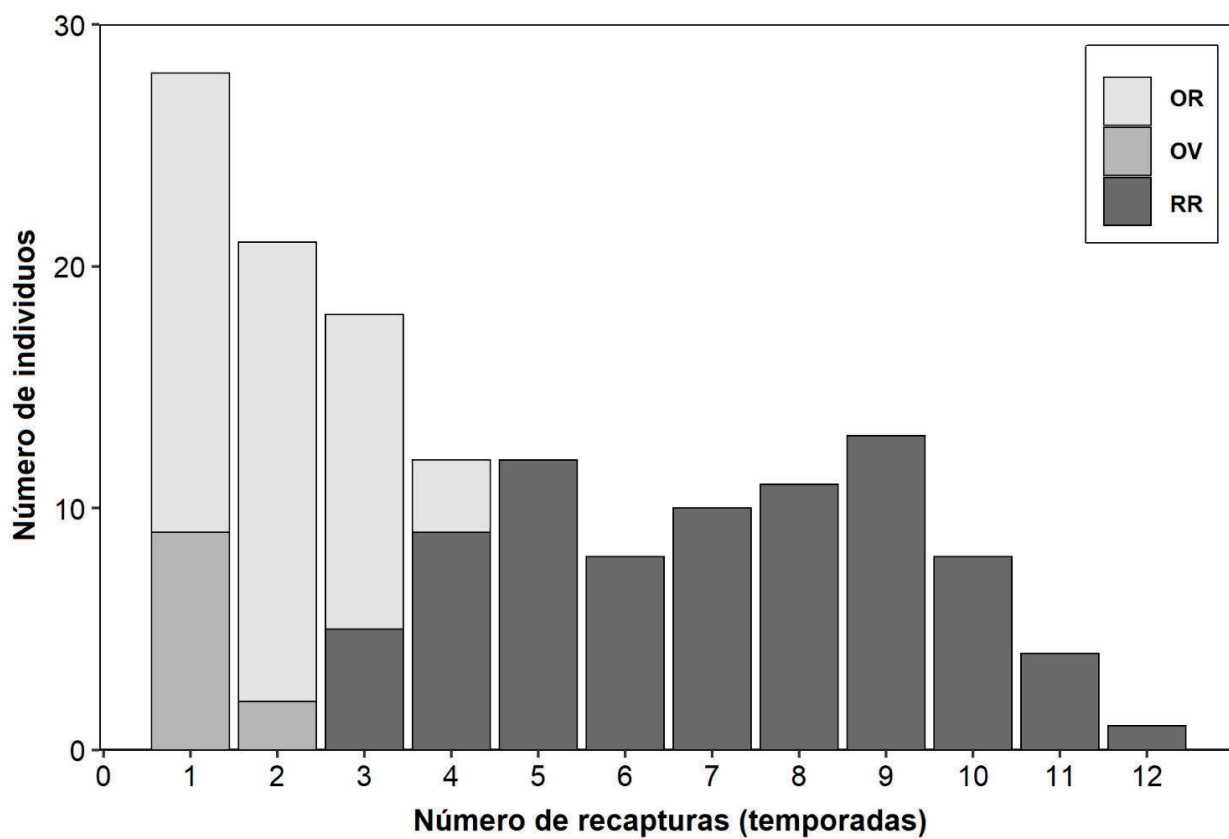
La prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias en las medianas de los valores de  $IH_4$  entre los grupos ( $IH_4$ -temporada:  $p < 0.001$ ,  $IH_4$ -año:  $p < 0.001$ ). La prueba a posteriori de Mann-Whitney mostró que las medianas de todos los grupos fueron diferentes ( $IH_4$ -temporada:  $p \ll 0.001$ ;  $IH_4$ -año:  $p \ll 0.001$ , en todos los casos), indicando diferencias en el tiempo empleado en el área de estudio para individuos clasificados en diferentes conglomerados.

### 3.3. Curvas de descubrimiento

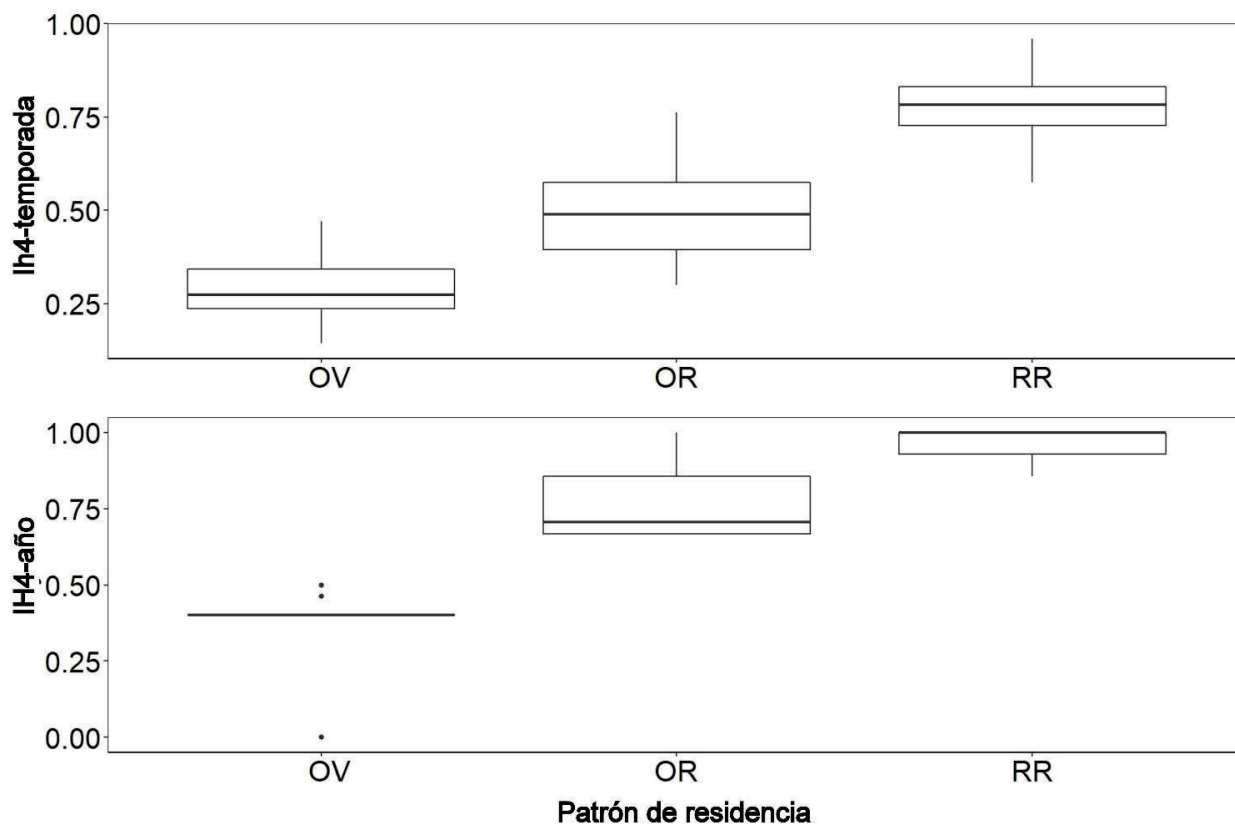
La frecuencia acumulada de nuevos individuos identificados mostró una tendencia asintótica en todos los casos (Fig. 2.4), lo que indica que -durante la ejecución del estudio- se logró identificar a la mayoría de los individuos presentes en el área. Para los individuos RR y OR, la curva alcanzó una asíntota dentro del primer año del estudio. Adicionalmente, para OV, transitorios (TR), y toda la muestra, las curvas presentaron dos mesetas, indicando al menos un pulso ocasional de incorporación de individuos al área de estudio (Fig. 2.4).

**Tabla 2.1.** Resumen del esfuerzo de estudio y foto-identificación de tursiones en las aguas costeras del Sistema Lagunar de Alvarado, Veracruz, suroeste del golfo de México. n = No. de recorridos, sT = Esfuerzo de búsqueda, pT = Esfuerzo de foto-identificación, nE = No. de encuentros con grupos de delfines, km = km recorridos.

<b>Temporada</b>	<b>n</b>	<b>sT (hs)</b>	<b>pT (hs)</b>	<b>nE</b>	<b>Km</b>
Secas-2006	4	22.9	5.5	19	368.6
Lluvias-2006	13	56.3	25.1	48	1031.6
NW-2007	5	20.4	7.4	25	357.3
Secas-2007	7	27.3	10.0	25	519.9
Lluvias-2007	6	23.5	9.4	18	512.1
NW-2008	2	7.1	1.3	7	131.6
Secas-2008	2	10.9	2.1	6	214.9
Lluvias-2008	4	11.9	8.6	17	308.3
NW-2009	5	20.6	9.6	21	658.4
Secas-2009	8	27.4	9.5	30	797.7
Lluvias-2009	7	20.2	6.6	15	463.3
NW-2010	3	12.3	2.7	6	308.4
Secas-2010	6	20.9	9.9	20	515.0
Lluvias-2010	3	6.6	2.8	6	141.6
<b>Total</b>	<b>75</b>	<b>288.1</b>	<b>110.4</b>	<b>263</b>	<b>6328.8</b>



**Figura 2.2.** Diagrama de barras de la frecuencia de recapturas de tursiones en las aguas costeras del Sistema Lagunar de Alvarado entre mayo de 2006 y agosto de 2010 (n = 146 adultos distintos). RR = residentes regulares, OR = residentes ocasionales, OV = visitantes ocasionales.



**Figura 2.3.** Diagrama de caja y bigotes de los valores de  $IH_4$ , por temporada y año, según el patrón de residencia. OV = visitantes ocasionales ( $n = 46$ ), OR = residentes ocasionales ( $n = 45$ ), RR = residentes regulares ( $n = 55$ ).

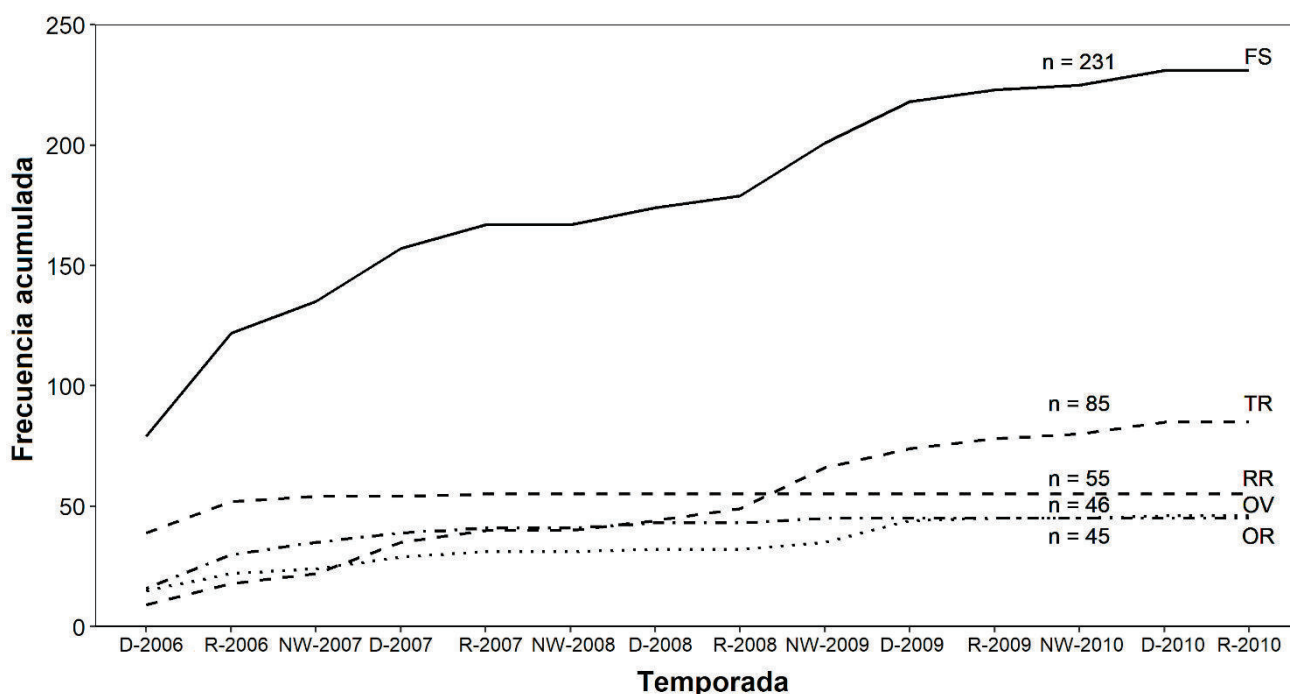
### 3.5. Parámetros poblacionales

Las probabilidades de captura (Fig. 2.5) para RR (media  $0.67 \pm 0.25$  DE) fueron mayores que para OR ( $0.35 \pm 0.20$  DE) y OV (media  $0.33 \pm 0.27$  SD) (Anova,  $F = 8.64$ ,  $p = 0.0008$ ).

### 3.6. Supervivencia aparente y reclutamiento

Según el modelo más parsimonioso (Tabla 2.2, modelo 1), la supervivencia estacional fue constante a lo largo del tiempo y diferente para cada grupo, con valores de 1.00 (IC95%: 1.00-1.00) para los grupos RR y OR, y 0.91 (IC95%: 0.85-0.95) para el grupo OV. Cuando se ajustó para representar las tasas anuales (ver Cooch y White, 2019, p. 4.27), la supervivencia fue de 1.00 (IC95%: 1.00-

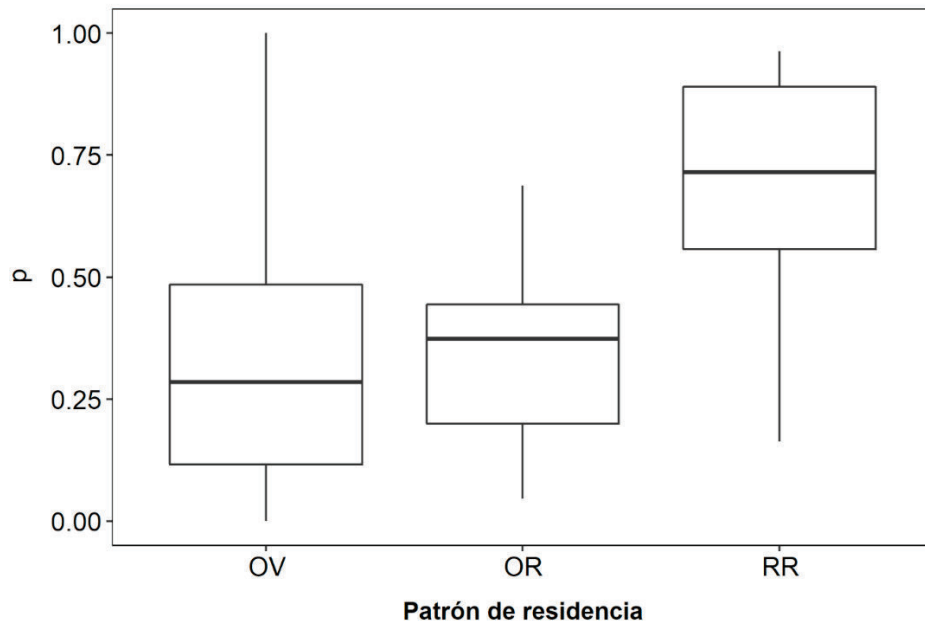
1.00) para RR y OR, y de 0,75 (IC95%: 0.61-0.86), lo que significa que la tasa anual de mortalidad/emigración para este grupo fue del 25%. El reclutamiento durante el período de estudio fue de 0.72, 0.20 y 0.02 para los grupos OV, OR y RR, respectivamente, lo que significa que el 28%, 80% y el 98% de los individuos de cada uno de estos grupos ya estaban presentes en la población justo antes del comienzo del estudio (Tabla 2.3).



**Figura 2.4.** Curvas de frecuencia acumulada de descubrimientos de nuevas tursiones en las aguas costeras del Sistema Lagunar de Alvarado, entre 2006-2010, según el patrón de residencia. FS = muestra completa, TR = transitorios, RR = residentes regulares, OV = visitantes ocasionales, OR = residentes ocasionales, D = secas, R = lluvias, NW = nortes. Se indica el número de individuos que pertenece a cada grupo.

**Tabla 2.2.** Conjunto de modelos candidatos dispuestos en orden ascendente por AICc para el análisis poblacional del tursión en las aguas costeras del Sistema Lagunar de Alvarado, Veracruz, suroeste del golfo de México, entre 2006-2010. Muestra estratificada según el patrón de residencia. Se resalta el modelo de mejor ajuste a los datos.

Modelo	AICc	Delta AICc	Ponderación AICc	Verosimilitud del modelo	Número de parámetros	Devianza	-2log(L)
<b>1 {Phi(g) p(g*t) pent(g*t)}</b>	<b>1810.9</b>	<b>0.0</b>	<b>0.83</b>	<b>1.00</b>	<b>87</b>	<b>544.3</b>	<b>1616.5</b>
2 {Phi(.) p(g*t) pent(g*t)}	1814.7	3.8	0.13	0.15	85	553.1	1625.2
3 {Phi(t) p(g*t) pent(g*t)}	1816.9	6.0	0.04	0.05	84	557.8	1629.9
4 {Phi(g) p(t) pent(g*t)}	1977.7	166.8	0.00	0.00	59	778.4	1850.6
5 {Phi(g*t) p(t) pent(g*t)}	1986.2	175.2	0.00	0.00	81	734.4	1806.6
6 {Phi(t) p(t) pent(g*t)}	2035.1	224.2	0.00	0.00	60	833.5	1905.7
7 {Phi(.) p(t) pent(g*t)}	2049.5	238.6	0.00	0.00	57	854.8	1927.0
8 {Phi(g*t) p(g) pent(g*t)}	2055.6	244.7	0.00	0.00	83	798.9	1871.1
9 {Phi(t) p(g) pent(g*t)}	2057.4	246.5	0.00	0.00	58	860.4	1932.6
10 {Phi(g) p(g) pent(g*t)}	2088.3	277.4	0.00	0.00	48	914.2	1986.4
11 {Phi(.) p(g) pent(g*t)}	2126.0	315.1	0.00	0.00	46	956.4	2028.6
12 {Phi(g) p(.) pent(g*t)}	2174.2	363.2	0.00	0.00	13	1075.6	2147.7
13 {Phi(g*t) p(.) pent(g*t)}	2208.8	397.9	0.00	0.00	82	954.6	2026.8
14 {Phi(t) p(.) pent(g*t)}	2240.9	429.9	0.00	0.00	56	1048.5	2120.7
15 {Phi(.) p(.) pent(g*t)}	2251.2	440.3	0.00	0.00	13	1152.6	2224.8
16 {Phi(g*t) p(g*t) pent(g*t)}	57050.9	55239.9	0.00	0.00	116	55709.0	56781.2



**Figura 2.5.** Probabilidades de captura ( $p$ ) del tursi3n (*T. truncatus*) en las aguas costeras del Sistema Lagunar de Alvarado seg3n su patr3n de residencia. OV = visitantes ocasionales ( $n = 46$ ), OR = residentes ocasionales ( $n = 45$ ), RR = residentes regulares ( $n = 55$ ).

Se evidenci3 reclutamiento de visitantes ocasionales en cinco de las 14 ocasiones de muestreo, con picos en la temporada de lluvias de 2006 (23%) y la temporada de nortes de 2009 (30%). Individuos residentes ocasionales fueron reclutados s3lo durante las temporadas nortes 2007 y secas 2008, con el porcentaje m3s alto en nortes 2007 (16 %). Los residentes regulares fueron reclutados s3lo en la temporada de lluvias de 2007, pero en una baja proporci3n (2%).

Los altos valores de sobrevivencia de los grupos, as3 como las tasas de reclutamiento nulas y bajas de los individuos de RR y OR, respectivamente, fueron consistentes con la suposici3n de cierre demogr3fico o geogr3fico para estos grupos. Por tal motivo, se realizaron an3lisis adicionales para determinar la abundancia de la comunidad n3cleo, bajo el supuesto de poblaciones cerradas (infra).



**Tabla 2.3.** Reclutamiento de la superpoblación del tursión en las aguas costeras del Sistema Lagunar de Alvarado, suroeste del golfo de México, 2006-2010. Los valores de IC95% se indican entre paréntesis. No se indican las ocasiones con reclutamiento nulo. NW = nortes

Estación	Visitantes ocasionales	Residentes ocasionales	Residentes regulares
Lluvias 2006	0.23 (0.12-0.41)		
NW 2007		0.16 (0.02-0.57)	
Secas 2007	0.14 (0.03-0.44)		
Lluvias 2007	0.03 (0.00-0.98)		0.02 (0.00-0.12)
NW 2008			
Secas 2008	0.02 (0.00-1.00)	0.03 (0.00-0.62)	
Lluvias 2008			
NW 2009	0.30 (0.14-0.52)		
Secas 2009			
Lluvias 2009			
NW 2010			
Secas 2010			
Lluvias 2010			
<b>Total</b>	<b>0.72</b>	<b>0.20</b>	<b>0.02</b>

### 3.7. Abundancia

Todas las abundancias se ajustaron mediante  $\theta$  para incluir la fracción no marcada de la población y así obtener la abundancia total de la población. De esta manera, el total de visitantes ocasionales promedió 34 individuos ( $\pm 6.0$  D.E., rango: 18-42). La abundancia de residentes ocasionales promedió 57 ( $\pm 7.3$  D.E., rango: 44-76), y los residentes regulares promediaron 72 ( $\pm 7.2$  D.E., rango: 65-93) delfines. El análisis de regresión indicó una tendencia baja, positiva y no significativa en la abundancia estacional de individuos OV ( $p = 0,09$ ,  $R^2 = 0.21$ ). La gráfica residual de abundancias para todos los grupos mostró un patrón no aleatorio (ver Anexo 2.2).

### 3.8. Población cerrada y comunidad núcleo

El supuesto de población cerrada fue rechazado para toda la muestra y para el grupo OV ( $p < 0.001$  en ambos casos); sin embargo, este no fue el caso para los grupos RR y OR ( $\chi^2 = 6.88$ ,  $DF = 13$ ,  $p = 0.91$  y  $\chi^2 = 17.8$ ,  $DF = 16$ ,  $p = 0.33$ , respectivamente). Así, se procedió a definir la agregación de estos conglomerados como la "comunidad núcleo" (Wells et al., 1987), por lo que se procedió a utilizar modelos de población cerrada para determinar su abundancia mediante la formulación  $M_{th}$

(Chao et al., 1992), que incluye heterogeneidad (Chao et al. 1992; White y Burnham, 1999; Cooch y White, 2019). Se eligió el estimador  $M_{th}$  (Chao et al., 1992) debido a que el protocolo de muestreo no requiere que los animales sean capturados físicamente y, además, debido a la heterogeneidad en las probabilidades de captura de los grupos OR y RR (ver sección 3.4). De acuerdo con la formulación  $M_{th}$ , la abundancia de individuos adultos marcados (RR+OR) fue de 100 individuos (SE = 0.21). Cuando se efectuó el ajuste mediante  $\theta$  ( $0.81 \pm 0.17$  DE), la abundancia total de la comunidad núcleo fue de 123 individuos (IC95%: 114-133). Es importante notar que la comprobación de la suposición de población cerrada para la "comunidad núcleo" (OR + RR) fue rechazada ( $\chi^2 = 49.5$ , DF = 16,  $p = 0.00003$ ), lo que indicaría una posible violación de dicha suposición; sin embargo, como los grupos OR y RR cumplieron por separado con el supuesto de población cerrada, es factible que el resultado significativo sea un "artefacto" de las diferentes probabilidades de captura de cada grupo (0.35 y 0.67, respectivamente). En este sentido, es bien sabido en el contexto de los estudios CMR que la existencia de heterogeneidad en las probabilidades de captura puede hacer que tanto las pruebas de inmigración como las de emigración generen rechazo de la hipótesis nula de cierre demográfico y geográfico (Cooch y White, 2019, p. 14.6).

#### **4. Discusión**

La estructura poblacional de organismos marinos altamente móviles puede ser compleja y difícil de estudiar, pero es importante comprender de qué forma los individuos de una población utilizan su entorno, con el fin de abordar de mejor manera los desafíos de conservación (Vollmer et al., 2021). En este sentido, los avances recientes en la implementación de índices estandarizados de fidelidad al sitio (Tschopp et al., 2018) y las consideraciones sobre los patrones de residencia al estudiar la dinámica de la población de cetáceos (por ejemplo, Zanardo et al., 2016; Hunt et al., 2017; Passadore et al., 2017; Schleimer et al., 2019; Haughey et al., 2020; Carlucci et al., 2020) proporcionan herramientas metodológicas mejoradas, útiles para lidiar con la heterogeneidad en las probabilidades de captura o sobrevivencia inherentes a la dinámica de las especies que forman sociedades de fisión-fusión como los tursiones (Connor et al., 2000). El presente es el primer estudio en explorar la dinámica poblacional del tursión (*T. truncatus*) en el golfo de México basado en sus patrones de residencia y en proporcionar evidencia cuantitativa de la existencia de una

"comunidad núcleo" (sensu Wells et al., 1987) en un hábitat costero abierto. Dado que este estudio es una extensión del trabajo previo de Morteo (2011) y Morteo et al. (2014, 2017), se incluyeron nuevos datos sobre parámetros previamente desconocidos, mejorando la cobertura temporal, así como desarrollando un enfoque analítico más completo que permitió obtener estimaciones más refinadas y una evaluación más robusta de la estructura de la población.

Debido a la longevidad de los tursiones, se debe reconocer que los estudios a corto plazo, como este, pueden no llegar a detectar todos los procesos poblacionales relacionados con factores como la mortalidad o la emigración (Haughey et al., 2020). A pesar del alto número de individuos transitorios en la muestra (Figs. 2.2 y 2.3), la tendencia asintótica en las curvas de descubrimiento (Fig. 2.4) indicó que la mayoría de los individuos marcados presentes en la población ya habían sido fotografiados al final del período de estudio. Además, para la muestra completa, la existencia de dos mesetas y la disminución en la tasa de descubrimiento de nuevos individuos posterior a la temporada de lluvias de 2009 sugieren que la adición de nuevos miembros es baja, con pulsos de inmigración esporádicos como ocurre en esta y otras áreas dentro del sur del golfo de México (por ejemplo, Martínez-Serrano et al., 2011; Valdés-Arellanes et al., 2011; Morteo et al., 2014, 2017, 2019; Delgado-Estrella, 2015). Por otro lado, la similitud entre las curvas de descubrimiento de toda la muestra, visitantes ocasionales y transitorios mostró que la dinámica de esta población está regulada, principalmente, por la afluencia de individuos no residentes.

La probabilidad de captura del grupo RR (media  $0.67 \pm 0.27$  SD) fue mayor que la de OR ( $0.35 \pm 0.20$ ) y OV ( $0.32 \pm 0.27$  SD), por lo que las estimaciones de abundancia para este grupo fueron más precisas (Williams et al., 2002). En general, la probabilidad de captura debe estar directamente relacionada con el esfuerzo de investigación, pero, en este caso, probablemente refleja que los residentes regulares son más detectables por unidad de esfuerzo que los individuos de cualquier otro grupo (Williams et al., 2002).

Los valores de sobrevivencia anual para la comunidad núcleo (RR + OR del grupo) (1.00, IC95%: 1.00-1.00) contrastan marcadamente con los de los visitantes ocasionales: (0.75, IC95%: 0.59-0.87). Como los transitorios no se incluyeron en el análisis, y los RR y OR se comportan como una población cerrada, estos valores más altos para la comunidad núcleo son probablemente el

resultado de una combinación entre una alta tasa de sobrevivencia y una tasa de emigración muy baja.

Para las especies longevas con historia natural compleja, como los cetáceos, se espera que la sobrevivencia de los adultos sea alta y variable según características como la edad, el sexo y las aptitudes individuales (Ralls et al., 1980). Morteo et al. (2012a) asumieron indirectamente tasas de sobrevivencia más altas para los individuos residentes, ya que observaron que estos animales interactúan con menor frecuencia con las pesquerías, en comparación con los no residentes, por lo cual pueden enfrentar una menor exposición al riesgo de enmallamientos en artes de pesca o medidas de retaliación por parte de los pescadores. Por lo tanto, aunque las estimaciones de sobrevivencia mucho más bajas para la fracción de visitantes se basan en gran medida en una alta proporción de delfines que abandonan permanentemente el área de estudio poco después del muestreo, es probable que exista una mayor mortalidad para los no residentes, debido a mayores riesgos de depredación por tiburones y un mayor riesgo de enmallamiento en las artes de pesca (Morteo et al., 2012a, 2014, 2017; Rechimont et al., 2018; Morales-Rincón et al., 2019). Esto último está respaldado por reportes de varamientos registrados entre 2002-2019 (código de descomposición 1-3, según Geraci y Lounsbury, 1993) que mostraron que las lesiones relacionadas con pesquerías solo estuvieron presentes en individuos que no habían sido fotografiados previamente en el área de estudio (Fuentes Del Muro y Morteo, datos no publicados, LabMMar-UV).

Los valores de sobrevivencia registrados para residentes regulares y ocasionales en este estudio son más altos que los reportados en otros lugares (por ejemplo, Wells y Scott, 1990; Speakman et al., 2010; Daura-Jorge et al., 2013; Tezanos-Pinto et al., 2013; Fruet et al., 2015; Vermeulen y Bräger, 2015; Vermeulen et al., 2017; Methion y Díaz-López, 2018), probablemente debido a las diferencias en la forma en que se estratificó la muestra por patrón de residencia. Es importante resaltar que, en los estudios CMR, la existencia de error estándar nulo en la estimación de sobrevivencia se atribuye comúnmente a problemas con los datos (Cooch y White, 2019, p. 6.24); sin embargo, debido a la estratificación por tipo de residencia del presente estudio, los valores nulos probablemente reflejan valores altos de sobrevivencia reales, así como alta precisión de las

estimaciones, debido al cierre efectivo de la población dentro del marco temporal del estudio (es decir, 5 años).

En general, se sabe que los tursiones costeros exhiben un amplio espectro de patrones de residencia y movimientos, que incluyen transitorios, migrantes estacionales y residentes anuales, así como una combinación de movimientos ocasionales de largo alcance y residencia local repetida (Morteo et al., 2014; Wells y Scott, 2018). Este parece ser el caso de la población en el área de estudio, donde Ruíz-Hernández (2014) y Morteo et al. (2019) registraron un intercambio limitado de individuos entre las aguas costeras del SLA y dos ubicaciones al norte de la zona de estudio (Sistema Arrecifal Veracruzano y Nautla, ver Fig. 2.1), para lo cual los delfines necesitan viajar al menos 100 y 230 km, respectivamente. Los presentes resultados son similares a otros aportes realizados en localidades al sur de la zona de estudio, donde se documentó que algunos individuos recorrieron 270 km en promedio en pocos meses, incluyendo un delfín que recorrió más de 800 km entre los estados de Quintana Roo y Tabasco (Delgado-Estrella, 2015, ver Fig. 2.1).

Las diferencias en sincronía y magnitud de la tasa de reclutamiento entre la comunidad núcleo (RR + OR) y el grupo OV determinadas en este estudio podrían corresponder a patrones de movimiento relacionados con el sexo, como se comprobó anteriormente en el golfo de México y el Caribe (por ejemplo, Urian et al., 2009; Caballero et al., 2012; Wells, 2014) y también en el área de estudio, debido a la mayor residencia en hembras y una mayor dispersión de los machos (Morteo et al., 2017; 2019). En este sentido, la filopatría es una característica comúnmente observada en ambos sexos y que se asocia a la edad, tal como ocurre en la población de Sarasota (Wells, 2003, 2014; Sellas et al., 2005). Además, en el norte del golfo de México, los datos moleculares también sugieren que algunas hembras pueden moverse y reproducirse entre diferentes comunidades (Duffield y Wells, 2002), pero las implicaciones a nivel local aún no han sido investigadas. A este respecto, es importante mencionar que en el presente estudio se registró la presencia de dos hembras transitorias.

La existencia de al menos dos mesetas en las curvas de descubrimiento de la muestra completa e individuos OV indica -al menos- un pulso ocasional de individuos que ingresan desde la superpoblación al área de estudio. Estos resultados son consistentes con hallazgos anteriores

(Morteo, 2011; Morteo et al., 2014, 2017), que sugerían que se trata de una población abierta, pero, en el mediano plazo, la tasa de incorporación de nuevos individuos es baja.

Abundancias absolutas comparables de varias comunidades de tursiones de estuarios en todo el mundo a menudo se estiman entre 60 y 150 individuos (por ejemplo, Williams et al., 1993; Wilson et al., 1999; Wells, 2003; Balmer et al., 2008; Vermeulen & Cammareri, 2009; Fruet et al., 2011, 2015; Félix et al., 2017). Los promedios mensuales de abundancias diarias reportados por Morteo et al. (2017) en el área de estudio fueron de aproximadamente 125 delfines bajo el modelo Jolly-Seber. Su número parece consistente con las presentes estimaciones tanto dentro como entre años, pero los resultados no son directamente comparables debido a diferencias en el tratamiento de las muestras.

Los presentes resultados apoyan la afirmación de que la población de delfines que utiliza las aguas costeras del SLA es abierta (Morteo et al., 2017), pero enfatiza la existencia de una comunidad núcleo de animales residentes que, ocasionalmente, recibe un influjo de individuos de aguas vecinas, sin tendencia estacional aparente. Cabe destacar que, a diferencia de otras áreas de estudio en las que se ha postulado la existencia de comunidades núcleo, esta comunidad vive en un hábitat abierto y se comporta en gran medida como una población cerrada. Esta situación podría ser más común de lo que se pensaba anteriormente para la especie en todo el golfo de México, donde muchos individuos permanecen en áreas relativamente pequeñas pero bien aprovisionadas, mientras que los residentes y visitantes de corto plazo provienen de las poblaciones costeras adyacentes, o presentan hábitos nómadas en búsqueda constante de alimentos y parejas reproductivas (Shane, 1980; Irvine et al., 1981; Wells et al., 1987; Ruíz-Hernández, 2014; Delgado-Estrella, 2015; Morteo et al., 2019, entre otros).

Al contrario del presente estudio, la existencia de comunidades núcleo en el norte del golfo de México ha sido postulada sobre la base de criterios cualitativos, principalmente el solapamiento en la presencia de animales transitorios con residentes estacionales y de largo plazo (por ejemplo, Shane, 1980, 1990; Wells et al., 1987; Balmer et al., 2008; Tyson et al., 2011, entre otros) y, en la mayoría de los casos, se refieren a poblaciones que viven en hábitats costeros y estuarinos semicerrados. Por otra parte, en un hábitat costero adyacente a la bahía de Sarasota, Fazioli et al. (2006) encontraron que la comunidad de delfines que prefieren las aguas abiertas del golfo de

México está compuesta por transitorios, residentes estacionales e individuos con un ámbito hogareño mayor que el área de estudio, con menor presencia residentes anuales; sin embargo, en general, en los mencionados estudios faltan detalles sobre el proceso para estimar la residencia individual y carecen de un enfoque cuantitativo para la clasificación de dichos individuos basados en la dinámica de la población.

La presencia permanente de grupos de delfines en la zona de estudio, así como la existencia de una comunidad núcleo están probablemente relacionadas con la existencia de un entorno protegido y un suministro predecible y permanente de especies presa. A pesar del flujo dinámico de individuos, la abundancia a nivel local (es decir, la comunidad núcleo) parece estable en el tiempo, lo que sugiere la existencia de un posible efecto de capacidad de carga. La alta fidelidad al sitio y/o los ámbitos hogareños restringidos probablemente estén determinando los parámetros de población para la comunidad núcleo de tursiones en las aguas costeras de Alvarado. Hay que tener en cuenta que, aunque esto podría aumentar sus posibilidades de vivir en un hábitat aprovisionado, también podría hacerlos más propensos a efectos perjudiciales tanto por amenazas locales documentadas como por otras actualmente desconocidas. Por lo tanto, los esfuerzos futuros de investigación podrían centrarse en explorar, a una escala más fina, la relación entre los parámetros poblacionales, la estructura de la población (p. ej. sexo/edad) y las variables ambientales relevantes para la especie.

Las diferencias en los patrones de residencia para los delfines en nuestra área de estudio pueden explicarse por medio del modelo socio-ecológico de Gowans et al. (2007) de tal manera que, como los recursos son espacial y temporalmente predecibles, los delfines siguen residiendo en áreas relativamente pequeñas (Morteo et al., 2014, 2017). Por el contrario, la competencia con los delfines locales puede llevar a los individuos no residentes (en su mayoría machos) a explorar ámbitos hogareños más amplios, con el fin de encontrar suficientes recursos y oportunidades de apareamiento (Gowans et al., 2007). Esta estrategia puede ayudar a prevenir la endogamia (Caballero et al., 2012) y generar que los machos de esta población se alimenten de otras especies que se encuentren disponibles en las desembocaduras de los ríos y estuarios a lo largo de las aguas costeras del suroeste del golfo de México (Martínez-Serrano et al., 2011; Morteo et al., 2014, 2017, 2019). Finalmente, como algunos estudios han evidenciado un intercambio genético limitado entre poblaciones de sitios adyacentes de diferentes regiones del golfo de México (Sellas et al., 2005;

Caballero et al., 2012; Vollmer y Rosel, 2013), se plantea la cuestión de la existencia de una estructura probable a nivel de meta-población, lo cual también debería ser investigado.



## 6. Literatura citada

- Akaike, H. (1973). "Information theory and an extension of the maximum likelihood principle," in Proceedings of the Second International Symposium on Information Theory, eds B. N. Petrov and F. Caski (Budapest: Akademiai Kiado), 267–281.
- Ballance, L. T. (1990). "Residence patterns, group organization and surface association of bottlenose dolphins in Kino Bay, Gulf of California, México," in The Bottlenose Dolphin, eds S. Leatherwood and R. R. Reeves (San Diego: Academic Press), 267–284. doi: 10.1016/B978-0-12-440280-5.50017-2.
- Balmer, B. C., Wells, R. S., Nowacek, S. M., Nowacek, D. P., Schwake, L. H., McLellan, W. A., et al. (2008). Seasonal abundance and distribution patterns of common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) near St. Joseph Bay, Florida, USA. *Cetacean Res. Manag.* 10, 157–167.
- Begon, M., Townsend, C. R., and Harper, J. L. (2006). *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Barcelona: Ediciones Omega.
- Bigg, M. A. (1982). An assessment of killer whale (*Orcinus orca*) stocks off Vancouver Island, British Columbia. *Rep. Int. Whaling Comm.* 32, 655–666.
- Bose, S., Forrester, T. D., Brazeal, J. L., Sacks, B. N., Casady, D. S., and Wittmer, H. U. (2017). Implications of fidelity and philopatry for the population structure of female black-tailed deer. *Behav. Ecol.* 28, 983–990. doi: 10.1093/beheco/axx047
- Burnham, K. P., Anderson, D. R., White, G. C., Brownie, C., and Pollock, K. H. (1987). *Design and analysis of fish survival experiments based on release–recapture data*. Bethesda: American Fisheries Society Monograph.
- Caballero, S., Islas-Villanueva, V., Tezanos-Pinto, G., Duchene, S., Delgado-Estrella, A., Sanchez-Okrocky, R., et al. (2012). Phylogeography, genetic diversity and population structure of common bottlenose dolphins in the Wider Caribbean inferred from analyses of mitochondrial DNA control region sequences and microsatellite loci: conservation and management implications. *Anim. Conserv.* 15, 95–112. doi: 10.1111/j.1469-1795.2011.00493.x
- Calinski, T., and Harabasz, J. (1974). A dendrite method for cluster analysis. *Commun. Stat. Simul. Comput.* 3, 1–27. doi: 10.1080/03610917408548446
- Carlucci, R., Ba,s, A. A., Liebig, P., Bellomo, S., Fanizza, C., Maglietta, R., et al. (2020). Residency patterns and site fidelity of *Grampus griseus* (Cuvier, 1812) in the Gulf of Taranto (Northern Ionian Sea, Central-Eastern Mediterranean Sea). *Mamm. Res.* 65, 445–455. doi: 10.1007/s13364-020-00485-z
- Chao, A., Lee, S. M., and Jeng, S. L. (1992). Estimating population size for capture-recapture data when capture probabilities vary by time and individual animal. *Biometrics* 48, 201–216. doi: 10.2307/2532750

- Choquet, R., Lebreton, J. D., Gimenez, O., Reboulet, A. M., and Pradel, R. (2009). U-CARE: utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture-REcapture data. *Ecography* 32, 1071–1074. doi: 10.1111/j.1600-0587.2009.05968.x
- Choquet, R., Reboulet, A. M., Lebreton, J. D., Gimenez, O., and Pradel, R. (2005). U-CARE 2.2 User's Manual. Montpellier: CEFE.
- Colwell, R. K., Mao, C. X., and Chang, J. (2004). Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85, 2717–2727. doi: 10.1890/03-0557.
- Connor, R. C., Wells, R. S., Mann, J., Read, A., Connor, R. C., Tyack, P. L., et al. (2000). “The bottlenose dolphin: social relationships in a fission-fusion society,” in *Cetacean Societies: Field Studies of Whales and Dolphins*, ed. J. Mann (Chicago: University of Chicago Press), 91–126.
- Cooch, E. G., and White, G. C. (2019). Program MARK: A Gentle Introduction, 19<sup>th</sup> Edn. Fort Collins: Colorado State University.
- Cruz-Escalona, V. H., Arreguín-Sánchez, F., and Zetina-Rejón, M. (2007). Analysis of the ecosystem structure of Laguna Alvarado, western Gulf of México, by means of a mass balance model. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 72, 155–167. doi:10.1016/j.ecss.2006.10.013
- Daura-Jorge, F., Ingram, S. N., and Simões-Lopes, P. C. (2013). Seasonal abundance and adult survival of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in a community that cooperatively forages with fishermen in southern Brazil. *Mar. Mamm. Sci.* 29, 2933–2911. doi: 10.1111/j.1748-7692.2012.00571.x
- de la Lanza Espino, G., and Lozano Montes, L. (1999). Comparación fisicoquímica de las lagunas de Alvarado y Términos. *Hidrobiológica* 9, 15–30.
- Delgado-Estrella, A. (2015). Patrones de residencia y movimientos a largo plazo de las toninas, *Tursiops truncatus*, en la región suroeste del golfo de México. *Therya* 37, 379–392.
- Duffield, D. A., and Wells, R. S. (2002). “The molecular profile of a resident community of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*,” in *Molecular and Cell Biology of Marine Mammals*, ed. C. J. Pfeiffer (Melbourne: Krieger), 3–11.
- Fazioli, K. L., Hofmann, S., and Wells, R. S. (2006). Use of Gulf of México coastal waters by distinct assemblages of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Aquat. Mamm.* 32, 212–222. doi: 10.1578/AM.32.2.2006.212
- Félix, F., Calderón, A., Vintimilla, M., and Bayas-Rea, R. A. (2017). Decreasing population trend in coastal bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) from the Gulf of Guayaquil, Ecuador. *Aquat. Conserv.* 27, 856–866. doi: 10.1002/aqc.2763
- Fisher, R. A., Corbet, A. S., and Williams, C. B. (1943). The relationship between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.* 12, 42–58. doi: 10.2307/1411

- Fruet, P. F., Daura-Jorge, F. G., Möller, L. M., Genoves, R. C., and Secchi, E. R. (2015). Abundance and demography of bottlenose dolphins inhabiting a subtropical estuary in the Southwestern Atlantic Ocean. *J. Mammal.* 96, 332–343. doi: 0.1093/jmammal/gyv035
- Fruet, P. F., Secchi, E. R., Di Tullio, J. C., and Kinan, P. G. (2011). Abundance of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus* (Cetacea: Delphinidae), inhabiting the Patos Lagoon estuary, southern Brazil: implications for conservation. *Zoologia (Curitiba)* 28, 23–30. doi: 10.1590/S1984-46702011000100004
- Galindo, J. A., Serrano, A., Vázquez-Castán, L., González-Gándara, C., and López-Ortega, M. (2009). Cetacean diversity, distribution, and abundance in northern Veracruz, México. *Aquat. Mamm.* 35, 12–18. doi: 10.1578/AM.35.1.2009.12
- Geraci, J. R., and Lounsbury, V. J. (1993). *Marine Mammals Ashore: A Field Guide for Strandings*. College Station: Texas A&M University Sea Grant Publication.
- Gotelli, N. J., and Chao, A. (2013) Measuring and estimating species richness, species diversity, and biotic similarity from sampling data. In: Levin S.A. (ed.) *Encyclopedia of Biodiversity*, second edition, Volume 5, pp. 195-211. Waltham, MA: Academic Press.
- Gowans, S., Würsig, B., and Karczmarski, L. (2007). The social structure and strategies of Delphinids: predictions based on an ecological framework. *Adv. Mar. Biol.* 53, 195–294. doi: 10.1016/S0065-2881(07)53003-8
- Greenwood, P. J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim. Behav.* 28, 1140–1162. doi: 10.1016/S0003-3472(80)80103-5
- Haughey, R., Hunt, T., Hanf, D., Rankin, R. W., and Parra, G. J. (2020). Photographic capture-recapture analysis reveals a large population of Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) with low site fidelity off the North West Cape, Western Australia. *Front. Mar. Sci.* 6:781. doi: 10.3389/fmars.2019.00781
- Hunt, T., Bejder, L., Allen, S. J., Rankin, R. W., Hanf, D. M., and Parra, G. J. (2017). Demographic characteristics of Australian humpback dolphins reveal important habitat toward the southwestern limit of their range. *Endang. Spec. Res.* 32, 71–88. doi: 10.3354/esr00784
- Irvine, A. B., Scott, M. D., Wells, R. S., and Kaufmann, J. H. (1981). Movements and activities of the Atlantic bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, near Sarasota, Florida. *Fish. Bull. U. S.* 79, 671–688.
- Krebs, C. J. (1972). *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. New York: Harper and Row.
- Legendre, P., and Legendre, L. (2012). *Numerical Ecology*, 2nd Edition. Amsterdam: Elsevier.

- Martínez-Serrano, I., Serrano, O., Heckel, G., and Schramm, Y. (2011). Distribution and home range of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) off Veracruz. *México. Cien. Mar.* 37, 379–392. doi: 10.7773/cm.v37i4A.1860
- Methion, S., and Díaz López, B. (2018). Abundance and demographic parameters of bottlenose dolphins in a highly affected coastal ecosystem. *Mar. Freshw. Res.* 69, 1355–1364. doi: 10.1071/MF17346
- Morales-Rincón, N., Morteo, E., and Delfín-Alfonso, C. A. (2019). Influence of artisanal fisheries on the behavior and social structure of *Tursiops truncatus* in the Southwestern Gulf of México. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 99, 1841–1849. doi: 0.1017/S002531541900078X
- Morteo, E. (2011). *Ecología social de los delfines (Tursiops truncatus) en las aguas costeras de Alvarado, Veracruz, México.* Ph. D. thesis. Veracruz: Universidad Veracruzana.
- Morteo, E., Ramírez y Romero, T. E., Castillo-Olvera, V., Delfín-Alfonso, C. A., Bello-Pineda, J., and González-Christen, A. (2019). “Ecología poblacional de delfines (*Tursiops truncatus*) en el corredor arrecifal del suroeste del golfo de México,” in *Estudios Científicos en el Corredor Arrecifal del Suroeste del golfo de México*, eds A. Granados-Barba, L. Ortiz-Lozano, C. González-Gándara, and D. Salas-Monreal (Campeche: Universidad Autónoma de Campeche), 191–214.
- Morteo, E., Rocha-Olivares, A., and Abarca-Arenas, L. (2014). Sexual segregation of coastal bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Southwestern Gulf of México. *Aquat. Mamm.* 40, 375–385. doi: 10.1578/AM.40.4.2014.375
- Morteo, E., Rocha-Olivares, A., and Abarca-Arenas, L. G. (2017). Abundance, residency and potential hazards for coastal bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) off a productive lagoon in the Gulf of México. *Aquat. Mamm.* 43, 308–319. doi: 10.1578/AM.43.3.2017.308
- Morteo, E., Rocha-Olivares, A., and Morteo, R. (2012b). Sensitivity analysis of residency and site fidelity estimations to variations in sampling effort and individual catchability. *Rev. Mex. Biodivers.* 83, 487–495. doi: 10.22201/ib.20078706e.2012.2.972
- Morteo, E., Rocha-Olivares, A., Arceo-Briseño, P., and Abarca-Arenas, L. G. (2012a). Spatial analyses of bottlenose dolphin-fisheries interactions reveal human avoidance off a productive lagoon in the western Gulf of México. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 92, 1893–1900. doi: 10.1017/S0025315411000488
- Neal, D. (2004). *Introduction to Population Ecology.* New York: Cambridge University Press.
- Ojasti, J., and Dallmeier, F. (eds) (2000). *Manejo de Fauna Silvestre Neotropical, SI/MAB Series # 5.* Washington: Smithsonian Institution.
- Oksanen, F. J., Blanchet, G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O’Hara, B., et al. (2019). *Vegan: Community Ecology Package.* R package Version 2.4-3.

- Ortega Ortiz, J. G. (2002). Multiscale analysis of cetacean distribution in the Gulf of México. Ph. D. thesis. College Station: Texas A & M University.
- Ortega Ortiz, J., Delgado-Estrella, A., and Ortega-Argueta, E. (2004). “Mamíferos marinos del golfo de México: estado actual del conocimiento y recomendaciones para su conservación,” in *Diagnóstico Ambiental del golfo de México*, eds M. Caso, I. Pisanty, and E. Ezcurra (México: Instituto Nacional de Ecología), 135–160.
- Otis, D. L., Burnham, K. P., White, G. C., and Anderson, D. R. (1978). Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildl. Monogr.* 62:135.
- Passadore, C., Möller, L., Diaz-Aguirre, F., and Parra, G. J. (2017). High site fidelity and restricted ranging patterns in southern Australian bottlenose dolphins. *Ecol. Evol.* 8, 242–256. doi: 10.1002/ece3.3674
- Pollock, K. H., Nichols, J. D., Brownie, C., and Hines, J. E. (1990). Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildl. Monogr.* 107, 3–97.
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Ralls, K., Brownell, R. L. Jr., and Ballou, J. (1980). Differential mortality by sex and age in mammals, with specific reference to the sperm whale. *Rep. Int. Whaling Comm.* 2, 233–243.
- Ramírez-León, M. R., García-Aguilar, M. C., Aguayo-Lobo, A., Fuentes-Allen, I., and Sosa-Nishizaki, O. (2020). What do we know about cetaceans in the Mexican waters of the Gulf of México? A review. *Aquat. Mamm.* 46, 623–632. doi: 10.1578/AM.46.6.2020.623
- Rechimont, M. E., Lara-Domínguez, A. L., Morteo, E., Martínez-Serrano, I., and Equihua, M. (2018). Depredation by coastal bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the southwestern Gulf of México in relation to fishing techniques. *Aquat. Mamm.* 44, 469–481. doi: 10.1578/AM.44.5.2018.469
- Ruíz-Hernández, A. 2014. Desplazamientos de toninas (*Tursiops truncatus*) en la costa central de Veracruz, México. [Tesis de Licenciatura], Xalapa, Veracruz, México. Veracruz: Universidad Veracruzana.
- Schleimer, A., Ramp, C., Delarue, J., Carpentier, A., Bérubé, M., Palsbøll, P. J., et al. (2019). Decline in abundance and apparent survival rates of fin whales (*Balaenoptera physalus*) in the northern Gulf of St. Lawrence. *Ecol. Evol.* 9, 4231–4244. doi: 10.1002/ece3.5055
- Schwarz, C. J., and Arnason, A. N. (1996). A general methodology for the analysis of capture-recapture experiments in open populations. *Biometrics* 52, 860–873. doi: 10.2307/2533048
- Sellas, A., Wells, R., and Rosel, P. (2005). Mitochondrial and nuclear DNA analyses reveal fine scale geographic structure in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Gulf of México. *Conserv. Genet.* 6, 715–728. doi: 10.1007/s10592-005-9031-7

- Shane, S. H. (1980). Occurrence, movements, and distribution of bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, in southern Texas. *Fish. Bull.* 78, 593–601.
- Shane, S. H. (1990). “Behavior and ecology of the bottlenose dolphin at Sanibel Island, Florida,” in *The bottlenose dolphin*, eds S. Leatherwood and R. R. Reeves (San Diego: Academic Press), 245–265. doi: 10.1016/B978-0-12-440280-5.50016-0
- Speakman, T., Lane, S., Schwacke, L., Fair, P., and Zolman, E. (2010). Mark-recapture estimates of seasonal abundance and survivorship for bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) near Charleston, South Carolina. *J. Cetacean Res. Manag.* 11, 53–62.
- Stanley, T. R., and Burnham, K. P. (1999). A closure test for time-specific capture–recapture data. *Environ. Ecol. Stat.* 6, 197–209. doi: 10.1023/A:1009674322348
- Stanley, T. R., and Richards, J. D. (2005). Software Review: a program for testing capture–recapture data for closure. *Wildl. Soc. Bull.* 33, 782–785. doi: 10.2193/0091-7648(2005)33[782:SRAPFT]2.0.CO;2
- Switzer, P. V. (1993). Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evol. Ecol.* 7, 533–555. doi: 10.1007/BF01237820
- Tezanos-Pinto, G., Constantine, R., Brooks, L., Jackson, J. A., Mourão, F., Wells, S., et al. (2013). Decline in local abundance of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Bay of Islands, New Zealand. *Mar. Mamm. Sci.* 29, E390–E410. doi: 10.1111/mms.12008
- Tschopp, A., Ferrari, M. A., Crespo, E., and Coscarella, M. (2018). Development of a site fidelity index based on population recapture data. *PeerJ* 6:e4782. doi:10.7717/peerj.4782
- Tyson, R. B., Nowacek, S. M., and Nowacek, D. P. (2011). Community structure and abundance of bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in coastal waters of the northeast Gulf of México. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 438, 253–265. doi: 10.3354/meps09292
- Urian, K. W., Hoffman, S., Wells, R. S., and Read, A. J. (2009). Fine-scale population structure of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Tampa Bay, Florida. *Mar. Mamm. Sci.* 25, 619–638. doi: 10.1111/j.1748-7692.2009.00284.x
- Urian, K. W., Waples, D. M., Tyson, R. B., Hodge, L. E. W., and Read, A. J. (2013). Abundance of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in estuarine and near-shore waters of North Carolina, USA. *J. N. C. Acad. Sci.* 129, 165–171. doi: 10.7572/2167-5880-129.4.165
- Urian, K., Gorgone, A., Read, A., Balmer, B., Wells, R. S., Berggren, P., et al. (2015). Recommendations for photo-identification methods used in capture-recapture models with cetaceans. *Mar. Mamm. Sci.* 31, 298–321. doi: 10.1111/mms.12141
- Valdés-Arellanes, M. P., Serrano, A., Heckel, G., Schramm, Y., and Martínez-Serrano, I. (2011). Abundancia de dos poblaciones de toninas (*Tursiops truncatus*) en el norte de Veracruz, México. *Rev. Mex. Biodivers.* 82, 227–235. doi: 10.22201/ib.20078706e.2011.1.367

- Vermeulen, E., and Bräger, S. (2015). Demographics of the disappearing bottlenose dolphin in Argentina: a common species on its way out? *PLoS One* 10:e0119182. doi: 10.1371/journal.pone.0119182
- Vermeulen, E., and Cammareri, A. (2009). Residency patterns, abundance, and social composition of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Bahía San Antonio, Patagonia, Argentina. *Aquat. Mamm.* 35, 379–386. doi: 10.1578/AM.35.3.2009.378
- Vermeulen, E., Bastida, R., Berninsone, L. G., Bordino, P., Failla, M., Fruet, P., et al. (2017). A review on the distribution, abundance, residency, survival and population structure of coastal bottlenose dolphins in Argentina. *Latin Am. J. Aquat. Mamm.* 12, 2–16. doi: 10.5597/00233
- Vollmer, N. L., and Rosel, P. E. (2013). A review of common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus truncatus*) in the northern Gulf of México: population biology, potential threats, and management. *Southeast. Nat.* 12, 1–43.
- Vollmer, N. L., Rosel, P. E., Mullin, K. D., Schwacke, L. H., Garrison, L. P., Balmer, B. C., et al. (2021). Assessing common bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) population structure in Mississippi Sound and coastal waters of the north central Gulf of México. *Aquat. Conserv. Mar. Freshwater Ecosyst.* 2021, 1–16. doi: 10.1002/aqc.3668
- Wells, R. S. (2003). “Dolphin social complexity: lessons from long-term study and life history,” in *Animal social complexity: intelligence, culture, and individualized societies*, eds F. B. M. de Waal and P. L. Tyack (Cambridge: Harvard University Press), 32–56. doi: 10.4159/harvard.9780674419131.c4
- Wells, R. S. (2014). “Social structure and life history of bottlenose Dolphins near Sarasota Bay, Florida: insights from four decades and five generations,” in *Primates and Cetaceans: field Research and Conservation of Complex Mammalian Societies. Primatology Monographs*, eds J. Yamagiwa and L. Karczmarski (Japan: Springer), 149–172. doi: 10.1007/978-4-431-54523-1\_8
- Wells, R. S., and Scott, M. D. (1990). Estimating bottlenose dolphin population parameters from individual identification and capture-release techniques. *Rep. Int. Whaling Comm.* 12, 407–415.
- Wells, R. S., and Scott, M. D. (2018). “Bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, common bottlenose dolphin,” in *Encyclopedia of marine mammals*, 3rd Edn, eds B. Würsig, J. G. M. Thewissen, and K. Kovacs (San Diego: Academic Press), 118–125. doi: 10.1016/B978-0-12-804327-1.00072-8
- Wells, R. S., Irvine, A. B., and Scott, M. D. (1980). “The social ecology of inshore odontocetes,” in *Cetacean Behavior: Mechanisms and Functions*, ed. L. M. Herman (New York: Wiley), 263–317.
- Wells, R. S., Scott, M. D., and Irvine, A. B. (1987). “The social structure of free ranging bottlenose dolphins,” in *Current mammalogy*, ed. H. H. Genoways (New York: Plenum Press), 247–305. doi: 10.1007/978-1-4757-9909-5\_7

- White, G. C., and Burnham, K. P. (1999). Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46, S120–S138. doi: 10.1080/00063659909477239
- Wickman, L., Rayment, W., Slooten, E., and Dawson, S. M. (2020). Recommendations for estimating mark rate of cetaceans in photo-ID research: a critique of field sampling protocols and variance estimation. *Mar. Mamm. Sci.* 34, 1–16. doi: 10.1111/mms.12723
- Williams, B. K., Nichols, D. J., and Conroy, M. J. (2002). *Analysis and management of animal populations*. London: Academic Press.
- Williams, J. A., Dawson, S. M., and Slooten, E. (1993). The abundance and distribution of bottlenosed dolphins (*Tursiops truncatus*) in Doubtful Sound, New Zealand. *Can. J. Zool.* 71, 2080–2088. doi: 10.1139/z93-293
- Wilson, B., Hammond, P. S., and Thompson, P. M. (1999). Estimating size and assessing trends in a coastal bottlenose dolphin population. *Ecol. Appl.* 9, 288–300. doi: 10.1890/1051-0761(1999)009[0288:ESAATI]2.0.CO;2
- Würsig, B. (1978). Occurrence and group organization of Atlantic bottlenose porpoises (*Tursiops truncatus*) in an Argentine bay. *Biol. Bull.* 154, 348–359. doi: 10.2307/1541132
- Würsig, B., and Jefferson, T. A. (1990). Methods of photo-identification for small cetaceans. *Rep. Int. Whaling Comm.* 12, 43–52.
- Zanardo, N., Parra, G. J., and Moller, L. M. (2016). Site fidelity, residency, and abundance of bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.) in Adelaide’s coastal waters, South Australia. *Mar. Mamm. Sci.* 32, 1381–1401. doi: 10.1111/mms.12335.
- Zar, J.H. 2010. *Biostatistical Analysis*. 5th ed., Prentice Hall/Pearson, Upper Saddle River, New Jersey.



## Anexo 2.1. Definición de términos

Para este estudio, se definieron los siguientes términos:

**Sobrevivencia aparente:** La probabilidad de que un animal permanezca vivo y disponible para su recaptura (es decir, no emigre permanentemente). En el marco de la CMR, la supervivencia se denomina "aparente" ya que el algoritmo no puede discriminar entre la verdadera mortalidad y la emigración (White & Burnham, 1999; Cooch & White, 2019).

**Captura-Marcado-Recaptura (CMR):** Método para la determinación de parámetros poblacionales, basado en un número  $K > 1$  de ocasiones discretas de muestreo en las que los animales son capturados, se les aplican marcas únicas y se liberan de nuevo en la población para futuros muestreos (Williams et al., 2002).

**Frecuencia acumulativa:** En la curva de descubrimiento, los valores en el eje y que representan el número acumulado de observaciones de delfines recién foto-identificados correspondientes a cada una de las sesiones de muestreo consecutivas (en este caso temporadas) (Ver Curva de acumulación de especies).

**Curva de descubrimiento:** En el marco CMR, es un gráfico en el que el eje x representa el número de sesiones consecutivas de muestreo y el eje y la frecuencia acumulada de nuevos individuos foto-identificados. Si el gráfico presenta una tendencia lineal, la población es abierta y todavía quedan individuos por identificar. Si el gráfico alcanza una asíntota, entonces todos o la mayoría de los individuos del área de estudio fueron capturados y, por lo tanto, la población se considera (o puede considerarse) cerrada (Colwell et al., 2004; ver también Curva de acumulación de especies).

**Tabla de frecuencias:** Tabla que implica una lista de todos los valores observados de la variable que se está estudiando y cuántas veces se observa cada uno de esos valores (Zar, 2010).

**Supuestos o suposiciones del modelo:** Los supuestos del modelo de Cormack-Jolly-Seber para poblaciones abiertas son:

- Cada animal marcado presente en la población en el momento (i) tiene la misma probabilidad de recaptura ( $p_i$ )
- Cada animal marcado en la población inmediatamente después del tiempo (i) tiene la misma probabilidad de sobrevivir al tiempo (i + 1)
- Las marcas no se pierden y son correctamente reconocidas.
- Todas las muestras son instantáneas, en relación con el intervalo entre la ocasión (i) e (i + 1), y cada liberación se realiza inmediatamente después de la muestra (Cooch & White, 2019).

**Ocurrencia:** el número de veces que el animal fue recapturado (es decir, eliminando el primer avistamiento del cálculo) (Ballance, 1990; Morteo et al., 2012a).

**Permanencia:** El tiempo durante el cual un individuo se mantuvo en la zona de estudio, determinado por la diferencia entre su primer y último avistamiento, de acuerdo con la estratificación temporal utilizada (basado en Ballance, 1990; Morteo et al., 2012a).

**Periodicidad:** La recurrencia del individuo, determinada por el inverso del tiempo promedio (en días) entre recapturas consecutivas (Ballance, 1990; Morteo et al., 2012a). Para el propósito de este estudio, se calculó la periodicidad tanto en temporadas como en años, según fuera necesario para la construcción de la matriz  $IH_4$ .

**Filopatría:** La tendencia a permanecer en un ambiente familiar, principalmente relacionado con el hábitat natal (Begon et al., 2006).

**Probabilidad de captura (p):** La probabilidad de que un individuo sea capturado por primera vez, dado que está vivo y presente en la muestra (White y Burnham, 1999; Cooch y White, 2019).

**Probabilidad de recaptura (c):** La probabilidad de que un individuo sea capturado, dado que está vivo, en la muestra, y fue capturado previamente al menos una vez (White y Burnham, 1999; Cooch y White, 2017).

**Probabilidad de reclutamiento (probabilidad de entrada, o  $p_{ent}$ , en el modelado POPAN):** La probabilidad de que un animal de la hipotética superpoblación entre a la población entre las ocasiones  $i$  e  $i+1$  (Schwarz & Arnason, 1996; Cooch & White, 2019).

**Patrón de residencia:** Un esquema de clasificación específico para una población en un área de estudio, basado en un índice estandarizado de fidelidad del sitio, que refleja la proporción relativa de tiempo que los individuos pasan en el área de estudio. Para el estudio, con  $K = 3$  incluye:

- **Visitante ocasional:** Un individuo o grupo de individuos que pasan una pequeña proporción de tiempo en un estudio son, como lo muestran los valores más bajos de un índice de fidelidad de sitio estandarizado.
- **Residente ocasional:** Un individuo o grupo de individuos que pasan una proporción media de tiempo en una zona de estudio, como lo muestran los valores medios de un índice estandarizado de fidelidad al sitio.
- **Residente regular:** Un individuo o grupo de individuos que pasan la mayor proporción de tiempo en un área de estudio, como lo muestran los mayores valores de un índice estandarizado de fidelidad al sitio.

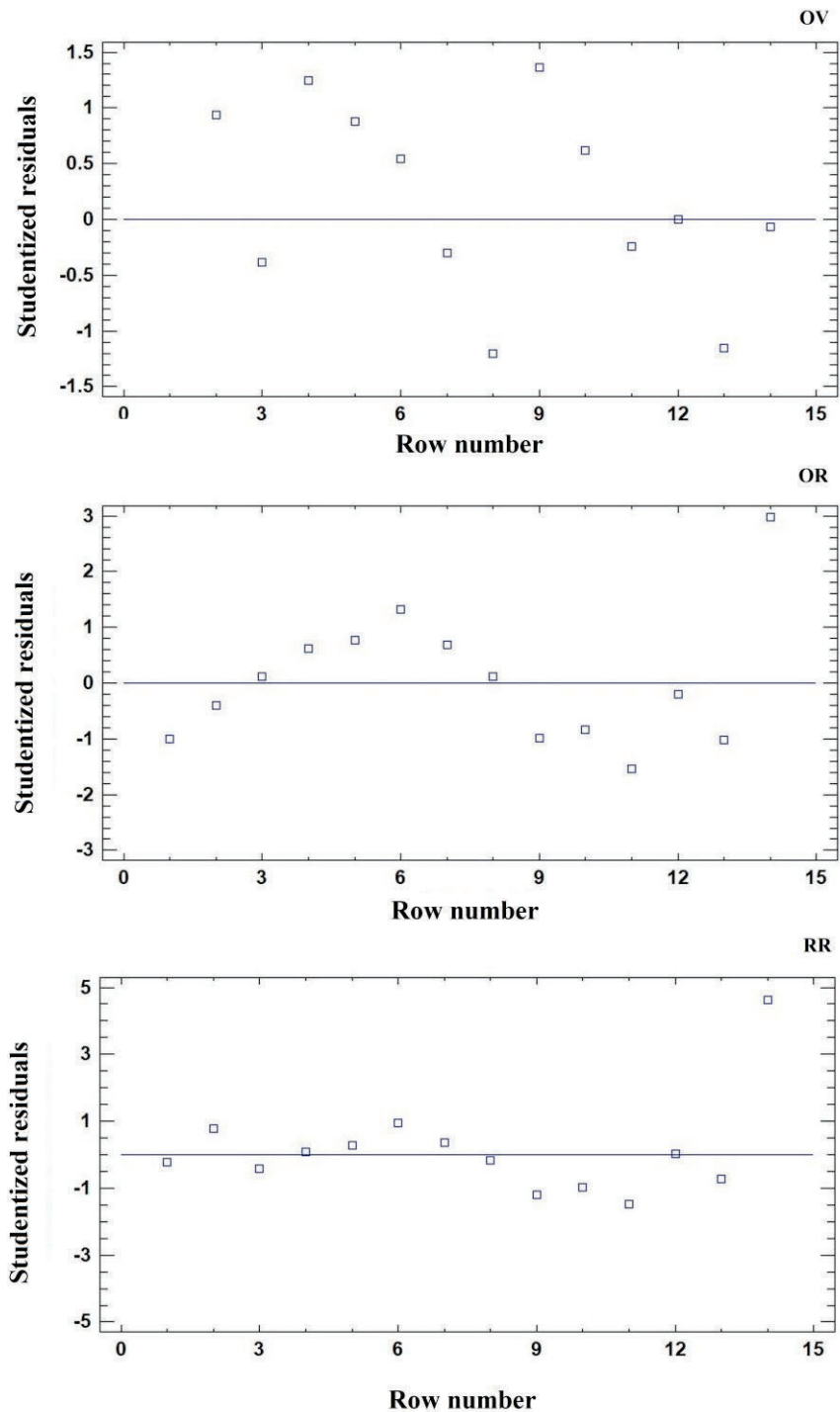
**Fidelidad del sitio:** La tendencia a regresar a un lugar previamente ocupado (Greenwood, 1980; Switzer, 1993).

**Curva de acumulación de especies:** Curva de aumento de la biodiversidad en la que el eje x es el número de unidades de muestreo (individuos o muestras) de un conjunto y el eje y es la riqueza de especies observada. La curva de acumulación de especies se eleva monótonicamente a un número máximo asintótico de especies (Gotelli y Chao, 2013).

**Superpoblación:** Conjunto de individuos formado por todos los animales que alguna vez entrarían en la población (Cooch y White, 2019) durante el estudio.

**Transitorio:** Individuos migratorios que abandonan definitivamente el área de estudio poco después de ser marcados (Cooch y White, 2019). En este estudio, el término se refiere a todos los individuos que estuvieron presentes en el área de estudio solo durante una temporada, independientemente del número de recapturas durante esa temporada.

**Anexo 2.2.** Gráficos de los residuos estudentizados vs número de fila (sesión de muestreo consecutiva) de abundancias para el tursión del Sistema Lagunar de Alvarado, según el patrón de residencia. OV = visitantes ocasionales, OR = residentes ocasionales, RR = residentes regulares. La gráfica muestra patrones sinusoidales evidentes para todos los grupos.



**Anexo 2.3.** Arreglo matricial resumido (Reduced m-array) que incluye los resúmenes de los historiales de captura de todos los grupos, según el patrón de residencia de los individuos. OV = visitantes ocasionales, OR = residentes ocasionales, RR = residentes regulares.

\*\* WARNING \*\* At least a pair of the capture histories are duplicates.

Number of capture histories read was 125

Observed Recaptures for Group 1  
OV

i	R(i)	m(i,j)								r(i)
		j= 2	3	4	5	6	7	8	9	
1	15	8	3	3	0	0	0	0	0	15
2	15		7	3	1	0	0	0	0	15
3	12			5	1	0	0	0	0	7
4	16				6	0	2	1	0	10
5	10					0	0	2	0	3
6	0						0	0	0	0
7	3							0	1	1
8	3								0	0

m(j)		8	10	11	8	0	2	3	1
z(j)		7	12	8	10	13	11	9	8

i	R(i)	m(i,j)					r(i)
		j= 10	11	12	13	14	
1	15	0	0	0	1	0	15
2	15	3	0	0	1	0	15
3	12	0	0	0	1	0	7
4	16	1	0	0	0	0	10
5	10	1	0	0	0	0	3
6	0	0	0	0	0	0	0
7	3	0	0	0	0	0	1
8	3	0	0	0	0	0	0
9	4	3	0	0	1	0	4
10	17		6	1	3	0	10
11	7			2	1	0	3
12	3				1	0	1
13	10					1	1

m(j)		8	6	3	9	1
z(j)		4	8	8	0	0

Observed Recaptures for Group 2  
 OR

i	R(i)	m(i,j)								r(i)
		j= 2	3	4	5	6	7	8	9	
1	16	11	0	3	0	0	0	1	0	16
2	25		3	15	4	0	0	1	1	25
3	8			4	2	0	2	0	0	8
4	26				10	0	5	5	1	26
5	18					2	1	6	4	18
6	2						1	0	1	2
7	11							2	4	10
8	15								7	12
m(j)		11	3	22	16	2	9	15	18	
z(j)		5	27	13	23	39	32	27	21	

i	R(i)	m(i,j)				r(i)	
		j= 10	11	12	13		14
1	16	1	0	0	0	0	16
2	25	1	0	0	0	0	25
3	8	0	0	0	0	0	8
4	26	1	1	0	3	0	26
5	18	5	0	0	0	0	18
6	2	0	0	0	0	0	2
7	11	4	0	0	0	0	10
8	15	2	0	2	1	0	12
9	20	13	3	0	3	0	19
10	27		9	3	7	1	20
11	13			2	3	0	5
12	7				2	0	2
13	19					2	2
m(j)		27	13	7	19	3	
z(j)		13	20	18	1	0	

Observed Recaptures for Group 3  
 RR

i	R(i)	m(i,j)								r(i)
		j= 2	3	4	5	6	7	8	9	
1	39	35	1	3	0	0	0	0	0	39
2	48		27	21	0	0	0	0	0	48
3	30			28	2	0	0	0	0	30
4	52				46	0	5	1	0	52
5	49					19	15	6	9	49
6	19						11	6	1	19
7	31							19	11	31
8	32								29	32
m(j)		35	28	52	48	19	31	32	50	
z(j)		4	24	2	6	36	24	23	5	

i	R(i)	m(i,j)					r(i)
		j= 10	11	12	13	14	
1	39	0	0	0	0	0	39
2	48	0	0	0	0	0	48
3	30	0	0	0	0	0	30
4	52	0	0	0	0	0	52
5	49	0	0	0	0	0	49
6	19	0	1	0	0	0	19
7	31	1	0	0	0	0	31
8	32	3	0	0	0	0	32
9	50	45	3	1	1	0	50
10	49		35	4	10	0	49
11	39			15	18	0	33
12	20				15	0	15
13	44					9	9
m(j)		49	39	20	44	9	
z(j)		6	16	29	0	0	

-----

Sums for the above Groups

m.	0	54	41	85	72	21	42	50
z.	0	16	63	23	39	88	67	59
R.	70	88	50	94	77	21	45	50
r.	70	88	45	88	70	21	42	44

m.	69	84	58	30	72	13
z.	34	23	44	55	1	0
R.	74	93	59	30	73	
r.	73	79	41	18	12	

Data type is Complete Capture Histories.



## Capítulo III

### La estructura de sexos como factor determinante de la dinámica poblacional de los tursiones de las aguas costeras de Alvarado, Veracruz, suroeste del golfo de México



Foto: Jaime Bolaños Jiménez

**La estructura de sexos como factor determinante de la dinámica poblacional de los tursiones de las aguas costeras de Alvarado, Veracruz, suroeste del golfo de México**

## **1. Introducción**

La gestión y conservación adecuadas de las especies de fauna silvestre requieren de una comprensión clara de la estructura de las poblaciones, de su papel en el ecosistema y de sus variaciones a lo largo del tiempo, así como de la interacción entre los factores intrínsecos (es decir, los individuos) y extrínsecos (es decir, el medio ambiente) que influyen en la dinámica de la población (Ojasti y Dallmeier, 2000). Este conocimiento es particularmente importante para la conservación de las poblaciones costeras del tursión común (*Tursiops truncatus* Montagu, 1821, en adelante tursión), ya que generalmente presentan tamaños poblacionales pequeños, distribuciones fragmentadas y están expuestos a altos niveles de interacciones con la pesca y otros impactos antropogénicos (Ávila et al., 2018; Reeves et al., 2005).

La mayor parte del conocimiento de la biología, ecología, genética y la historia natural del tursión en el golfo de México proviene de estudios a pequeña escala realizados en aguas costeras del norte del golfo de México. El uso del hábitat de la especie en dicha región es complejo e incluye, al menos, cuatro tipos de movimientos individuales, como la residencia a largo y corto plazo, los movimientos estacionales y la transitoriedad, lo que suele generar cambios en las abundancias, que pueden ser cíclicos (Vollmer y Rosel, 2013; Wells y Scott, 2018). En otros casos, algunas poblaciones exhiben fidelidad al sitio a largo plazo y son estables a través del tiempo, como es el caso de la población de la bahía de Sarasota, en Florida, la cual consiste de entre 105-120 delfines,

la mayoría de los cuales están presentes durante todo el año (Shane et al., 1986; Wells, 2003). En general, los tursiones costeros del norte del golfo de México utilizan principalmente los sistemas de estuarios, bahías, sondas y cuerpos de agua semicerrados, aunque, ocasionalmente, se les puede observar en aguas abiertas, adyacentes a sus hábitats costeros, donde sus ámbitos se superponen con la distribución de delfines que prefieren aguas abiertas (Fazioli et al., 2006). Por otra parte, varios estudios sobre la dinámica y la estructura de las poblaciones en las zonas costeras del golfo han demostrado la existencia de una diferenciación genética a gran escala para el ADN nuclear y mitocondrial, lo que indica que el intercambio de individuos y el flujo de genes entre algunas poblaciones costeras podría ser limitado (Sellas et al., 2005; Vollmer y Rosel, 2013).

El tursión es también la especie de cetáceo más común en la zona costera del sur del golfo de México, conformando más del 70% de los registros disponibles de mamíferos marinos (Galindo et al., 2009; Ortega-Ortiz, 2002; Ramírez-León et al., 2020). Actualmente, la mayoría de los estudios disponibles sobre tursiones costeros en esta región son de corto plazo y pequeña escala, y se han realizado en algunos sitios del norte del estado de Veracruz (Galindo et al., 2009; Morteo et al., 2019; Martínez-Serrano et al., 2011; Valdés-Arellanes et al., 2011); del Sistema Lagunar de Alvarado (SLA) en el estado de Veracruz (Morales-Rincón et al., 2019; Morteo et al., 2019; Morteo et al., 2014, 2017), y algunas zonas costeras de los estados de Tabasco, Campeche y Yucatán (Delgado-Estrella, 2015) (Fig. 3.1). Estos estudios se centraron generalmente en la abundancia, distribución, interacción con las pesquerías y comportamiento de los delfines (Ramírez-León et al., 2020), con información limitada sobre otros parámetros de la población (por ejemplo, sobrevivencia y migración), pero coinciden en señalar que las densidades de tursiones son más altas cerca de las desembocaduras de los ríos y sistemas lagunares, por lo que podrían estar

influenciadas estacionalmente. De hecho, el determinante más común para el tamaño del ámbito hogareño en estos estudios parece ser la proximidad a estuarios y desembocaduras de ríos, en lugar de otras características geomorfológicas costeras (Martínez-Serrano et al., 2011; Medellín Ortiz, 2012). Esto probablemente se deba a la disponibilidad de presas, a menudo impulsada por la concentración de nutrientes que se descargan en el mar desde los sistemas estuarinos de la región (Morán-Silva et al., 2005). En un estudio más reciente realizado en las aguas costeras del SLA, Bolaños-Jiménez et al. (2021) utilizaron índices estandarizados de fidelidad al sitio para estudiar el patrón de residencia y definir cuantitativamente una comunidad núcleo de tursiones.

El presente estudio se centró en una evaluación de 5 años (mayo de 2006 – agosto de 2010) destinada a proporcionar una mejor comprensión de la dinámica estacional de los parámetros de la población y las tendencias en la abundancia de tursiones que utilizan la zona costera adyacente al SLA. Algunos estudios previos (Morteo, 2011; Morteo et al., 2014; Bolaños-Jiménez et al., 2021) encontraron que se trata de una población abierta, en la que los patrones de presencia de delfines van desde transitorios hasta residentes regulares (a largo plazo). En el presente estudio, se utilizó el enfoque de la superpoblación (Schwarz & Arnason, 1996) para estimar los parámetros poblacionales mediante modelos de captura-marca-recaptura (CMR) con base en la parametrización POPAN del modelo de Jolly-Seber (White y Burnham, 1999; Williams, Nichols y Conroy, 2002). Un conjunto parcial de nuestros datos fue analizado previamente por Morteo et al. (2014, 2017) para estudiar la ecología social y la abundancia general de la población bajo un modelo abierto (Jolly-Seber) durante un período de dos años (mayo de 2006 - abril de 2008). Sin embargo, en dichos trabajos no se exploraron los parámetros relacionados con el sexo, a pesar de que esta comunidad presenta segregación sexual (Morteo et al., 2014); además, sus estimaciones

de abundancia no buscaron ni incluyeron variaciones temporales en las probabilidades de captura ni en los tamaños de la población mediante la tasa de individuos marcados (ver Morteo et al., 2017). Por otra parte, para el presente estudio, las historias de avistamiento fueron agrupadas por temporadas climáticas con el fin de explorar la dinámica estacional de la población; a continuación, centramos nuestro análisis en la abundancia, sobrevivencia aparente y la probabilidad de entrada de individuos de la superpoblación (es decir, el reclutamiento), estratificando la muestra según el sexo de los individuos. Los resultados de este estudio proporcionarán a las autoridades e investigadores más información acerca de la dinámica poblacional basada la estructura de sexos de los tursiones de las aguas costeras del SLA, lo que será una valiosa ayuda para la conservación de los tursiones y el manejo de la pesquería artesanal.

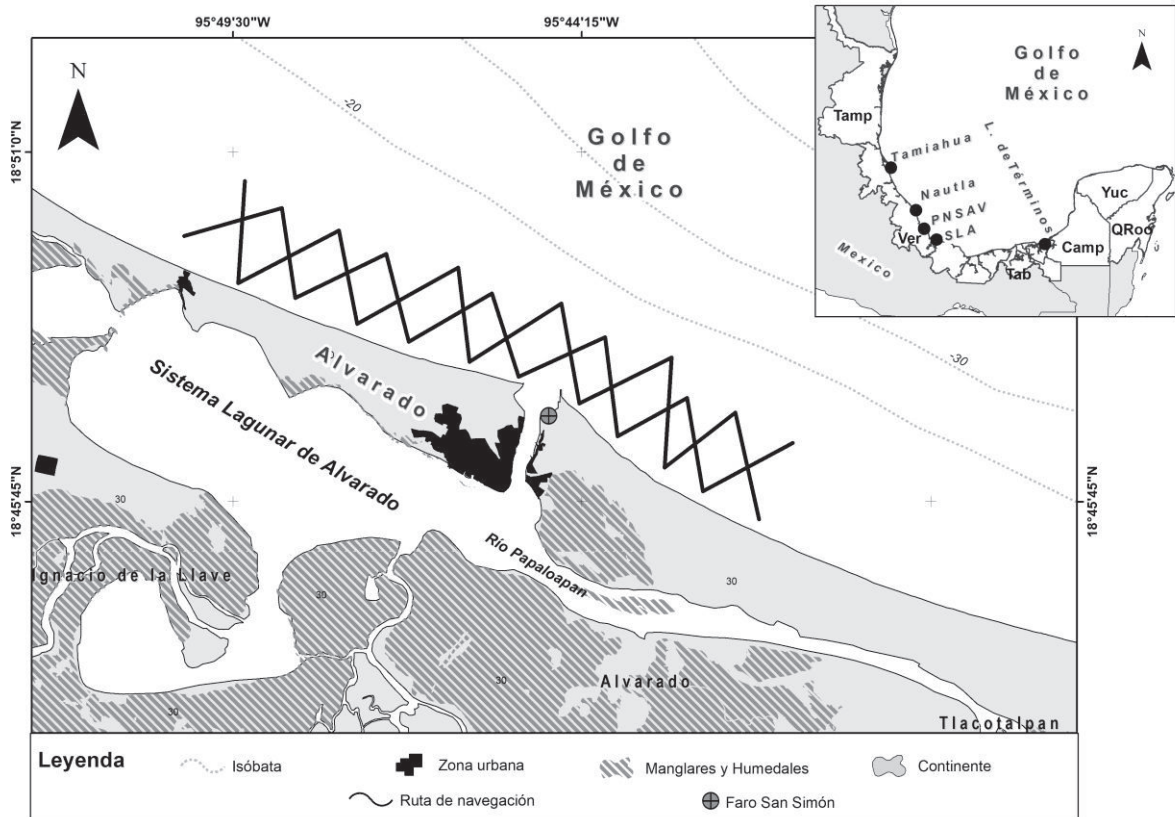
## **2. Material y Métodos**

El protocolo de estudio se encuentra detallado en Morteo (2011) y Morteo et al. (2014, 2017). La descripción completa del conjunto de datos, los procedimientos analíticos y la cobertura espacial y temporal se describen en Bolaños-Jiménez et al. (2021). Una definición detallada de los términos metodológicos se presenta en el Anexo 2.1. (supra).

### **2.1. Zona de estudio**

El área de estudio se encuentra en el centro-sur del estado de Veracruz, adyacente a la desembocadura del SLA (18.73 – 18.87 N, 95.73 –95.95 W (Fig. 3.1). El SLA es un humedal costero dominado por manglares, que constituye uno de los ecosistemas más productivos del suroeste del golfo de México (Guentzel et al., 2011). Su importancia económica y ecológica se basa en sus servicios como zona de crianza, alimentación y reproducción de numerosas poblaciones

de peces, moluscos y crustáceos (Cruz-Escalona et al., 2007) de importancia para la pesquería local.



**Figura 3.1.** Ubicación del área de estudio (SLA = Sistema Lagunar Alvarado). Los acrónimos indican los nombres de los estados (es decir, Tamp = Tamaulipas, Ver = Veracruz, Tab = Tabasco, Camp = Campeche, Yuc = Yucatán, QRoo = Quintana Roo). También se muestran lugares cercanos con estudios sobre tursiones (por ejemplo, Laguna de Términos, Nautla, PNSAV = Parque Nacional del Sistema Arrecifal de Veracruz, SLA = Sistema Lagunar de Alvarado). Las líneas en zigzag indican las líneas de transecto estudiadas.

El área de estudio está muy influenciada por la dinámica estacional del SLA. El régimen climático de la región incluye tres temporadas: 1) Secas (marzo-junio); 2) Lluvias (julio-octubre) y 3) Nortes (noviembre-febrero). Durante la temporada de secas se produce menor escorrentía desde el continente, homogeneizando así las propiedades del agua de mar en toda el área de estudio; en lluvias, el aporte de las precipitaciones y la pluma del río generan una disminución de la salinidad y un aumento de la disponibilidad de nutrientes; la temporada de nortes se caracteriza por una disminución de la temperatura, así como un aumento de la frecuencia de los frentes fríos y fuertes lluvias, que provocan un aumento de la turbulencia y la turbiedad tanto en las aguas del SLA como en las aguas cercanas a la costa (de la Lanza-Espino y Lozano-Montes, 1999; Guentzel et al., 2011). Las especies de peces comerciales más importantes del estado de Veracruz también son presas preferidas por los tursiones en el área de estudio (Rechimont et al., 2018). Entre ellas se incluyen el peto (*Scomberomorus cavalla* Cuvier, 1829) y la sierra (*S. maculatus*) (Dzul Magaña, 2014), así como el jurel (*Caranx hippos* Linneaus, 1766) y el pámpano (*Trachinotus carolinus* Linneaus, 1766) que, en conjunto, alcanzan el 54% de las 6.42 toneladas pescadas anualmente<sup>1</sup>. Además, las capturas de peto y sierra alcanzan su punto máximo durante las temporadas de secas y nortes, respectivamente (Dzul Magaña, 2014).

Los tursiones que habitan estas aguas costeras han sido estudiados intermitentemente desde 1993 (e.g., García Loredo, 1995; Morteo, 2011; Morteo et al., 2014, 2017; Medellín Ortiz, 2012; Rechimont et al., 2018; Morales-Rincón et al., 2019) y dichos estudios han estado basados, principalmente, en períodos de estudio de corta duración ( $\leq 2$  años). Estos estudios encontraron que algunos delfines pueden viajar hasta 300 km hacia el Parque Nacional Sistema Arrecifal

---

<sup>1</sup> Bolaños-Jiménez y Morteo, datos no publicados.

Veracruzano y Nautla, al noroeste (Morteo et al., 2017; 2019); sin embargo, alrededor del 30% de los delfines muestran alta fidelidad al sitio y residencia a largo plazo (Morteo et al., 2017). Los patrones temporales y la dinámica social de estos delfines muestran diferentes usos del hábitat y asociaciones entre sexos y, por otra parte, la presencia recurrente de grupos de un solo sexo dentro del área de estudio indica una población sexualmente segregada, donde las hembras parecen ser más abundantes que los machos (Morteo et al., 2014).

Las amenazas documentadas a la especie en las aguas costeras del SLA incluyen hostigamiento por embarcaciones (Morales-Rincón et al., 2019), capturas incidentales e intencionales (Morteo et al., 2017) para usar la carne como cebo para la pesca de tiburones (Ortega-Argueta et al., 2005) y, hasta el año 2000, capturas de animales vivos para exhibición en delfinarios (Alaniz-Pasini y Rojas-Ortega, 2007). Las interacciones entre los delfines y los pescadores locales son antagónicas debido a la depredación rutinaria de las capturas directamente de los artes de pesca por parte de los tursiones, lo que genera pérdidas económicas a la pesca artesanal local (Rechimont et al., 2018). Durante décadas, los tursiones han sido considerados una plaga por los pescadores artesanales locales (Arias-Zapata, 2019; Morteo, 2011; Morteo et al., 2014, 2017) lo que, junto con otras amenazas documentadas y no documentadas, podría generar efectos nocivos sobre su abundancia, sobrevivencia y otros parámetros poblacionales.

## **2.2. Protocolo de muestreo**

Entre Mayo de 2006 y agosto de 2010, se efectuaron de 1 a 4 navegaciones de foto-identificación por mes, durante las cuales se cubrió toda el área de estudio. Los recorridos se iniciaron en la desembocadura de la laguna y se efectuaron a lo largo de transectos predefinidos, en forma de zigzag (Fig. 3.1), cubriendo un área de aproximadamente 72 km<sup>2</sup> (Morteo et al., 2012),



extendiéndose 4 km mar adentro, y 9 km a cada lado de la desembocadura del estuario (Morteo, 2011). Cada vez que se detectó un delfín o un grupo de delfines, se disminuyó la velocidad de la embarcación para acercarse prudencialmente al grupo, con el fin de proceder a la toma de las fotografías. En todos los casos, se intentó fotografiar ambos lados de las aletas dorsales de todos los individuos, independientemente de tener marcas naturales conspicuas en la aleta dorsal, para lo cual se utilizaron cámaras Canon Rebel XT, Nikon D50 y D3000 y teleobjetivos de 70-300 mm. La embarcación permaneció con el grupo de delfines hasta que todos los individuos fueron fotografiados, o los delfines abandonaron el área (Morteo et al., 2014). Todos los recorridos se realizaron durante estado del mar de 3 o menos en la escala de Beaufort (velocidad del viento < 15 km hr<sup>-1</sup>).

### **2.3. Foto-identificación y determinación del sexo de los individuos**

Los tursiones adultos fueron identificados, catalogados y sexados por medio de las marcas naturales presentes en sus aletas dorsales, utilizando técnicas estándar de foto-identificación (Würsig y Jefferson, 1990; Rosel et al., 2011). Para estos efectos, sólo se utilizaron marcas duraderas y permanentes tales como cortes, muescas y deformidades. Todas las fotografías se clasificaron según su calidad técnica (por ejemplo, enfoque, nitidez, iluminación, ángulo y proporción de exposición de la aleta dorsal) y la distintividad de la aleta dorsal del delfín. Se utilizó un protocolo previamente comprobado para la selección de las fotografías (Urian et al., 2015), que incluyó solo imágenes de buena calidad (Q1 y Q2) de individuos con marcas permanentes visibles (D1 y D2) para minimizar la probabilidad de identificaciones erróneas. Los individuos se clasificaron como probables hembras (PF), probables machos (PM) y sexo no determinado (SND). La asociación consistente (es decir, coeficientes de asociación > 0.70 durante varios meses) con una cría o un

individuo joven se utilizó para clasificar a los individuos como PF (Connor et al., 2000; Quintana-Rizzo y Wells, 2001; Maze-Foley y Würsig, 2002; Gero et al., 2005; Morteo et al., 2014). Por otro lado, el nado sincronizado entre dos o tres individuos, indicativo de alianzas entre machos (pares y tríos sincronizados, respectivamente, terminología de Connor et al., 2006; ver también Morteo et al., 2014), y la observación del área genital de individuos reconocibles pertenecientes a subgrupos de parejas o tríos sincronizados se utilizaron como criterios para clasificar a los individuos como PM. También se verificó que los individuos PM nunca se encontraran asociados con crías o animales jóvenes, y/o que los miembros de los subgrupos de pares y tríos sincronizados (Connor et al., 2000, 2006; Morteo et al., 2014) nunca fueron clasificados como PF. Para la confirmación de la determinación del sexo se efectuó utilizó una verificación cruzada, aplicando estos criterios a un subconjunto de tursiones fotografiados durante recorridos de foto-identificación efectuados en el área de estudio entre 2002-2003 (Morteo et al., 2014; 2019), que incluyeron individuos también presentes en esta muestra. Además, se confirmó que ocho de los individuos PM de la muestra eran machos, a través de la observación directa de sus zonas genitales (Morteo et al., 2014; Morales-Rincón et al., 2019; Morteo, datos no publicados).

Siguiendo a Read et al. (1993) y Romero Tenorio y Delgado-Estrella (2015), los individuos robustos de gran tamaño -típicamente unos 250 cm o más- en comparación con el tamaño de la embarcación, se definieron como adultos. El resto de los individuos se consideraron jóvenes, crías o neonatos y no se incluyeron en el análisis.

Con las ocasiones de muestreo se construyó una matriz de historias de identificación donde cada delfín fue registrado como avistado (1) o no (0) dentro de una sesión de muestreo dada. Las historias de avistamiento de los delfines identificables se utilizaron para construir una curva de

descubrimiento con el número acumulado de nuevos individuos marcados por recorrido de muestreo consecutivo (Colwell et al., 2004; Fisher et al., 1943) y para obtener estimaciones de parámetros de población separados para cada sexo bajo el enfoque de superpoblación (Schwarz y Arnason, 1996) disponible en el software MARK (White y Burnham, 1999, *infra*).

#### **2.4. Modelado de las estimaciones poblacionales**

Las historias de avistamiento de todos los individuos se agruparon según las temporadas climáticas (es decir, secas, lluvias y nortes) para estudiar la variación estacional en la dinámica de la población. Se utilizó el enfoque de la superpoblación, formulación POPAN del modelo Jolly-Seber (Schwarz y Arnason, 1996; White y Burnham, 1999) para estimar la sobrevivencia aparente ( $\Phi$ , en adelante denominada sobrevivencia), la probabilidad de entrada de individuos de la superpoblación ( $P$ , en adelante reclutamiento) y las abundancias estacionales. En la parametrización POPAN, el concepto de superpoblación incluye a todos los animales que ingresan al área de estudio durante el transcurso de la investigación (Schwarz y Arnason, 1996; Cooch y White, 2019). Se eligió este modelo porque las evidencias disponibles indicaban que los tursiones que visitan el área de estudio son parte de una población abierta más grande (es decir, una superpoblación) (Morteo et al., 2014, 2017, 2019; Bolaños-Jiménez et al., 2021) y porque es muy probable que se produjeran cambios (es decir, adiciones o pérdidas) en la población en el transcurso de los cinco años cubiertos por el estudio. En este sentido, se utiliza el término "población" para indicar el número total de individuos estimados para el área de estudio.

Los modelos plausibles se analizaron aplicando una combinación de especificaciones de parámetros, incluyendo parámetros variantes por temporada (temporada), variantes entre sexos (sexo), variantes por temporada y sexo (temporada \* sexo) y constantes por temporada y sexo para

todos los grupos (.) (terminología de White y Burnham, 1999). De acuerdo con el conocimiento previo del área de estudio, esta es una población abierta, en la que la segregación sexual es evidente, y donde los patrones temporales y sociales sugieren que los machos pueden ser los principales responsables del flujo de genes entre ubicaciones adyacentes (Morteo et al., 2014; 2017). Por estas razones, las formulaciones para algunas combinaciones de parámetros [es decir, pent(.), pent(sex)] se consideraron poco realistas y, por lo tanto, no se incluyeron en el análisis.

## **2.5. Bondad de ajuste y selección de modelos**

La validez de la determinación de parámetros poblacionales bajo modelos de población abierta requiere del cumplimiento de varios supuestos (Pollock et al, 1990; White y Burnham, 1999), verificable por medio de pruebas de bondad del ajuste. Para la evaluación de la bondad del ajuste se utilizó el programa U-CARE v.2.3.2 (Choquet et al., 2005; Choquet et al., 2009), que consta de las pruebas TEST2 y TEST3. En general, el TEST2 evalúa la homogeneidad en las probabilidades de captura entre individuos, mientras que el TEST3 evalúa la homogeneidad en las probabilidades de sobrevivencia (Choquet et al., 2005; White y Burnham, 1999). Para cada análisis, se seleccionó el modelo que mejor se ajustaba a los datos con base en los valores más bajos del Criterio de Información de Akaike, corregido para muestras pequeñas (AICc, Akaike, 1973; White y Burnham, 1999). También, se utilizó el enfoque ad hoc de Pradel et al. (1997) para lidiar con la presencia de un exceso de individuos transitorios en la muestra. Este enfoque permite eliminar la primera observación de cada animal marcado y, por lo tanto, produce estimaciones insesgadas de parámetros de la fracción “más residente” de la población (Pradel et al., 1997; Choquet et al., 2005, 2009).

## 2.6. Tasa de marcados

Una alta proporción de la población tiene marcas muy conspicuas (Morteo et al., 2017), reconocibles desde ambos lados de la aleta dorsal; en más del 90% de los casos, el catálogo incluye imágenes de ambos lados de la aleta dorsal (Morteo, datos no publicados). Para cada avistamiento, se calculó una tasa de individuos marcados ( $\theta$ ), con el fin de ajustar las estimaciones de abundancia teniendo en cuenta la fracción no marcada de la población y, por lo tanto, producir estimaciones de las abundancias estacionales totales (Wickman et al, 2020; Wilson et al., 1999).

Para aumentar la precisión y exactitud de las estimaciones, se utilizó una combinación de enfoques analíticos y de campo para estimar el tamaño del grupo y  $\theta$  para cada encuentro. En el campo, se estimó el tamaño mínimo, máximo y mejor, de todos los grupos encontrados. De estos, se utilizó la mejor estimación para calcular una tasa de marcados para cada avistamiento. Además, se utilizaron los criterios empíricos desarrollados independientemente por Würsig (1978) y Ballance (1990), para verificar las estimaciones de campo. Con este último enfoque, la probabilidad de haber fotografiado a todos los delfines en un grupo es superior al 95% si todos los individuos marcados en el avistamiento fueron fotografiados al menos cuatro veces (Ballance, 1990; Würsig y Jefferson, 1990). En consecuencia, sólo se incluyeron para los cálculos los avistamientos en los que la verificación cruzada indicó que todos los individuos marcados en el grupo fueron fotografiados al menos cuatro veces. Ambos enfoques fueron altamente exactos (Anexo 3.1), por lo que la tasa de marcados así obtenida se considera como una representación adecuada de la proporción de individuos marcados presentes en la población. Se calculó la tasa de marcas ( $\theta$ ) y su varianza para ajustar las estimaciones de abundancia estacional ( $N_s$ ) y su intervalo de confianza del 95% (IC95%). La abundancia total se calculó como:

$$N_T = \frac{N_m}{\theta} \quad (1)$$

Donde:  $N_T$  = abundancia total

$N_m$  = abundancia de individuos marcados

$\theta$  = tasa de marcados.

La varianza se calculó utilizando el método Delta (Wilson, Hammond, y Thompson., 1999) como:

$$Var(N_T) = N_T^2 \left[ \frac{var(N_m)}{N_m^2} + \frac{1-\theta}{n\theta} \right] \quad (2)$$

donde n es el número total de individuos en los que se estimó  $\theta$ . El error estándar se calculó como:

$$SE(N_T) = \sqrt{Var(N_T)} \quad (3)$$

y luego, los intervalos de confianza log-normales del 95% (Burnham et al., 1987; Tezanos-Pinto et al., 2013) fueron calculados como:

$$N_i = \frac{N_T}{C} \text{ y } N_s = N_T \times C \quad (4)$$

donde  $N_i$  y  $N_s$  son el límite inferior y superior, respectivamente, del intervalo de confianza, y

$$C = z_{0.025} \times \sqrt{\log_e \left[ 1 + (CV(N_T))^2 \right]} \quad (5)$$

donde  $z_{0.025}$  es el desvío normal o valor tabulado de la t-Student para infinitos grados de libertad (1,96), y CV es el coeficiente de variación.

### 3. Resultados

#### 3.1. Esfuerzo

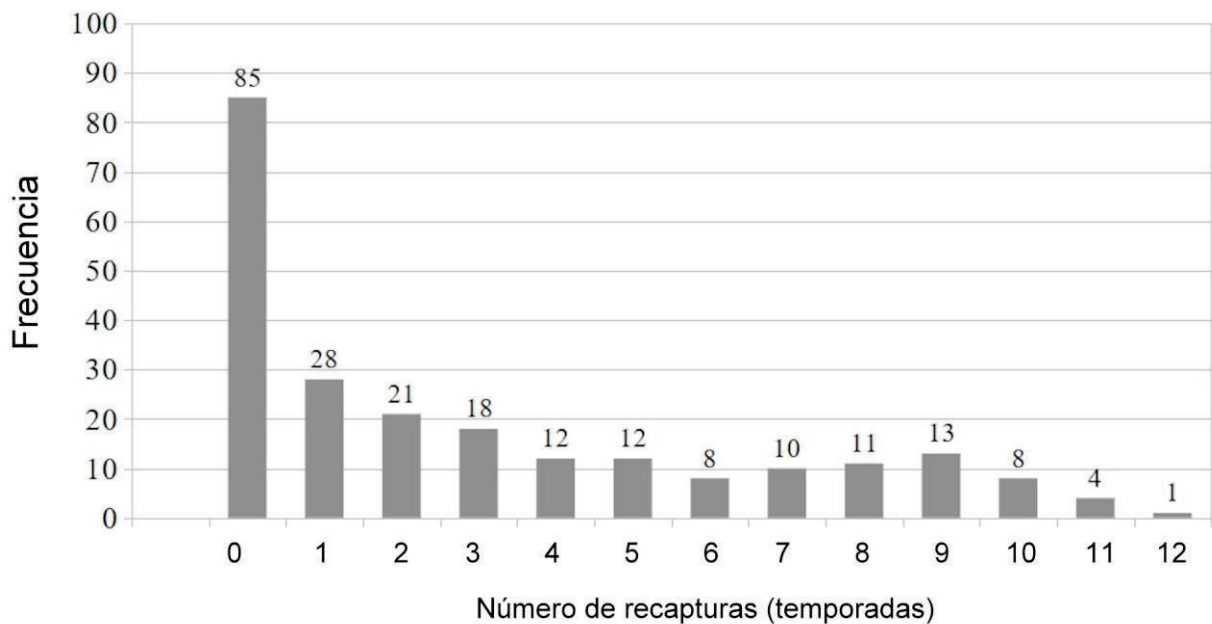
Entre mayo de 2006 y agosto de 2010, se efectuaron 75 navegaciones, totalizando 6 328.8 km recorridos, incluyendo 288.1 horas de esfuerzo de búsqueda y 110.4 horas fotografiando grupos de delfines (Tabla 3.1). El esfuerzo de búsqueda varió de 3.8 a 8.1 horas al día<sup>-1</sup> ( $\bar{x} = 3.6 \pm 1.1$  SD) y promedió 20.6 horas (12.4 SD) por temporada. El esfuerzo de foto-identificación (hr•día<sup>-1</sup>) fluctuó entre 0.0-3.6 ( $\bar{x} = 1.4 \pm 0.8$  SD) y promedió 7.9 hr (5.9 SD) por temporada, sin diferencias estacionales (Kruskal-Wallis,  $H = 10.55$ ,  $p = 0.10$ ). En general, el esfuerzo fue mayor durante las dos primeras temporadas (secas y lluvias 2006) y menor en la última (seca y lluviosa 2010), pero no se encontraron diferencias estadísticas entre las temporadas (Kruskal-Wallis,  $H = 0.91$ ,  $p = 0.63$ ). En todos los casos, el área de estudio completa fue cubierta en cada viaje. En total se procesaron 30 402 imágenes, de las cuales 10 958 (36%) fueron útiles para la foto-identificación. Para los delfines marcados, el número de temporadas en las que fueron recapturados varió entre 0 y 12 temporadas, donde el 36.8% ( $n = 85$ ) fueron transitorios, es decir, no presentaron recapturas (Fig. 3.2).

En total, fueron encontrados doscientos sesenta y tres grupos con un total de 2 320 delfines muestreados. El tamaño del grupo promedió 9.0 individuos (11.2 DE, rango: 1-100), y se mantuvo similar durante todo el período de estudio (Kruskal-Wallis,  $H = 2.62$ ,  $p = 0.27$ ). Se logró la foto-identificación de un total de 231 individuos distintos, incluidas 48 probables hembras (PF), 12 probables machos (PM), de los cuales se confirmó a 8 a través de la observación directa del área genital, así como 171 delfines para los cuales no se pudo determinar el sexo (SND). El sexado para este conjunto de individuos fue consistente con los resultados de estudios distintos efectuados en la misma área durante 2002-2003 y 2006-2008 (Morteo et al., 2014, 2017, 2019).

**Tabla 3.1.** Resumen del esfuerzo de navegación y foto-identificación de tursiones de las aguas costeras del Sistema Lagunar de Alvarado Veracruz, al suroeste del golfo de México. Tomado de Bolaños-Jiménez et al. (2021). NW = nortes.

<b>Estación</b>	<b>Número de navegaciones</b>	<b>Tiempo de búsqueda (hr)</b>	<b>Tiempo de foto-identificación (hr)</b>	<b>Número de encuentros con delfines</b>	<b>Km recorridos</b>
Secas-2006	4	22,9	5,5	19	368,6
Lluvias-2006	13	56,3	25,1	48	1031,6
NW-2007	5	20,4	7,4	25	357,3
Secas-2007	7	27,3	10,0	25	519,9
Lluvias-2007	6	23,5	9,4	18	512,1
NW-2008	2	7,1	1,3	7	131,6
Secas-2008	2	10,9	2,1	6	214,9
Lluvias-2008	4	11,9	8,6	17	308,3
NW-2009	5	20,6	9,6	21	658,4
Secas-2009	8	27,4	9,5	30	797,7
Lluvias-2009	7	20,2	6,6	15	463,3
NW-2010	3	12,3	2,7	6	308,4
Secas-2010	6	20,9	9,9	20	515,0
Lluvias-2010	3	6,6	2,8	6	141,6
<b>Total</b>	<b>75</b>	<b>288,1</b>	<b>110,4</b>	<b>263</b>	<b>6.328,8</b>



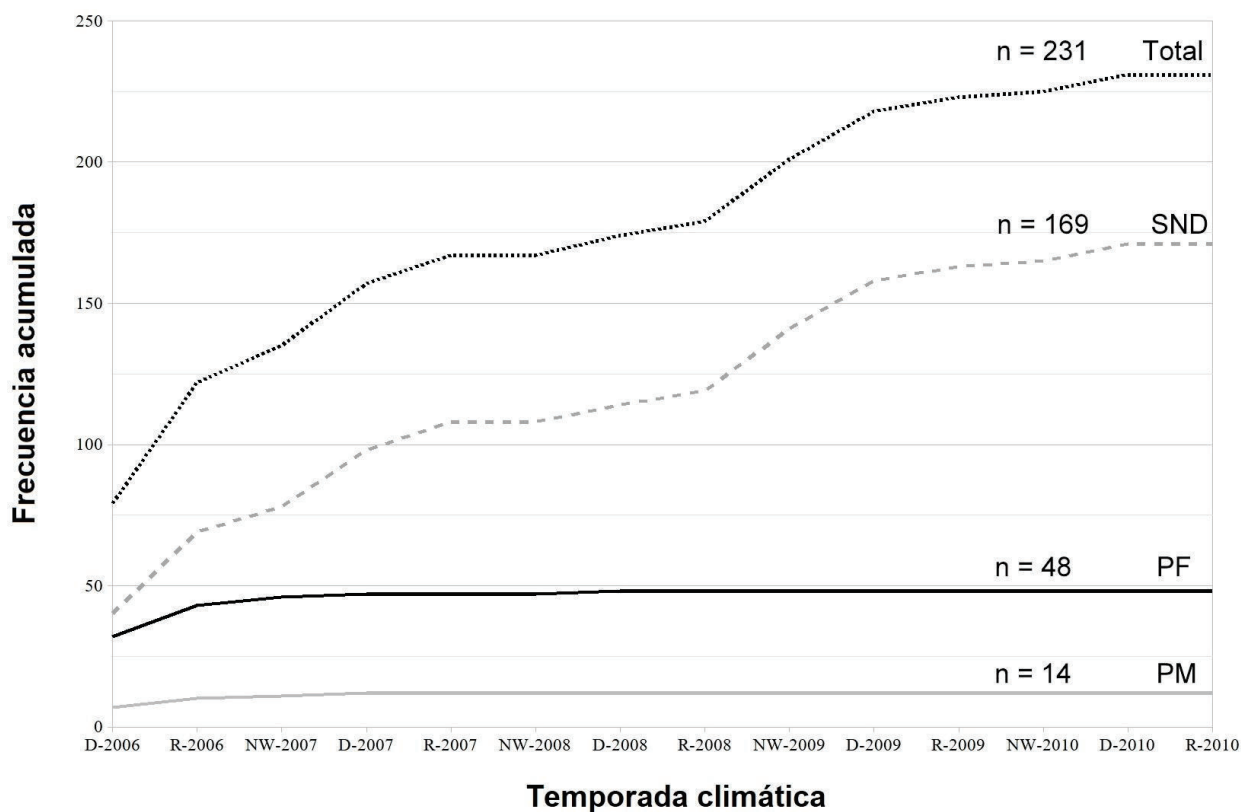


**Figura 3.2.** Frecuencia de avistamientos individuales de tursiones por temporada en las aguas costeras del Sistema Lagunar de Alvarado entre mayo de 2006 y agosto de 2010 (n = 231 delfines adultos distintos).

### 3.2. Curva de descubrimiento y número de recapturas

Las curvas de descubrimiento para la muestra total y el grupo SND mostraron tendencias asintóticas y alcanzaron mesetas durante la temporada de lluvias de 2007 y la estación seca de 2009 (Fig. 3.3), respectivamente, lo que indica, por una parte, un pulso de inmigración y, por otra, que un número aparentemente bajo de individuos marcados quedó por capturar al final del estudio. Por el contrario, las curvas de descubrimiento para PF y PM alcanzaron la asíntota durante el primer año del estudio, lo que indica que la mayoría de los individuos PF y PM ya había sido identificada al principio del estudio y que no se observaron nuevas parejas madre-cría después del primer año. El número de recapturas para PF promedió 6.9 (rango 0-12) y el número de recapturas para PM 7.1

(rango 0-11). El número de recapturas para SND promedió 1.6 (rango 0-10). La prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias en las medianas del número de recapturas entre sexos ( $H = 84.7$ ,  $p < 0,01$ ) y la prueba post hoc de Mann-Whitney mostró que la mediana de las recapturas de individuos con SND fue menor que la PF y PM ( $p < 0.001$ ).



**Figura 3.3.** Curva de descubrimiento de la frecuencia acumulada de nuevos tursiones foto-identificados en las aguas costeras del Sistema Lagunar Alvarado, entre 2006-2010, por estructura de sexos. PF = probables hembras, PM = machos putativos, SND = sexo no determinado.

### 3.3. Pruebas de bondad del ajuste y selección de los mejores modelos

La prueba global para toda la muestra estratificada por sexo fue significativa, indicando la falta de cumplimiento de los supuestos del modelo ( $DF = 82$ ,  $\chi^2 = 153.8$ ,  $p < 0.001$ ). Una revisión detallada

de las pruebas individuales indicó un exceso de individuos transitorios en el grupo SND (Test3.SR:  $DF = 11, \chi^2 = 71.6, p < 0.001$ ). Debido a ello, utilizamos el método ad hoc de Pradel et al. (1997) para tratar la transitoriedad, que consiste en eliminar la primera observación de todos los individuos. Así, la muestra final estuvo compuesta por 46 individuos PF, 11 PM y 61 SND. La prueba global de bondad de ajuste para esta muestra resultó no significativa ( $DF = 66, \chi^2 = 48.5, p = 0.95$ ), indicando el cumplimiento de los supuestos del modelo. El factor de sobredispersión,  $\hat{c}$  (calculado como  $\chi^2$  dividido por los grados de libertad,  $DF$ ) fue menor que 1, lo que indica que no hubo sobredispersión en los datos, por lo que la selección del modelo de mejor ajuste a los datos fue efectuada por medio del AICc (White y Burnham, 1999). El modelo de mejor ajuste mostró sobrevivencia variante a lo largo del tiempo e igual para todos los grupos, así como captura y reclutamiento variantes a lo largo del tiempo y diferentes para cada grupo [modelo 1,  $\Phi(t), p(g*t), pent(g*t)$ , AICc = 1,490.03] (Tabla 3.2).

### **3.4. Estimaciones de parámetros**

#### **3.4.1 Probabilidades de captura y sobrevivencia**

Según el modelo más parsimonioso [ $\Phi(t) p(g*t) pent(g*t)$ ], la probabilidad de captura fue similar pero mayor para PM (media =  $0.75 \pm 0.19$  SD) que para PF (media =  $0.66 \pm 0.24$  SD). Por otra parte, el grupo de SND tuvo las estimaciones de captura más bajas (media =  $0.44 \pm 0.24$  DE) (ver Anexo 3.2). Para todos los grupos, la sobrevivencia estacional fue igual y variable en el tiempo, con un promedio de  $0.96 (\pm 0.06$  DE).

**Tabla 3.2.** Conjunto de modelos candidatos dispuestos en orden ascendente por AICc para el análisis poblacional de tursiones en las aguas costeras del Sistema Alvarado Veracruz, suroeste del golfo de México, entre 2006-2010. Muestra estratificada por el sexo de los individuos. Se resalta el modelo de mejor ajuste a los datos. AICcW = ponderación del AICc

Model	AICc	Delta AICc	AICc W	Verosimilitud	Número de parámetros	Devianza	-2log(L)
<b>1 {Phi(t)p(g*t)pent(g*t)}</b>	<b>1490.0</b>	<b>0</b>	<b>0.99</b>	<b>1.00</b>	<b>77</b>	<b>440.5</b>	<b>1315.5</b>
2 {Phi(.)p(g*t)pent(g*t)}	1505.3	15.36	0.01	0.00	79	450.7	1325.7
3 {Phi(g)p(g*t)pent(g*t)}	1510.3	20.27	0.00	0.00	81	450.5	1325.4
4 {Phi(t)p(t)pent(g*t)}	1518.2	28.26	0.00	0.00	55	523.2	1398.1
5 {Phi(.)p(t)pent(g*t)}	1526.0	36.04	0.00	0.00	53	535.7	1410.7
6 {Phi(g)p(t)pent(t)}	1529.2	39.19	0.00	0.00	55	534.1	1409.1
7. {Phi(g*t)p(g*t)pent(g*t)}	1531.6	41.64	0.00	0.00	99	423.5	1298.5
8 {Phi(g*t)p(t)pent(g*t)}	1545.6	55.93	0.00	0.00	75	501.6	1376.5
9 {Phi(t)p(g)pent(g*t)}	1640.8	150.78	0.00	0.00	54	648.1	1523.0
10 {Phi(g*t)p(g)pent(g*t)}	1681.3	191.28	0.00	0.00	78	629.2	1504.2
11 {Phi(t)p(.)pent(g*t)}	1683.2	193.22	0.00	0.00	52	695.2	1570.2
12 {Phi(.)p(g)pent(g*t)}	1699.4	209.37	0.00	0.00	43	732.3	1607.3
13 {Phi(g)p(g)pent(t)}	1702.6	212.59	0.00	0.00	45	730.9	1605.9
14 {Phi(g*t)p(.)pent(g*t)}	1727.1	237.07	0.00	0.00	76	680.2	1555.1
15 {Phi(.)p(.)pent(g*t)}	1745.7	255.69	0.00	0.00	41	783.2	1658.2
16 {Phi(g)p(.)pent(t)}	1747.2	257.22	0.00	0.00	43	780.2	1655.1

### 3.4.2. Reclutamiento

Como se muestra en la Tabla 3.3, el reclutamiento en el área de estudio fue asincrónico entre los grupos y, para todos estos, presentó valor nulo durante la mayoría de las temporadas. Para PF, el reclutamiento ocurrió solo durante los nortes y secas de 2007 y fue de 0.14 (IC95%: 0.01-0.38). Para PM, el reclutamiento (0.09, IC95%: 0.01-0.44) ocurrió solo durante la estación seca de 2008. Por otro lado, los individuos SND fueron reclutados en cuatro estaciones, con un pico en la temporada de nortes de 2007 (Tabla 3.3); la mayor parte del reclutamiento de este grupo ocurrió

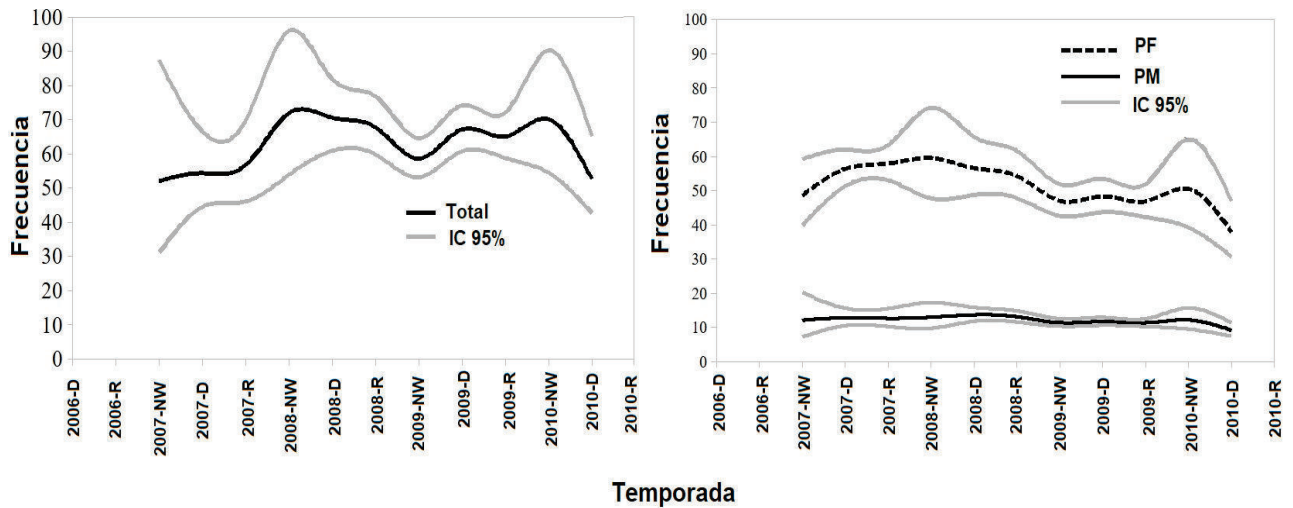
durante la primera mitad del estudio. El reclutamiento total de 0.14, 0.09 y 0.32 para los grupos de PF, PM y SND durante el período de estudio indicó que el 86%, el 91% y el 68% de los individuos, respectivamente, ya estaban presentes en la población justo antes del inicio del estudio.

**Tabla 3.3.** Reclutamiento de la superpoblación de tursiones en las aguas costeras del Sistema Lagunar de Alvarado, suroeste del golfo de México, 2006-2010. Los paréntesis indican los intervalos de confianza al 95%. Las ocasiones con reclutamiento nulo no se encuentran indicadas. NW= nortes.

<b>Temporada</b>	<b>Probables hembras</b>	<b>Probables machos</b>	<b>Sexo no determinado</b>
<b>NW 2007</b>	0.10 (0.02-0.38)		
<b>Secas 2007</b>	0.04 (0.01-0.17)		
<b>Lluvias 2007</b>			0.04 (0.00-0.60)
<b>NW 2008</b>			0.16 (0.01-0.85)
<b>Secas 2008</b>		0.09 (0.01-0.44)	0.03 (0.00-1.00)
<b>Lluvias 2008</b>			
<b>NW 2009</b>			
<b>Secas 2009</b>			0.09 (0.03-0.25)
<b>Lluvias 2009</b>			
<b>NW 2010</b>			
<b>Secas 2010</b>			
<b>Lluvias 2010</b>			
<b>Total</b>	<b>0.14</b>	<b>0.09</b>	<b>0.32</b>

### 3.4.3. Abundancias por temporada

Las abundancias totales (marcados + no marcados) por temporada para los grupos PF y SND presentaron autocorrelación serial ( $DW = 1.19$ ,  $p = 0.029$  y  $DW = 1.31$ ,  $p = 0.048$ , respectivamente) y, además, el análisis de los residuales mostró patrones sinusoidales, por lo que no se efectuaron intentos por investigar las tendencias (Ver Fig. 3.4, Anexo 3.3). Para PF, la abundancia total varió de un máximo de 60 (IC95%: 48-74) en la temporada de nortes de 2008 a un mínimo de 38 (IC95%: 31-47) en la estación seca de 2010. Para PM, la abundancia total varió de un máximo de 14 (IC95%: 12-16) en la temporada de nortes de 2008 a un mínimo de 9 (IC95%: 7-11) en la estación seca de 2010. La abundancia de SND fue mayor en la temporada de nortes de 2008 (72, IC 95%: 54-96) y menor en la temporada de nortes de 2007 (52, IC 95%: 31-87).



**Figura 3.4.** Abundancia del tursión (*T. truncatus*) por temporada en las aguas costeras del Sistema Lagunar Alvarado, suroeste del golfo de México, según la estructura de sexos. PF = probables hembras, PM = probables machos. IC 95% = intervalo de confianza del 95%.

#### 4. Discusión

Durante los últimos 50 años, los parámetros poblacionales y demográficos del género *Tursiops* han sido ampliamente estudiados mediante modelos CMR. Sin embargo, solo unos pocos estudios han derivado estimaciones específicas según el sexo de los individuos (v.gr. Arso-Civil et al., 2018; Couet, Gally, Canonne y Besnard, 2019; Currey et al., 2009; Dulau, Estrade y Fayan, 2017; Fruet, Daura-Jorge, Möller, Genovés y Secchi, 2015; Sprogis, 2015; Sprogis et al., 2016; 2018). El nuestro es uno de los primeros estudios en explorar la dinámica específica de sobrevivencia y reclutamiento según el sexo del tursión en el golfo de México. La existencia de sólo unos pocos estudios que utilizan este enfoque en delfines del género *Tursiops* (ver Tabla 3.4) probablemente puede explicarse por las dificultades inherentes a la determinación del sexo de los animales en estudios de campo de especies monomórficas (Currey et al., 2009; Nichols, Kendall, Hines y Spendelov, 2004; Pradel et al., 2008; Sprogis et al., 2016; 2018). Debido a la falta de certeza en la determinación del sexo de los animales, aquí, cautelosamente, los definimos como “probables” hembras y machos. No obstante, confiamos en que nuestra determinación es una representación adecuada de la estructura demográfica, por las siguientes razones: En primer lugar, se trata de una pequeña población de delfines, donde muchos individuos han sido muestreados repetidas veces durante muchos años, brindando así la oportunidad de clasificar y verificar las categorías. Por lo tanto, la asociación consistente entre las probables madres y sus crías, así como la posición “escalonada” de natación de la cría con respecto a su presunta madre (echelon position, en idioma inglés), que utilizamos como criterio, han sido ampliamente aceptadas como un método estándar para clasificar a tales animales como hembras o probables hembras (Arso-Civil et al., 2018; Couet et al., 2019; Currey et al., 2009; Dulau et al., 2017; Fruet, et al., 2015; Sprogis et al., 2016).

Además, Morteo et al. (2014) mostraron que los probables machos y machos confirmados en esta población forman pares o tríos muy estables (a lo largo de varios años) que son reconocibles por su natación sincronizada, tal como el patrón de agrupación de alianzas masculinas de *Tursiops aduncus* en la bahía Tiburón, Australia (Connor et al., 2000, 2006). En este sentido, es importante enfatizar que más de la mitad de los individuos PM en esta muestra fueron confirmados como machos, a través de la observación directa del área genital.

La estratificación por sexo ayudó a reducir la heterogeneidad en las probabilidades de captura de la muestra y proporcionó estimaciones detalladas de los parámetros de población específicos para cada sexo (Chabanne et al., 2017), pero hay que tener en cuenta que, de esta manera, se pueden obtener estimaciones sesgadas para los grupos en los que se logró determinar el sexo (Nichols et al., 2004), ya que los individuos con solo unos pocos avistamientos tienen menos probabilidades de ser sexados, lo que contribuye a aumentar la proporción en la muestra de animales cuyo sexo no fue posible determinar (Nichols et al., 2004; Pradel et al., 2008; Currey et al., 2009).

Los resultados del presente estudio muestran que la población de tursiones que utiliza las aguas costeras del Sistema Lagunar de Alvarado tuvo valores de sobrevivencia similares para todos los grupos -independientemente de la habilidad de los investigadores para determinar el sexo de los individuos- y que el reclutamiento fue generalmente bajo, con pulsos esporádicos y asincrónicos de individuos que provienen de la superpoblación. Por lo tanto, debido a estas razones y la alta proporción de individuos no sexados, nuestros resultados deben tomarse con precaución, ya que representan un enfoque inicial para la inclusión del sexo como parámetro de modelado para cualquier población costera del tursión en el golfo de México.



#### **4.1. Tasa de descubrimiento y probabilidades de captura**

A pesar del alto número de individuos transitorios en la muestra (Figs. 3.2 y 3.3), la tendencia logarítmica en la curva de descubrimiento (Fig. 3.4) para todos los grupos indicó que, en general, los individuos nuevos, o no previamente foto-identificados, eran poco comunes al final del estudio (ver Morteo et al., 2017). La disminución evidente en la tasa de descubrimiento durante el primer año muestra que la población de delfines es abierta (Colwell et al., 2004), pero sugiere fuertemente que la tasa de adición de nuevos miembros es baja, con pulsos de inmigración esporádicos como ocurre en esta y otras áreas dentro del sur del golfo de México (por ejemplo, Delgado-Estrella, 2015; Martínez-Serrano et al., 2011; Valdés-Arellanes et al., 2011; Morteo et al., 2014, 2017, 2019).

En estudios CMR, es importante lograr probabilidades de captura altas, ya que son importantes para mejorar las estimaciones y la precisión de los parámetros (Krebs, 1972; Otis et al., 1978). En el presente caso, las probabilidades de captura para PF (0.66) y PM (0.75) se consideran altas (>50%, Otis et al., 1978), y pueden atribuirse a la efectividad del protocolo de muestreo para detectar a los individuos, debido a la gran proporción de individuos marcados (Morteo et al., 2017) y al alto grado de fidelidad al sitio de muchos de estos delfines (Morteo et al., 2014).

#### **4.2. Supervivencia**

El modelo más parsimonioso mostró que la supervivencia entre temporadas (0.96, rango 0.80-1.00) en el área de estudio es alta, variable en el tiempo y similar para ambos sexos. En general, la tasa de supervivencia estimada en este trabajo está dentro de los rangos de valores reportados para poblaciones de tursiones en otros lugares (por ejemplo, Wells y Scott, 1990; Daura-Jorge, Ingram y Simões-Lópes, 2013; Tezanos-Pinto et al., 2013; Fruet et al., 2015; Vermeulen y Bräger, 2015;

Vermeulen et al., 2017; Methion y Díaz-López, 2018; Speakman, Lane, Schwacke, Fair y Zolman, 2010). Al expresar el parámetro como tasa anual el valor puntual fue de 0.88, lo que indica que el 12% de la población muere o emigra del área de estudio anualmente. Dado el tamaño de la población, esta tasa de pérdida de individuos de la población es elevada y podría no ser sostenible, lo que podría provocar la desaparición de la población en el corto plazo (pero véanse las secciones 4.3 y 4.4 infra).

De acuerdo con el marco socio-ecológico de Gowans, Würsig y Karczmarski (2007), las hembras de delfines viajan menos y tienden a permanecer en ecosistemas costeros semi-cerrados, relativamente protegidos, que les permiten tener acceso a recursos predecibles y mantenerse a salvo de los depredadores. Por lo tanto, los valores de sobrevivencia deben ser más altos para las hembras en comparación con los machos, como indirectamente lo asumieron Morteo et al. (2017), que no fue el caso en esta investigación. Nuestros resultados concuerdan con los de Sprogis et al. (2016) y Dulau et al. (2017), para el tursión del Indo-Pacífico (*T. aduncus*), donde no se encontraron diferencias entre sexos; pero contradicen los del estuario de la Laguna de Patos, Brasil (Fruet et al., 2015) y el noreste de Escocia (Arso-Civil et al., 2018), donde la sobrevivencia fue mayor para las hembras. De hecho, nuestros valores de sobrevivencia son más parecidos a los del delfín del Indo-Pacífico en la isla Reunión (Dulau et al., 2017) y el suroeste de Australia (Sprogis et al., 2016) (ver Tabla 3.4). De esta manera, nuestros resultados sugieren que, en las aguas costeras del Sistema Lagunar de Alvarado, la sobrevivencia de los tursiones adultos parece verse igualmente afectada por los factores ambientales predominantes, independientemente del sexo al que pertenezcan.

**Tabla 3.4.** Comparación entre las estimaciones de sobrevivencia aparente ( $\Phi$ ) del género *Tursiops* disponibles en la literatura. LI = límite inferior, LS = límite superior, na = no disponible. A = machos y hembras, B = ambos sexos en conjunto.

<b>A</b>							
<b>Fuente</b>	<b>Especie</b>	<b>Hembras</b>			<b>Machos</b>		
		<b><math>\Phi</math></b>	<b>LI</b>	<b>LS</b>	<b><math>\Phi</math></b>	<b>LI</b>	<b>LS</b>
Currey et al. 2009	<i>T. truncatus</i>	na	0.92	0.97	en	0.911	0.966
Hembras + machos		0.95	0.93	0.96	na	na	na
Hembras + machos + SND		0.94	0.92	0.95	na	na	na
Fruet et al. 2015	<i>T. t. gephyreus</i>	0.97	0.91	0.99	0.88	0.75	0.94
Sprogis et al. 2016	<i>T. aduncus</i>	0.98	0.97	0.99	0.99	0.98	1.00
Arso Civil et al. 2018	<i>T. truncatus</i>	0.96	0.94	0.98	0.94	0.90	0.97
Couet et al. 2019	<i>T. truncatus</i>	0.97	0.96	0.98	na	na	na
<b>B</b>							
		<b><math>\Phi</math></b>		<b>LI</b>		<b>LS</b>	
Este trabajo	<i>T. truncatus</i>	0.96		0.80		1.00	
Smith et al. 2013	<i>T. aduncus</i>	0.95		na		na	
Dulau et al. 2017	<i>T. aduncus</i>	0.93		0.88		0.96	

### 4.3. Reclutamiento

El número de individuos reclutado desde la superpoblación fue nulo en más del 80% de los intervalos de nuestro estudio de 5 años y, además, fue asincrónico entre los diferentes grupos. Según estos resultados, la asincronía en el reclutamiento de individuos apunta hacia diferencias en el uso del hábitat que son consistentes con la segregación sexual, tal como se mencionó anteriormente (Morteo et al., 2014) y/o con diferentes patrones de residencia (Bolaños-Jiménez et al., 2021), no relacionados con fluctuaciones estacionales del ambiente, lo cual contradice estimaciones anteriores (Morteo et al., 2017). Cabe destacar que el 86% de PF, el 91% de PM y el 68% de los individuos SND ya estaban presentes en la población justo antes del inicio de nuestro

estudio, lo que confirma la alta fidelidad al sitio y residencia de largo plazo de muchos de estos delfines (Morteo et al., 2014; Bolaños-Jiménez et al., 2021). Además, Bolaños-Jiménez et al. (2021) encontraron que la dinámica de esta población está regulada principalmente por la afluencia de individuos no residentes, lo que es consistente con la dinámica relacionada con el sexo de los individuos encontrada en este estudio.

Para todos los grupos, además, estos patrones son consistentes con las mesetas y asíntotas mostradas por la curva de descubrimiento (Fig. 3.4); sin embargo, la interpretación de dicha tendencia debe tomarse con cautela, ya que los estudios a largo plazo en poblaciones abiertas, como esta, a menudo han documentado pulsos de reclutamiento de nuevos delfines en el área de estudio durante períodos más largos (Fertl, 1994).

#### **4.4. Abundancia**

Las estimaciones recientes mediante modelos CMR de la abundancia de tursiones en estuarios, bahías y sondas del norte del golfo de México incluyen bahía de San José, Florida (Balmer et al., 2008), bahía de San Andrés, (Balmer et al., 2019), bahía de Sarasota, Florida (Tyson y Wells, 2016; Wells y Scott, 1990), bahía de Barataria, Luisiana (McDonald et al., 2017), Sonda de Mississippi (Mullin et al., 2017), así como el lago Sabine, bahía Oeste y bahía de Galveston, Texas (Ronje et al., 2020). En el sur del golfo de México, la información está disponible solo para Nautla (Morteo et al., 2019) y Tuxpan (Valdés-Arellanes et al., 2011), en el estado de Veracruz, cerca de nuestra área de estudio.

La abundancia total de nuestra población promedió 126 individuos (rango: 100-144), siendo comparable con varias poblaciones de tursiones en otras regiones, incluyendo Moray Firth, Escocia (Wilson, Hammond y Thompson, 1999), bahía de Sarasota, Florida (Wells, 2003), bahía de San

José, Florida (Balmer et al., 2008), bahía de San Antonio, Argentina (Vermeulen y Cammareri, 2009), laguna de Patos, Brasil (Fruet et al., 2011; 2015) y el golfo de Guayaquil, Ecuador (Félix, 1997). Morteo et al. (2017), utilizando un conjunto parcial de los datos de este estudio, encontraron abundancias diarias de 125 delfines que fueron consistentes dentro de y entre años, pero la comunidad estaba compuesta por diferentes individuos en un momento dado. Sin embargo, los resultados no son comparables debido a diferencias en los análisis y, además, porque estos (Morteo et al., 2017) incluyen la presencia de individuos transitorios, los cuales fueron excluidos de nuestro estudio.

La aparente mayor abundancia de probables hembras en este estudio probablemente refleja las dificultades para la determinación del sexo de la mayoría de los individuos de la muestra, especialmente los machos, como lo destaca la alta proporción de individuos SND. Al respecto, es muy importante enfatizar que la existencia de autocorrelación serial en las estimaciones de abundancia y los patrones encontrados en los residuales son consistentes con fluctuaciones regulares de la abundancia, que podrían estar reflejando un posible efecto de capacidad de carga (Krebs, 1972). Como se mencionó anteriormente, el reclutamiento ocasional podría estar compensando el nivel actual de mortalidad y/o emigración y contribuyendo a mantener las abundancias de esta población fluctuando en torno a la capacidad de carga. Esto es consistente con los resultados de Morteo et al. (2014, 2017), quienes encontraron una especie de equilibrio en el número de delfines que usan a diario la zona de estudio. En este sentido, Martinho, Pereira, Brito, Gaspara y Carvalho (2014) también encontraron estimaciones estables en la abundancia de tursiones frente a la bahía de Setúbal, Portugal, las cuales vincularon a la productividad y calidad de su hábitat, como parece ser el caso en las aguas costeras del SLA. Dado que la sobrevivencia

anual encontrada en el presente estudio fue de 0.88, esto significa que alrededor del 12% de la población muere o emigra permanentemente (cada año), lo cual es alto para una población que cuenta con alrededor de cien individuos. En este sentido, la aparente estabilidad en las cifras de abundancia podría explicarse por el reclutamiento ocasional y asincrónico de nuevos individuos de la superpoblación, lo cual estaría contribuyendo a mantener la aparente estabilidad a largo plazo de esta población.

#### **4.5. Conclusión**

Nuestra zona de estudio es un hábitat abierto, que se encuentra bajo la influencia directa del golfo de México y su dinámica oceanográfica. Como tendencia general, los hábitats abiertos u oceánicos promueven en los delfines el uso de hábitats de mayor extensión, lo que resulta en una menor fidelidad al sitio a ciertas áreas, contrariamente a los hábitats costeros complejos o semicerrados, que cuentan con un suministro de presas temporal y espacialmente predecible, los cuales promueven una mayor fidelidad a áreas relativamente pequeñas (Gowans et al., 2007; Pleslić, Rako-Gospic, y Holcer, 2020).

En aguas abiertas del norte del golfo de México, Fazioli, Hofmann y Wells (2006) encontraron que los delfines que prefieren las aguas abiertas del golfo mostraron patrones de residencia estacional, rango geográfico que se extendía considerablemente fuera del área de estudio o transitoriedad, con menos individuos residentes, contrariamente a los delfines que preferían las áreas costeras adyacentes. En este punto, es importante tener en cuenta que nuestra población rara vez se incursiona dentro del SLA, posiblemente debido a la poca profundidad y considerable tráfico de embarcaciones (Morteo et al., 2012); por lo tanto, aunque los individuos se encuentran casi

exclusivamente en aguas abiertas, parecen comportarse de manera similar a las poblaciones que habitan bahías, sondas y estuarios del norte del golfo de México.

En conclusión, nuestros resultados confirman que la población de delfines que utiliza las aguas costeras adyacentes a el SLA es abierta y pequeña, pero enfatizan la existencia de una comunidad núcleo (según la definen Wells et al., 1987; ver también Bolaños-Jiménez et al., 2021) compuesta por hembras residentes (Morteo et al., 2014), y algunos machos, que muestran diferencias temporales en el reclutamiento. Esta población recibe afluencia ocasional de individuos de áreas adyacentes, con picos ocasionales durante las temporadas de mayor productividad, apoyando el uso de esta área como zona de alimentación (Morteo et al., 2017, 2019) y refugio.

La alta fidelidad al sitio y/o ámbitos hogareños restringidos, así como el reclutamiento de individuos de la superpoblación, parecen ser los factores más importantes que están contribuyendo a regular la dinámica poblacional de los tursiones en las aguas costeras del SLA. Paradójicamente, aunque que esto incrementa sus posibilidades de vivir en un hábitat bien provisionado, también podría hacerlos más propensos a sufrir los efectos perjudiciales de las amenazas locales, ya documentadas (Morales-Rincón et al., 2019; Morteo et al., 2012; Rechimont et al., 2018), y otras desconocidas. En vista de los presentes resultados, los futuros trabajos deberían enfocarse en explorar a una escala más fina la relación e interacción entre factores como la fidelidad al sitio, la residencia y el sexo de los individuos, pero también la relación entre estos parámetros y las variables ambientales relevantes para la especie, incluyendo las interacciones con la pesquería artesanal local y la cuantificación de los daños materiales ocasionados por la depredación de las capturas.

## 5. Literatura Citada

Akaike, H. (1973). Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In B. N. Petrov & F. Caski (Eds.). Proceedings of the Second International Symposium on Information Theory (pp. 267–281). Budapest, Hungary: Akademiai Kiado.

Alaniz Pasini, Y. & Rojas Ortega, L. (2007). Delfinarios. Cd. México, México: AGT Editor S. A.

Arias Zapata, A. (2019). Percepción de pescadores artesanales ante la interacción con tursiones costeros (Tursiops truncatus). Tesis de Licenciatura, Universidad Veracruzana, Xalapa, México.

Arso Civil, M., Cheney, B., Quick, N. J., Islas-Villanueva, V., Graves, J. A. et al., (2018) Variations in age-and sex-specific survival rates help explain population trend in a discrete marine mammal population. Ecology and Evolution, 9, 533-544

Ávila, I. C., Kaschner, C. & Dormann, C. F. (2018) Current global risks to marine mammals: Taking stock of the threats. Biological Conservation, 44-58.

Ballance L. T. 1990. Residence patterns, group organization and surface association of bottlenose dolphins in Kino Bay, Gulf of California, Mexico. In S. Leatherwood and R. R. Reeves (Eds.), The bottlenose dolphin, (pp. 267-284). San Diego, CA: Academic Press.

Balmer, B.C., Wells, R.S., Nowacek, S.M., Nowacek, D.P., Schwacke, L.H., McLellan, W.A., Scharf, F.S., Rowles, T.K., Hansen, L.J., Spradlin, T.R., & Pabst D. A. 2008. Seasonal abundance and distribution patterns of Common Bottlenose Dolphins (Tursiops truncatus) near St. Joseph Bay, Florida, USA. Journal of Cetacean Research and Management, 10, 157–167.

Balmer, B., Watwood, S., Quigley, B., Speakman, T., Barry, K., Mullin, K., ... & Schwacke, L. (2019). Common bottlenose dolphin (Tursiops truncatus) abundance and distribution patterns in



St. Andrew Bay, Florida, USA. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 29, 486–498.

Bolaños-Jiménez, J., Morteo, E., Delfín-Alfonso, C. A., Fruet, P. F., Secchi, E. R., Bello-Pineda, J. (in press) Population dynamics reveals a core community of the common bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in open waters of the south-western Gulf of Mexico. *Frontiers in Marine Science*.

Burnham, K. P., Anderson, D. R. White, G. C. Brownie, C., & Pollock, K. H. 1987. Design and analysis of fish survival experiments based on release–recapture data. American Fisheries Society Monograph 5, Bethesda, MD, USA.

Chabanne, D. B. H., Pollock, K. H., Finn, H., & Bejder, L. (2017) Applying the multistate capture–recapture robust design to characterize metapopulation structure. *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 1547-1557.

Choquet, R., Reboulet, A. M., Lebreton, J. D., Gimenez, O., & Pradel, R. (2005) *U-CARE 2.2 User's Manual*. CEFE, UMR 5175, CNRS, Montpellier, France.

Choquet R., Lebreton, J. D., Gimenez, O., Reboulet, A. M., & Pradel, R. (2009). U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture-REcapture data. *Ecography*, 32, 1071-1074.

Colwell, R. K., Mao, C. X. & Chang, J. (2004). Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology*, 85, 2717-2727.

Connor, R. C., Wells, R. S., Mann, J., & Read, A. (2000). The bottlenose dolphin: social relationships in a fission-fusion society. In J. Mann, Connor, R. C. Tyack, P. L. & Whitehead, H.

(Eds.), *Cetacean societies: Field studies of whales and dolphins* (pp. 91-126). Chicago: University of Chicago Press.

Connor, R. C., Smolker, R. A., & Bejder, L. (2006). Synchrony, social behavior and alliance affiliations in Indian Ocean bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*). *Animal Behavior*, 72, 1371-1378.

Cooch, E. G. & White, G. C. (2019). *Program MARK: a gentle introduction*. 19th ed. Fort Collins, Colorado: Colorado State University.

Couet, P., Gally, F., Canonne, C., & Besnard, A. (2019). Joint estimation of survival and breeding probability in female dolphins and calves with uncertainty in state assignment. *Ecology and Evolution*, 9, 13043-13055.

Cruz-Escalona, V. H., Arreguín-Sánchez, F. & Zetina-Rejón, M. 2007. Analysis of the ecosystem structure of Laguna Alvarado, western Gulf of Mexico, by means of a mass balance model. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 72, 155-167.

Currey, R. J. C., Dawson, S. M., Slooten, E., Schneider, K., Lusseau, D., Boisseau, O. J., Haase, P., & Williams, J. A. (2009) Survival rates for a declining population of bottlenose dolphins in Doubtful Sound, New Zealand: an information theoretic approach to assessing the role of human impacts. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 19, 658–670.

Daura-Jorge, F., Ingram, S. N. & Simões-Lopes, P. C. (2013). Seasonal abundance and adult survival of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in a community that cooperatively forages with fishermen in southern Brazil. *Marine Mammal Science*, 29, 2933-11.

de la Lanza Espino, G. & Lozano Montes, L. (1999). Comparación fisicoquímica de las lagunas de Alvarado y Términos. *Hidrobiológica*, 9, 15-30.

Delgado-Estrella, A. (2015). Patrones de residencia y movimientos a largo plazo de las toninas, *Tursiops truncatus*, en la región suroeste del golfo de México. *Therya*, 37, 379-392.

Dulau, V., Estrade, V., & Fayon, J. (2017) Identifying key demographic parameters of a small island-associated population of Indo-Pacific bottlenose dolphins (Reunion, Indian Ocean). *Plos One*, 12(6): e0179780.

Dzul Magaña, F.G. (2014). Captura de *Scomberomorus cavalla* y *S. Maculatus* (Perciformes: Scombridae) y su relación con la temperatura superficial del mar (1998-2009) en el litoral veracruzano, golfo de México. Tesis de Maestría, Universidad Veracruzana, Veracruz, México.

Fazioli, K., Hofmann, S. and Wells, R. S. 2006. Use of Gulf of Mexico coastal waters by distinct assemblages of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Aquatic Mammals*, 32, 212-222.

Félix, F. 1997. Organization and social structure of the coastal bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* in the Gulf de Guayaquil, Ecuador. *Aquatic Mammals*, 23, 1–16.

Fertl, D. (1994) Occurrence patterns and behavior of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Galveston Ship Channel, Texas. *Texas Journal of Science*, 46, 299-317.

Fisher, R. A., Corbet, A. S. & Williams, C. B. (1943). The relationship between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology*, 12, 42-58.

Fruet, P. F., Secchi, E. R., Di Tullio, J. C. & Kinas, P. G. (2011). Abundance of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus* (Cetacea: Delphinidae), inhabiting the Patos Lagoon estuary, southern Brazil: Implications for conservation. *Zoologia (Curitiba)*, 28, 23-30.

Fruet, P. F., Daura-Jorge, F. G., Möller, L. M., Genoves, R. C. & Secchi, E. R. (2015). Abundance and demography of bottlenose dolphins inhabiting a subtropical estuary in the Southwestern Atlantic Ocean. *Journal of Mammalogy*, 96, 332-343.

Galindo, J. A., Serrano, A., Vázquez-Castán, L., González-Gándara, C., & López-Ortega, M. (2009). Cetacean diversity, distribution, and abundance in northern Veracruz, Mexico. *Aquatic Mammals*, 35, 12-18.

Gero, S., Bejder, L., Whitehead, H. Mann, J., and Connor, R. C. (2005) Behaviourally specific preferred associations in bottlenose dolphins, *Tursiops* sp. *Canadian Journal of Zoology* 83(12): 1566-1573.

García Loredó, R. L. (1995). Presencia de la tonina *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821), en la zona de pesca de camarón de Alvarado, Ver., México (Cetacea: Delphinidae). Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Gowans, S., Würsig, B., & Karczmarski, L. (2007). The social structure and strategies of Delphinids: predictions based on an ecological framework. *Advances in Marine Biology*, 53, 195-294.

Guentzel, J. L., Portilla, E., Ortega-Argueta, A., Cortina, J. B. & Keith, E.O. (2011). The Alvarado Lagoon – Environment, Impact, and Conservation. In: A.G. Friedman (Ed.). *Lagoons: Biology,*

Management and Environmental Impact (pp. 397-416). Hauppauge, NY: Nova Science Publishers, Inc.

Krebs, C. J. (1972) Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. New York, NY: Harper and Row.

Martínez-Serrano, I., Serrano, O., Heckel, G. & Schramm, Y. (2011). Distribution and home range of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) off Veracruz, Mexico. *Ciencias Marinas*, 37, 379-392.

Martinho, F., Pereira, A., Brito, C., Gaspar, R. & Carvalho, I. (2014). Structure and abundance of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in coastal Setúbal Bay, Portugal, *Marine Biology Research*, 11, 144-156.

Maze-Foley, K., & Würsig, B. (2002). Patterns of social affiliation and group composition for bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in San Luis Pass, Texas. *Gulf of Mexico Science*, 2, 122-134.

McDonald, T. L., Hornsby, F. E., Speakman, T. R., Zolman, E. S., Mullin, K. D., Sinclair, C., ... & Schwacke, L. H. (2017). Survival, density, and abundance of common bottlenose dolphins in Barataria Bay (USA) following the Deepwater Horizon oil spill. *Endangered Species Research*, 33, 193–209.

Medellín Ortiz, B.N. 2012. Diferencias sexo-específicas en las áreas núcleo de la distribución de los delfines *Tursiops truncatus* en las aguas costeras del Sistema Lagunar de Alvarado, golfo de México. Tesis de Maestría, Universidad Veracruzana, Veracruz, México.

Methion, S. & Díaz López, B. (2018) Abundance and demographic parameters of bottlenose dolphins in a highly affected coastal ecosystem. *Marine and Freshwater Research*, 69, 1355-1364.

- Morales-Rincón, N., Morteo, E. & Delfín-Alfonso, C.A. (2019). Influence of artisanal fisheries on the behavior and social structure of *Tursiops truncatus* in the Southwestern Gulf of Mexico. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 99, 1841-1849.
- Morán-Silva, A., Martínez Franco, L.A., Chávez-López, R., Franco-López, J., Bedia-Sánchez, C. M., Contreras Espinosa... Peterson, M. S. 2005. Seasonal and spatial patterns in salinity, nutrients, and chlorophyll a in the Alvarado Lagoonal System, Veracruz, Mexico. *Gulf and Caribbean Research*, 17, 133–143.
- Morteo, E. (2011). *Ecología social de los delfines (Tursiops truncatus) en las aguas costeras de Alvarado, Veracruz, México*. Tesis Doctoral, Universidad Veracruzana, Veracruz, México.
- Morteo, E., Rocha-Olivares, A., Arceo-Briseño, P. & Abarca-Arenas L.G. (2012). Spatial analyses of bottlenose dolphin–fisheries interactions reveal human avoidance off a productive lagoon in the western Gulf of Mexico. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 92, 1893-1900.
- Morteo, E., Rocha-Olivares, A. & Abarca-Arenas, L. (2014). Sexual segregation of coastal bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Southwestern Gulf of Mexico. *Aquatic Mammals*, 40, 375-385.
- Morteo, E., Rocha-Olivares, A. & Abarca-Arenas, L.G. (2017). Abundance, residency and potential hazards for coastal bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) off a productive lagoon in the Gulf of Mexico. *Aquatic Mammals*, 43, 308-319.
- Morteo, E., Ramírez y Romero, T. E., Castillo-Olvera, V., Delfín-Alfonso, C. A., Bello-Pineda, J. & González-Christen, A. (2019). *Ecología poblacional de delfines (Tursiops truncatus) en el*

corredor arrecifal del suroeste del golfo de México. In: A. Granados-Barba, L. Ortiz-Lozano, C. González-Gándara & D. Salas-Monreal. (Eds.) Estudios Científicos en el Corredor Arrecifal del Suroeste del golfo de México (pp. 191-214). Universidad Autónoma de Campeche.

Mullin, K. D., McDonald, T., Wells, R. S., Balmer, B. C., Speakman, T., Sinclair, C., ... & Schwacke, L. H. (2017). Density, abundance, survival, and ranging patterns of common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Mississippi Sound following the Deepwater Horizon oil spill. *PLoS One*, 12(10), e0186265.

Nichols, J.D., Kendall, W.L., Hines, J.E., & Spendelov, J.A. (2004) Estimation of sex-specific survival from capture-recapture data when sex is not always known. *Ecology*, 85, 3192-3201.

Ojasti, J. & Dallmeier, F. (eds). 2000. Manejo de Fauna Silvestre Neotropical. SI/MAB Series # 5. Washington, DC; Smithsonian Institution/MAB Biodiversity Program.

Ortega-Argueta, A., Pérez-Sánchez, C. E., Gordillo-Morales, G., Gordillo, O. G., Pérez, D. G. & Alafita, H. (2005). Cetacean strandings on the southwestern coast of the Gulf of Mexico. *Gulf of Mexico Science*, 23, 179-185.

Ortega Ortiz, J. G. (2002). Multiscale analysis of cetacean distribution in the Gulf of Mexico. Ph.D. Dissertation, Texas A & M University, College Station.

Otis, D. L., Burnham, K. P., White, G.C., and Anderson, D. R. (1978) Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs*, 62:3-135.

Pollock, K. H., Nichols, J. D., Brownie, C., & Hines, J. E. (1990) Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife monographs*, 3-97.

Pradel, R., Hines, J. E., Lebreton, J. D., & Nichols, J. D. (1997) Capture–recapture survival models taking account of transients. *Biometrics*, 53, 60–72

Pradel, R., Maurin-Bernier, L., Gimenez, O., Genovart, M., Choquet, R., & Oro, D. (2008) Estimation of sex-specific survival with uncertainty in sex assessment. *The Canadian Journal of Statistics*, 36, 29-42.

Pleslić, G., Rako-Gospić, N., & Holcer, D. (2020) Bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in North Dalmatia, Croatia: Occurrence and demographic parameters. *Marine Mammal Science*, 2020: 1-20, early view

Quintana-Rizzo, E., & Wells, R. S. (2001). Resighting and association patterns of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Cedar Keys, Florida: Insights into social organization. *Canadian Journal of Zoology*, 79, 447-456.

Ramírez-León, M. R., García-Aguilar, M. C., Aguayo-Lobo, A., Fuentes-Allen, I., & Sosa-Nishizaki, O. (2020). What do we know about cetaceans in the Mexican waters of the Gulf of Mexico? A review. *Aquatic Mammals*, 46, 623-632.

Read, A. J., Wells, R. S. W., Hohn, A. A., & Scott, M. D. (1993). Patterns of growth in wild bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Journal of Zoology*, 231, 107-123.

Rechimont, M. E., Lara-Domínguez, A. L., Morteo, E., Martínez-Serrano, I. & Equihua, M. (2018). Depredation by coastal bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the southwestern Gulf of Mexico in relation to fishing techniques. *Aquatic Mammals*, 44, 469-481.



- Reeves, R. R., Berggren, P., Crespo, E. A., Gales, N... Van Waerebeek, K. (2005) Global priorities for reduction of cetacean bycatch. World Wildlife Fund. Downloadable from: <https://wwf.panda.org/?21057/Report-Global-Priorities-for-Reduction-of-Cetacean-Bycatch>
- Romero Tenorio, A., y Delgado-Estrella, A. (2015). Comparación del ritmo de crecimiento de las toninas (*Tursiops truncatus*) pertenecientes a tres localidades distintas. *Therya*, 6, 389-400.
- Ronje, E., Whitehead, H. R., Barry, K., Piwetz, S. Struve, J., Lecours, V. Garrison, L., Wells, R., Mullin, K. (2020). Abundance and occurrence of common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in three estuaries of the Northwestern Gulf of Mexico. *Gulf and Caribbean Research*, 31, 18-34.
- Rosel, P. E., Mullin, K. D, Garrison, L., Schwacke, L., Adams, J., Balmer, B., ...Zolman, E. (2011). Photo-identification Capture-Mark-Recapture techniques for estimating abundance of bay, sound and estuary populations of bottlenose dolphins along the U.S. East Coast and Gulf of Mexico: A Workshop Report. (NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-621). Washington, DC: U.S. Department of Commerce.
- Schwarz, C. J. & Arnason, A. N. (1996). A general methodology for the analysis of capture-recapture experiments in open populations. *Biometrics*, 52, 860-873.
- Sellas, A., Wells, R. & Rosel, P. (2005) Mitochondrial and nuclear DNA analyses reveal fine scale geographic structure in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Gulf of Mexico. *Conservation Genetics*, 6, 715–728.
- Shane, S. H., Wells, R. & Würsig, B. 1986. Ecology, behavior and social organization of the bottlenose dolphin: a review. *Marine Mammal Science*, 2, 34-63

Smith, H. C., Pollock, K., Waples, K., Bradley S., & Bejder, L. 2013. Use of the robust design to estimate seasonal abundance and demographic parameters of a coastal bottlenose dolphin (*Tursiops aduncus*) population. *PloS One*, 8:e76574.

Speakman, T. R., Lane, S. M., Schwacke, L. H., Fair, P. A. & Zolman, E. S. (2010). Mark-recapture estimates of seasonal abundance and survivorship for bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) near Charleston, South Carolina, USA. *Journal of Cetacean Research and Management*, 11, 153-162.

Sprogis, K. R. (2015). Sex-Specific patterns in abundance, home ranges and habitat use of Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) in South-Western Australia. Ph.D. Dissertation, Murdoch University, Australia.

Sprogis, K. R., Pollock, K. H., Raudino, H. C., Allen, S. J., Kopps, A. M., Manlik, O., Tyne, J. A., & Bejder, L. (2016) Sex-specific patterns in abundance, temporary emigration and survival of Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) in coastal and estuarine waters. *Frontiers in Marine Science*, 3:12.

Sprogis, K. R., Christiansen, F., Raudino, H. C., Kobryn, H. T., Wells, R. S., & Bejder, L. (2018). Sex-specific differences in the seasonal habitat use of a coastal dolphin population. *Biodiversity and Conservation*, 27(14), 3637-3656.

Tezanos-Pinto, G., Constantine, R., Brooks, L., Jackson, J. A., Mourão, F., Wells, S. & Baker, C. S. (2013), Decline in local abundance of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Bay of Islands, New Zealand. *Marine Mammal Science*, 29, E390-E410.

Tyson, R. B., & Wells, R. S. (2016) Sarasota Bay/Little Sarasota Bay Bottlenose Dolphin Abundance Estimates: 2015. Prepared for National Marine Fisheries Service Northern Gulf of

Mexico Bay, Sound, and Estuary Bottlenose Dolphin Stock Blocks B20 and B35, Combined. Southeast Fisheries Science Center Reference Document PRBD-2016-02.

Urian, K., Gorgone, A., Read, A., Balmer, B., Wells, R. S., Berggren, P., Durban, J., Eguchi, T., Rayment, T. & Hammond, P. S. (2015). Recommendations for photo-IDentification methods (*Tursiops truncatus*) used in capture-recapture models with cetaceans. *Marine Mammal Science*, 31, 298-321.

Valdés-Arellanes, M. P, Serrano, A., Heckel, G., Schramm, Y. & Martínez-Serrano, I. (2011). Abundancia de dos poblaciones de toninas (*Tursiops truncatus*) en el norte de Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82, 227-235.

Vermeulen, E., & Bräger, S. (2015) Demographics of the Disappearing Bottlenose Dolphin in Argentina: A Common Species on Its Way Out? *PLoS ONE*, 10(3): e0119182.

Vermeulen, E. Cammareri, A. (2009) Residency patterns, abundance, and social composition of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Bahía San Antonio, Patagonia, Argentina. *Aquatic Mammals* 35, 379-386.

Vermeulen, E., Bastida, R., Berninsone, L. G., Bordino, P., Failla, M., Fruet, P., ... Bräger, S. (2017) A review on the distribution, abundance, residency, survival and population structure of coastal bottlenose dolphins in Argentina. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 12, 2-16.

Vollmer, N. L. & Rosel, P. E. (2013). A review of common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the northern Gulf of Mexico: population biology, potential threats, and management. *Southeastern Naturalist*, 12(Monograph 6), 1-43.

- Wells, R.S. (2003). Dolphin social complexity: lessons from long-term study and life history. In: F. B. M. de Waal & P. L. Tyack (Eds.), *Animal Social Complexity: Intelligence, Culture, and Individualized Societies* (pp. 32-56). Cambridge, MA; Harvard University Press.
- Wells, R. S. & Scott, M. D. (1990). Estimating bottlenose dolphin population parameters from individual identification and capture-release techniques. *Reports of the International Whaling Commission, Special Issue 12*, 407-415.
- Wells, R. S. & Scott, M.D. (2018). Bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, common bottlenose dolphin. In: B. Würsig, J. G. M. Thewissen & Kovacs, K. (Eds.), *Encyclopedia of marine mammals* (pp. 118-125). 3<sup>rd</sup> ed. San Diego, CA: Elsevier/Academic Press.
- Wells, R.S., Scott, M.D., Irvine, A.B. (1987). The social structure of free ranging bottlenose dolphins. In *Current mammalogy*. Ed. H. H. Genoways (New York: Plenum Press). 247-305.
- White, G. C. & Burnham, K. P. (1999). Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46, Supplement 1, S120-S138.
- Wickman, L., Rayment, W., Slooten, E., & Dawson, S. M. 2020. Recommendations for estimating mark rate of cetaceans in photo-ID research: A critique of field sampling protocols and variance estimation. *Marine Mammal Science*, 34, 1-16.
- Williams, B. K., Nichols, D. J., & Conroy, M. J. (2002) *Analysis and management of animal populations*. London: Academic Press.
- Wilson, B., Hammond, P. S. & Thompson, P. M. (1999). Estimating size and assessing trends in a coastal bottlenose dolphin population. *Ecological Applications*, 9, 288-300.

Würsig, B. 1978. Occurrence and group organization of Atlantic bottlenose porpoises (*Tursiops truncatus*) in an Argentine bay. *Biological Bulletin*, 154:348-359.

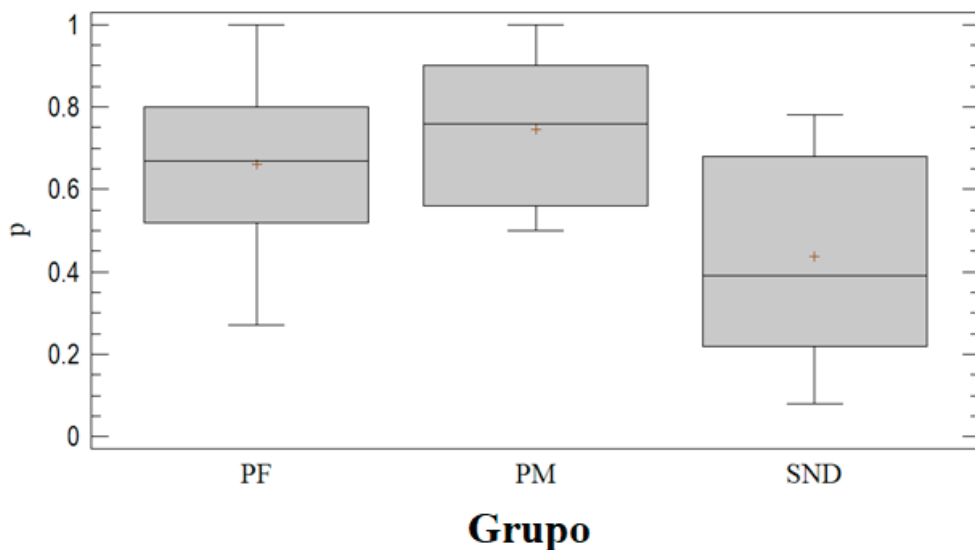
Würsig, B. & Jefferson, T. A. (1990). Methods of photo-identification for small cetaceans. *Reports of the International Whaling Commission, Special Issue 12*, 43-52.

### **Anexo 3.1. Consideraciones para las estimaciones del tamaño del grupo y tasa de marcados.**

El tamaño del grupo promedió 9.0 individuos (11.2 DE, rango: 1-100) y permaneció similar a lo largo de todo el estudio (Kruskal-Wallis,  $H = 2.62$ ,  $p = 0.27$ ). Asimismo, el promedio de la diferencia entre los valores mínimo y máximo de estas estimaciones, con relación a la mejor estimación fue de 0.92 (DE = 3.70), es decir, la diferencia entre nuestras estimaciones es generalmente de un individuo, y esta diferencia aumenta cuando hay grupos más grandes (de ahí la desviación estándar de casi 4 animales). Dado que el tamaño del grupo no se distribuyó normalmente, también calculamos el valor de la mediana del grupo para todos los avistamientos ( $N = 263$ ), como 5 individuos, con un rango intercuartílico (25-75%) de 2-15 miembros en cada grupo; así, la mediana de la diferencia entre los valores mínimo y máximo de las estimaciones, con relación a la mejor estimación, fue 0, con un rango intercuartil (25-75%) de 0-1 individuos.

Esto último indica que los grupos son en general pequeños, por lo que nuestras estimaciones son precisas a pesar de la poca visibilidad bajo el agua. Además, considerando que aproximadamente el 70% de los animales están marcados (que generalmente son adultos) y que las crías y los individuos jóvenes típicamente exhiben los mismos patrones temporales y geográficos que sus madres (la mayoría de ellas marcadas) es posible decir, con suficiente confianza, que nuestras estimaciones de la tasa de marcados son bastante exactas y también reflejarían en gran medida la proporción de animales sin marcas.

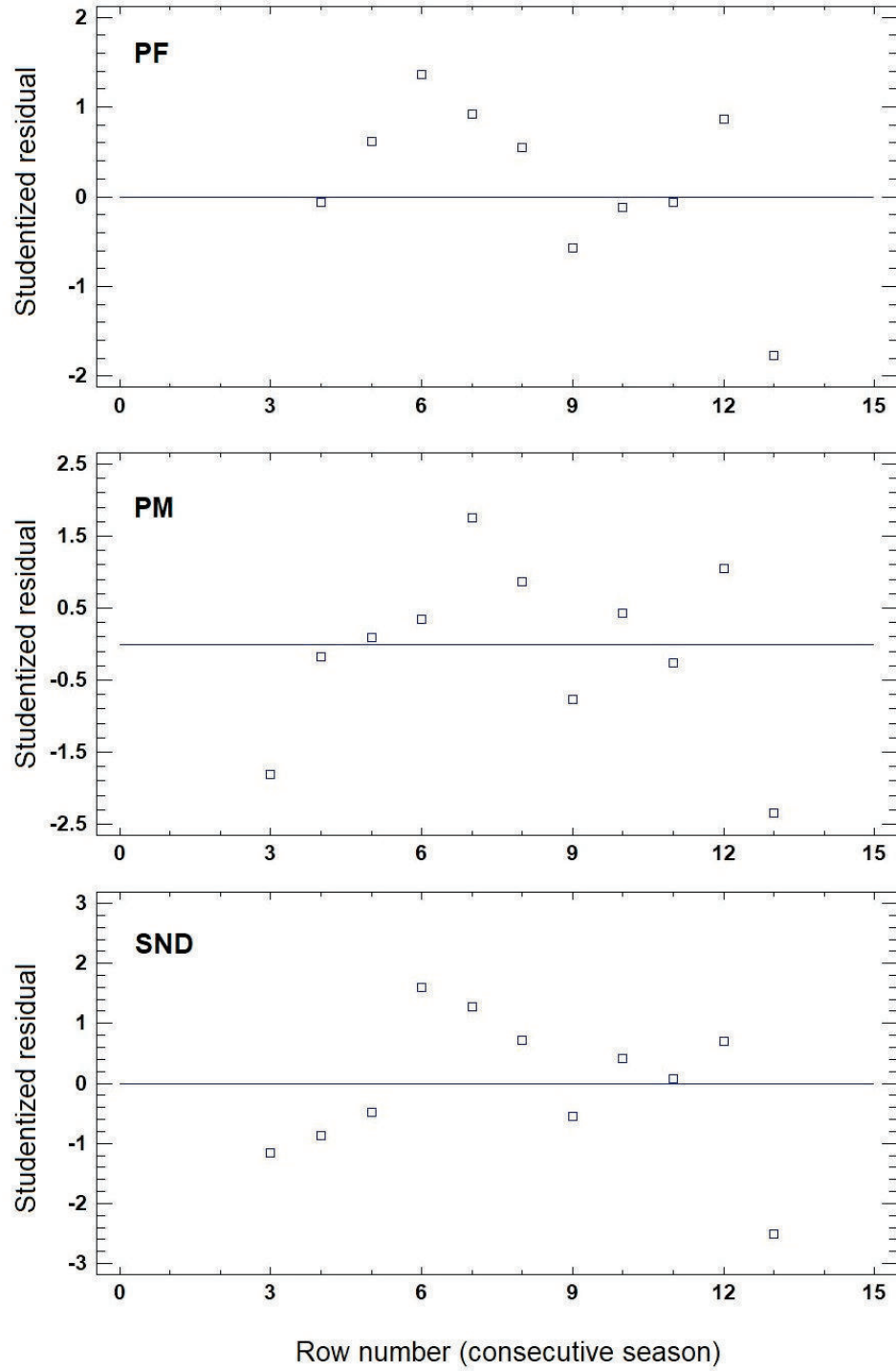
**Anexo 3.2.** Gráfico de caja y bigotes de las probabilidades de captura de los tursiones (*Tursiops truncatus*) de las aguas costeras del Sistema Lagunar de Alvarado, Veracruz, período 2006-2010, según la estructura de sexos. Las cruces rojas indican la media.



Las gráficas indican que los valores puntuales de las probabilidades de captura (p) de PF y PM fueron similares y más precisos, con los valores de la media muy cerca de la mediana, que los SND. Las probabilidades de captura de los individuos SND fueron menores y más variables.

Anexo 3.3. Análisis de residuales de las abundancias (Statgraphics software, v. Centurión XVI)

Residuales estudentizados vs número de fila (temporada climática)





### Anexo 3.4. Arreglo matricial resumido de los historiales de captura de los tursiones de las aguas costeras del Sistema Lagunar de Alvarado, Veracruz, según la estructura de sexos

mrk2803ztmp - Notepad  
 File Edit Format View Help  
 21Aug21 3 groups by sex PF PM SND 118 individuals

Live Encounters

Group 1 PF

Occ.	R(i)	j= 2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	Total
1	30	18	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	30
2	24		22	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	23
3	42			33	0	6	2	0	0	0	0	1	0	42
4	36				12	8	7	6	2	0	0	0	0	35
5	12					9	3	0	0	0	0	0	0	12
6	23						15	5	2	0	0	0	0	22
7	27							20	3	0	0	1	0	24
8	31								25	4	0	1	0	30
9	32									23	2	5	0	30
10	27										8	13	0	21
11	10											9	0	9
12	30												6	6
13	6													0

Group 2 PM

Occ.	R(i)	j= 2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	Total
1	6	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
2	5		4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
3	9			8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8
4	9				5	3	0	0	1	0	0	0	0	9
5	5					2	2	1	0	0	0	0	0	5
6	6						3	3	0	0	0	0	0	6
7	5							5	0	0	0	0	0	5
8	9								9	0	0	0	0	9
9	10									7	2	1	0	10
10	7										5	0	0	5
11	7											4	0	4
12	5												2	2
13	2													0

Group 3 SND

Occ.	R(i)	j= 2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	Total
1	18	5	10	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	18
2	9		6	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	8
3	32			19	0	3	3	1	0	1	0	2	0	29
4	25				3	4	5	7	2	0	0	0	0	21
5	4					1	1	1	0	1	0	0	0	4
6	11						3	5	3	0	0	0	0	11
7	15							11	2	0	2	0	0	15
8	29								23	2	1	3	0	29
9	37									15	3	11	1	30
10	21										5	9	0	14
11	11											5	0	5
12	32												3	3
13	4													0

## Capítulo IV

### Conclusión general



Foto: Jaime Bolaños Jiménez

## Conclusión General

Las poblaciones de grandes vertebrados suelen estar estructuradas según características como la edad, sexo, tamaño y parentesco, entre otras, lo cual se refleja particularmente en especies con comportamiento social complejo como los tursiones. Debido a los sesgos inherentes en los resultados de parámetros calculados con modelos poblacionales, derivados precisamente de la estructura de la población, es necesario considerar una estratificación adecuada de la muestra según dichas características, que son también biológicamente relevantes.

El presente estudio confirmó que la población de tursiones que utiliza las aguas costeras de Alvarado, Veracruz, es abierta, con una alta proporción de individuos transitorios que solo utilizan esporádicamente la zona de estudio y que -posiblemente- presenten un ámbito hogareño mucho más amplio, tal como había sido propuesto en estudios anteriores. Por otra parte, la estratificación según el patrón de residencia, efectuada mediante un marco metodológico novedoso, permitió confirmar y refinar apreciaciones previas sobre la presencia de tursiones con diferentes patrones de residencia en las aguas costeras de Alvarado. Las evidencias encontradas en el capítulo dos de esta tesis confirmaron la hipótesis original, que predecía la potencial presencia de una comunidad núcleo, semejante a una población cerrada ya observada, pero en hábitats estuarinos del norte del golfo de México, y la cual fue caracterizada en este estudio con base en criterios cuantitativos.

Los tursiones que integran esta comunidad núcleo pasan la mayor parte de su tiempo dentro de los “límites” de la zona de estudio e interactúan entre sí en una mayor proporción que con tursiones de zonas adyacentes, sin excluir intercambio genético con miembros de dichas comunidades, lo cual es consistente con la definición vigente de comunidad núcleo, pero confirmado en este estudio con base en criterios cuantitativos. De esta manera, el flujo genético de esta población probablemente se encuentra regulado por eventuales incursiones de tursiones no residentes, que son principalmente machos.

La estratificación de la muestra según el sexo de los individuos reforzó los hallazgos encontrados según el patrón de residencia, en cuanto a la alta proporción de individuos transitorios y a las fluctuaciones relativas de los tamaños poblacionales de machos y hembras, consistentes con la

suposición de población cerrada. Es importante enfatizar que las conclusiones al respecto deben ser tomadas con cautela debido a la alta proporción de individuos cuyo sexo no pudo ser determinado; sin embargo, es de resaltar que las pequeñas fluctuaciones de abundancia son igualmente compatibles con el concepto de capacidad de carga, como fue descrito en el Capítulo 2. Este hallazgo confirma los estudios anteriores, en el sentido de que las abundancias diarias de estos tursiones se encuentran alrededor de un centenar de individuos, pero la composición de la población no siempre es la misma.

Entre los parámetros poblacionales calculados por primera vez para esta población, se destaca la alta tasa de mortalidad (aparente) para la muestra estratificada por sexo y para los visitantes ocasionales, la cual podría ser suficiente para ocasionar la desaparición de la población en el corto plazo. Sin embargo, los resultados indican que el reclutamiento ocasional y asincrónico de individuos provenientes de la superpoblación ha sido suficiente -al menos durante el periodo estudiado- para compensar a los individuos perdidos y resulta en una relativa estabilidad en el tamaño de la comunidad núcleo. Por otra parte, en contraste con propuestas previas, la asincronía en el reclutamiento de individuos de los diferentes grupos estudiados (tanto por patrón de residencia como por sexo), descarta la estacionalidad típica de la región como uno de los principales reguladores de la dinámica de la especie en la zona de estudio, apuntando hacia otros factores como la oferta previsible de refugio y presas, así como la disponibilidad de hembras para cortejo.

**Anexo 4.** Transcripción de artículo en *Frontiers in Marine Science*



# Population Dynamics Reveal a Core Community of the Common Bottlenose Dolphin (*Tursiops truncatus*) in Open Waters of the South-Western Gulf of Mexico

Jaime Bolaños-Jiménez<sup>1,2</sup>, Eduardo Morteo<sup>2,3\*</sup>, Christian A. Delfin-Alfonso<sup>2,3</sup>, Pedro F. Fruet<sup>4,5,6</sup>, Eduardo R. Secchi<sup>6</sup> and Javier Bello-Pineda<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías (ICIMAP), Universidad Veracruzana, Veracruz, Mexico, <sup>2</sup> Laboratorio de Mamíferos Marinos (LabMMar-IIIB-ICIMAP), Universidad Veracruzana, Veracruz, Mexico, <sup>3</sup> Instituto de Investigaciones Biológicas, Universidad Veracruzana, Xalapa, Mexico, <sup>4</sup> Museu Oceanográfico Prof. Eliézer de C. Rios, Universidade Federal do Rio Grande/FURG, Rio Grande, Brazil, <sup>5</sup> Kaosa, Rio Grande, Brazil, <sup>6</sup> Laboratório de Ecologia e Conservação da Megafauna Marinha (ECOMEGA), Instituto de Oceanografia, Universidade Federal do Rio Grande/FURG, Rio Grande, Brazil

## OPEN ACCESS

### Edited by:

Rob Harcourt,  
Macquarie University, Australia

### Reviewed by:

Martina Duras,  
University of Zagreb, Croatia  
Aimee R. Lang,  
Southwest Fisheries Science Center  
(NOAA), United States

### \*Correspondence:

Eduardo Morteo  
eduardo.morteo@gmail.com

### Specialty section:

This article was submitted to  
Marine Megafauna,  
a section of the journal  
Frontiers in Marine Science

**Received:** 04 August 2021

**Accepted:** 11 October 2021

**Published:** 29 November 2021

### Citation:

Bolaños-Jiménez J, Morteo E,  
Delfin-Alfonso CA, Fruet PF,  
Secchi ER and Bello-Pineda J (2021)  
Population Dynamics Reveal a Core  
Community of the Common  
Bottlenose Dolphin (*Tursiops  
truncatus*) in Open Waters of the  
South-Western Gulf of Mexico.  
Front. Mar. Sci. 8:753484.  
doi: 10.3389/fmars.2021.753484

The presence of transient and temporary individuals in capture-mark-recapture studies may violate the assumption on equal catchability, and thus yield biased estimates. We investigated the effects of residency patterns on population parameters of bottlenose dolphins inhabiting the coastal waters off the Alvarado Lagoon System (ALS), Veracruz, Mexico. We hypothesized that this population is open but there exists a “core community” that behaves as a closed population. Between 2006 and 2010, we conducted 75 photo-identification surveys and recorded 263 dolphin group encounters, in which 231 dolphins were identified. Individuals present during only one season, classified as transients ( $n = 85$ ), were excluded from the study, and a standardized residency index ( $IH_4$ ) was computed for each dolphin that remained in the sample ( $n = 146$ ). We used the K-means clustering method to split the sample into groups based on individual (seasonal, annual)  $IH_4$  values. These clusters were named as regular residents (RR,  $n = 55$ ), occasional residents (OR,  $n = 45$ ), and occasional visitors (OV,  $n = 46$ ). The cumulative frequency of newly identified individuals displayed an asymptotic trend for the whole sample and all clusters, indicating that most of the individuals present in the study area during the study period were identified. The assumption of demographic closure was tested to define the core community, and was rejected for the whole sample and the OV cluster ( $p < 0.001$  in both cases), indicating that the population is open. The closure assumption was not rejected for RR and OR clusters ( $\chi^2 = 6.88$ ,  $DF = 13$ ,  $p = 0.91$ , and  $\chi^2 = 17.8$ ,  $DF = 16$ ,  $p = 0.33$ , respectively), indicating that these clusters were demographically closed over the 5-year period. Thus, we defined this aggregation of individuals as the “core community”. The closed population model  $M_{th}$  indicated that the total abundance of this core community was 123 individuals (95% CI: 114–133). Our results provide quantitative evidence of the

existence of a core community in open waters of the Gulf of Mexico, and points toward residency pattern as a main driver of population dynamics. These results highlight the importance of considering residency patterns when dealing with heterogeneity in the sample of a highly mobile species.

**Keywords:** core community, residency pattern, transients, Alvarado Lagoon System, closed population, open population, population structure

## INTRODUCTION

In most wildlife populations, sex and age have profound effects on the chances of an individual dying, or producing offspring (Neal, 2004), thus these factors are routinely considered when studying population structure and dynamics (Ojasti and Dallmeier, 2000). Other factors with the potential to influence population structure are site fidelity (SF) and philopatry (Bose et al., 2017). SF has been defined as the “tendency to return to a previously occupied location” (Greenwood, 1980; Switzer, 1993), whereas philopatry is the tendency to stay in a familiar environment, mainly related to the natal habitat (Begon et al., 1995). Several environmental factors have been suggested to influence species’ site fidelity and/or philopatry, such as habitat stability, predictability of reproductive failure, variability in territory quality within a habitat, and population pressure; individual characteristics may also include an individual’s previous reproductive success, age, and knowledge of other sites (Switzer, 1993).

In cetacean studies, SF and residency patterns are evaluated using information on the number of recaptures, the duration of stay, and/or the average recurrence of individuals (see Ballance, 1990 and Morteo et al., 2012b). In this regard, Ballance (1990), stated that “a high number of resightings, a long period time between the first sighting and the last resighting, and a short time interval between adjacent sightings describes an animal with a high degree of residence.” Thus, individual residency patterns can be considered as a manifestation of SF and philopatry.

For cetacean social species such as delphinids, other factors that are thought to shape population and social structure are kinship and reproductive condition (Bigg, 1982; Wells et al., 1987). Sex and age also influence the way that delphinids use their habitats. In general, females try to ensure the survival of their offspring, thus their distribution is often closely related to the quality and/or accessibility of food resources and habitats that have a lower risk of predation; conversely, the distribution of males is often related more to female distribution than to the availability of food (Gowans et al., 2007). Delphinids routinely travel throughout the day and can be exposed to large areas, their entire home range, or even multiple habitats on a daily basis (Gowans et al., 2007). Consequently, individual home ranges - that may depend on the age and sex of the individual- result in structured societies that are usually stable over time (Wells et al., 1980, 1987), in which females tend to be more resident to specific areas than males (Gowans et al., 2007).

Since Ballance’s (1990) work, several methods have been used to evaluate cetacean residence and this lack of standardization hinders proper comparison among SF studies (Tschopp et al., 2018, see below). Tschopp et al. (2018) found that, in general,

the methods to quantify site fidelity include three approaches: (1) proportions (a ratio between the number of sightings or resightings, and a measure of effort), (2) categories (e.g., high, moderate, low), and (3) models (maximum likelihood methods). Recently, Tschopp et al. (2018) developed and compared the performance of a series of standardized indexes -based on Ballance’s parameters- to be able to quantify the site fidelity degree and ensure accurate comparability across related investigations. Regarding delphinids, several authors (e.g., Gowans et al., 2007; Wells and Scott, 2018) have predicted that in offshore environments, where food availability is patchy and unpredictable and predation risk might be high, dolphins range more widely and form larger groups to forage on sparsely distributed prey schools and to reduce predation. In contrast, in complex inshore environments with predictable resource availability and potentially lower predation, dolphins are predicted to remain resident in relatively small areas and to form smaller groups to avoid feeding competition. This seems to be the case for the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) populations inhabiting semi-enclosed bays or sounds, or inshore habitats in the Gulf of Mexico (GoM). This species has been widely studied in the northern GoM on the basis of photo-ID methods and capture-mark-recapture (CMR) models (see review in Vollmer and Rosel, 2013). In the northern GoM, where long-term, year-round residents are best documented, there is also evidence for seasonal changes in abundance; most often these are thought to result from movements of seasonal, short-term residents and/or transients (very short-term visitors) to the area. It is generally thought that these shorter-term residents and visitors come from the adjacent coastal population, although comprehensive and directed studies to address this question have yet to be performed (Vollmer and Rosel, 2013).

The bottlenose dolphin has been widely documented in some localities in the southern GoM (Ortega Ortiz, 2002; Ortega Ortiz et al., 2004; Ramírez-León et al., 2020), including waters off the Tamiahua Lagoon System (Galindo et al., 2009; Martínez-Serrano et al., 2011; Valdés-Arellanes et al., 2011); Nautla (Morteo et al., 2019); and the Alvarado Lagoon System (ALS) in Veracruz state (Morteo, 2011; Morteo et al., 2012b, 2014, 2017, 2019; Morales-Rincón et al., 2019), and some coastal areas in the states of Tabasco, Campeche and Yucatán (Delgado-Estrella, 2015).

Off the ALS, Morteo et al. (2014) found that this population is sexually segregated, where females were more resident, had higher site fidelity, and had weaker associations with a higher number of partners than males. On the other side, males were assumed to be primarily responsible for gene flow among adjacent locations (Morteo et al., 2014).

Capture-mark-recapture (CMR) studies have been used as a general sampling and analysis method to assess population status and trends in many biological populations (White and Burnham, 1999). The photographic documentation of long-lasting natural marks on the dorsal fin or flukes (i.e., photo-identification, photo-ID) has been used since the early 1970's to study aspects such as group structure, site fidelity, movement patterns, and abundance using CMR models in cetaceans (Würsig and Jefferson, 1990). Models usually require a set of restrictive assumptions about the properties of the population under study, such as individual homogeneity in capture and survival probabilities, among others (Krebs, 1972). Failure to comply with these assumptions implies that the model does not adequately fit the data, and thus may introduce severe bias in parameter estimates (Krebs, 1972). In structured delphinid populations, heterogeneity in capture or survival probabilities is often produced by age, sex, or size of the individuals (Williams et al., 1993), as well as inconspicuous marks, low photographic quality, and social bonds (Morteo et al., 2012a).

In recent studies, researchers started to include site fidelity and residency pattern as factors to account for heterogeneity in the data when studying demographics or population ecology of several cetacean species, including the southern Australian bottlenose dolphin (*Tursiops cf. australis*, Zanardo et al., 2016; Passadore et al., 2017), the Australian humpback dolphin (*Sousa sahulensis*, Hunt et al., 2017), the Risso's dolphin (*Grampus griseus*, Carlucci et al., 2020) and the fin whale (*Balaenoptera physalus*, Schleimer et al., 2019). These researchers calculated sighting rates and site fidelity indexes for each individual and then used agglomerative clustering methods (Legendre and Legendre, 1998) to identify clusters of individuals with similar degrees of site fidelity, before running CMR analysis. In particular, Haughey et al. (2020) used for the first time Tschopp et al. (2018) standardized indexes to stratify the sample and estimate population parameters of Indo-Pacific bottlenose dolphin (*T. aduncus*) off western Australia by residency pattern.

In this paper, we used the recently developed standardized site fidelity index (SSFI) IH<sub>4</sub> (Tschopp et al., 2018) to study potential differences in population parameters between resident and non-resident common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) that use the open, coastal waters off Alvarado Lagoon System, southwestern Gulf of Mexico. On the basis of our knowledge of the study area, we hypothesized that bottlenose dolphins using the marine coastal waters adjacent to the ALS are part of an open population within which exists a core community (*sensu* Wells et al., 1987), that behaves as a closed population, in the sense that it is composed of all the groups and individuals "... that share large portions of their ranges and interact with each other to a much greater extent than with members of similar units in adjacent waters, but genetics exchange occurs between communities."

## MATERIALS AND METHODS

For this study, we used the photo-ID catalog and database from the Marine Mammal Lab at Universidad Veracruzana (LabMMar-IIB-ICIMAP). This database includes the sighting

histories of 231 bottlenose dolphins from 75 survey trips conducted between May 2006 and August 2010 (Morteo, 2011; Morteo et al., 2012b, 2014, 2017). Previously, Morteo et al. (2014, 2017) used a partial subset of these databases, covering the period May 2006–April 2008, to explore the abundance and social ecology of this dolphin population under open population modeling by considering the population as a homogeneous unit, and without considering temporal variations or population structure in the parameters. Detailed definitions of methodological terms are presented in **Supplementary Material 1**.

## Study Area

The coastal waters of Alvarado, Veracruz, are shallow (less than 20 m), with an average temperature of 27°C (Morteo, 2011), and are strongly influenced by the discharge of the Alvarado Lagoon System (ALS, de la Lanza Espino and Lozano Montes, 1999; Cruz-Escalona et al., 2007). The ALS is a coastal wetland located in the center-south of the State of Veracruz, southwestern Gulf of Mexico, formed by the confluence of the Acula, Blanco, Limón, and -mainly- the Papaloapan rivers (**Figure 1**). The ALS has an elongated shape, parallel to the coastline, with an approximate length of 26 km, with a maximum width of 5 km and an average depth of 2.5 m, for a total area of about 80 km<sup>2</sup> (de la Lanza Espino and Lozano Montes, 1999). The weather is tropical, with three marked climatic seasons; following Morteo (2011) and Morteo et al. (2014), we defined these seasons as: Dry, with a significant reduction in average precipitation, from March to June; Rainy, in which runoff causes high organic matter and nutrient input into coastal waters, from July to October, and, finally, the "Nortes" or "Northern Winds," with strong winds associated to cold fronts which may last several days (de la Lanza Espino and Lozano Montes, 1999; Cruz-Escalona et al., 2007).

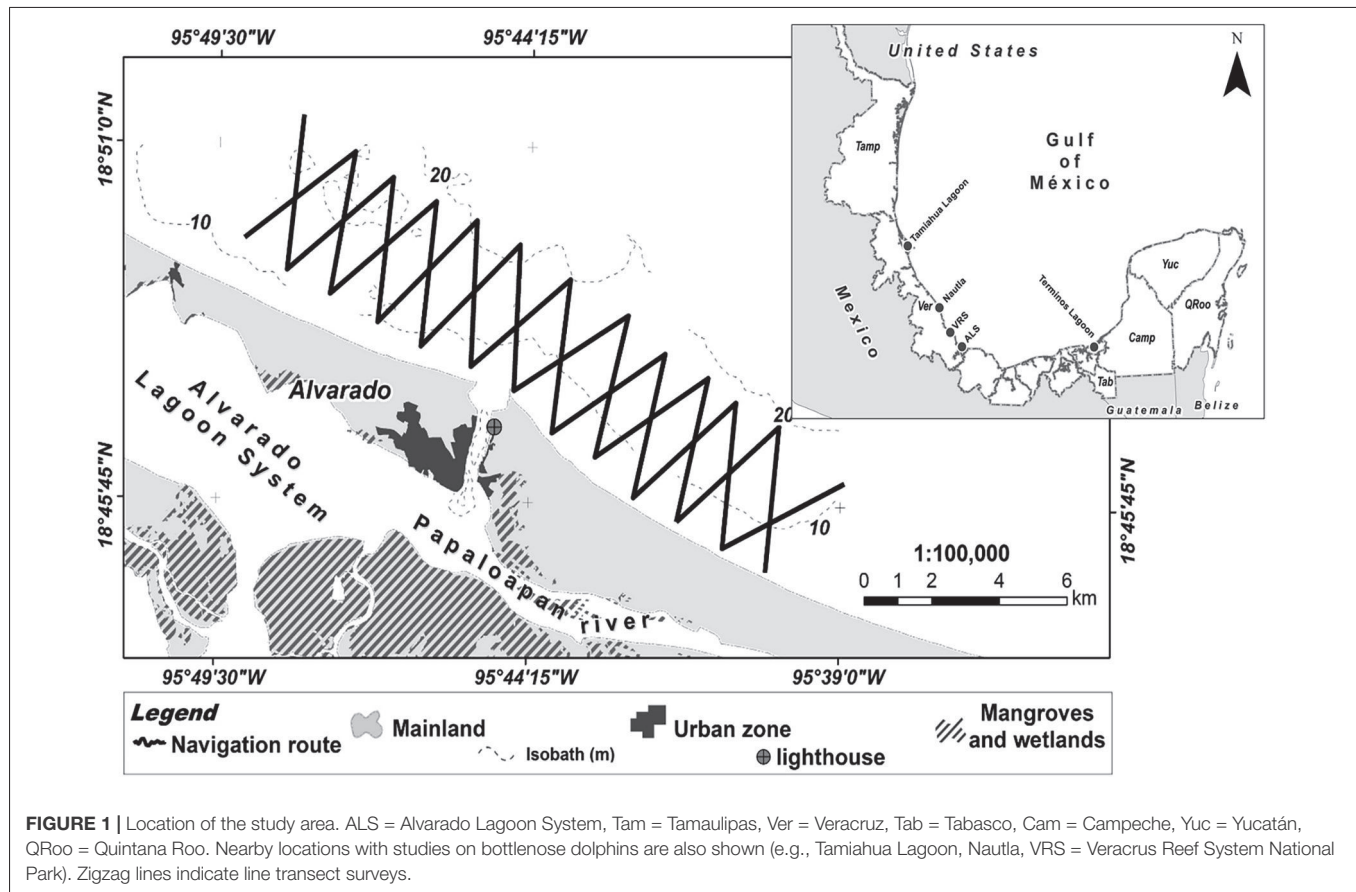
## Survey Protocol

The survey protocol represents an extension of the procedures described in Morteo (2011), and Morteo et al. (2014, 2017). All sampling surveys were conducted following a zigzag pattern that started at the mouth of the ALS and extended 4 km offshore, and 9 km on each side of the estuary mouth (Morteo, 2011; Morteo et al., 2014, 2017, see **Figure 1**). Typically, all surveys covered the whole study area, and no surveys were conducted inside the lagoon system, based on previous data showing virtually no presence of dolphins (Morteo, pers. obs.).

## Dolphin Photo-ID

Standard photo-ID techniques were used to individually identify and catalog adult dolphins based on long-lasting marks in their dorsal fins (Würsig and Jefferson, 1990; Morteo et al., 2014, 2017; Urian et al., 2015). All photographs were graded for quality (PQ) and dolphin distinctiveness (D). Following Urian et al. (2013, 2015), only excellent (PQ1) and good quality (PQ2) pictures of very (D1) and average (D2) distinctive dolphins were used for analysis, to minimize misidentification. We then plotted discovery curves





for new identified individuals across time (Fisher et al., 1943; Colwell et al., 2004).

## Mark Rate

A mark rate ( $\theta$ ), representing the proportion of marked animals in the groups, was calculated for each sighting to adjust abundance estimates by accounting for the unmarked fraction of the population, and thus produce estimates of seasonal abundances for the full population (Wilson et al., 1999; Wickman et al., 2020). Following Morteo et al. (2014, 2017), we used a combination of field and analytical approaches to accurately estimate group size and  $\theta$  for each encounter. In the field, minimum, maximum, and best group size estimates were recorded, and the best estimate was used to calculate a mark rate for each sighting. By using the full dataset [ $N = 263$  groups], we found that the average difference between the minimum and maximum group size estimates was 0.92 dolphins ( $\pm 3.70$  SD) and this difference increased with larger groups. As the average group size for the full study period was fairly small ( $9.0 \pm 11.2$  SD) and the standard deviation of the difference between extreme field estimates was less than one individual, we considered that our group size estimates are highly accurate, and thus representative of the total number of animals in the group. Additionally, we used the empirical criteria developed independently by Würsig (1978) and Ballance (1990) to double-check dolphin

counts on the field; this approach states that the probability of having photographed all the dolphins in a group is higher than 95% if all marked individuals in the sighting were correctly photographed at least four times (Ballance, 1990; Würsig and Jefferson, 1990).

## Residency Pattern Assessment

Morteo et al. (2012b) reviewed the parameters proposed by Ballance (1990), suggested modifications, and established “Occurrence,” “Permanence” and “Periodicity,” as their names. The occurrence was redefined as the number of times the animal was recaptured (that is, eliminating the first sighting from the calculation); the permanence was defined as “the time over which an individual was recorded, determined by the difference between its first and last sighting,” whereas the periodicity was redefined as “the recurrence of the individual, determined by the inverse of the average time (in days) between consecutive recaptures.” Tschopp et al. (2018) used these definitions to evaluate the performance of their standardized indexes. For the purpose of this study, the periodicity was calculated by season and year.

We used the  $IH_4$  index of Tschopp et al. (2018) to split the sample into clusters according to individual’s site fidelity. We chose this index because it consistently had the best performance in all of the scenarios, and the authors proposed it as a standardized measure of site fidelity (SSFI). The  $IH_4$  is based on the harmonic mean of parameters permanence (IT) and

periodicity (It), as expressed in equation 1:

$$IH_4 = \frac{2}{\frac{1}{IT} + \frac{1}{It}} \quad (1)$$

Where: IT = Permanence

It = Periodicity

For each dolphin, we calculated the  $IH_4$  per season and year, to account for their presence in the study area across the studied period under different temporal stratifications. We then constructed a matrix ( $IH_4$ -matrix) in which each line corresponded to an individual dolphin and columns included the two  $IH_4$  measures. We used the  $IH_4$ -matrix to split the sample into groups by using the K-means clustering method (Legendre and Legendre, 1998). With the K-means method, a set of  $n$  objects (= dolphins) in a  $p$ -dimensional space (=  $IH_4$ -matrix) can be partitioned into  $K$  groups -or clusters- such that the objects within each cluster are more similar to one another than to objects in other clusters; the number of groups ( $K$ ) is often determined by the user based on expert knowledge (Legendre and Legendre, 1998), but there exist some numeric criteria to select the best grouping strategy (see below). The function cascade KM of the “vegan” package (Oksanen et al., 2019) of the R environment (R Core Team, 2020) was used to determine the groupings with the K-means method. The best-fitting  $K$  was selected by means of the Calinski-Harabasz index (ICH, Calinski and Harabasz, 1974; Legendre and Legendre, 1998) available in the *vegan* package. According to the ICH, the grouping with the highest index value corresponds to the best grouping given the data (Calinski and Harabasz, 1974; Oksanen et al., 2019). As we were interested in population analysis by the residency pattern, we excluded the transient individuals from the sample. We defined as transients those individuals that were present in the study area only during one season, independently of the number of recaptures during that season. Through the cluster analysis, we then compared the performance of 2 and 3 clusters ( $K$ ), respectively.

## Population Parameters

Estimates were made under standard CMR models in the program MARK (White and Burnham, 1999). Parameters can be established as time-variant or time-invariant, as well as variant or invariant among groups. Following White and Burnham (1999), the notation (.) was used to indicate time-invariant parameters and (t) to indicate those time-variant parameters. The notation (g) was used to indicate time-invariant parameters, different for each residency group, and (g\*t) to indicate parameters different for each group and time-variant. The model(s) that best fitted the data were selected by using the lowest value of the Akaike Information Criterion, corrected for small samples (AICc, Akaike, 1973; White and Burnham, 1999). Before analyses, sighting histories were collapsed by season and stratified by residency pattern. We used two steps to estimate population parameters. In the first step, we used the POPAN superpopulation approach of the Jolly-Seber model (Schwarz and Arnason, 1996; White and Burnham, 1999) to determine survival, recruitment, and seasonal abundance of the dolphins according to their

residency pattern under the assumption of open population. In the second step, we used closed capture-recapture methods available in the CAPTURE routine of the MARK program to determine the seasonal abundances of the core community only. Finally, total abundances were estimated as:

$$N_T = \frac{N_m}{\theta} \quad (2)$$

where  $N_{total}$  = total abundance,  $N_m$  = abundance of marked individuals, and  $\theta$  = mark rate. The variance was calculated by using the Delta method (Wilson et al., 1999) as:

$$Var(N_T) = N_T^2 \left[ \frac{var(N_m)}{N_m^2} + \frac{1-\theta}{n\theta} \right] \quad (3)$$

where  $n$  is the total number of individuals on which  $\theta$  was estimated. The standard error was calculated as:

$$SE(N_T) = \sqrt{Var(N_T)} \quad (4)$$

and then, log-normal 95 % confidence intervals (Burnham et al., 1987; Tezanos-Pinto et al., 2013) were calculated as:

$$N_{lower} = \frac{N_T}{C} \text{ and } N_{upper} = N_T \times C$$

where  $N_{lower}$  and  $N_{upper}$  are the lower and upper bound, respectively, of the confidence interval, and

$$C = z_{0.025} \times \sqrt{\log_e [1 + (CV(N_T))^2]} \quad (5)$$

where  $z_{0.025}$  is the normal deviate (1.96), and CV is the coefficient of variation.

## Assumption Compliance and Parameter Estimations

Valid inference in CMR studies requires compliance with several assumptions (Pollock et al., 1990; White and Burnham, 1999). The U-CARE software (version 2.3.2, Choquet et al., 2009, 2005) was used to assess the goodness of fit of the model(s) to the data.

We used the POPAN parameterization of the Jolly-Seber model (Schwarz and Arnason, 1996) to get estimates for each group of apparent survival ( $\Phi$ , hereafter survival), catchability ( $p$ ), and probability of entrance of individuals from the superpopulation (hereafter recruitment) to the study area. Survival is termed “apparent” as the algorithm cannot discriminate between mortality and permanent emigration (White and Burnham, 1999). We used the Closed Population approach (Otis et al., 1978; Chao et al., 1992; Stanley and Burnham, 1999) to get estimates of the population size for the more resident fraction of the population. The closure assumption was confirmed with the closure test by Stanley and Burnham (1999), as provided by the Close Test software (Stanley and Burnham, 1999; Stanley and Richards, 2005). We applied these tests to the whole sample ( $n = 231$  individuals), as well as to the clusters obtained through the k-means method. In all cases, the probability of first capture was set equal to the probability of recapture ( $p = c$ ), as the process of taking photographs does not involve the physical capture of individuals so no behavioral effect is expected (Tezanos-Pinto et al., 2013).

**TABLE 1** | Summary of survey and photo-identification effort of bottlenose dolphins off Alvarado Veracruz System, south-western Gulf of Mexico.

Season	n	sT (hs)	pT (hs)	nE	km
Dry-2006	4	22.9	5.5	19	368.6
Rainy-2006	13	56.3	25.1	48	1031.6
NW-2007	5	20.4	7.4	25	357.3
Dry-2007	7	27.3	10.0	25	519.9
Rainy-2007	6	23.5	9.4	18	512.1
NW-2008	2	7.1	1.3	7	131.6
Dry-2008	2	10.9	2.1	6	214.9
Rainy-2008	4	11.9	8.6	17	308.3
NW-2009	5	20.6	9.6	21	658.4
Dry-2009	8	27.4	9.5	30	797.7
Rainy-2009	7	20.2	6.6	15	463.3
NW-2010	3	12.3	2.7	6	308.4
Dry-2010	6	20.9	9.9	20	515.0
Rainy-2010	3	6.6	2.8	6	141.6
Totals	75	288.1	110.4	263	6328.8

*n* = No. of surveys, *sT* = Search effort, *pT* = Photo-ID effort, *nE* = No. of dolphin group encounters, *km* = km surveyed.

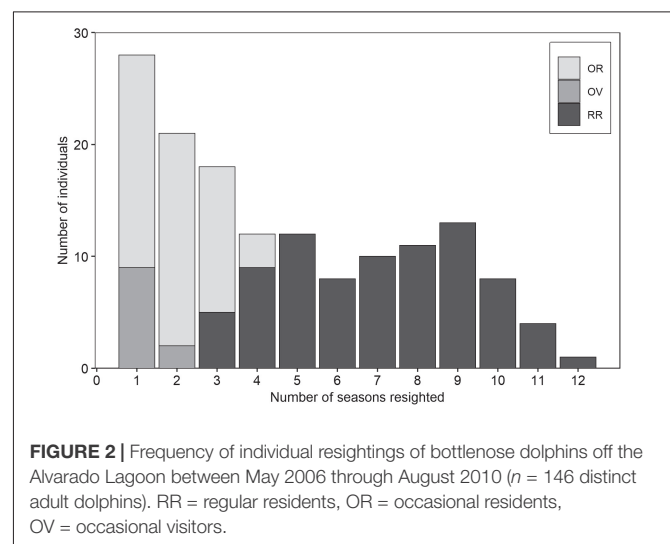
## RESULTS

Between May 2006 and August 2010, we conducted 75 surveys, totaling 6,328.8 km surveyed, 288.1 h of search effort, and 110.4 h photographing dolphin groups (Table 1). Search effort ranged from 3.8 to 8.15 h day<sup>-1</sup> ( $\bar{x} = 3.6 \pm 1.1$  SD) and the full study area was covered in each and all survey trips. In general, the effort was greater during the first two seasons, but we found no evidence of a difference in search effort among seasons (Kruskal-Wallis,  $H = 0.91$ ,  $p = 0.63$ ). Photo-ID effort (h day<sup>-1</sup>) ranged from 0.0 to 3.6 (mean  $1.4 \pm 0.8$  SD), and no seasonal differences were found (Kruskal-Wallis,  $H = 10.55$ ,  $p = 0.10$ ).

Two hundred and sixty-three groups were encountered totaling 2,320 dolphins sampled, of which 231 distinct individuals were identified. We processed 30,402 pictures of which 10,958 (36%) were useful for photo-ID. Group size averaged 9.0 individuals ( $\pm 11.2$  SD, range: 1–100), and remained similar among seasons (Kruskal-Wallis,  $H = 2.62$ ,  $p = 0.27$ ). The number of recaptures for marked dolphins ranged from 0 to 12 occasions, where 36.8% ( $n = 85$ ) were transients (Figure 2).

## Clustering of Individuals

The ICH (Calinski and Harabasz, 1974) indicated that  $K = 3$  (ICH = 389.4) was the best grouping strategy according to the data. Cluster 1 consisted of 46 individuals with low seasonal (mean =  $0.27 \pm 0.08$  SD) and annual (mean =  $0.31 \pm 0.18$  SD) site fidelity indexes. These individuals were resighted between 1 and 4 seasons. Cluster 2 comprised 45 individuals with medium seasonal (mean =  $0.49 \pm 0.10$  SD) and annual (mean =  $0.76 \pm 0.10$  SD) site fidelity indexes; these individuals were resighted between 2 and 8 seasons. Cluster 3 consisted of 55 individuals with high seasonal (mean =  $0.79 \pm 0.09$  SD) and annual (mean =  $0.96 \pm 0.06$  SD) site fidelity indexes; these individuals were recaptured between 5 and 12 seasons. Following Zanardo et al. (2016) and Passadore et al. (2017) these clusters were defined as “occasional visitors” (OV), “occasional residents”



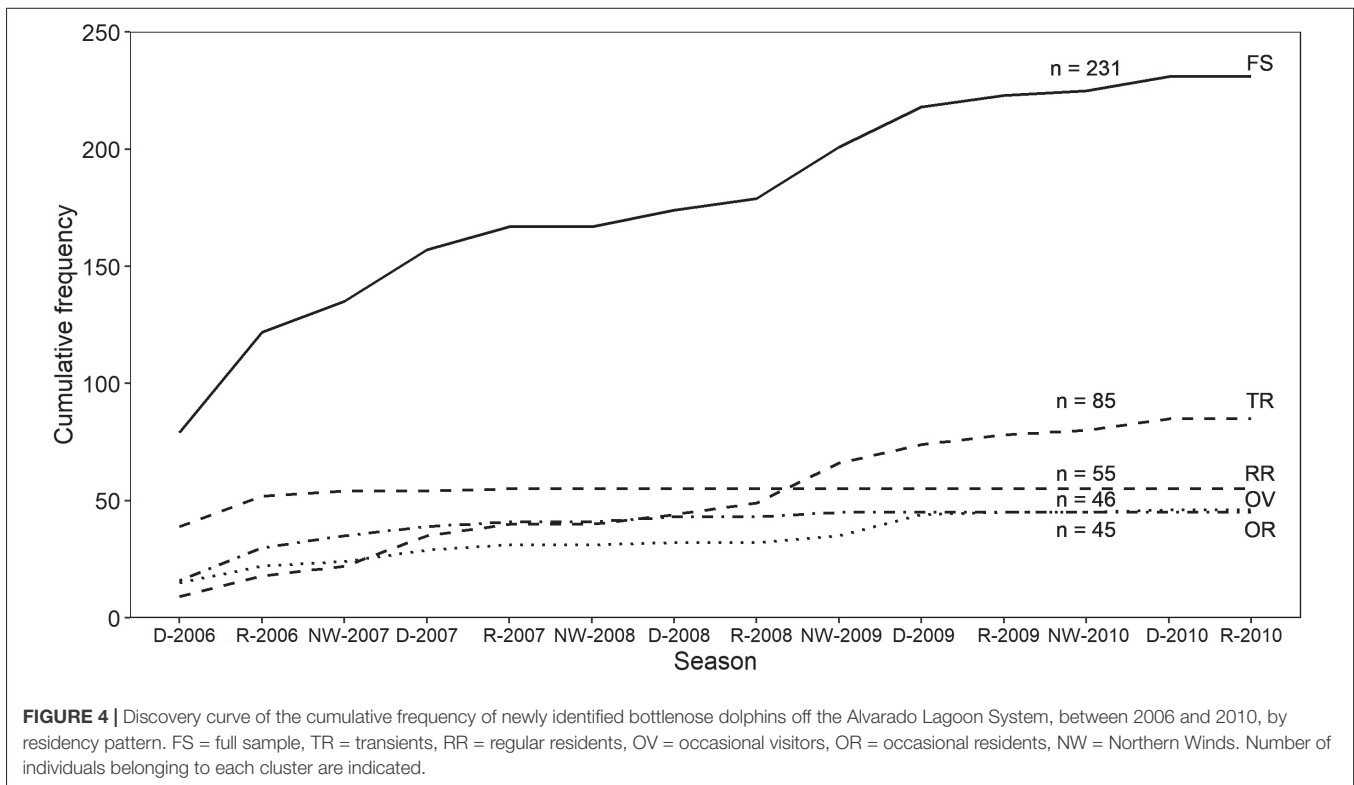
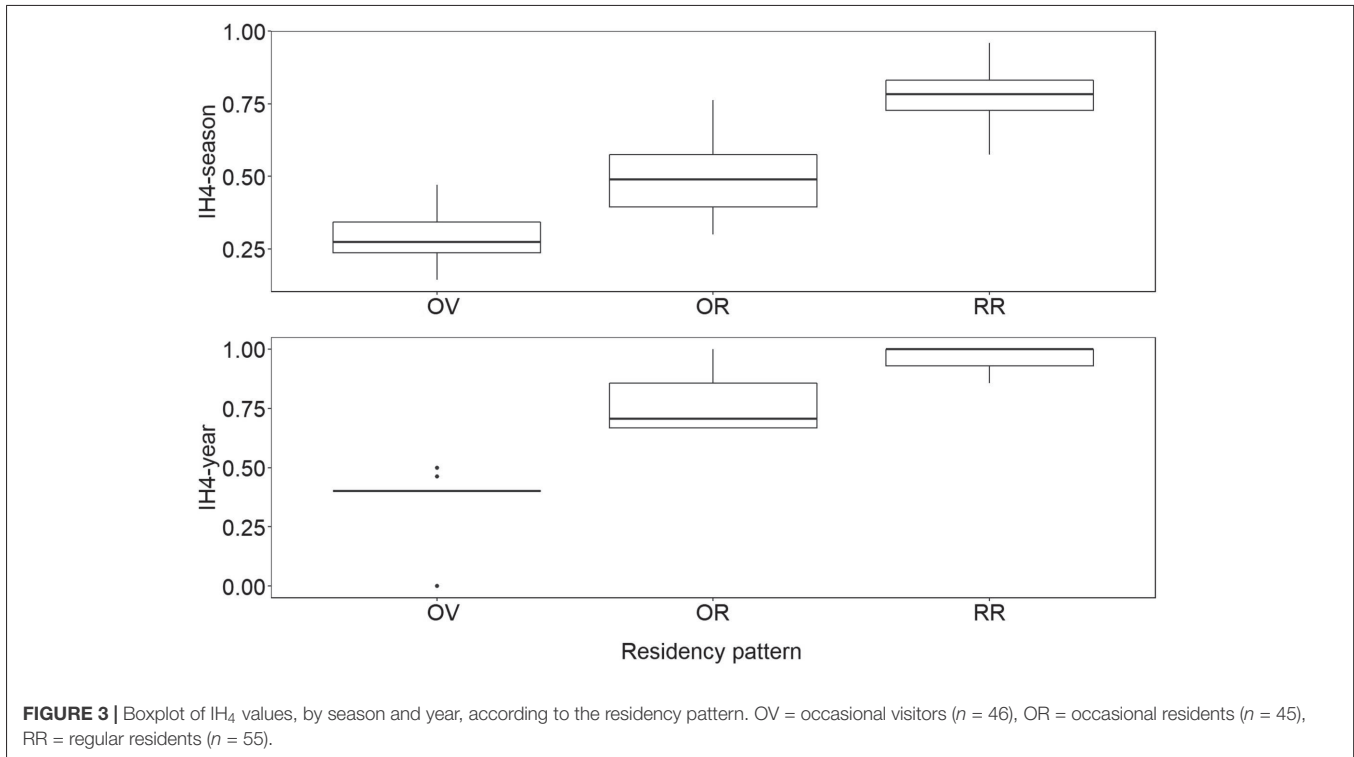
**FIGURE 2** | Frequency of individual resightings of bottlenose dolphins off the Alvarado Lagoon between May 2006 through August 2010 ( $n = 146$  distinct adult dolphins). RR = regular residents, OR = occasional residents, OV = occasional visitors.

(OR), and “regular residents” (RR), respectively (Figures 3, see definitions in Supplementary Material 1).

The Kruskal-Wallis test showed that there were differences in the medians of the  $IH_4$  values among groups ( $IH_4$ -season:  $p < 0.001$ ,  $IH_4$ -year:  $p < 0.001$ ). The Mann-Whitney pairwise *post-hoc* test showed that the medians of the groups were different ( $IH_4$ -season:  $p < < 0.001$ ;  $IH_4$ -year:  $p < < 0.001$ , in all cases), indicating differences in the time spent in the study area for individuals classified in different clusters.

## Discovery Curves

The cumulative frequency of newly identified individuals by residency pattern displayed an asymptotic trend in all cases (Figure 4), indicating that most of the individuals present in the study area for the duration of the study were identified. For RR and OR individuals, the curve reached a plateau within the first seasons of our study. Additionally, for OV, transients (TR), and



the whole sample, the curves presented two plateaus, indicating at least one occasional pulse of incorporation of individuals to the study area (Figure 4).

## Goodness of Fit Tests and Model Selection

The global test for the sample stratified by residency pattern (excluding transients) was non-significant ( $\chi^2 = 70.1$ , D.F. = 78, P-value = 0.73), indicating compliance with the model assumptions.

The most parsimonious model (AICc = 1810.9; AICc weight = 0.83) indicated that survival was time-invariant, different among groups, and that both catchability and recruitment were time-variant and group-variant [Phi(g), p(g\*t) pent(g\*t), model 1 in Table 2]. Formulations with invariant recruitment [pent(g), pent(.) or equal for all groups pent(t)] failed to converge or presented unrealistic values or null standard error, thus they were not included in the analyses.

## Population Parameters

Catchability (Figure 5) for RR (mean  $0.67 \pm 0.25$  SD) was higher than for OR ( $0.35 \pm 0.20$  SD) and OV (mean  $0.33 \pm 0.27$  SD) (Anova,  $F = 8.64$ ,  $p = 0.0008$ ).

## Apparent Survival and Recruitment

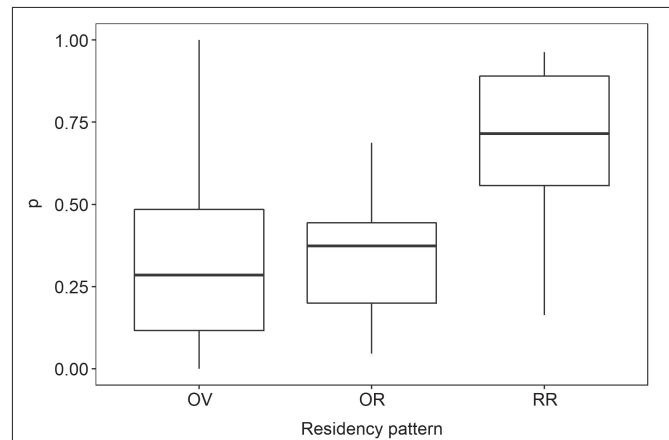
According to the most parsimonious model, seasonal survival was time-invariant and resulted in 1.00 (95% CI: 1.00–1.00) for RR and OR, and 0.91 (95% CI: 0.85–0.95) for OV individuals. When scaled to represent annual rates (see Cooch and White, 2019, p. 4.27), survival was 1.00 (95% CI: 1.00–1.00) for RR and OR, and 0.75 (95% CI: 0.61–0.86) for OV. Recruitment for the duration of the study was 0.72, 0.20, and 0.02 for OV, OR, and RR clusters, respectively, such that 28%, 80%, and 98% of OV, OR, and RR individuals, respectively, were already present in the population just before the beginning of the study (Table 3).

Occasional visitors were recruited in up to five out of 14 sampling occasions, with peaks in the rainy season of 2006 (23%), and the northern winds season of 2009 (30%). Occasional residents were recruited only during the NW 2007 and Dry 2008 seasons, with the highest percentage in the dry season of 2007 (16%). Regular residents were recruited only in the Rainy season of 2007, but in a low proportion (2%).

The high survival values of the RR and OR clusters, as well as the null and low recruitment rates of RR and OR individuals, respectively, were consistent with the assumption of demographic or geographical closure for these clusters. As stated earlier, additional analyses were conducted to determine abundance for the core community, under the assumption of closed populations (see below).

## Abundance

All abundances were adjusted by  $\theta$  to include the unmarked fraction of the population. The total abundance of occasional visitors averaged 34 individuals ( $\pm 6.0$  D.E., range: 18–42). The abundance of occasional residents averaged 57 ( $\pm 7.3$  D.E., range: 44–76), and regular residents averaged 72 ( $\pm 7.2$



**FIGURE 5 |** Catchability of the bottlenose dolphin (*T. truncatus*) in the coastal waters off Alvarado Lagoon System according to their residency pattern. OV = occasional visitors ( $n = 46$ ), OR = occasional residents ( $n = 45$ ), RR = regular residents ( $n = 55$ ).

D.E., range: 65–93) dolphins. A regression analysis indicated a low, positive, non-significant trend in the seasonal abundance of OV individuals ( $p = 0.09$ ,  $R^2 = 0.21$ ). The residual plot of abundances for all clusters showed a non-random pattern (see Supplementary Material 2).

## Closed Population Approach

The closure assumption was rejected for the whole sample and the OV cluster ( $p < 0.001$  in both cases), however, this was not the case for the RR and OR clusters ( $\chi^2 = 6.88$ , DF = 13,  $p = 0.91$ , and  $\chi^2 = 17.8$ , DF = 16,  $p = 0.33$ , respectively). Thus, we defined the aggregation of these clusters as the “core community” (Wells et al., 1987), and then used closed models in MARK to determine its abundance by means of the  $M_{th}$  formulation (Chao et al., 1992), which includes heterogeneity (Chao et al., 1992; White and Burnham, 1999; Cooch and White, 2019). We chose the  $M_{th}$  estimator (Chao et al., 1992) because the sampling protocol does not require the animals to be physically captured, and because of the heterogeneity in the capture probabilities of the OR and RR clusters (see section “Population parameters”). According to the  $M_{th}$  formulation, the abundance of marked adult individuals (RR+OR) was 100 individuals (SE = 0.21). When corrected for the average mark rate ( $0.81 \pm 0.17$  SD), total abundance of the core community was 123 individuals (95% CI: 114–133). Interestingly, the closure test for the “core community” (OR+RR) was rejected ( $\chi^2 = 49.5$ , DF = 16,  $p = 0.00003$ ), indicating a potential violation of this assumption; nevertheless, as both OR and RR clusters separately complied with the closure assumption, we believe that the significant result is an artifact of the different capture probabilities of each cluster (0.35 and 0.67, respectively). In this regard, it is well-known that heterogeneity in capture probabilities can cause both the tests of immigration and emigration to reject the null hypothesis of closure (Cooch and White, 2019, p. 14.6).

**TABLE 2** | Set of candidate models arranged in ascending order by AICc for population analysis of the bottlenose dolphin off Alvarado Veracruz System, southwestern Gulf of Mexico, between 2006 and 2010.

Model	AICc	Delta AICc	AICc weights	Model likelihood	Number of parameters	Deviance	-2log(L)
1 {Phi(g) p(g*t) pent(g*t)}	1810.9	0.0	0.83	1.00	87	544.3	1616.5
2 {Phi(.) p(g*t) pent(g*t)}	1814.7	3.8	0.13	0.15	85	553.1	1625.2
3 {Phi(t) p(g*t) pent(g*t)}	1816.9	6.0	0.04	0.05	84	557.8	1629.9
4 {Phi(g) p(t) pent(g*t)}	1977.7	166.8	0.00	0.00	59	778.4	1850.6
5 {Phi(g*t) p(t) pent(g*t)}	1986.2	175.2	0.00	0.00	81	734.4	1806.6
6 {Phi(t) p(t) pent(g*t)}	2035.1	224.2	0.00	0.00	60	833.5	1905.7
7 {Phi(.) p(t) pent(g*t)}	2049.5	238.6	0.00	0.00	57	854.8	1927.0
8 {Phi(g*t) p(g) pent(g*t)}	2055.6	244.7	0.00	0.00	83	798.9	1871.1
9 {Phi(t) p(g) pent(g*t)}	2057.4	246.5	0.00	0.00	58	860.4	1932.6
10 {Phi(g) p(g) pent(g*t)}	2088.3	277.4	0.00	0.00	48	914.2	1986.4
11 {Phi(.) p(g) pent(g*t)}	2126.0	315.1	0.00	0.00	46	956.4	2028.6
12 {Phi(g) p(.) pent(g*t)}	2174.2	363.2	0.00	0.00	13	1075.6	2147.7
13 {Phi(g*t) p(.) pent(g*t)}	2208.8	397.9	0.00	0.00	82	954.6	2026.8
14 {Phi(t) p(.) pent(g*t)}	2240.9	429.9	0.00	0.00	56	1048.5	2120.7
15 {Phi(.) p(.) pent(g*t)}	2251.2	440.3	0.00	0.00	13	1152.6	2224.8
16 {Phi(g*t) p(g*t) pent(g*t)}	57050.9	55239.9	0.00	0.00	116	55709.0	56781.2

Sample stratified by residency pattern.

## DISCUSSION

Population structure of highly mobile marine organisms can be complex and difficult to study, but it is important to understand how individuals within a population partition their environment, in order to better address conservation challenges (Vollmer et al., 2021). In this regard, recent advancements in the implementation of standardized site fidelity indexes (Tschopp et al., 2018) and considerations on residency patterns when studying cetacean population dynamics (e.g., Zanardo et al., 2016; Hunt et al., 2017; Passadore et al., 2017; Schleimer et al., 2019; Carlucci et al., 2020; Haughey et al., 2020) provide improved methodological tools for dealing with heterogeneity in capture or survival

probabilities inherent to the dynamics of social species with fission-fusion societies such as bottlenose dolphins (Connor et al., 2000). This is the first study to explore the population dynamics of the common bottlenose dolphin (*T. truncatus*) in the Gulf of Mexico based on its residency patterns, and to provide quantitative evidence of the existence of a “core community” (*sensu* Wells et al., 1987) in an open, coastal habitat. As this study is an extension of previous work by Morteo (2011) and Morteo et al. (2014, 2017), we included new data on previously unknown parameters, improving the temporal coverage as well as a more comprehensive analytical approach that yielded more refined estimates, and a more robust assessment of the population structure.

**TABLE 3** | Recruitment from the superpopulation of the bottlenose dolphin off the Alvarado Lagoon System, southwestern Gulf of Mexico, 2006–2010.

Season	Occasional visitors	Occasional residents	Regular residents
Rainy 2006	0.23 (0.12–0.41)		
NW 2007		0.16 (0.02–0.57)	
Dry 2007	0.14 (0.03–0.44)		
Rainy 2007	0.03 (0.00–0.98)		0.02 (0.00–0.12)
NW 2008			
Dry 2008	0.02 (0.00–1.00)	0.03 (0.00–0.62)	
Rainy 2008			
NW 2009	0.30 (0.14–0.52)		
Dry 2009			
Rainy 2009			
NW 2010			
Dry 2010			
Rainy 2010			
Total for the study period	0.72	0.20	0.02

95% CI's are indicated between parentheses. Occasions with null recruitment are not indicated. NW = northern winds.

Due to the longevity of bottlenose dolphins, we acknowledge that short-term studies such as this one may not encapsulate the population processes related to factors such as mortality or emigration (Haughey et al., 2020). Despite the high number of transient individuals in the sample (Figure 2), the asymptotic trend in the discovery curves (Figure 4) indicated that most of the marked individuals in the population had been photographed by the end of the study period. For the full sample, the existence of two plateaus and decrease in the discovery rate of new individuals after the rainy season of 2009 suggest that the addition of new members is low, with sporadic immigration pulses as occurs in this, and other areas within the southern Gulf of Mexico (e.g., Martínez-Serrano et al., 2011; Valdés-Arellanes et al., 2011; Morteo et al., 2014, 2017, 2019; Delgado-Estrella, 2015). On the other side, the similarity between the discovery curves of the whole sample, occasional visitors, and transients showed that the dynamics of this population is mainly regulated by the influx of non-resident individuals.

Catchability of RR (mean  $0.67 \pm 0.27$  SD) individuals was greater than for OR ( $0.35 \pm 0.20$ ) and OV ( $0.32 \pm 0.27$  SD) individuals, and thus abundance estimates for this cluster will be more precise (Williams et al., 2002). In general, catchability should be directly related to research effort alone but, in this case, it probably reflects that regular residents are more catchable by unit of effort than individuals in any other clusters (Williams et al., 2002).

High values of annual survival for the core community (cluster RR + OR) (1.00, 95% CI: 1.00–1.00) contrast sharply to those of occasional visitors: (0.75, 95% CI: 0.59–0.87). As transients were not included in the analysis, and RR and OR clusters behave as a closed population, these highest values for the core community are most probably the result of both a high survival rate and a very low emigration rate.

For long-lived species with complex life history processes, such as cetaceans, adult survival is expected to be high and variable with age, sex, and individual fitness (Ralls et al., 1980). Higher survival rates for resident individuals were indirectly assumed by Morteo et al. (2012b), who showed that these animals interact less frequently with fisheries, when compared to non-residents, thus facing lower exposure to entanglements in fishing gear and retaliation measures by fishers. Therefore, although much lower survival estimates for the visitor fraction is largely based on a high proportion of dolphins permanently leaving the study area shortly after the sampling, it is likely that higher mortality for non-residents is also due to a greater risk of predation by sharks and higher risk of entanglement in fishing gear (Morteo et al., 2012b, 2014, 2017; Rechimont et al., 2018; Morales-Rincón et al., 2019). The latter is supported by reports from recently stranded animals – recorded between 2002 and 2019 (decomposition code 1–3, according to Geraci and Lounsbury, 1993) – showing that fisheries-related injuries only occurred in individuals that had not been previously photographed in the study area (Fuentes Del Muro and Morteo, unpublished data, LabMMar-UV).

Survival values recorded for regular and occasional residents in this study are higher than those reported elsewhere (e.g., Wells and Scott, 1990; Speakman et al., 2010; Daura-Jorge et al.,

2013; Tezanos-Pinto et al., 2013; Fruet et al., 2015; Vermeulen and Bräger, 2015; Vermeulen et al., 2017; Methion and Díaz López, 2018), probably because of differences in the way we stratified the sample by residency pattern. It is important to notice that the null standard error in the point estimate of survival for both RR and OR is commonly attributed to problems with the data (Cooch and White, 2019, p. 6–24); nevertheless, because of the stratification by residency type, it probably reflects true high values and precision of the estimates due to effective population closure within the study timeframe (i.e., 5-y).

In general, coastal bottlenose dolphins are known to exhibit a wide spectrum of residency patterns, which include transients, seasonal migrants, year-round residents, and a combination of occasional long-range movements, and repeated local residency (Morteo et al., 2014; Wells and Scott, 2018). This seems to be the case for the population in our study area, where Ruíz-Hernández (2014) and Morteo et al. (2019) recorded a limited exchange of individuals between coastal waters off ALS and two northern locations (the Veracruz Reef System and Nautla, see Figure 1), for which dolphins need to travel at least 100 and 230 km, respectively. Our results are similar to other contributions made to the south of our study area, where it was documented that some individuals traveled 270 km on average in a few months, including a dolphin that traveled more than 800 km between the states of Quintana Roo and Tabasco (Delgado-Estrella, 2015, see Figure 1).

Differences in recruitment rate and timing between the core community (RR + OR) and visitors, as found in this study, could correspond to sex-related movement patterns, as reported previously in the Gulf of Mexico, the Caribbean (e.g., Urian et al., 2009; Caballero et al., 2012; Wells, 2014) and also in the study area, through greater residency in females and larger dispersion by males (Morteo et al., 2017, 2019). In this sense, natal site philopatry of both sexes is common and associated to age, as it occurs in the Sarasota population (Wells, 2003, 2014; Sellas et al., 2005). In the northern Gulf of Mexico, molecular data also suggest that some females may move and breed among different communities (Duffield and Wells, 2002), but implications at a local level remain to be investigated.

The existence of two plateaus in the discovery curves of the full sample, OV and OR individuals, indicates at least one occasional pulse of individuals entering from the superpopulation to the study area. These results are consistent with previous findings (Morteo, 2011; Morteo et al., 2014, 2017), suggesting that it is an open population, but the rate of incorporation of new individuals is low in the medium-long term.

Comparable absolute abundances of several estuarine bottlenose dolphin communities around the world are often estimated between 60 and 150 individuals (e.g., Williams et al., 1993; Wilson et al., 1999; Wells, 2003; Balmer et al., 2008; Vermeulen and Cammareri, 2009; Fruet et al., 2011, 2015; Félix et al., 2017). Monthly averages of daily abundances by Morteo et al. (2017) in the study area were about 125 dolphins under the Jolly-Seber model. This number looks consistent with our estimates both within and between years, but results are not directly comparable because of differences in the treatment of the samples.

Our results support the assumption that the dolphin population that uses the coastal waters off ALS is open (Morteo et al., 2017), but emphasizes the existence of a core community of resident individuals that, occasionally, receives an influx of individuals from neighboring waters, with no apparent seasonal trend. It is noteworthy that, unlike other study areas, this core community -living in an open habitat- largely behaves as a closed population. This situation may be more common than previously thought for the species across the Gulf of Mexico, where many individuals remain in relatively small but well provisioned areas, whereas short-term residents and visitors come from the adjacent coastal populations, or have nomadic habits in their constant pursuit of food and mates (Shane, 1980; Irvine et al., 1981; Wells et al., 1987; Ruíz-Hernández, 2014; Delgado-Estrella, 2015; Morteo et al., 2019, among others). The existence of such core communities in the northern Gulf of Mexico has been generally established based on qualitative criteria, mainly the overlap in the presence of transients with year-round and seasonal residents (i.e., Shane, 1980, 1990; Wells et al., 1987; Balmer et al., 2008; Tyson et al., 2011, among others) and, in most cases, refer to dolphin populations living in inshore, estuarine habitats. However, in a coastal habitat adjacent to the Sarasota Bay, Fazioli et al. (2006) found that the dolphin community that prefer the Gulf of Mexico is primarily composed of transients, seasonal residents and individuals with a home range greater than the study area, with fewer year-round residents; nevertheless, details on the process to compute individual residency, and quantitative approaches on the classification of such individuals based on the dynamics of the population is generally lacking.

The permanent presence of dolphin groups and the existence of a core community in the coastal waters off ALS are probably related to a predictable supply of prey and a sheltered environment. Interestingly the dynamic flux of individuals, abundance at a local level (i.e., the core community) seems stable over time, which suggests that a sort of carrying capacity effect is in place. High site fidelity and/or restricted ranging patterns are likely driving population parameters for the core community of bottlenose dolphins in the coastal waters of Alvarado; as this could increase their chances of living in a provisioned habitat, it could also make them more prone to detrimental effects by both documented and currently unknown local threats. Future work should focus on exploring at a finer scale the relationship between these population parameters, the structure of the population (sex/age), and relevant environmental variables for the species.

Differences in residency patterns for the dolphins in our study area could be explained by the socioecological model of Gowans et al. (2007) such that, as resources are spatially and temporally predictable, dolphins remain resident in relatively small areas (Morteo et al., 2014, 2017). Conversely, competition with local dolphins may lead non-resident individuals (mostly males) to range widely to find sufficient resources and mating opportunities (Gowans et al., 2007). This strategy helps to prevent inbreeding (Caballero et al., 2012), and would cause male dolphins of this population to prey on other species that may be available off river mouths and estuaries along coastal waters off the southwestern Gulf of Mexico (Martínez-Serrano et al., 2011;

Morteo et al., 2014, 2017, 2019). As the existence of many resident communities has evidenced limited genetic exchange among adjacent sites all along the Gulf of Mexico (Sellas et al., 2005; Caballero et al., 2012; Vollmer and Rosel, 2013), this raises the question of a probable structure at metapopulation level, which should also be investigated.

## DATA AVAILABILITY STATEMENT

The raw data supporting the conclusions of this article will be made available by the authors, without undue reservation. The reduced m-array produced by the MARK output, that contains summary information on the numbers of individuals released at each occasion, and is the basis for the estimation of parameters, is presented in **Supplementary Material 3** for reproducibility and replicability.

## ETHICS STATEMENT

This animal study was accomplished through federal permits SGPA/DGVS/00351/06, 01407/08 (EM) and SGPA/DGVS/00870/07, 02788/07, 01344/08, and 01649/08 (M. C. Bazúa) issued by the Subsecretaria de Gestion para la Proteccion Ambiental.

## AUTHOR CONTRIBUTIONS

JB-J: conceptualization, formal analysis, investigation, methodology, validation, visualization, and writing – original draft. EM: conceptualization, data curation, funding acquiring, methodology, project administration, resources, supervision, validation, and writing – review and editing. CD-A and JB-P: methodology, supervision, validation, and writing – review and editing. PF and ES: conceptualization, methodology, supervision, validation, and writing – review and editing. All authors contributed to the article and approved the submitted version.

## ACKNOWLEDGMENTS

This research was part of the first author's doctoral thesis at Universidad Veracruzana, supported through doctoral fellowship Number 291197/CVU636908 by the Mexican National Council for Science and Technology (CONACyT). This work was also part of the CONACyT project 221750 on the "Trophic ecology of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) and artisanal fisheries interactions in coastal waters off Veracruz State". Fieldwork was accomplished through federal permits SGPA/DGVS/00351/06, 01407/08 (EM) and SGPA/DGVS/00870/07, 02788/07, 01344/08, and 01649/08 (M. C. Bazúa). Surveys were always conducted by at least one of the authors and many undergraduate students at LabMMar, which were also involved in data collection, photographic analyses and data processing. Israel Huesca helped produce the figures. Local fishers R. Tiburcio, J. Tiburcio and E. Tiburcio always returned the crew safely



back to shore. Dagmar Fertl and Nathalie Ward reviewed earlier versions of this manuscript. Paul Conn, Manuel Cach, Alberto Delgado Estrella, Tim Gerrodette, Carlos Lira, Manuel Mendoza Carranza, Cecilia Passadore, Grgur Pleslić, Pedro Sánchez Palomino, Kate Sprogis, Gabriela Tezanos Pinto, Fernando Trujillo, and Randy Wells provided valuable information and/or references. This manuscript was greatly improved by comments from MD and AL. This study was part of a collaboration between LabMMar-ICIMAP-IIB, Universidad Veracruzana, and ECOMEGA, Universidade Federal do Rio Grande-FURG. All the fieldwork was conducted in compliance

with the “Guidelines for the Treatment of Marine Mammals in Field Research” of the Society for Marine Mammalogy (available at <https://marinemammalscience.org/about-us/ethics/marine-mammal-treatment-guidelines>).

## SUPPLEMENTARY MATERIAL

The Supplementary Material for this article can be found online at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmars.2021.753484/full#supplementary-material>

## REFERENCES

- Akaike, H. (1973). “Information theory and an extension of the maximum likelihood principle,” in *Proceedings of the Second International Symposium on Information Theory*, eds B. N. Petrov and F. Caski (Budapest: Akademiai Kiado), 267–281.
- Ballance, L. T. (1990). “Residence patterns, group organization and surface association of bottlenose dolphins in Kino Bay, Gulf of California, Mexico,” in *The Bottlenose Dolphin*, eds S. Leatherwood and R. R. Reeves (San Diego: Academic Press), 267–284. doi: 10.1016/B978-0-12-440280-5.50017-2
- Balmer, B. C., Wells, R. S., Nowacek, S. M., Nowacek, D. P., Schwake, L. H., McLellan, W. A., et al. (2008). Seasonal abundance and distribution patterns of common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) near St. Joseph Bay, Florida, USA. *Cetacean Res. Manag.* 10, 157–167.
- Begon, M., Townsend, C. R., and Harper, J. L. (1995). *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Barcelona: Ediciones Omega.
- Bigg, M. A. (1982). An assessment of killer whale (*Orcinus orca*) stocks off Vancouver Island, British Columbia. *Rep. Int. Whaling Comm.* 32, 655–666.
- Bose, S., Forrester, T. D., Brazeal, J. L., Sacks, B. N., Casady, D. S., and Wittmer, H. U. (2017). Implications of fidelity and philopatry for the population structure of female black-tailed deer. *Behav. Ecol.* 28, 983–990. doi: 10.1093/behecol/ax047
- Burnham, K. P., Anderson, D. R., White, G. C., Brownie, C., and Pollock, K. H. (1987). *Design and Analysis of Fish Survival Experiments Based on Release–Recapture Data*. Bethesda: American Fisheries Society Monograph.
- Caballero, S., Islas-Villanueva, V., Tezanos-Pinto, G., Duchene, S., Delgado-Estrella, A., Sanchez-Okrucky, R., et al. (2012). Phylogeography, genetic diversity and population structure of common bottlenose dolphins in the Wider Caribbean inferred from analyses of mitochondrial DNA control region sequences and microsatellite loci: conservation and management implications. *Anim. Conserv.* 15, 95–112. doi: 10.1111/j.1469-1795.2011.00493.x
- Calinski, T., and Harabasz, J. (1974). A dendrite method for cluster analysis. *Commun. Stat. Simul. Comput.* 3, 1–27. doi: 10.1080/03610917408548446
- Carlucci, R., Baş, A. A., Liebig, P., Bellomo, S., Fanizza, C., Maglietta, R., et al. (2020). Residency patterns and site fidelity of *Grampus griseus* (Cuvier, 1812) in the Gulf of Taranto (Northern Ionian Sea, Central-Eastern Mediterranean Sea). *Mamm. Res.* 65, 445–455. doi: 10.1007/s13364-020-00485-z
- Chao, A., Lee, S. M., and Jeng, S. L. (1992). Estimating population size for capture-recapture data when capture probabilities vary by time and individual animal. *Biometrics* 48, 201–216. doi: 10.2307/2532750
- Choquet, R., Lebreton, J. D., Gimenez, O., Reboulet, A. M., and Pradel, R. (2009). U-CARE: utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CApture-REcapture data. *Ecography* 32, 1071–1074. doi: 10.1111/j.1600-0587.2009.05968.x
- Choquet, R., Reboulet, A. M., Lebreton, J. D., Gimenez, O., and Pradel, R. (2005). *U-CARE 2.2 User's Manual*. Montpellier: CEFE.
- Colwell, R. K., Mao, C. X., and Chang, J. (2004). Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85, 2717–2727. doi: 10.1890/03-0557
- Connor, R. C., Wells, R. S., Mann, J., Read, A., Connor, R. C., Tyack, P. L., et al. (2000). “The bottlenose dolphin: social relationships in a fission-fusion society,” in *Cetacean Societies: Field Studies of Whales and Dolphins*, ed. J. Mann (Chicago: University of Chicago Press), 91–126.
- Cooch, E. G., and White, G. C. (2019). *Program MARK: A Gentle Introduction*, 19th Edn. Fort Collins: Colorado State University.
- Cruz-Escalona, V. H., Arreguín-Sánchez, F., and Zetina-Rejón, M. (2007). Analysis of the ecosystem structure of Laguna Alvarado, western Gulf of Mexico, by means of a mass balance model. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 72, 155–167. doi: 10.1016/j.ecss.2006.10.013
- Daura-Jorge, F., Ingram, S. N., and Simões-Lopes, P. C. (2013). Seasonal abundance and adult survival of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in a community that cooperatively forages with fishermen in southern Brazil. *Mar. Mamm. Sci.* 29, 2933–2911. doi: 10.1111/j.1748-7692.2012.00571.x
- de la Lanza Espino, G., and Lozano Montes, L. (1999). Comparación fisicoquímica de las lagunas de Alvarado y Términos. *Hidrobiológica* 9, 15–30.
- Delgado-Estrella, A. (2015). Patrones de residencia y movimientos a largo plazo de las toninas, *Tursiops truncatus*, en la región suroeste del Golfo de México. *Therya* 37, 379–392.
- Duffield, D. A., and Wells, R. S. (2002). “The molecular profile of a resident community of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*,” in *Molecular and Cell Biology of Marine Mammals*, ed. C. J. Pfeiffer (Melbourne: Krieger), 3–11.
- Fazioli, K. L., Hofmann, S., and Wells, R. S. (2006). Use of Gulf of Mexico coastal waters by distinct assemblages of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Aquat. Mamm.* 32, 212–222. doi: 10.1578/AM.32.2.2006.212
- Félix, F., Calderón, A., Vintimilla, M., and Bayas-Rea, R. A. (2017). Decreasing population trend in coastal bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) from the Gulf of Guayaquil, Ecuador. *Aquat. Conserv.* 27, 856–866. doi: 10.1002/aq.2763
- Fisher, R. A., Corbet, A. S., and Williams, C. B. (1943). The relationship between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.* 12, 42–58. doi: 10.2307/14111
- Fruet, P. F., Daura-Jorge, F. G., Möller, L. M., Genoves, R. C., and Secchi, E. R. (2015). Abundance and demography of bottlenose dolphins inhabiting a subtropical estuary in the Southwestern Atlantic Ocean. *J. Mammal.* 96, 332–343. doi: 10.1093/jmammal/gyv035
- Fruet, P. F., Secchi, E. R., Di Tullio, J. C., and Kinas, P. G. (2011). Abundance of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus* (Cetacea: delphinidae), inhabiting the Patos Lagoon estuary, southern Brazil: implications for conservation. *Zoologia (Curitiba)* 28, 23–30. doi: 10.1590/S1984-46702011000100004
- Galindo, J. A., Serrano, A., Vázquez-Castán, L., González-Gándara, C., and López-Ortega, M. (2009). Cetacean diversity, distribution, and abundance in northern Veracruz, Mexico. *Aquat. Mamm.* 35, 12–18. doi: 10.1578/AM.35.1.2009.12
- Geraci, J. R., and Lounsbury, V. J. (1993). *Marine Mammals Ashore: A Field Guide for Strandings*. College Station: Texas A&M University Sea Grant Publication.
- Gowans, S., Würsig, B., and Karczmarski, L. (2007). The social structure and strategies of Delphinids: predictions based on an ecological framework. *Adv. Mar. Biol.* 53, 195–294. doi: 10.1016/S0065-2881(07)53003-8
- Greenwood, P. J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim. Behav.* 28, 1140–1162. doi: 10.1016/S0003-3472(80)80103-5
- Haughey, R., Hunt, T., Hanf, D., Rankin, R. W., and Parra, G. J. (2020). Photographic capture-recapture analysis reveals a large population of Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) with low site fidelity off the

- North West Cape, Western Australia. *Front. Mar. Sci.* 6:781. doi: 10.3389/fmars.2019.00781
- Hunt, T., Bejder, L., Allen, S. J., Rankin, R. W., Hanf, D. M., and Parra, G. J. (2017). Demographic characteristics of Australian humpback dolphins reveal important habitat toward the southwestern limit of their range. *Endang. Spec. Res.* 32, 71–88. doi: 10.3354/esr00784
- Irvine, A. B., Scott, M. D., Wells, R. S., and Kaufmann, J. H. (1981). Movements and activities of the atlantic bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, near Sarasota, Florida. *Fish. Bull. U. S.* 79, 671–688.
- Krebs, C. J. (1972). *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. New York: Harper and Row.
- Legendre, P., and Legendre, L. (1998). *Numerical Ecology*, 2nd Edition. Amsterdam: Elsevier.
- Martínez-Serrano, I., Serrano, O., Heckel, G., and Schramm, Y. (2011). Distribution and home range of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) off Veracruz, Mexico. *Cien. Mar.* 37, 379–392. doi: 10.7773/cm.v37i4A.1860
- Methion, S., and Díaz López, B. (2018). Abundance and demographic parameters of bottlenose dolphins in a highly affected coastal ecosystem. *Mar. Freshw. Res.* 69, 1355–1364. doi: 10.1071/MF17346
- Morales-Rincón, N., Morteo, E., and Delfín-Alfonso, C. A. (2019). Influence of artisanal fisheries on the behavior and social structure of *Tursiops truncatus* in the Southwestern Gulf of Mexico. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 99, 1841–1849. doi: 10.1017/S002531541900078X
- Morteo, E. (2011). *Ecología social de los delfines (Tursiops truncatus) en las aguas costeras de Alvarado, Veracruz, México*. Ph. D. thesis. Veracruz: Universidad Veracruzana.
- Morteo, E., Ramírez y Romero, T. E., Castillo-Olvera, V., Delfín-Alfonso, C. A., Bello-Pineda, J., and González-Christen, A. (2019). “Ecología poblacional de delfines (*Tursiops truncatus*) en el corredor arrecifal del suroeste del Golfo de México,” in *Estudios Científicos en el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México*, eds A. Granados-Barba, L. Ortiz-Lozano, C. González-Gándara, and D. Salas-Monreal (Campeche: Universidad Autónoma de Campeche), 191–214.
- Morteo, E., Rocha-Olivares, A., and Abarca-Arenas, L. (2014). Sexual segregation of coastal bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Southwestern Gulf of Mexico. *Aquat. Mamm.* 40, 375–385. doi: 10.1578/AM.40.4.2014.375
- Morteo, E., Rocha-Olivares, A., and Abarca-Arenas, L. G. (2017). Abundance, residency and potential hazards for coastal bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) off a productive lagoon in the Gulf of Mexico. *Aquat. Mamm.* 43, 308–319. doi: 10.1578/AM.43.3.2017.308
- Morteo, E., Rocha-Olivares, A., and Morteo, R. (2012b). Sensitivity analysis of residency and site fidelity estimations to variations in sampling effort and individual catchability. *Rev. Mex. Biodivers.* 83, 487–495. doi: 10.22201/ib.20078706e.2012.2.972
- Morteo, E., Rocha-Olivares, A., Arceo-Briseño, P., and Abarca-Arenas, L. G. (2012a). Spatial analyses of bottlenose dolphin-fisheries interactions reveal human avoidance off a productive lagoon in the western Gulf of Mexico. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 92, 1893–1900. doi: 10.1017/S0025315411000488
- Neal, D. (2004). *Introduction to Population Ecology*. New York: Cambridge University Press.
- Ojasti, J., and Dallmeier, F. (eds) (2000). *Manejo de Fauna Silvestre Neotropical, SI/MAB Series # 5*. Washington: Smithsonian Institution.
- Oksanen, F. J., Blanchet, G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O’Hara, B., et al. (2019). *Vegan: Community Ecology Package. R package Version 2.4-3*.
- Ortega Ortiz, J. G. (2002). *Multiscale analysis of cetacean distribution in the Gulf of Mexico*. Ph. D. thesis. College Station: Texas A & M University.
- Ortega Ortiz, J., Delgado-Estrella, A., and Ortega-Argueta, E. (2004). “Mamíferos marinos del Golfo de México: estado actual del conocimiento y recomendaciones para su conservación,” in *Diagnóstico Ambiental del Golfo de México*, eds M. Caso, I. Pisanty, and E. Ezcurra (Mexico: Instituto Nacional de Ecología), 135–160.
- Otis, D. L., Burnham, K. P., White, G. C., and Anderson, D. R. (1978). Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildl. Monogr.* 62:135.
- Passadore, C., Möller, L., Diaz-Aguirre, F., and Parra, G. J. (2017). High site fidelity and restricted ranging patterns in southern Australian bottlenose dolphins. *Ecol. Evol.* 8, 242–256. doi: 10.1002/ece3.3674
- Pollock, K. H., Nichols, J. D., Brownie, C., and Hines, J. E. (1990). Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildl. Monogr.* 107, 3–97.
- R Core Team (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Ralls, K., Brownell, R. L. Jr., and Ballou, J. (1980). Differential mortality by sex and age in mammals, with specific reference to the sperm whale. *Rep. Int. Whaling Comm.* 2, 233–243.
- Ramírez-León, M. R., García-Aguilar, M. C., Aguayo-Lobo, A., Fuentes-Allen, I., and Sosa-Nishizaki, O. (2020). What do we know about cetaceans in the Mexican waters of the Gulf of Mexico? A review. *Aquat. Mamm.* 46, 623–632. doi: 10.1578/AM.46.6.2020.623
- Rechimont, M. E., Lara-Domínguez, A. L., Morteo, E., Martínez-Serrano, I., and Equihua, M. (2018). Depredation by coastal bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the southwestern Gulf of Mexico in relation to fishing techniques. *Aquat. Mamm.* 44, 469–481. doi: 10.1578/AM.44.5.2018.469
- Ruiz-Hernández, A. (2014). *Desplazamientos de toninas (Tursiops truncatus) en la costa central de Veracruz, México*. [Tesis de Licenciatura], Xalapa, Veracruz, México. Veracruz: Universidad Veracruzana.
- Schleimer, A., Ramp, C., Delarue, J., Carpentier, A., Bérubé, M., Palsboll, P. J., et al. (2019). Decline in abundance and apparent survival rates of fin whales (*Balaenoptera physalus*) in the northern Gulf of St. Lawrence. *Ecol. Evol.* 9, 4231–4244. doi: 10.1002/ece3.5055
- Schwarz, C. J., and Arnason, A. N. (1996). A general methodology for the analysis of capture-recapture experiments in open populations. *Biometrics* 52, 860–873. doi: 10.2307/2533048
- Sellas, A., Wells, R., and Rosel, P. (2005). Mitochondrial and nuclear DNA analyses reveal fine scale geographic structure in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Gulf of Mexico. *Conserv. Genet.* 6, 715–728. doi: 10.1007/s10592-005-9031-7
- Shane, S. H. (1980). Occurrence, movements, and distribution of bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, in southern Texas. *Fish. Bull.* 78, 593–601.
- Shane, S. H. (1990). “Behavior and ecology of the bottlenose dolphin at Sanibel Island, Florida,” in *The bottlenose dolphin*, eds S. Leatherwood and R. R. Reeves (San Diego: Academic Press), 245–265. doi: 10.1016/B978-0-12-440280-5.50016-0
- Speakman, T., Lane, S., Schwacke, L., Fair, P., and Zolman, E. (2010). Mark-recapture estimates of seasonal abundance and survivorship for bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) near Charleston, South Carolina. *J. Cetacean Res. Manag.* 11, 53–62.
- Stanley, T. R., and Burnham, K. P. (1999). A closure test for time-specific capture-recapture data. *Environ. Ecol. Stat.* 6, 197–209. doi: 10.1023/A:1009674322348
- Stanley, T. R., and Richards, J. D. (2005). Software Review: a program for testing capture-recapture data for closure. *Wildl. Soc. Bull.* 33, 782–785. doi: 10.2193/0091-7648(2005)33[782:SRAPFT]2.0.CO;2
- Switzer, P. V. (1993). Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evol. Ecol.* 7, 533–555. doi: 10.1007/BF01237820
- Tezanos-Pinto, G., Constantine, R., Brooks, L., Jackson, J. A., Mourão, F., Wells, S., et al. (2013). Decline in local abundance of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Bay of Islands, New Zealand. *Mar. Mamm. Sci.* 29, E390–E410. doi: 10.1111/mms.12008
- Tschopp, A., Ferrari, M. A., Crespo, E., and Coscarella, M. (2018). Development of a site fidelity index based on population recapture data. *PeerJ* 6:e4782. doi: 10.7717/peerj.4782
- Tyson, R. B., Nowacek, S. M., and Nowacek, D. P. (2011). Community structure and abundance of bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in coastal waters of the northeast Gulf of Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 438, 253–265. doi: 10.3354/meps09292
- Urian, K. W., Hoffman, S., Wells, R. S., and Read, A. J. (2009). Fine-scale population structure of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Tampa Bay, Florida. *Mar. Mamm. Sci.* 25, 619–638. doi: 10.1111/j.1748-7692.2009.00284.x
- Urian, K. W., Waples, D. M., Tyson, R. B., Hodge, L. E. W., and Read, A. J. (2013). Abundance of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in estuarine and near-shore waters of North Carolina, USA. *J. N. C. Acad. Sci.* 129, 165–171. doi: 10.7572/2167-5880-129.4.165
- Urian, K., Gorgone, A., Read, A., Balmer, B., Wells, R. S., Berggren, P., et al. (2015). Recommendations for photo-identification methods used in capture-recapture

- models with cetaceans. *Mar. Mamm. Sci.* 31, 298–321. doi: 10.1111/mms.12141
- Valdés-Arellanes, M. P., Serrano, A., Heckel, G., Schramm, Y., and Martínez-Serrano, I. (2011). Abundancia de dos poblaciones de toninas (*Tursiops truncatus*) en el norte de Veracruz, México. *Rev. Mex. Biodivers.* 82, 227–235. doi: 10.22201/ib.20078706e.2011.1.367
- Vermeulen, E., and Bräger, S. (2015). Demographics of the disappearing bottlenose dolphin in Argentina: a common species on its way out? *PLoS One* 10:e0119182. doi: 10.1371/journal.pone.0119182
- Vermeulen, E., and Cammareri, A. (2009). Residency patterns, abundance, and social composition of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Bahía San Antonio, Patagonia, Argentina. *Aquat. Mamm.* 35, 379–386. doi: 10.1578/AM.35.3.2009.378
- Vermeulen, E., Bastida, R., Berninson, L. G., Bordino, P., Failla, M., Fruet, P., et al. (2017). A review on the distribution, abundance, residency, survival and population structure of coastal bottlenose dolphins in Argentina. *Latin Am. J. Aquat. Mamm.* 12, 2–16. doi: 10.5597/00233
- Vollmer, N. L., and Rosel, P. E. (2013). A review of common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the northern Gulf of Mexico: population biology, potential threats, and management. *Southeast. Nat.* 12, 1–43.
- Vollmer, N. L., Rosel, P. E., Mullin, K. D., Schwacke, L. H., Garrison, L. P., Balmer, B. C., et al. (2021). Assessing common bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) population structure in Mississippi Sound and coastal waters of the north central Gulf of Mexico. *Aquat. Conserv. Mar. Freshwater Ecosyst.* 2021, 1–16. doi: 10.1002/aqc.3668
- Wells, R. S. (2003). “Dolphin social complexity: lessons from long-term study and life history,” in *Animal social complexity: intelligence, culture, and individualized societies*, eds F. B. M. de Waal and P. L. Tyack (Cambridge: Harvard University Press), 32–56. doi: 10.4159/harvard.9780674419131.c4
- Wells, R. S. (2014). “Social structure and life history of bottlenose Dolphins near Sarasota Bay, Florida: insights from four decades and five generations,” in *Primates and Cetaceans: field Research and Conservation of Complex Mammalian Societies. Primatology Monographs*, eds J. Yamagiwa and L. Karczmarski (Japan: Springer), 149–172. doi: 10.1007/978-4-431-54523-1\_8
- Wells, R. S., and Scott, M. D. (1990). Estimating bottlenose dolphin population parameters from individual identification and capture-release techniques. *Rep. Int. Whaling Comm.* 12, 407–415.
- Wells, R. S., and Scott, M. D. (2018). “Bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, common bottlenose dolphin,” in *Encyclopedia of marine mammals*, 3rd Edn, eds B. Würsig, J. G. M. Thewissen, and K. Kovacs (San Diego: Academic Press), 118–125. doi: 10.1016/B978-0-12-804327-1.00072-8
- Wells, R. S., Irvine, A. B., and Scott, M. D. (1980). “The social ecology of inshore odontocetes,” in *Cetacean Behavior: Mechanisms and Functions*, ed. L. M. Herman (New York: Wiley), 263–317.
- Wells, R. S., Scott, M. D., and Irvine, A. B. (1987). “The social structure of free ranging bottlenose dolphins,” in *Current mammalogy*, ed. H. H. Genoways (New York: Plenum Press), 247–305. doi: 10.1007/978-1-4757-9909-5\_7
- White, G. C., and Burnham, K. P. (1999). Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46, S120–S138. doi: 10.1080/00063659909477239
- Wickman, L., Rayment, W., Slooten, E., and Dawson, S. M. (2020). Recommendations for estimating mark rate of cetaceans in photo-ID research: a critique of field sampling protocols and variance estimation. *Mar. Mamm. Sci.* 34, 1–16. doi: 10.1111/mms.12723
- Williams, B. K., Nichols, D. J., and Conroy, M. J. (2002). *Analysis and management of animal populations*. London: Academic Press.
- Williams, J. A., Dawson, S. M., and Slooten, E. (1993). The abundance and distribution of bottlenosed dolphins (*Tursiops truncatus*) in Doubtful Sound, New Zealand. *Can. J. Zool.* 71, 2080–2088. doi: 10.1139/z93-293
- Wilson, B., Hammond, P. S., and Thompson, P. M. (1999). Estimating size and assessing trends in a coastal bottlenose dolphin population. *Ecol. Appl.* 9, 288–300. doi: 10.1890/1051-0761(1999)009[0288:ESAATI]2.0.CO;2
- Würsig, B. (1978). Occurrence and group organization of Atlantic bottlenose porpoises (*Tursiops truncatus*) in an Argentine bay. *Biol. Bull.* 154, 348–359. doi: 10.2307/1541132
- Würsig, B., and Jefferson, T. A. (1990). Methods of photo-identification for small cetaceans. *Rep. Int. Whaling Comm.* 12, 43–52.
- Zanardo, N., Parra, G. J., and Moller, L. M. (2016). Site fidelity, residency, and abundance of bottlenose dolphins (*Tursiops sp.*) in Adelaide’s coastal waters, South Australia. *Mar. Mamm. Sci.* 32, 1381–1401. doi: 10.1111/mms.12335



**Conflict of Interest:** The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

**Publisher’s Note:** All claims expressed in this article are solely those of the authors and do not necessarily represent those of their affiliated organizations, or those of the publisher, the editors and the reviewers. Any product that may be evaluated in this article, or claim that may be made by its manufacturer, is not guaranteed or endorsed by the publisher.

Copyright © 2021 Bolaños-Jiménez, Morteo, Delfín-Alfonso, Fruet, Secchi and Bello-Pineda. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY). The use, distribution or reproduction in other forums is permitted, provided the original author(s) and the copyright owner(s) are credited and that the original publication in this journal is cited, in accordance with accepted academic practice. No use, distribution or reproduction is permitted which does not comply with these terms.

**Anexo 5.** Transcripción de artículo Marine Mammal Science

# Seasonal population parameters reveal sex-related dynamics of common bottlenose dolphins in open waters of the southwestern Gulf of Mexico

Jaime Bolaños-Jiménez<sup>1,2</sup>  | Eduardo Morteo<sup>2,3</sup>  |  
 Pedro F. Fruet<sup>4,5</sup>  | Christian A. Delfín-Alfonso<sup>2,3</sup>  |  
 Eduardo R. Secchi<sup>5</sup>  | Javier Bello-Pineda<sup>1</sup> 

<sup>1</sup>Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías (ICIMAP), Universidad Veracruzana, Veracruz, Mexico

<sup>2</sup>Laboratorio de Mamíferos Marinos (LabMMar, IIB-ICIMAP), Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, Mexico

<sup>3</sup>Instituto de Investigaciones Biológicas (IIB), Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz, Mexico

<sup>4</sup>Museu Oceanográfico, Prof. Eliézer de C. Rios, Universidade Federal do Rio Grande/FURG, Rio Grande, RS, Brasil

<sup>5</sup>Instituto de Oceanografia, Laboratório de Ecologia e Conservação da Megafauna Marinha - Eomega, Universidade Federal do Rio Grande/FURG, Rio Grande, RS, Brasil

## Correspondence

Eduardo Morteo, Calle Dr. Castelazo Ayala S/N, Col. Industrial Ánimas, CP 91190, Xalapa, Veracruz, Mexico.  
 Email: eduardo.morteo@gmail.com

## Funding information

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Grant/Award Numbers: 221750, 291197/CVU636908

## Abstract

In coastal populations of the common bottlenose dolphin, resident females are usually more abundant and have more restricted home ranges than males. Here, we studied sex-specific population dynamics of bottlenose dolphins off the Alvarado Lagoon System, southwestern Gulf of Mexico. We used standard photo-identification and capture-mark-recapture methods to determine population parameters under the superpopulation approach. Seasonal survival fluctuated around 0.96 (range: 0.80–1.00) and was equal for the sexes; recruitment of putative females (PF) and males (PM) was low, asynchronous, and reached 0.14 (range: 0.04–0.10) and 0.09 (range: 0.09–0.09), respectively, indicating high residency. PF abundance ranged from 60, 95% CI [48, 74] in the northern winds' season of 2008 to a low of 38, 95% CI [31, 47] in the dry season of 2010. PM abundance ranged from a high of 14, 95% CI [12, 16] in the northern winds' season of 2008 to a low of 9, 95% CI [7, 11] in the dry season of 2010. A regression analysis showed significant autocorrelation, and a pattern in the residuals of abundance, indicating no trends as well as temporal fluctuations that suggest a possible carrying capacity effect. Accordingly, high site fidelity, restricted ranging patterns, and low sporadic recruitment from the superpopulation are likely driving population parameters for this population.

**KEYWORDS**

age-sex structure, capture heterogeneity, cetacean, closed population, core community, open population, population ecology, survival heterogeneity, *Tursiops truncatus*

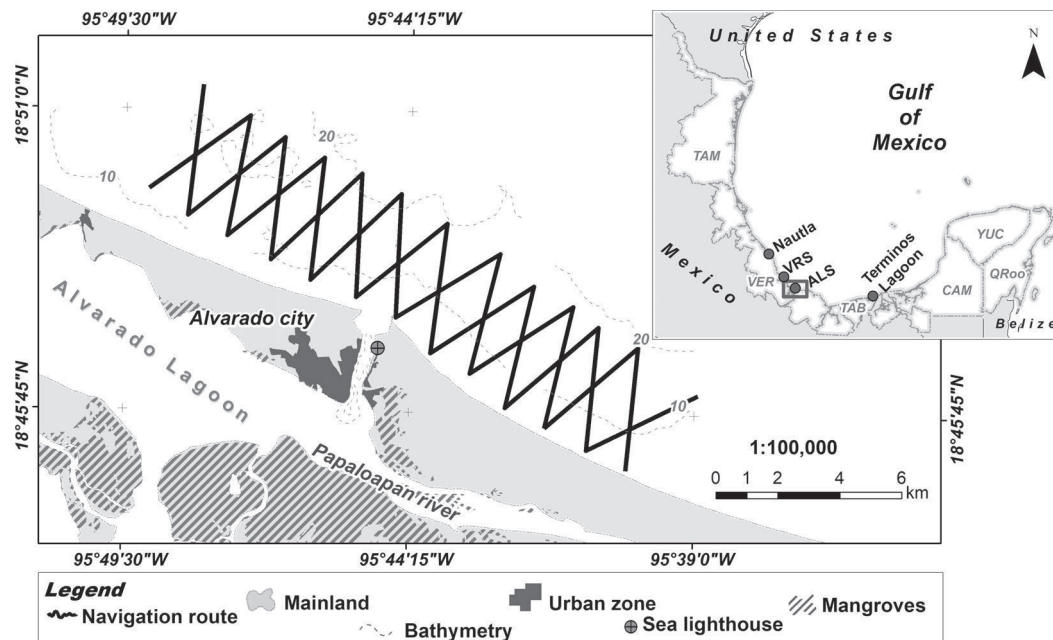
**1 | INTRODUCTION**

Proper management and conservation of wildlife species require a clear understanding of the structure of populations, their role in the ecosystem, and their variations over time, as well as the interaction between intrinsic (i.e., individuals) and extrinsic (i.e., environment) factors influencing population dynamics (Ojasti & Dallmeier, 2000). This knowledge is particularly important for the conservation of coastal populations of the common bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*, hereafter referred to as bottlenose dolphin), as they generally have small population sizes, fragmented distributions, and are exposed to high levels of interactions with fisheries and other anthropogenic impacts (Ávila et al., 2018; Reeves et al., 2005).

Most of the knowledge on the biology, ecology, genetics, and life history of the bottlenose dolphin in the Gulf of Mexico derives from small-scale studies conducted in nearshore US waters. Habitat use of the species in the northern Gulf of Mexico is complex and includes at least four types of individual movements, such as long-term and short-term residency, seasonal movements, and transience, leading to changes in abundance that may be rather cyclical (Vollmer & Rosel, 2013; Wells & Scott, 2018). In other cases, some populations exhibit long-term site fidelity and are stable through time, as is the case of Sarasota Bay, Florida, which consists of between 105 and 120 dolphins, most of which are present year-round (Shane et al., 1986; Wells, 2003). In general, inshore bottlenose dolphins from the northern Gulf of Mexico primarily use the systems of bays, sounds, and estuaries, and they are occasionally observed in coastal waters adjacent to their inshore habitats, where their ranges overlap with the distribution of dolphins that prefer open waters (Fazioli et al., 2006). Furthermore, several studies on population dynamics and structure in both coastal and inshore areas have shown fine-scale genetic differentiation for nuclear and mitochondrial DNA, indicating that exchange of individuals and gene flow among some coastal populations might be limited (Sellas et al., 2005; Vollmer & Rosel, 2013).

The bottlenose dolphin is the most common species found in coastal waters of the southern Gulf of Mexico, making up over 70% of the available records of marine mammals (Galindo et al., 2009; Ortega Ortiz, 2002; Ramírez-León et al., 2020). Currently, most of the available studies on coastal bottlenose dolphins in this region are short-term and small-scale, and have been conducted in a few sites off northern Veracruz State (Galindo et al., 2009; Martínez-Serrano et al., 2011; Morteo et al., 2019; Valdés-Arellanes et al., 2011); off the Alvarado Lagoon System (ALS) in Veracruz State (Morales-Rincon et al., 2019; Morteo et al., 2019; Morteo et al., 2014, 2017), and a few coastal areas in the states of Tabasco, Campeche, and Yucatán (Delgado-Estrella, 2015; Figure 1). These studies were generally focused on dolphin abundance, distribution, interaction with fisheries, and behavior (Ramírez-León et al., 2020), with limited information on other population parameters (e.g., survival and migration), but concur in pointing out that bottlenose dolphin densities are higher near the mouths of rivers and lagoon systems, thus being seasonally influenced. In fact, the most common determinant for home range size in these studies seems to be the proximity to estuaries and river mouths, rather than other coastal geomorphological features (Martínez-Serrano et al., 2011; Medellín Ortiz, 2012). This is likely due to prey availability, often driven by the concentration of nutrients that are discharged into the sea from estuarine systems in the region (Morán-Silva et al., 2005). More recently, Bolaños-Jiménez et al. (2021) used standardized site fidelity indexes to study the residency pattern and to quantitatively defined a core community of bottlenose dolphins off the ALS.

The present study focuses on a 5-year (May 2006–August 2010) assessment aimed to provide a better understanding of the seasonal dynamics of the population parameters and trends in abundance of bottlenose dolphins that



**FIGURE 1** Location of the study area (ALS = Alvarado Lagoon System). Acronyms in italics indicate state names (i.e., TAM = Tamaulipas, VER = Veracruz, TAB = Tabasco, CAM = Campeche, YUC = Yucatán, QRoo = Quintana Roo). Nearby locations with studies on bottlenose dolphins are also shown (e.g., Terminos Lagoon, Nautla, VRS = Veracruz Reef System National Park). Zigzag lines indicate the transect lines surveyed.

use the coastal area adjacent to the ALS. Because previous studies (Bolaños-Jiménez et al., 2021; Morteo, 2011; Morteo et al., 2014) found that this is an open population in which dolphin presence patterns range from transients to long-term residents, we used the superpopulation approach (Schwarz & Arnason, 1996) to estimate population parameters by means of capture-mark-recapture models (CMR; White & Burnham, 1999; Williams et al., 2002). A partial set of our data was previously analyzed by Morteo et al. (2014, 2017) to study the social ecology and general abundance of the population under an open model (Jolly-Seber) over a 2-year period (May 2006–April 2008). However, sex-related parameters were not explored, even though this community is in fact segregated by sex (Morteo et al., 2014); also, their abundance estimates did not search for or include temporal variation in catchability and mark rate over the studied period (see Morteo et al., 2017). In addition, for the present study, the sighting histories were collapsed to explore the seasonal dynamics of the population. We then focused our analysis on sex-specific abundance, apparent survival, and probability of entrance of individuals from the superpopulation (i.e., recruitment), based on CMR models (White & Burnham, 1999). The results of this study will provide authorities and researchers with more information, including sex-based population dynamics of bottlenose dolphins in the coastal area adjacent to the ALS, which may provide valuable aid for management and conservation.

## 2 | MATERIAL AND METHODS

The detailed survey protocol is outlined in Morteo (2011) and Morteo et al. (2014, 2017). The full description of the data set, analytical procedures, and spatial and temporal coverage is described elsewhere in Bolaños-Jiménez et al. (2021). A detailed definition of methodological terms is presented here in Appendix S1.

## 2.1 | Study area

The study area is in the south-central Veracruz State, adjacent to the mouth of the ALS (18.73°–18.87°N, 95.73°–95.95°W (Figure 1). It is a mangrove-dominated coastal wetland that constitutes one of the most productive ecosystems in the southwestern Gulf of Mexico (Guentzel et al., 2011). Its economic and ecological importance is based on its services as a nursery, feeding ground, and reproduction area for numerous populations of fish and crustaceans (Cruz-Escalona et al., 2007). The study area is highly influenced by the seasonal dynamics of the ALS. The weather regime in the region includes three seasons: (1) rainy (July–October), (2) northern winds or “Nortes” (November–February), and (3) dry (March–June). During the rainy season, the contribution of the river's outflow and rainfall generates a decrease in salinity and an increase in nutrient availability. The dry season generates lower runoff from the continent, thus homogenizing seawater properties across the study area. The northern winds season is characterized by a decrease in temperature as well as an increase in frequency of cold fronts and heavy rains, which cause increased turbulence and turbidity both in the ALS and nearshore waters (de la Lanza-Espino & Lozano-Montes, 1999; Guentzel et al., 2011). The most important commercial fish species in the state of Veracruz are also preferred prey for bottlenose dolphins in the study area (Rechimont et al., 2018). These include king (*Scomberomorus cavalla*) and Spanish (*S. maculatus*) mackerels (Dzul Magaña, 2014), as well as crevalle jack (*Caranx hippos*) and pompano (*Trachinotus carolinus*) which, together, reach 54% of the 6,421 tons fished annually (J.B.-J. and E.M., unpublished data). In addition, captures of king and Spanish mackerel peak during the dry and northern wind seasons, respectively (Dzul Magaña, 2014).

Bottlenose dolphins inhabiting these coastal waters have been studied intermittently since 1993 (García Loredó, 1995; Medellín Ortiz, 2012; Morales-Rincon et al., 2019; Morteo, 2011; Morteo et al., 2014, 2017; Rechimont et al., 2018), mostly based on short-term data sets ( $\leq 2$  years). These studies found that some dolphins can travel up to 300 km towards the Veracruz System National Park and Nautla, to the northwest (Morteo et al., 2017, 2019); however, about 30% of the dolphins show high site fidelity and long-term residency (Morteo et al., 2017). Temporal patterns and social dynamics of these dolphins show different habitat use and associations between sexes, and the recurrent presence of groups of a single sex within the study area indicate a sexually segregated population, where putative females are more abundant than putative males (Morteo et al., 2014).

Documented threats to the species off ALS involve vessel harassment (Morales-Rincon et al., 2019), bycatch, or intentional captures (Morteo et al., 2017) to use dolphin meat as bait for shark fisheries (Ortega-Argueta et al., 2005) and, until the year 2000, live captures for display in oceanaria (Alaniz Pasini & Rojas Ortega, 2007). Interactions between dolphins and local fishers are antagonistic due to routine depredation of catches directly from fishing gear, which causes economic loss to the local, artisanal fishery (Rechimont et al., 2018). For decades bottlenose dolphins have been considered a pest by local artisanal fishers (Arias Zapata, 2019; Morteo, 2011; Morteo et al., 2014, 2017) which, along with other documented threats, could generate deleterious effects on their abundance, survival, and other population parameters.

## 2.2 | Survey protocol

Between July 2006 and August 2010, we conducted 1–4 boat-based surveys per month, where each survey covered the full study area. Surveys initiated at the mouth of the lagoon and followed predefined zigzag transects (Figure 1), covering an area of approximately 72 km<sup>2</sup> (Morteo et al., 2012), extending 4 km offshore, and 9 km on each side of the estuary mouth (Morteo, 2011). Once a dolphin or a group of dolphins was encountered, we slowed the boat speed and approached the dolphin group to initiate photo-ID. In all cases, attempts were made to photograph both sides of dorsal fins from all individuals, regardless of having conspicuous natural marks on the dorsal fin, by using Canon Rebel XT, Nikon D50, and D3000 cameras and 70–300 zoom lenses. The research boat stayed with the



dolphin group until all individuals were photographed, or the dolphins left the area (Morteo et al., 2014). All surveys were conducted under Beaufort sea state 3 or lower (wind speed <15 km/hr).

### 2.3 | Photo-ID and sex determination

We identified, cataloged, and sexed individual adult dolphins based on the natural marks on their dorsal fins by using standard photo-ID techniques (Bolaños-Jiménez et al., 2021; Rosel et al., 2011; Würsig & Jefferson, 1990). Only long-lasting marks such as cuts, nicks, and deformities were used for individual identification. All photographs were graded for technical quality (e.g., focus, sharpness, lighting, angle, and proportion of dorsal fin exposure) and dorsal fin dolphin distinctiveness. We followed a previously tested protocol for the selection of photographs (Urian et al., 2015), and selected only good quality images (Q1 and Q2) of individuals with conspicuous permanent markings (D1 and D2) to minimize misidentification. Individuals were classified as putative females (PF), putative males (PM), and sex not determined (SND). Consistent association (i.e., association coefficients >0.70 over several months) with a calf or a young individual was used to classify individuals as PF (Connor et al., 2000; Gero et al., 2005; Maze-Foley & Würsig, 2002; Morteo et al., 2014; Quintana-Rizzo & Wells, 2001). On the other hand, synchronous swimming by two or three individuals (pair synch and triple synch, respectively, terminology of Connor et al., 2006; see also Morteo et al., 2014), and observation of the genital area of recognizable individuals belonging to pair synch or triple synch subgroups were used as the criteria to classify individuals as PM. We also verified that PM individuals were never found associated with calves or young animals, and/or that members of pair synch or triple synch subgroups (Connor et al., 2000, 2006; Morteo et al., 2014) were never classified as PF. Sex determination was cross-checked, applying these criteria to a subset of individual dolphins photographed during separate surveys conducted in the study area between 2002 and 2003 (Morteo et al., 2014, 2019), which included individuals also present in our sample. Additionally, eight of the PM individuals in our sample were confirmed to be males through direct observation of the genital area (Morteo et al., 2014; Morales-Rincon et al., 2019; E.M., unpublished data).

Following Read et al. (1993) and Romero Tenorio and Delgado-Estrella (2015), robust individuals of large size—typically about 250 cm or more—as compared to the size of the boat, were defined as adults. The rest of individuals were considered either juveniles, calves, or neonates and were not included in the analysis.

We built a matrix of identification histories where each dolphin was recorded as either sighted (1) or not (0) within a given sampling session. Sighting histories of identifiable dolphins were used to construct a discovery curve with the cumulative number of newly marked individuals per consecutive sampling survey (Colwell et al., 2004; Fisher et al., 1943), and to obtain estimates of population parameters for each sex under the superpopulation approach (Schwarz & Arnason, 1996) available in the MARK software (White & Burnham, 1999; see below).

### 2.4 | Mark-recapture modeling for parameter estimates

The sighting histories of all individuals were collapsed following the weather regime (i.e., Dry, Rainy, and Northern winds) to study seasonal variation in the population dynamics. We used the superpopulation approach of the POPAN parametrization of the Jolly-Seber model (Schwarz & Arnason, 1996; White & Burnham, 1999) to estimate apparent survival ( $\Phi$ , hereafter referred to as survival), the probability of entrance of individuals from the superpopulation (Pent, hereafter referred to as recruitment), and seasonal abundance. In the POPAN parameterization, the concept of superpopulation includes all animals that would ever have entered the study area for the entire duration of the study (Cooch & White, 2019; Schwarz & Arnason, 1996). We chose this model because we had evidence that members visiting the study area are part of a larger open population (i.e., a superpopulation) (Bolaños-Jiménez et al., 2021; Morteo et al., 2014, 2017, 2019) and because it is very likely that changes (i.e., additions or deletions)

occurred over the course of this 5-year study. In this regard, we will also use the term “population” to indicate the total number of individuals estimated in the study area.

Candidate models were analyzed applying a combination of parameter specifications, including season-variable (season), sex-variable (sex), both season and sex variable (season\*sex) and both sex and season-invariable for all groups (.) (terminology of White & Burnham, 1999). According to our previous knowledge of the study area, this is an open population, in which sexual segregation is evident, and where temporal and social patterns suggest that primarily males may be responsible for gene flow among adjacent locations (Morteo et al., 2014, 2017). For these reasons, formulations for some combinations of parameters [i.e., pent(.), pent(sex)] were deemed unrealistic, and thus were not included in the analysis.

## 2.5 | Goodness of fit and selection of models

Validity for determination of population parameters under open population models requires compliance with several assumptions (Pollock et al., 1990; White & Burnham, 1999). We assessed the goodness of fit (GOF) of the models by means of the U-CARE software v.2.3.2 (Choquet et al., 2005, 2009), which consists of TEST2 and TEST3. In general, TEST2 evaluates homogeneity in capture probabilities among individuals, whereas TEST3 assesses homogeneity in survival probabilities (Choquet et al., 2005; White & Burnham, 1999). For each analysis, we selected the model that best fitted the data based on the lowest values of Akaike information criterion, corrected for small samples (AICc) (Akaike, 1973; White & Burnham, 1999). We also used the ad hoc approach of Pradel et al. (1997) to account for the presence of an excess of transients in the sample. This approach leaves out the first observation of each marked animal and thus yields unbiased parameter estimates for the more resident fraction of the population (Choquet et al., 2005, 2009; Pradel et al., 1997).

## 2.6 | Mark rate

A high proportion of the population has very conspicuous markings (Morteo et al., 2017), recognizable from both sides of the dorsal fin; in more than 90% of the cases our catalog includes pictures of both sides of the dorsal fin (E.M., unpublished data). For each sighting, we calculated a mark rate ( $\theta$ ) to adjust the abundance estimates by accounting for the unmarked fraction of the population and thus produce estimates of total seasonal abundances (Wickman et al., 2020; Wilson et al., 1999).

To increase accuracy, we used a combination of field and analytical approaches to estimate group size and  $\theta$  for each encounter. In the field, we estimated the minimum, maximum, and best estimate of group size. Of these, we used the best estimate to calculate a mark rate for each sighting. Additionally, we used the empirical criteria developed independently by Würsig (1978) and Ballance (1990), to double-check field estimates. With this latter approach, the probability of having photographed all the dolphins in a group is higher than 95% if all marked individuals in the sighting were photographed at least four times (Ballance, 1990; Würsig & Jefferson, 1990). Accordingly, only sightings in which the double-check indicated that all marked individuals in the group were photographed at least four times were included for calculations. Both approaches were highly accurate and precise (Appendix S2), so the mark rate obtained is deemed as an adequate representation of the proportion of marked individuals in the population. We calculated the mark rate ( $\theta$ ) and its variance to adjust for seasonal abundance estimates ( $N_s$ ) and their 95% confidence interval (95% CI). Total abundance was computed as:

$$N_T = \frac{N_m}{\theta} \quad (1)$$

Where  $N_T$  = total abundance,  $N_m$  = abundance of marked individuals, and  $\theta$  = mark rate. The variance was calculated by using the Delta method (Wilson et al., 1999) as:

$$\text{var}(N_T) = N_T^2 \left[ \frac{\text{var}(N_m)}{N_m^2} + \frac{1-\theta}{n\theta} \right] \quad (2)$$

where  $n$  is the total number of individuals on which  $\theta$  was estimated. The standard error was calculated as:

$$SE(N_T) = \sqrt{\text{var}(N_T)} \quad (3)$$

and then, log-normal 95% confidence intervals (Burnham et al., 1987; Tezanos-Pinto et al., 2013) were calculated as:

$$N_{\text{lower}} = \frac{N_T}{C} \text{ and } N_{\text{upper}} = N_T \times C \quad (4)$$

where  $N_{\text{lower}}$  and  $N_{\text{upper}}$  are the lower and upper bound, respectively, of the confidence interval, and

$$C = z_{0.025} \times \sqrt{\log_e \left\{ 1 + [CV(N_T)]^2 \right\}} \quad (5)$$

where  $z_{0.025}$  is the normal deviate (1.96), and  $CV$  is the coefficient of variation.

### 3 | RESULTS

Between May 2006 and August 2010, we conducted 75 surveys, totaling 6,328.8 km surveyed, including 110.4 hr photographing dolphin groups, and 288.1 hr of search effort (Table 1). Search effort ranged from 3.8 to 8.1 hr/day ( $M = 3.6 \pm 1.1$  SD) and averaged 20.6 hr (12.4 SD) per season. Photo-ID effort (hr/day) ranged from 0.0 to 3.6 ( $M = 1.4 \pm 0.8$  SD) and averaged 7.9 hr (5.9 SD) per season, with no seasonal differences (Kruskal-Wallis,  $H = 10.55$ ,  $p = .10$ ). In general, the effort was higher during the first two seasons (dry and rainy 2006) and lower in the last (dry and rainy 2010), but we found no statistical differences among seasons (Kruskal-Wallis,  $H = 0.91$ ,  $p = .63$ ). In all cases, the full study area was covered in every trip. We processed 30,402 pictures of which 10,958 (36%) were useful for photo-ID. For marked dolphins, the number of seasons where they were recaptured ranged from 0 to 12, where 36.8% ( $n = 85$ ) were never recaptured (Figures 2 and 3).

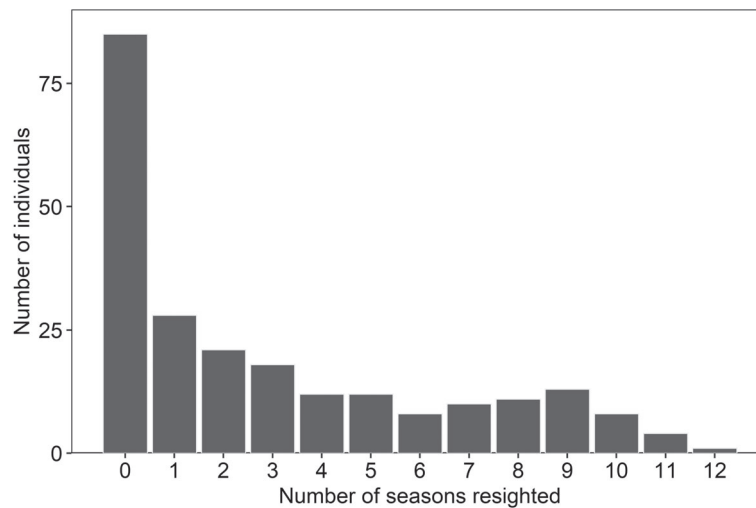
Two hundred and sixty-three groups were encountered totaling 2,320 dolphins sampled. Group size averaged 9.0 individuals (11.2 SD, range: 1–100), and remained similar across the study period (Kruskal-Wallis,  $H = 2.62$ ,  $p = .27$ ). A total of 231 distinct individuals were identified, including 48 putative females (PF), 12 putative males (PM, of which 8 were confirmed to be males through direct observation of the genital area) and 171 for which the sex could not be determined (SND). Sex determination for this data set was consistent with results in separate studies for the same area during 2002–2003 and 2006–2008 (Morteo et al. 2014, 2017, 2019).

#### 3.1 | Discovery curve and number of recaptures

The discovery curves for the total sample and the SND group displayed logarithmic, asymptotic trends, and both curves reached plateaus during the rainy season of 2007, and the dry season of 2009 (Figure 3), respectively, indicating an immigration pulse and that an apparently low number of marked individuals remained to be captured at the end

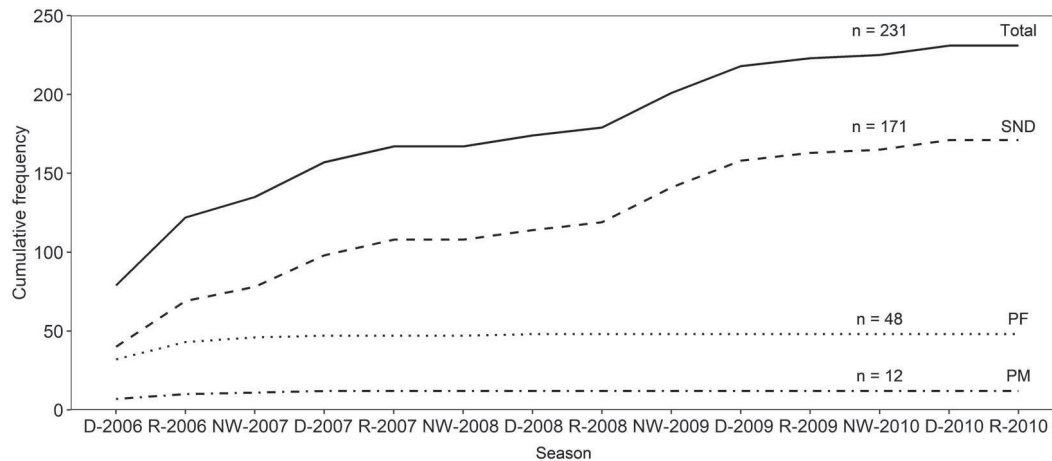
**TABLE 1** Summary of survey and photo-identification effort of bottlenose dolphins off Alvarado Veracruz System, southwestern Gulf of Mexico. Taken from Bolaños-Jiménez et al. (2021).

Season	Number of surveys	Search time (hr)	Photo-ID time (hr)	Number of dolphin encounters	Km surveyed
Dry 2006	4	22.9	5.5	19	368.6
Rainy 2006	13	56.3	25.1	48	1031.6
Northern winds 2007	5	20.4	7.4	25	357.3
Dry 2007	7	27.3	10.0	25	519.9
Rainy 2007	6	23.5	9.4	18	512.1
Northern winds 2008	2	7.1	1.3	7	131.6
Dry 2008	2	10.9	2.1	6	214.9
Rainy 2008	4	11.9	8.6	17	308.3
Northern winds 2009	5	20.6	9.6	21	658.4
Dry 2009	8	27.4	9.5	30	797.7
Rainy 2009	7	20.2	6.6	15	463.3
Northern winds 2010	3	12.3	2.7	6	308.4
Dry 2010	6	20.9	9.9	20	515.0
Rainy 2010	3	6.6	2.8	6	141.6
Totals	75	288.1	110.4	263	6,328.8



**FIGURE 2** Frequency of individual resightings of bottlenose dolphins off the Alvarado Lagoon between May 2006 and August 2010 ( $n = 231$  distinct adult dolphins).

of the study. Conversely, the discovery curves for PF and PM reached a plateau during the first year of the study, indicating that most of the marked putative females and putative males had been identified early in the study and that no new mother-calf pairs were observed after the first year. The number of recaptures for PF averaged 6.9 (range 0–12) and the number of recaptures for PM 7.1 (range 0–11). The number of recaptures for SND averaged 1.6 (range 0–10). A Kruskal-Wallis test showed differences in the medians of the number of recaptures of sex-groups ( $H = 84.7, p < .01$ ) and a post hoc Mann-Whitney test showed that the median of recaptures of SND individuals was lower than PF and PM ( $p < .001$ ).



**FIGURE 3** Discovery curve of the cumulative frequency of newly identified bottlenose dolphins off the Alvarado Lagoon System, between 2006 and 2010, by sex structure. PF = putative females, PM = putative males, SND = sex not determined.

### 3.2 | Goodness of fit tests and model selection

The global test for the whole sample stratified by sex was significant, indicating a lack of compliance with the model assumptions ( $df = 82$ ,  $\chi^2 = 153.8$ ,  $p < .001$ ). A detailed review of the individual tests indicated an excess of transient individuals in the SND group (Test3.SR:  $df = 11$ ,  $\chi^2 = 71.6$ ,  $p < .001$ ). We then used the ad hoc method of Pradel et al. (1997) to deal with transience, which consists of leaving out the first observation of all individuals. Thus, the final sample was composed of 46 PF, 11 PM, and 61 SND individuals.

The global goodness of fit test for this sample failed to differ significantly, now ( $df = 66$ ,  $\chi^2 = 48.5$ ,  $p = .95$ ), complying with the model assumptions. The  $\hat{c}$  (calculated as  $\chi^2$  divided by the  $df$ ) was  $<1$ , indicating no overdispersion in the data, thus the model that best fitted the data was chosen based on the AICc (White & Burnham, 1999). The most parsimonious model showed survival time-variant—equal for all groups—and full time-variant catchability and recruitment, different for each group [model  $\Phi(t)$ ,  $p(g^*t)$ ,  $\text{pent}(g^*t)$ ,  $\text{AICc} = 1,490.03$ ] (Table 2).

### 3.3 | Parameter estimates

#### 3.3.1 | Catchability and survival

According to the most parsimonious model [ $\Phi(t)$ ,  $p(g^*t)$ ,  $\text{pent}(g^*t)$ ], catchability was similar but higher for PM ( $M = 0.75 \pm 0.19$  SD) than for PF ( $M = 0.66 \pm 0.24$  SD). SND had the lowest catchability estimates ( $M = 0.44 \pm 0.24$  SD) (see Figure S1). For all sex-groups, seasonal survival was equal and time-variable, averaging  $0.96 (\pm 0.06$  SD).

#### 3.3.2 | Recruitment

As shown in Table 3, recruitment into the study area was asynchronous among groups, and null during most of the seasons for all groups. For PF, recruitment occurred only during the northern winds and dry seasons of 2007 and

**TABLE 2** Set of candidate models arranged in ascending order by AICc for population analysis of bottlenose dolphins off Alvarado Veracruz System, southwestern Gulf of Mexico, between 2006 and 2010. Sample stratified by the sex of the individuals.

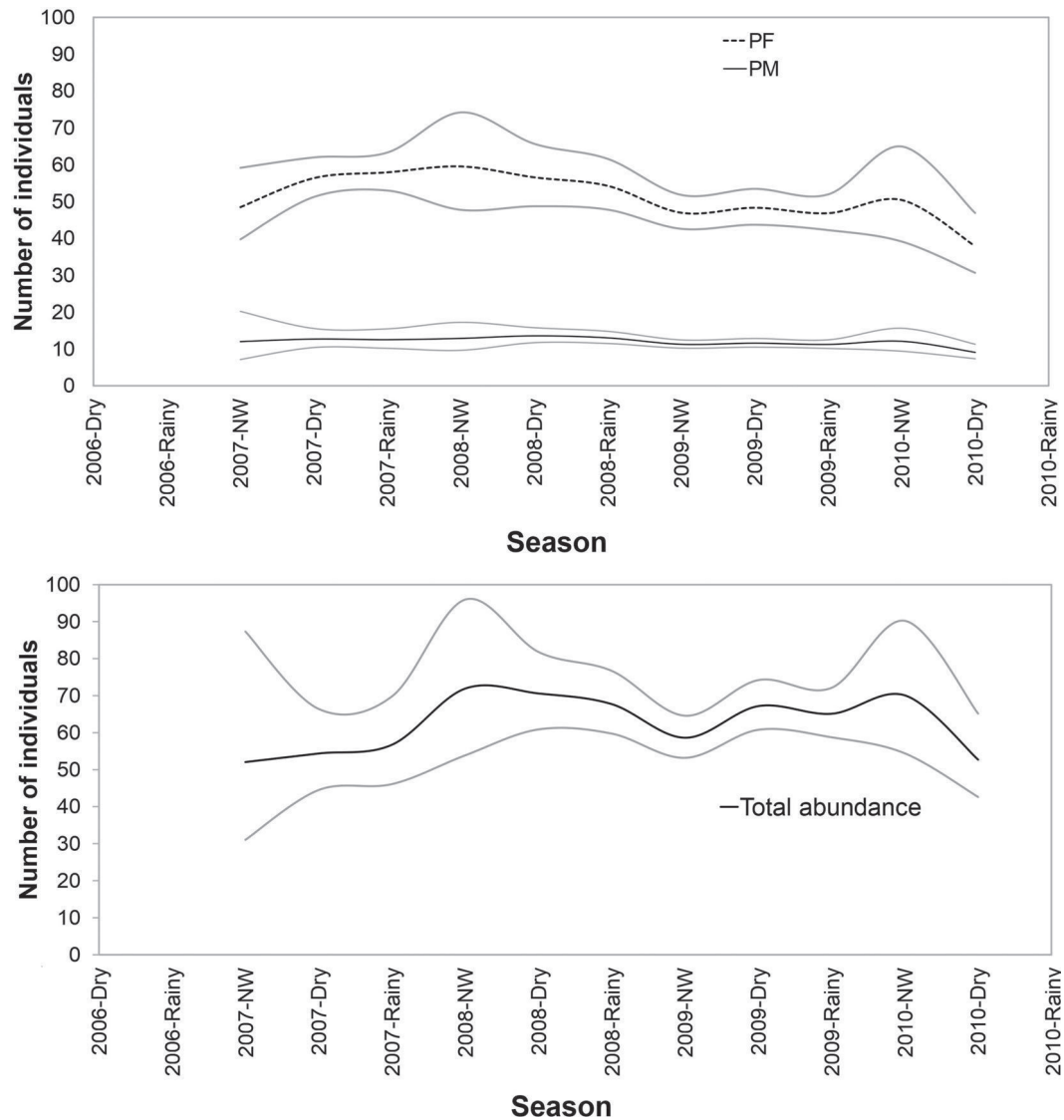
Model	AICc	AICc weight	Likelihood	Model likelihood	Number of parameters	Deviance	-2log(L)
1 {Phi(t)p(g*t)pent(g*t)}	1,490.0	0.00	1.00	1.00	77	440.5	1,315.5
2 {Phi(.)p(g*t)pent(g*t)}	1,505.3	15.36	0.00	0.00	79	450.7	1,325.7
3 {Phi(g)p(g*t)pent(g*t)}	1,510.3	20.27	0.00	0.00	81	450.5	1,325.4
4 {Phi(t)p(t)pent(g*t)}	1,518.2	28.26	0.00	0.00	55	523.2	1,398.1
5 {Phi(.)p(t)pent(g*t)}	1,526.0	36.04	0.00	0.00	53	535.7	1,410.7
6 {Phi(g)p(t)pent(t)}	1,529.2	39.19	0.00	0.00	55	534.1	1,409.1
{Phi(g*t)p(g*t)pent(g*t)}	1,531.6	41.64	0.00	0.00	99	423.5	1,298.5
7 {Phi(g*t)p(t)pent(g*t)}	1,545.6	55.93	0.00	0.00	75	501.6	1,376.5
8 {Phi(t)p(g)pent(g*t)}	1,640.8	150.78	0.00	0.00	54	648.1	1,523.0
9 {Phi(g*t)p(g)pent(g*t)}	1,681.3	191.28	0.00	0.00	78	629.2	1,504.2
10 {Phi(t)p(.)pent(g*t)}	1,683.2	193.22	0.00	0.00	52	695.2	1,570.2
11 {Phi(.)p(g)pent(g*t)}	1,699.4	209.37	0.00	0.00	43	732.3	1,607.3
12 {Phi(g)p(g)pent(t)}	1,702.6	212.59	0.00	0.00	45	730.9	1,605.9
13 {Phi(g*t)p(.)pent(g*t)}	1,727.1	237.07	0.00	0.00	76	680.2	1,555.1
14 {Phi(.)p(.)pent(g*t)}	1,745.7	255.69	0.00	0.00	41	783.2	1,658.2
15 {Phi(g)p(.)pent(t)}	1,747.2	257.22	0.00	0.00	43	780.2	1,655.1

**TABLE 3** Recruitment from the superpopulation of bottlenose dolphin off the Alvarado Lagoon System, southwestern Gulf of Mexico, 2006–2010.

Season	Putative females	Putative males	Sex not determined
Northern winds 2007	0.10 [0.02, 0.38]		
Dry 2007	0.04 [0.01, 0.17]		
Rainy 2007			0.04 [0.00, 0.60]
Northern winds 2008			0.16 [0.01, 0.85]
Dry 2008		0.09 [0.01, 0.44]	0.03 [0.00, 1.00]
Rainy 2008			
Northern winds 2009			
Dry 2009			0.09 [0.03, 0.25]
Rainy 2009			
Northern winds 2010			
Dry 2010			
Rainy 2010			
Total for the study period	0.14	0.09	0.32

Note. 95% CIs are indicated within brackets. Occasions with null recruitment are not indicated.

summed to 14%. For PM, recruitment (0.09, 95% CI [0.01, 0.44]) occurred only during the dry season of 2008. On the other side, SND individuals were recruited in four seasons, with a peak in the northern winds' season of 2007 (Table 3); most of the recruitment of this group occurred during the first half of the study. Total recruitment of 0.14,



**FIGURE 4** Seasonal abundances of the common bottlenose dolphin (*T. truncatus*) off Alvarado Lagoon System, southwestern Gulf of Mexico, by sex structure. PF = putative females, PM = putative males. Grey lines indicate the 95% confidence intervals.

0.09, and 0.32 for PF, PM, and SND groups during the study period indicated that 86%, 91%, and 68% of individuals, respectively, were already present in the population just before the start of the study.

### 3.3.3 | Seasonal abundances

Total (marked + unmarked) seasonal abundances for PF and SND groups presented serial autocorrelation ( $DW = 1.19, p = .029$ , and  $DW = 1.31, p = .048$ , respectively), thus no attempt was made to investigate trends (see Figure 4). The analysis of residuals showed an apparent sinusoidal pattern in all groups (Figure S2). For PF, total

abundance ranged from a high of 60, 95% CI [48, 74] in the northern winds' season of 2008 to a low of 38, 95% CI [31, 47] in the dry season of 2010. For PM, total abundance ranged from a high of 14 95% CI [12, 16] in the northern winds' season of 2008 to a low of 9 95% CI [7, 11] in the dry season of 2010. Abundance for SND was higher in the northern winds' season of 2008 (72, 95% CI [54, 96]) and lower in the northern winds' season of 2007 (52, 95% CI, [31, 87]).

## 4 | DISCUSSION

During the last 50 years, population and demographic parameters of the genus *Tursiops* have been widely studied by means of CMR models. Nevertheless, only a few studies have derived sex-specific estimates (e.g., Arso Civil et al., 2018; Couet et al., 2019; Currey et al., 2009; Dulau et al., 2017; Fruet et al., 2015; Sprogis, 2015; Sprogis et al., 2016, 2018). Ours is one of the first studies to explore sex-specific dynamics of survival and recruitment of the bottlenose dolphin in the Gulf of Mexico. The existence of only a few studies using this approach on dolphins of the genus *Tursiops* (see Table 4) probably can be explained by the inherent difficulties in accurately determining the sex of animals in field studies of monomorphic species (Currey et al., 2009; Nichols et al., 2004; Pradel et al., 2008; Sprogis et al., 2016, 2018). Because of the lack of certainty in sex determination, we cautiously defined the individuals in this data set as putative females and putative males. Nevertheless, we are confident that our determination is an adequate representation of the demographic structure. In the first place, we studied a small dolphin population, where many individuals have been sampled several times over many years, thus providing the opportunity to classify and check individuals in various categories. Therefore, the consistent association between presumed mothers and calves, as well as the echelon swimming position of the calf with respect to its presumed mother that we used as criteria, have been widely accepted as a standard method to determine females or putative females (Arso Civil et al., 2018; Couet et al., 2019; Currey et al., 2009; Dulau et al., 2017; Fruet et al., 2015; Sprogis et al., 2016).

Furthermore, Morteo et al. (2014) showed that putative and confirmed males in this population form very stable pairs or trios (across several years) that are recognizable by their synchronized swimming, like the grouping pattern

**TABLE 4** A comparison among apparent survival ( $\Phi$ ) estimates of the genus *Tursiops* available in the literature.

Males and females							
Source	Species	Females			Males		
		$\Phi$	Lower limit	Upper limit	$\Phi$	Lower limit	Upper limit
Currey et al. (2009)	<i>T. truncatus</i>	–	0.919	0.974	–	0.911	0.966
Females + males		0.95	0.93	0.96	–	–	–
Females + males + SND		0.94	0.92	0.95	–	–	–
Fruet et al. (2015)	<i>T. t. gephyreus</i>	0.97	0.91	0.99	0.88	0.75	0.94
Sprogis et al. (2016)	<i>T. aduncus</i>	0.98	0.97	0.99	0.99	0.98	1.00
Arso Civil et al. (2018)	<i>T. truncatus</i>	0.96	0.94	0.98	0.94	0.90	0.97
Couet et al. (2019)	<i>T. truncatus</i>	0.97	0.96	0.98	–	–	–
Both sexes together		$\Phi$		Lower limit		Upper limit	
This work	<i>T. truncatus</i>	0.96		0.80		1.00	
Smith et al. (2013)	<i>T. aduncus</i>	0.95		–		–	
Dulau et al. (2017)	<i>T. aduncus</i>	0.93		0.88		0.96	



of male alliances of *Tursiops aduncus* in Shark Bay, Australia (Connor et al., 2000, 2006). In this regard, over half of PM individuals in this sample were confirmed as males through direct observation of the genital area.

Stratification by sex helps to reduce heterogeneity in capture probabilities and provides detailed estimates of population parameters specific to sex classes (Chabanne et al., 2017), but it can provide biased estimates for the sexed groups (Nichols et al., 2004), as individuals with only a few sightings are less likely to be sexed, thus increasing the proportion of animals in the sample whose sex could not be determined (Currey et al., 2009; Nichols et al., 2004; Pradel et al., 2008).

The results of the present study show that the bottlenose dolphin population that uses the coastal waters off the Alvarado Lagoon System holds similar survival values for all individuals—independently of the ability of the research team to determine the sex of individuals—and that recruitment is generally low with sporadic, asynchronous pulses that likely occur from the superpopulation. Therefore, for these reasons and the high proportion of unsexed individuals, our results should be viewed with caution, as they represent an initial approach to the inclusion of sex as a modeling parameter for any coastal population of the bottlenose dolphin in the Gulf of Mexico.

#### 4.1 | Discovery rate and catchability

Despite the high number of transient individuals in the sample (Figure 2), the logarithmic trend in the discovery curve (Figure 3) for all groups indicated that, in general, new or not previously photo-identified individuals were uncommon by the end of the study (see Morteo et al., 2017). The evident decrease in the discovery rate over the first year shows that the dolphin population is open (Colwell et al., 2004), but strongly suggests that the addition of new members is low, with sporadic immigration pulses as occurs in this and other areas within the southern Gulf of Mexico (i.e., Delgado-Estrella, 2015; Martínez-Serrano et al., 2011; Morteo et al., 2014, 2017, 2019; Valdés-Arellanes et al., 2011).

High recapture probabilities are important for improving parameter estimations and precision (Krebs, 1972; Otis et al., 1978). In the present case, capture probabilities for PF (.66) and PM (.75) are considered high (>50% as in Otis et al., 1978), and may be attributed to the effectiveness of the sampling protocol, due to the large proportion of marked individuals (Morteo et al., 2017) and the high degree of site fidelity of many of these dolphins (Morteo et al., 2014).

#### 4.2 | Survival

The most parsimonious model showed that seasonal survival (0.96, range 0.80–1.00) in the study area is high, time-variable, and similar for both sexes. In general, survival rate estimated in this work is within the ranges of values reported for other bottlenose dolphin populations elsewhere (e.g., Daura-Jorge et al., 2013; Fruet et al., 2015; Methion & Díaz-López, 2018; Speakman et al., 2010; Tezanos-Pinto et al., 2013; Vermeulen & Bräger, 2015; Vermeulen et al., 2017; Wells & Scott, 1990). When scaled to represent annual rate, average survival is 0.88, indicating that 12% of the population either dies or emigrates from the study area annually. This rate of loss is high and could not be sustainable, thus potentially causing the disappearance of the population (but see sections 4.3 and 4.4 below).

According to the socio-ecological framework of Gowans et al., (2007), female dolphins travel less, and tend to stay in the most protected inshore or coastal areas to have access to predictable resources and hide from predators. Therefore, survival values should be higher for females compared to males as indirectly assumed by Morteo et al. (2017), which was not the case in our study area. Our results agree with those by Sprogis et al. (2016) and Dulau et al. (2017), for the Indo-Pacific bottlenose dolphin (*T. aduncus*), where no difference was found between sexes; but contradict those in Patos Lagoon Estuary, Brazil (Fruet et al., 2015) and northeastern Scotland (Arso Civil et al., 2018), where survival was higher for females. In fact, our survival values are more like those from the

Indo-Pacific dolphin in Reunion Island (Dulau et al., 2017) and southwestern Australia (Sprogis et al., 2016) (see Table 4). Thus, while in the study area, the apparent survival of all adult dolphins, independently of sex, seems to be equally affected by the predominant environmental factors.

### 4.3 | Recruitment

The number of individuals that were incorporated from the superpopulation was null in over 80% of intervals of our 5-year study. Thus, the asynchrony in recruitment of individuals points towards differences in habitat use that are consistent with sexual segregation as mentioned before (Morteo et al., 2014) and/or with different residency patterns (Bolaños-Jiménez et al., 2021), that are not related to seasonal fluctuations of the environment contradicting earlier estimates (Morteo et al., 2017). It is noteworthy that 86% of PF, 91% of PM, and 68% of SND individuals were already present in the population just before the start of our study, which supports the high and long-term site fidelity for many of these dolphins (Morteo et al., 2014; Bolaños-Jiménez et al., 2021). Furthermore, Bolaños-Jiménez et al. (2021) found that the dynamics of this population are mainly regulated by the influx of nonresident individuals, which is consistent with the sex-related dynamics found in this study.

For all sex groups, these patterns are consistent with the plateaus shown by the discovery curve (Figure 3); however, interpretation of such trend should be cautious, as long-term studies in open populations such as this, have often documented pulses of recruitment of new dolphins into the study area over longer periods (Fertl, 1994).

### 4.4 | Abundance

Recent CMR estimates of bottlenose dolphin abundance in coastal and/or inshore areas in the northern Gulf of Mexico include St. Joseph's Bay (Balmer et al., 2008), Sarasota Bay (Tyson & Wells, 2016; Wells & Scott, 1990), Barataria Bay (McDonald et al., 2017), Mississippi Sound (Mullin et al., 2017), St. Andrews Bay (Balmer et al., 2019), and Sabine Lake, West Bay, and Galveston Bay, Texas (Ronje et al., 2020). In the southern Gulf of Mexico, information is available only for Nautla (Morteo et al., 2019) and Tuxpan (Valdés Arellanes et al., 2011), off Veracruz State, near our study area.

Total abundance of our population averaged 126 individuals (range: 100–144). This estimate is comparable with several bottlenose dolphin populations around the world including the Moray Firth, Scotland (Wilson et al., 1999), Sarasota Bay, Florida (Wells, 2003), St. Joseph's Bay, Florida (Balmer et al., 2008), San Antonio Bay, Argentina (Vermeulen & Cammareri, 2009), Patos Lagoon Estuary, Brazil (Fruet et al., 2011, 2015), and the Gulf of Guayaquil, Ecuador (Félix, 1997). Morteo et al. (2017), who used a partial set of these data, found daily abundances of 125 dolphins that seemed to be consistent within and between years, but the community was composed of different individuals at any given time. However, results are not comparable because those (Morteo et al., 2017) include the presence of transient individuals whereas ours did not.

The apparent higher abundance of putative females in this study likely reflects the difficulties of determining the sex of most of the individuals in the sample, especially males, as highlighted by the high proportion of SND individuals. Most importantly, the existence of serial autocorrelation in abundance estimates and the pattern in the residuals are consistent with fluctuations of abundance, thus resembling a possible carrying capacity effect (Krebs, 1972). As stated earlier, occasional recruitment from the superpopulation could be compensating the current level of mortality and/or emigration and contributing to keep abundances fluctuating around the carrying capacity. This is consistent with the results by Morteo et al. (2014, 2017), who found a sort of balance in the number of dolphins that use the area on a daily basis. In this regard, Martinho et al. (2014) also found stable estimates in the abundance of bottlenose dolphins off Setubal Bay, Portugal, which they linked to the productivity and quality of their habitat, such as it seems to be the case here. As annual apparent survival was 0.88, it means that about 12% of the population

either dies or emigrates permanently, which is high for a population that counts on about a hundred individuals. In this regard, the apparent stability in abundance numbers could be explained by the occasional, asynchronous recruitment of new individuals from the superpopulation, thereby contributing to the apparent long-term stability of the population in the study area.

#### 4.5 | Concluding remarks

Our study area is an open habitat under the direct influence of the Gulf of Mexico and its oceanographic dynamics. As a general trend, open or oceanic habitats promote wider ranging behavior, resulting in lower site fidelity to certain areas, contrary to complex or closed coastal habitats with temporally and spatially predictable food sources, which promote higher fidelity to relatively small areas (Gowans et al., 2007; Pleslić et al., 2020). In open waters of the northern Gulf of Mexico, Fazioli et al. (2006) found that dolphins that prefer open waters of the gulf showed patterns of seasonal residency, extended geographic range out of the study area, or transience, with fewer individuals displaying year-round residence, contrary to the dolphins that preferred the adjacent inshore areas. Here, it is important to note that our population is rarely found inside the lagoon, possibly due to its shallow depth and high boat traffic (Morteo et al., 2012) thus, although individuals are found almost exclusively in open waters, they seem to behave similarly to those populations inhabiting estuaries, bays, embayments, and sounds in the northern Gulf of Mexico.

In conclusion, our results support that the dolphin population that uses the coastal waters adjacent to ALS is open and small but emphasize the existence of a core community (as defined by Wells et al., 1987; see also Bolaños-Jimenez et al., 2021) composed of resident females (Morteo et al., 2014), and males, which show temporal differences in recruitment. This population receives occasional influx of individuals from adjacent areas, with occasional peaks during seasons of higher productivity, supporting the use of this area as a feeding ground (Morteo et al., 2017, 2019) and shelter.

High site fidelity and/or restricted ranging patterns, as well as recruitment from the superpopulation, are likely driving population parameters for this population of bottlenose dolphins in the coastal waters of Alvarado; as this could increase their chances of living in a provisioned habitat, it could also make them more prone to detrimental effects by both documented and currently unknown local threats (Morales-Rincon et al., 2019; Morteo et al., 2012; Rechimont et al., 2018). Future work should focus on exploring at a finer scale the relationship and interaction between factors such as site fidelity, residency, and sex of individuals, but also the relationship between these population parameters and relevant environmental variables for the species.

#### ACKNOWLEDGMENTS

This research is part of the first author's doctoral thesis at Universidad Veracruzana, which was supported through the doctoral scholarship 291197/CVU636908 by the Mexican National Council for Science and Technology (CONACyT). This work was also part of the CONACyT project (No. 221750) on the *Trophic ecology of bottlenose dolphins (Tursiops truncatus) and artisanal fisheries interactions in coastal waters off Veracruz State*. Fieldwork was accomplished through federal permits SGPA/DGVS/00351/06, 01407/08 (E. Morteo) and SGPA/DGVS/00870/07, 02788/07, 01344/08, and 01649/08 (C. Bazúa). Surveys were always conducted by at least one of the authors and many undergraduate students at LabMMar, who were also involved in data collection, photographic analyses, and data processing. Israel Hurtado helped produce the figures. Local fishermen R. Tiburcio, J. Tiburcio, and E. Tiburcio always returned the crew safely back to shore. We thank Dagmar Fertl and Nathalie Ward for their early reviews of this manuscript. Paul Conn, Manuel Cach, Alberto Delgado-Estrella, Tim Gerrodette, Carlos Lira, Manuel Mendoza Carranza, Cecilia Passadore, Grgur Pleslić, Pedro Sánchez Palomino, Kate Sprogis, Gabriela Tezanos-Pinto, Fernando Trujillo, and Randy Wells provided valuable information and/or references. This manuscript was greatly improved by helpful comments by two anonymous reviewers. All the fieldwork was conducted in compliance with the "Guidelines for the Treatment of Marine Mammals in Field Research" of the Society for Marine Mammalogy (<https://>

marinemammalscience.org/about-us/ethics/marine-mammal-treatment-guidelines). The reduced m-array produced by the MARK output containing summary information on the numbers of individuals released on each occasion, which is the basis for the estimation of population parameters, is presented in Table S1 for reproducibility and replicability.

#### AUTHOR CONTRIBUTIONS

**Jaime Bolaños Jiménez:** Conceptualization; data curation; formal analysis; investigation; methodology; software; validation; visualization; writing – original draft; writing – review and editing. **Eduardo Morteo:** Conceptualization; data curation; funding acquisition; investigation; methodology; project administration; resources; supervision; validation; writing – review and editing. **Pedro Fruet:** Conceptualization; methodology; validation; writing – review and editing. **Christian A. Delfín Alfonso:** Supervision; visualization; writing – review and editing. **Eduardo Secchi:** Conceptualization; writing – review and editing. **Javier Bello Pineda:** Supervision; writing – review and editing.

#### ORCID

Jaime Bolaños-Jiménez  <https://orcid.org/0000-0002-9114-9315>

Eduardo Morteo  <https://orcid.org/0000-0002-9494-2976>

Pedro F. Fruet  <https://orcid.org/0000-0001-8656-3477>

Christian A. Delfín-Alfonso  <https://orcid.org/0000-0003-3509-4601>

Eduardo R. Secchi  <https://orcid.org/0000-0001-9087-9909>

Javier Bello-Pineda  <https://orcid.org/0000-0003-4432-0957>

#### REFERENCES

- Akaike, H. (1973). Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In B. N. Petrov & F. Caski (Eds.), *Proceedings of the Second International Symposium on Information Theory* (pp. 267–281). Akademiai Kiado.
- Alaniz Pasini, Y., & Rojas Ortega, L. (2007). *Delfinarios* [Dolphinariums]. AGT Editor S. A.
- Arias Zapata, A. (2019). *Percepción de pescadores artesanales ante la interacción con tursiones costeros (Tursiops truncatus)* [Perception of artisanal fishermen in the face of interaction with coastal tours (*Tursiops truncatus*)] [Tesis de Licenciatura]. Universidad Veracruzana.
- Arso Civil, M., Cheney, B., Quick, N. J., Islas Villanueva, V., Graves, J. A., Janik, V. M., Thompson, P. M., & Hammond, P. S. (2019). Variations in age and sex specific survival rates help explain population trend in a discrete marine mammal population. *Ecology and Evolution*, 9(1), 533–544. <https://doi.org/10.1002/ece3.4772>
- Ávila, I. C., Kaschner, C., & Dormann, C. F. (2018). Current global risks to marine mammals: Taking stock of the threats. *Biological Conservation*, 221, 44–58. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.02.021>
- Ballance L. T. (1990). Residence patterns, group organization and surface association of bottlenose dolphins in Kino Bay, Gulf of California, Mexico. In S. Leatherwood & R. R. Reeves (Eds.), *The bottlenose dolphin* (pp. 267–284). Academic Press.
- Balmer, B., Watwood, S., Quigley, B., Speakman, T., Barry, K., Mullin, K., Rosel, P., Sinclair, C., Zolman, E., & Schwacke, L. (2019). Common bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) abundance and distribution patterns in St Andrew Bay, Florida, USA. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 29(3), 486–498. <https://doi.org/10.1002/aqc.3001>
- Balmer, B. C., Wells, R. S., Nowacek, S. M., Nowacek, D. P., Schwacke, L. H., McLellan, W. A., Scharf, F. S., Rowles, T. K., Hansen, L. J., Spradlin, T. R., & Pabst D. A. (2008). Seasonal abundance and distribution patterns of common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) near St. Joseph Bay, Florida, USA. *Journal of Cetacean Research and Management*, 10, 157–167.
- Bolaños-Jiménez, J., Morteo, E., Delfín-Alfonso, C. A., Fruet, P. F., Secchi, E. R., & Bello-Pineda, J. (2021). Population dynamics reveal a core community of the common bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in open waters of the south-western Gulf of Mexico. *Frontiers in Marine Science*, 8, 753484. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.753484>
- Burnham, K. P., Anderson, D. R. White, G. C. Brownie, C., & Pollock, K. H. (1987). Design and analysis of fish survival experiments based on release–recapture data. *American Fisheries Society Monograph* 5.
- Chabanne, D. B. H., Pollock, K. H., Finn, H., & Bejder, L. (2017). Applying the multistate capture–recapture robust design to characterize metapopulation structure. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(11), 1547–1557. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12792>

- Choquet R., Lebreton, J. D., Gimenez, O., Reboulet, A. M., & Pradel, R. (2009). U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CApture-REcapture data. *Ecography*, 32, 1071–1074. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05968.x>
- Choquet, R., Reboulet, A. M., Lebreton, J. D., Gimenez, O., & Pradel, R. (2005). U-CARE 2.2 user's manual. Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive.
- Colwell, R. K., Mao, C. X. & Chang, J. (2004). Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology*, 85(10), 2717–2727. <https://doi.org/10.1890/03-0557>
- Connor, R. C., Smolker, R. A., & Bejder, L. (2006). Synchrony, social behavior and alliance affiliations in Indian Ocean bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*). *Animal Behavior*, 72(6), 1371–1378. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.03.014>
- Connor, R. C., Wells, R. S., Mann, J., & Read, A. (2000). The bottlenose dolphin: social relationships in a fission-fusion society. In J. Mann, Connor, R. C. Tyack, P. L. & Whitehead, H. (Eds.), *Cetacean societies: Field studies of whales and dolphins* (pp. 91–126). University of Chicago Press.
- Cooch, E. G. & White, G. C. (2019). *Program MARK: a gentle introduction* (19th ed.). Colorado State University.
- Couet, P., Gally, F., Canonne, C., & Besnard, A. (2019). Joint estimation of survival and breeding probability in female dolphins and calves with uncertainty in state assignment. *Ecology and Evolution*, 9(23), 13043–13055. <https://doi.org/10.1002/ece3.5693>
- Cruz-Escalona, V. H., Arreguín-Sánchez, F., & Zetina-Rejón, M. (2007). Analysis of the ecosystem structure of Laguna Alvarado, western Gulf of Mexico, by means of a mass balance model. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 72(1–2), 155–167. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.10.013>
- Currey, R. J. C., Dawson, S. M., Slooten, E., Schneider, K., Lusseau, D., Boisseau, O. J., Haase, P., & Williams, J. A. (2009) Survival rates for a declining population of bottlenose dolphins in Doubtful Sound, New Zealand: an information theoretic approach to assessing the role of human impacts. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 19(6), 658–670. <https://doi.org/10.1002/aqc.1015>
- Daura-Jorge, F., Ingram, S. N. & Simões-Lopes, P. C. (2013). Seasonal abundance and adult survival of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in a community that cooperatively forages with fishermen in southern Brazil. *Marine Mammal Science*, 29(3), 293–311. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2012.00571.x>
- de la Lanza Espino, G. & Lozano Montes, L. (1999). Comparación fisicoquímica de las lagunas de Alvarado y Términos [Physicochemical comparison of the Alvarado and Términos lagoons]. *Hidrobiológica*, 9, 15–30.
- Delgado-Estrella, A. (2015). Patrones de residencia y movimientos a largo plazo de las toninas, *Tursiops truncatus*, en la región suroeste del Golfo de México [Long-term residence patterns and movements of dolphins, *Tursiops truncatus*, in the southwestern region of the Gulf of Mexico]. *Therya*, 37, 379–392.
- Dulau, V., Estrade, V., & Fayon, J. (2017). Identifying key demographic parameters of a small island-associated population of Indo-Pacific bottlenose dolphins (Reunion, Indian Ocean). *Plos ONE*, 12(6), e0179780. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0179780>
- Dzul Magaña, F.G. (2014). *Captura de Scomberomorus cavalla y S. maculatus (Perciformes: Scombridae) y su relación con la temperatura superficial del mar (1998–2009) en el litoral veracruzano, Golfo de México* [Capture of *Scomberomorus cavalla* and *S. maculatus* (Perciformes: Scombridae) and its relationship with sea surface temperature (1998–2009) on the Veracruz coast, Gulf of Mexico] [Tesis de Maestría]. Universidad Veracruzana.
- Fazioli, K., Hofmann, S., & Wells, R. S. (2006). Use of Gulf of Mexico coastal waters by distinct assemblages of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Aquatic Mammals*, 32(2), 212–222. <https://doi.org/10.1578/AM.32.2.2006.212>
- Félix, F. (1997). Organization and social structure of the coastal bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* in the Gulf de Guayaquil, Ecuador. *Aquatic Mammals*, 23(1), 1–16.
- Fertl, D. (1994). Occurrence patterns and behavior of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Galveston Ship Channel, Texas. *Texas Journal of Science*, 46(4), 299–317.
- Fisher, R. A., Corbet, A. S. & Williams, C. B. (1943). The relationship between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology*, 12(1), 42–58. <https://doi.org/10.2307/1411>
- Fruet, P. F., Daura-Jorge, F. G., Möller, L. M., Genoves, R. C. & Secchi, E. R. (2015). Abundance and demography of bottlenose dolphins inhabiting a subtropical estuary in the Southwestern Atlantic Ocean. *Journal of Mammalogy*, 96(2), 332–343. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyv035>
- Fruet, P. F., Secchi, E. R., Di Tullio, J. C. & Kinas, P. G. (2011). Abundance of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus* (Cetacea: Delphinidae), inhabiting the Patos Lagoon estuary, southern Brazil: Implications for conservation. *Zoologia (Curitiba)*, 28(1), 23–30. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702011000100004>
- Galindo, J. A., Serrano, A., Vázquez-Castán, L., González-Gándara, C., & López-Ortega, M. (2009). Cetacean diversity, distribution, and abundance in northern Veracruz, Mexico. *Aquatic Mammals*, 35(1), 12–18.
- García Loredó, R. L. (1995). *Presencia de la tonina Tursiops truncatus (Montagu, 1821), en la zona de pesca de camarón de Alvarado, Ver., México (Cetacea: Delphinidae)* [Presence of the bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821), in the shrimp fishing area of Alvarado, Ver., Mexico (Cetacea: Delphinidae)] [Tesis de Licenciatura]. Universidad Nacional Autónoma de México.

- Gero, S., Bejder, L., Whitehead, H. Mann, J., & Connor, R. C. (2005). Behaviourally specific preferred associations in bottlenose dolphins, *Tursiops sp.* *Canadian Journal of Zoology*, 83(12), 1566–1573. <https://doi.org/10.1139/z05-155>
- Gowans, S., Würsig, B., & Karczmarski, L. (2007). The social structure and strategies of delphinids: predictions based on an ecological framework. *Advances in Marine Biology*, 53, 195–294.
- Guentzel, J. L., Portilla, E., Ortega-Argueta, A., Cortina, J. B. & Keith, E. O. (2011). The Alvarado Lagoon – Environment, impact, and conservation. In A. G. Friedman (Ed.), *Lagoons: Biology, management and environmental impact* (pp. 397–416). Nova Science Publishers.
- Krebs, C. J. (1972). *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. Harper and Row.
- Martínez-Serrano, I., Serrano, O., Heckel, G. & Schramm, Y. (2011). Distribution and home range of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) off Veracruz, Mexico. *Ciencias Marinas*, 37(4A), 379–392.
- Martinho, F., Pereira, A., Brito, C., Gaspar, R., & Carvalho, I. (2014). Structure and abundance of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in coastal Setúbal Bay, Portugal. *Marine Biology Research*, 11(2), 144–156. <https://doi.org/10.1080/17451000.2014.894244>
- Maze-Foley, K., & Würsig, B. (2002). Patterns of social affiliation and group composition for bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in San Luis Pass, Texas. *Gulf of Mexico Science*, 2(2), 122–134. <https://doi.org/10.18785/goms.2002.05>
- McDonald, T. L., Hornsby, F. E., Speakman, T. R., Zolman, E. S., Mullin, K. D., Sinclair, C., Rosel, P. E., Thomas, L., & Schwacke, L. H. (2017). Survival, density, and abundance of common bottlenose dolphins in Barataria Bay (USA) following the Deepwater Horizon oil spill. *Endangered Species Research*, 33, 193–209. <https://doi.org/10.3354/esr00806>
- Medellín Ortiz, B. N. (2012). *Diferencias sexo-específicas en las áreas núcleo de la distribución de los delfines Tursiops truncatus frente al Sistema Lagunar de Alvarado, Golfo de México* [Sex-specific differences in the core areas of the distribution of dolphins *Tursiops truncatus* facing the Alvarado Lagoon System, Gulf of Mexico] [Tesis de Maestría]. Universidad Veracruzana.
- Methion, S., & Díaz López, B. (2018). Abundance and demographic parameters of bottlenose dolphins in a highly affected coastal ecosystem. *Marine and Freshwater Research*, 69(9), 1355–1364. <https://doi.org/10.1071/mf17346>
- Morales-Rincon, N., Morteo, E., & Delfín-Alfonso, C.A. (2019). Influence of artisanal fisheries on the behavior and social structure of *Tursiops truncatus* in the South-western Gulf of Mexico. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 99(8), 1841–1849. <https://doi.org/10.1017/S002531541900078X>
- Morán-Silva, A., Martínez Franco, L.A., Chávez-López, R., Franco-López, J., Bedia-Sánchez, C. M., Espinosa, F. C., Mendieta, F. G., Brown-Peterson, N. J., & Peterson, M. S. (2005). Seasonal and spatial patterns in salinity, nutrients, and chlorophyll a in the Alvarado Lagoonal System, Veracruz, Mexico. *Gulf and Caribbean Research*, 17, 133–143. <https://doi.org/10.18785/GCR.1701.14>
- Morteo, E. (2011). *Ecología social de los delfines (Tursiops truncatus) en las aguas costeras de Alvarado, Veracruz, México* [Social ecology of dolphins (*Tursiops truncatus*) in the coastal waters of Alvarado, Veracruz, Mexico] [Tesis doctoral]. Universidad Veracruzana.
- Morteo, E., Ramírez y Romero, T. E., Castillo-Olvera, V., Delfín-Alfonso, C. A., Bello-Pineda, J., & González-Christen, A. (2019). Ecología poblacional de delfines (*Tursiops truncatus*) en el corredor arrecifal del suroeste del Golfo de México [Population ecology of dolphins (*Tursiops truncatus*) in the reef corridor of the southwestern Gulf of Mexico]. In A. Granados-Barba, L. Ortiz-Lozano, C. González-Gándara, & D. Salas-Monreal (Eds.), *Estudios Científicos en el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México* [Scientific studies in the reef corridor of the Southwest Gulf of Mexico] (pp. 191–214). Universidad Autónoma de Campeche.
- Morteo, E., Rocha-Olivares, A., & Abarca-Arenas, L. (2014). Sexual segregation of coastal bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the southwestern Gulf of Mexico. *Aquatic Mammals*, 40(4), 375–385. <https://doi.org/10.1578/AM.40.4.2014.375>
- Morteo, E., Rocha-Olivares, A., & Abarca-Arenas, L. G. (2017). Abundance, residency and potential hazards for coastal bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) off a productive lagoon in the Gulf of Mexico. *Aquatic Mammals*, 43(3), 308–319. <https://doi.org/10.1578/AM.43.3.2017.308>
- Morteo, E., Rocha-Olivares, A., Arceo-Briseño, P., & Abarca-Arenas L.G. (2012). Spatial analyses of bottlenose dolphin-fisheries interactions reveal human avoidance off a productive lagoon in the western Gulf of Mexico. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 92(8), 1893–1900. <https://doi.org/10.1017/S0025315411000488>
- Mullin, K. D., McDonald, T., Wells, R. S., Balmer, B. C., Speakman, T., Sinclair, C., Zolman, E. S., Hornsby, F., McBride, S. M., Wilkinson, K. A., & Schwacke, L. H. (2017). Density, abundance, survival, and ranging patterns of common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Mississippi Sound following the Deepwater Horizon oil spill. *PLoS ONE*, 12(10), e0186265. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186265>
- Nichols, J. D., Kendall, W. L., Hines, J. E., & Spindelov, J. A. (2004). Estimation of sex-specific survival from capture-recapture data when sex is not always known. *Ecology*, 85(12), 3192–3201. <https://doi.org/10.1890/03-0578>
- Ojasti, J., & Dallmeier, F. (Eds). (2000). *Manejo de fauna silvestre neotropical* [Neotropical wildlife management]. SI/MAB Series # 5. Smithsonian Institution/MAB Biodiversity Program.
- Ortega-Argueta, A., Pérez-Sánchez, C. E., Gordillo-Morales, G., Gordillo, O. G., Pérez, D. G. & Alafita, H. (2005). Cetacean strandings on the southwestern coast of the Gulf of Mexico. *Gulf of Mexico Science*, 23, 179–185. <https://doi.org/10.18785/goms.2302.04>

- Ortega Ortiz, J. G. (2002). *Multiscale analysis of cetacean distribution in the Gulf of Mexico* [Doctoral dissertation]. Texas A & M University.
- Otis, D. L., Burnham, K. P., White, G. C., & Anderson, D. R. (1978). Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs*, 62, 3–135.
- Pleslić, G., Rako Gospić, N., & Holcer, D. (2020). Bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in North Dalmatia, Croatia: Occurrence and demographic parameters. *Marine Mammal Science*, 37(1), 142–161. <https://doi.org/10.1111/mms.12735>
- Pollock, K. H., Nichols, J. D., Brownie, C., & Hines, J. E. (1990). Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monographs*, 107, 3–97.
- Pradel, R., Hines, J. E., Lebreton, J. D., & Nichols, J. D. (1997). Capture-recapture survival models taking account of transients. *Biometrics*, 53(1), 60–72. <https://doi.org/10.2307/2533097>
- Pradel, R., Maurin-Bernier, L., Gimenez, O., Genovart, M., Choquet, R., & Oro, D. (2008). Estimation of sex-specific survival with uncertainty in sex assessment. *Canadian Journal of Statistics*, 36(1), 29–42. <https://doi.org/10.1002/cjs.5550360105>
- Quintana-Rizzo, E., & Wells, R. S. (2001). Resighting and association patterns of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Cedar Keys, Florida: Insights into social organization. *Canadian Journal of Zoology*, 79(3), 447–456. <https://doi.org/10.1139/z00-223>
- Ramírez-León, M. R., García-Aguilar, M. C., Aguayo-Lobo, A., Fuentes-Allen, I., & Sosa-Nishizaki, O. (2020). What do we know about cetaceans in the Mexican waters of the Gulf of Mexico? A review. *Aquatic Mammals*, 46(6), 623–632. <https://doi.org/10.1578/AM.46.6.2020.623>
- Read, A. J., Wells, R. S. W., Hohn, A. A., & Scott, M. D. (1993). Patterns of growth in wild bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Journal of Zoology*, 231(1), 107–123. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1993.tb05356.x>
- Rechimont, M. E., Lara-Domínguez, A. L., Morteo, E., Martínez-Serrano, I., & Equihua, M. (2018). Depredation by coastal bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the southwestern Gulf of Mexico in relation to fishing techniques. *Aquatic Mammals*, 44(5), 469–481. <https://doi.org/10.1578/AM.44.5.2018.469>
- Reeves, R. R., Berggren, P., Crespo, E. A., Gales, N., Northridge, S. P., Notarbartolo di Sciarra, G., Perrin, W. F., Read, A. J., Rogan, E., Smith, B. D., & Van Waerebeek, K. (2005). Global priorities for reduction of cetacean bycatch. *World Wildlife Fund*. <https://wwf.panda.org/?21057/Report-Global-Priorities-for-Reduction-of-Cetacean-Bycatch>
- Romero Tenorio, A., y Delgado-Estrella, A. (2015). Comparación del ritmo de crecimiento de las toninas (*Tursiops truncatus*) pertenecientes a tres localidades distintas [Comparative growth rate of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) from three different localities]. *Therya*, 6(2), 389–400. <https://doi.org/10.12933/therya-15-263>
- Ronje, E., Whitehead, H. R., Barry, K., Piwetz, S., Struve, J., Lecours, V., Garrison, L., Wells, R., & Mullin, K. (2020). Abundance and occurrence of common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in three estuaries of the northwestern Gulf of Mexico. *Gulf and Caribbean Research*, 31(1), 18–34. <https://doi.org/10.18785/gcr.3101.09>
- Rosel, P. E., Mullin, K. D., Garrison, L., Schwacke, L., Adams, J., Balmer, B., Conn, P. B., Conroy, M. J., Eguchi, T., Gorgone, A. M., Mazzoil, M., Schwartz, C., Sinclair, C., Speakman, T., Urian, K. W., Vollmer, N., Wade, P. R., Wells, R. S., & Zolman, E. (2011). *Photo-identification Capture-Mark-Recapture techniques for estimating abundance of bay, sound and estuary populations of bottlenose dolphins along the U.S. East Coast and Gulf of Mexico: A Workshop Report*. (NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-621). U.S. Department of Commerce.
- Schwarz, C. J., & Arnason, A. N. (1996). A general methodology for the analysis of capture-recapture experiments in open populations. *Biometrics*, 52, 860–873. <https://doi.org/10.2307/2533048>
- Sellas, A., Wells, R., & Rosel, P. (2005). Mitochondrial and nuclear DNA analyses reveal fine scale geographic structure in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Gulf of Mexico. *Conservation Genetics*, 6, 715–728. <https://doi.org/10.1007/s10592-005-9031-7>
- Shane, S. H., Wells, R., & Würsig, B. (1986). Ecology, behavior and social organization of the bottlenose dolphin: A review. *Marine Mammal Science*, 2(1), 34–63. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1986.tb00026.x>
- Smith, H. C., Pollock, K., Waples, K., Bradley S., & Bejder, L. (2013). Use of the robust design to estimate seasonal abundance and demographic parameters of a coastal bottlenose dolphin (*Tursiops aduncus*) population. *PLoS ONE*, 8(10), e76574. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0076574>
- Speakman, T. R., Lane, S. M., Schwacke, L. H., Fair, P. A., & Zolman, E. S. (2010). Mark-recapture estimates of seasonal abundance and survivorship for bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) near Charleston, South Carolina, USA. *Journal of Cetacean Research and Management*, 11(2), 153–162.
- Sprogis, K. R. (2015). *Sex-Specific patterns in abundance, home ranges and habitat use of Indo-Pacific bottlenose dolphins (Tursiops aduncus) in South-Western Australia* [Doctoral dissertation]. Murdoch University.
- Sprogis, K. R., Christiansen, F., Raudino, H. C., Kobryn, H. T., Wells, R. S., & Bejder, L. (2018). Sex-specific differences in the seasonal habitat use of a coastal dolphin population. *Biodiversity and Conservation*, 27(14), 3637–3656. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1618-7>
- Sprogis, K. R., Pollock, K. H., Raudino, H. C., Allen, S. J., Kopps, A. M., Manlik, O., Tyne, J. A., & Bejder, L. (2016). Sex-specific patterns in abundance, temporary emigration and survival of Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) in coastal and estuarine waters. *Frontiers in Marine Science*, 3, 12. <https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00012>

- Tezanos Pinto, G., Constantine, R., Brooks, L., Jackson, J. A., Mourão, F., Wells, S., & Baker, C. S. (2013). Decline in local abundance of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Bay of Islands, New Zealand. *Marine Mammal Science*, 29(4), E390–E410. <https://doi.org/10.1111/mms.12008>
- Tyson, R. B., & Wells, R. S. (2016). *Sarasota Bay/Little Sarasota Bay bottlenose dolphin abundance estimates: 2015* (Southeast Fisheries Science Center Reference Document PRBD-2016-02). Prepared for National Marine Fisheries Service Northern Gulf of Mexico Bay, Sound, and Estuary Bottlenose Dolphin Stock Blocks B20 and B35, Combined. <http://doi.org/10.7289/V5/RD-PRBD-2016-02>
- Urian, K., Gorgone, A., Read, A., Balmer, B., Wells, R. S., Berggren, P., Durban, J., Eguchi, T., Rayment, T., & Hammond, P. S. (2015). Recommendations for photo-identification methods (*Tursiops truncatus*) used in capture-recapture models with cetaceans. *Marine Mammal Science*, 31(1), 298–321. <https://doi.org/10.1111/mms.12141>
- Valdés-Arellanes, M. P., Serrano, A., Heckel, G., Schramm, Y., & Martínez-Serrano, I. (2011). Abundancia de dos poblaciones de toninas (*Tursiops truncatus*) en el norte de Veracruz, México [Abundance of two populations of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in northern Veracruz, Mexico]. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82, 227–235. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2011.1.367>
- Vermeulen, E., & Bräger, S. (2015). Demographics of the disappearing bottlenose dolphin in Argentina: A Common species on its way out? *PLoS ONE*, 10(3): e0119182. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119182>
- Vermeulen, E., & Cammareri, A. (2009). Residency patterns, abundance, and social composition of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Bahía San Antonio, Patagonia, Argentina. *Aquatic Mammals*, 35(3), 379–386. <https://doi.org/10.1578/AM.35.3.2009.378>
- Vermeulen, E., Bastida, R., Berninsone, L. G., Bordino, P., Failla, M., Fruet, P., Harris, G., Iñíguez, M., Marchesi, M. C., Petracci, P., Reyes, L., Sironi, M., & Bräger, S. (2017). A review on the distribution, abundance, residency, survival and population structure of coastal bottlenose dolphins in Argentina. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 12(1–2), 2–16. <https://doi.org/10.5597/00233>
- Vollmer, N. L., & Rosel, P. E. (2013). A review of common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus truncatus*) in the northern Gulf of Mexico: population biology, potential threats, and management. *Southeastern Naturalist*, 12(m6), 1–43. <https://doi.org/10.1656/058.012.m601>
- Wells, R. S. (2003). Dolphin social complexity: lessons from long-term study and life history. In: F. B. M. de Waal & P. L. Tyack (Eds.), *Animal social complexity: Intelligence, culture, and individualized societies* (pp. 32–56). Harvard University Press.
- Wells, R. S., & Scott, M. D. (1990). Estimating bottlenose dolphin population parameters from individual identification and capture-release techniques. *Reports of the International Whaling Commission, Special Issue 12*, 407–415.
- Wells, R. S., & Scott, M. D. (2018). Bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, common bottlenose dolphin. In B. Würsig, J. G. M. Thewissen, & K. Kovacs (Eds.), *Encyclopedia of marine mammals* (3rd ed., pp. 118–125). Elsevier/Academic Press.
- Wells, R. S., Scott, M. D., & Irvine, A. B. (1987). The social structure of free ranging bottlenose dolphins. In H. H. Genoways (ed.), *Current mammalogy* (pp. 247–305). Plenum Press.
- White, G. C. & Burnham, K. P. (1999). Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46(Supplement 1), S120–S138. <https://doi.org/10.1080/00063659909477239>
- Wickman, L., Rayment, W., Slooten, E., & Dawson, S. M. (2020). Recommendations for estimating mark rate of cetaceans in photo-ID research: A critique of field sampling protocols and variance estimation. *Marine Mammal Science*, 34(1), 1–16. <https://doi.org/10.1111/mms.12723>
- Williams, B. K., Nichols, D. J., & Conroy, M. J. (2002). *Analysis and management of animal populations*. Academic Press.
- Wilson, B., Hammond, P. S., & Thompson, P. M. (1999). Estimating size and assessing trends in a coastal bottlenose dolphin population. *Ecological Applications*, 9(1), 288–300. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1999\)009\[0288:ESAATI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1999)009[0288:ESAATI]2.0.CO;2)
- Würsig, B. (1978). Occurrence and group organization of Atlantic bottlenose porpoises (*Tursiops truncatus*) in an Argentine bay. *Biological Bulletin*, 154(2), 348–359. <https://doi.org/10.2307/1541132>
- Würsig, B., & Jefferson, T. A. (1990). Methods of photo-identification for small cetaceans. *Reports of the International Whaling Commission, Special Issue 12*, 43–52.

## SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found in the online version of the article at the publisher's website.

**How to cite this article:** Bolaños-Jiménez, J., Morteo, E., Fruet, P. F., Delfín-Alfonso, C. A., Secchi, E. R., & Bello-Pineda, J. (2021). Seasonal population parameters reveal sex-related dynamics of common bottlenose dolphins in open waters of the southwestern Gulf of Mexico. *Marine Mammal Science*, 1–20. <https://doi.org/10.1111/mms.12897>