

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE JUIZ DE FORA  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO  
DA NATUREZA**

**Anne Elise Landine Ferreira**

**Ecologia do Movimento de baleias jubarte em Áreas de Reprodução e  
Alimentação: Biotelemetria como Ferramenta para o Monitoramento de  
Mamíferos Marinhos**

Juiz de Fora

2023

**Anne Elise Landine Ferreira**

**Ecologia do Movimento de baleias jubarte em Áreas de Reprodução e  
Alimentação: Biotelemetria como Ferramenta para o Monitoramento de  
Mamíferos Marinhos**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação da Natureza, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Biodiversidade e Conservação da Natureza.

Orientador: Dr. Artur Andriolo

Coorientador: Dr. Alexandre Zerbini

Juiz de Fora

2023

Ficha catalográfica elaborada através do programa de geração automática da Biblioteca Universitária da UFJF, com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

Landine Ferreira, Anne Elise.

Ecologia do Movimento de Baleias Jubartes em Áreas de Reprodução e Alimentação : Biotelemetria como Ferramenta para o Monitoramento de Mamíferos Marinhos / Anne Elise Landine Ferreira. -- 2023.

162 p. : il.

Orientador: Artur Andriolo

Coorientador: Alexandre Zerbini

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Juiz de Fora, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação da Natureza, 2023.

1. Padrões de movimentação. 2. Uso do habitat. 3. Mysticetos. 4. Baleia Jubarte. 5. Telemetria Satelital. I. Andriolo, Artur, orient. II. Zerbini, Alexandre, coorient. III. Título.

**ANNE ELISE LANDINE FERREIRA****Ecologia do Movimento de Baleias Jubartes em Áreas de Reprodução e Alimentação: Biotelemetria como Ferramenta para o Monitoramento de Mamíferos Marinhos**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação da Natureza da Universidade Federal de Juiz de Fora como requisito parcial à obtenção do título de Doutora em Biodiversidade e Conservação da Natureza. Área de concentração: Comportamento, Ecologia e Sistemática.

Aprovada em 11 de agosto de 2023.

**BANCA EXAMINADORA**

**Prof. Dr. Artur Andriolo** - Orientador

Universidade Federal de Juiz de Fora

**Prof. Dr. Alexandre Novaes Zerbini** - Coorientador

Universidade Federal de Juiz de Fora

**Profa. Dra. Simone Jaqueline Cardoso**

Universidade Federal de Juiz de Fora

**Profa. Dra. Juliane Floriano Lopes Santos**

Universidade Federal de Juiz de Fora

**Profa. Dra. Marta Jussara Cremer**

Universidade da Região de Joinville

**Prof. Dr. Luciano Dalla Rosa**

Universidade Federal do Rio Grande

Juiz de Fora, 21/07/2023.



Documento assinado eletronicamente por **Artur Andriolo, Professor(a)**, em 14/08/2023, às 09:17, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Luciano Dalla Rosa, Usuário Externo**, em 14/08/2023, às 10:03, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).

---



Documento assinado eletronicamente por **Simone Jaqueline Cardoso, Professor(a)**, em 14/08/2023, às 10:04, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).

---



Documento assinado eletronicamente por **Juliane Floriano Lopes Santos, Professor(a)**, em 15/08/2023, às 14:28, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).

---



Documento assinado eletronicamente por **Marta Jussara Cremer, Usuário Externo**, em 15/01/2024, às 13:00, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).

---



Documento assinado eletronicamente por **Alexandre Novaes Zerbini, Usuário Externo**, em 18/01/2024, às 18:06, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).

---



A autenticidade deste documento pode ser conferida no Portal do SEI-Ufjf ([www2.ufjf.br/SEI](http://www2.ufjf.br/SEI)) através do ícone Conferência de Documentos, informando o código verificador **1375706** e o código CRC **4A933347**.

---

Dedico esse trabalho a mãe natureza,  
dona da grande arte incognoscível da vida

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço a todos os seres vivos desta grande e bela casa, o planeta Terra, pelos entrelaçamentos e metamorfoses que compõem cada vida, fonte da minha admiração e encantamento.

Agradeço à minha mãe e avó pelo amor imensurável que me ofereceram ao longo da vida. O refúgio de acolhimento, a fonte inesgotável de ternura e a necessária firmeza para seguir em frente foram os pilares que me sustentaram durante esses anos. Sem vocês, meu alicerce, eu não teria a coragem necessária para seguir meus sonhos e enfrentar os obstáculos da vida. Agradeço por serem o porto seguro desse barco que vive saindo do cais.

Agradeço a todos os meus familiares, por termos enfrentado juntos anos turbulentos, em que nossos encontros se tornaram escassos. Mesmo assim, o amor e o carinho sempre mantiveram nossa conexão forte e inabalável. Nossos momentos juntos foram combustível para ter esperança e manter o foco nos meus objetivos.

Agradeço pelo lugar quentinho e aconchegante que pessoas especiais abriram para mim em seus corações, onde me refugiei em momentos de calma e ansiedade, lugar onde tive conforto e amor. O coração de vocês, amigos, é o lugar onde mais prezo estar.

Agradeço pelas partículas de conhecimento disseminadas com afinco e dedicação pelos colegas de pesquisa, em especial aos parceiros de laboratório. Foi nesse ambiente que encontrei seres humanos incríveis, que levarei sempre com carinho e admiração na minha jornada acadêmica e de vida.

Agradeço a todos os professores e funcionários da universidade federal de Juiz de Fora. Pelo trabalho primoroso de todos e pela ajuda inestimável que tive para a conclusão desse trabalho.

Agradeço as manhãs e tardes sem vento no litoral da Bahia com todas as pessoas que já compuseram a equipe do Projeto de Monitoramento de Baleias por Satélite do Instituto Aqualie. Obrigada pelo trabalho essencial de vocês, pela dedicação de anos regada por salgadinhos e energéticos com pitadas de borrico de baleia. O trabalho, parceria e amizade da equipe foram a força motriz desse estudo.

Agradeço, em especial, aos meus orientadores Artur e Alexandre, vocês proporcionaram a realização de um sonho para uma aluna que há muitos anos atrás viu na televisão o nome da profissão de alguém que trabalhava em prol da natureza e que a partir daquele momento dizia para todos que quando crescesse seria uma pesquisadora. Agradeço pelas diversas portas abertas e por me apoiarem nessa jornada.

Fomos, durante muito tempo, embalados com a história de que somos a humanidade. Enquanto isso – enquanto seu lobo não vem – fomos nos alienando desse organismo de que somos parte, a Terra, e passamos a pensar que ele é uma coisa e nós, outra: a Terra e a humanidade. Eu não percebo onde tem alguma coisa que não seja natureza. Tudo é natureza. O cosmos é natureza. Tudo que eu consigo pensar é natureza (Ailton Krenak, 2009).



## RESUMO

Determinar a distribuição, movimentos e uso de habitat dos animais é fundamental para entender sua ecologia e desenvolver medidas eficazes de conservação. No entanto, estudar animais que migram milhares de quilômetros e habitam áreas remotas e inacessíveis é extremamente difícil, especialmente no ambiente marinho. A telemetria satelital veio como uma solução para estudar espécies de mamíferos marinhos, como as grandes baleias, e seu aperfeiçoamento é fundamental para aprimorar a compreensão dos padrões de uso de habitat desses animais. A baleia jubarte é uma das espécies mais extensivamente estudadas dentre os cetáceos, o que a torna uma ótima representante para aprofundar nossa compreensão sobre a ecologia espacial dessa infraordem. Essa tese teve como objetivo investigar o uso do habitat e o comportamento de movimentação de baleias jubarte do estoque reprodutivo A na área de reprodução e cuidado da prole e em sua área de alimentação, utilizando um amplo conjunto de dados de telemetria satelital coletados entre os anos de 2003 e 2019 na costa do Brasil. Além disso, por meio de uma revisão sistemática e uma meta-análise exploramos dados de estudos publicados e não publicados de baleias marcadas com transmissores satelitais implantáveis, com o intuito de verificar quais fatores influenciam na longevidade dos transmissores e fornecer um panorama sobre o uso da técnica em mysticetos. Na área de reprodução, os resultados revelaram importantes regiões onde os animais se agrupam na costa brasileira exibindo comportamentos de acasalamento e amamentação e os modelos de uso de habitat mostraram a influência da localização espacial e dos ciclos ambientais no comportamento das baleias jubarte. Na região de alimentação, evidenciou-se uma dinâmica temporal e uma agregação espacial dos comportamentos de alimentação, revelando importantes áreas de alimentação e diferentes estratégias de forrageamento, com fêmeas e machos usando áreas distintas para forragear. A meta-análise revelou que, ao serem implantados em espécies de baleias, os transmissores satelitais têm uma duração média de 52 dias. Além disso, descobriu-se que fatores biológicos, como família, espécie e sexo, e fatores técnicos, como a área de marcação e o método de implantação, influenciam a longevidade do equipamento. Em sua maioria, essas variações estão provavelmente ligadas aos comportamentos dos animais. Os achados desta tese

melhoraram nossa compreensão das baleias e de sua ecologia de movimento nos locais de reprodução e de alimentação, e destaca a importância do uso da biotelemetria no estudo desses grandes predadores, fornecendo evidências que auxiliam no aprimoramento da técnica a fim de avançar na pesquisa ecológica dos animais marinhos.

Palavras-chave: Telemetria satelital; Mysticetos; Baleia jubarte; Uso do habitat; Padrões de movimentação.

## **ABSTRACT**

Determining the distribution, movements, and habitat use of animals is essential for understanding their ecology and developing effective conservation measures. However, studying animals that migrate thousands of kilometers and inhabit remote and inaccessible areas is extremely difficult, especially in the marine environment. Satellite telemetry has provided a solution for studying marine mammal species, such as large whales, and its improvement is crucial to enhancing our understanding of the habitat use patterns of these animals. The humpback whale is one of the most extensively studied species among cetaceans, making it an excellent representative for deepening our understanding of the spatial ecology of this infraorder. This thesis aimed to investigate the habitat use and movement behavior of humpback whales from the A breeding stock in their breeding and nursing area, as well as their feeding area, using a large set of satellite telemetry data collected between 2003 and 2019 off the coast of Brazil. Additionally, through a systematic review and meta-analysis, we explored data from published and unpublished studies of whales marked with implantable satellite transmitters to verify which factors influence the longevity of the transmitters and provide an overview of the technique's use in mysticetes. In the breeding area, the results revealed important regions where animals aggregate along the Brazilian coast, exhibiting mating and nursing behaviors. Habitat use models showed the influence of spatial location and environmental cycles on the behavior of humpback whales. In the feeding region, a temporal dynamic and spatial aggregation of feeding behaviors were evident, revealing important feeding areas and different foraging strategies. Females and males used distinct areas to forage. The meta-analysis revealed that satellite transmitters implanted in whale species have an average duration of 52 days. Biological factors such as family, species, and sex, as well as technical factors such as the area where the animals were marked and the method used for transmitter implantation, have an influence on the longevity of the equipment and are mostly related to the behavioral aspects of the animals. The findings of this thesis improve our understanding of whales and their movement ecology in breeding and feeding areas, and highlight the importance of using biotelemetry in the study of these large predators, providing evidence that assists in

the improvement of the technique to advance the ecological research of marine animals.

Keywords: Satellite telemetry; Mysticetes; Humpback whale; Habitat use; Movement patterns

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

### Capítulo 1

- Figura 1 – A ilustração apresenta uma representação não abrangente de espécies de odontocetos e mysticetos de diferentes tamanhos e formas, mostrando a diversidade encontrada na infraordem Cetacea. Fonte: National Geographic, edição de 1976.....26
- Figura 2 – Ilustração da distribuição das populações de baleias jubarte, com rotas migratórias, principais áreas de alimentação (em azul) e áreas de reprodução (em rosa), com nomes das populações indicados pela Comissão Internacional para a Caça à Baleia (IWC). O estoque X do Mar da Arábia, representado em verde, é a única população de baleia jubarte não migratória.....31
- Figura 3 – Mãe de baleia jubarte e seu filhote no banco de Abrolhos, Brasil. Fonte: Instituto Aqualie.....33
- Figura 4 – (A) Transmissor tipo C, modelo MK10. Acima o modelo antes de ser implantado e abaixo implantado em um indivíduo de baleia jubarte. (B) Transmissor tipo A, modelo LIMPET. Acima o modelo antes de ser implantado e abaixo fixado na nadadeira dorsal de uma baleia jubarte. Fonte: Instituto Aqualie.....37

### Capítulo 2

- Figura 1 – Diagrama PRISMA mostrando o processo de busca na literatura...60
- Figura 2 – Árvore filogenética com as espécies e o número de indivíduos para cada espécie (n) do conjunto de dados final dos estudos inclusos na revisão sistemática, com grupos taxonômicos (famílias) destacados.....61
- Figura 3 – (a) Número anual de estudos publicados com animais marcados com transmissores satelitais do tipo C. (b) Número de indivíduos marcados com transmissores implantáveis tipo C para cada espécie. (c) Número de estudos publicados com animais marcados com transmissores implantáveis tipo C para cada espécie. (d) Frequência de animais marcados para cada espécie de acordo com o sexo dos indivíduos..64
- Figura 4 – Número de transmissores satelitais do tipo C implantados em espécies de baleias por país, de acordo com os dados extraídos dos estudos selecionados.....65
- Figura 5 – Frequências de tamanhos de efeito para cada uma das espécies marcadas com transmissores implantáveis tipo C nos estudos

	selecionados para a meta-análise.....	67
Figura 6	– Forest plot da estimativa de efeito geral combinada com média de durabilidade de transmissores tipo C implantados em espécies de baleias e o número de tamanhos de efeito por estudo (n). IC: intervalo de confiança; MN: média bruta.....	71
Figura 7	– Forest plot mostrando o tamanho médio do efeito (média bruta, “MN”) para cada nível de fator para três moderadores: grupo taxonômico, família, área de marcação (área de reprodução e área de alimentação), e espécie dos animais marcados. As barras indicam ICs de 95%. k = o número de tamanhos de efeito para cada nível de fator.....	72
Figura 8	– (A) Gráfico de funil mostrando a relação entre o erro padrão inverso (precisão) e o tamanho do efeito (média bruta, “MN”) (k = 164). A linha vertical tracejada indica o tamanho médio do efeito de um modelo apenas de efeitos aleatórios (MN = 51,2). (B) Resultados de uma meta-regressão multinível incluindo o erro padrão dos tamanhos de efeito (SE) como o único moderador (teste de Egger), com tamanho de efeito residual (MN) plotado em relação ao erro padrão inverso (valores maiores representam estimativas mais confiáveis). A linha sólida representa a estimativa do modelo e o sombreado mostra seus intervalos de confiança de 95%.....	73

### Capítulo 3

Figura 1	– Modelo de estado-espaco derivado de localizações de Argos e modos comportamentais inferidos para 153 baleias jubarte instrumentadas com etiquetas de satélite em 2003 (n = 11), 2005 (n = 13), 2006 (n = 10), 2007 (n = 11), 2008 (n = 17), 2009 (n = 12), 2010 (n = 11), 2011 (n = 8), 2012 (n = 15), 2016 (n = 2), 2017 (n = 25), 2018 (n = 14) e 2019 (n = 4). A trajetória de 2013 foi de um indivíduo '121196.12' marcado em 2012, cuja duração do transmissor se estendeu até o ano seguinte à marcação. ARS = Busca em Área Restrita, TRANS = Trânsito. Isóbata de 200 m destacada em azul....	98
Figura 2	– Localizações derivadas do modelo de estado espaço (SSSM) dos animais marcados na estação reprodutiva (2011) para observar detalhadamente os estados comportamentais estimados pelo SSSM.....	99
Figura 3	– Frequência de distribuição das taxas de estados comportamentais ao longo dos meses (A) e períodos do dia (B) da população de baleias jubarte do Atlântico Sul Ocidental, marcadas na costa brasileira.....	101
Figura 4	– Mapa mostrando a distribuição geográfica na costa brasileira dos fragmentos de Busca de Área Restrita (ARS), baseado nas trajetórias de baleias jubarte instrumentadas com transmissor satelital. Sexo	

codificado por cores (A). (B) Mostra as regiões de agrupamentos com altas densidades de fragmentos ARS identificados por análises de 'cluster'. Agrupamento 1: n = 1, Agrupamento 2: n = 5, Agrupamento 3: n = 6, Agrupamento 4: n = 8, Agrupamento 5: n = 71.....102

- Figura 5 – Relação entre a média dos mínimos quadrados do modo comportamental (bmode) transformado em logit e as variáveis explicativas significativas (A) fase lunar, (B) ano e (C) interação entre ano e dia do ano. Valores previstos mais altos de logit(bmode) indicam uma maior probabilidade de exibição de comportamento de Busca de Área Restrita (ARS). Letras minúsculas diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas entre as categorias ( $p < 0,05$ ) (procedimento de comparação múltipla usando contrastes de Tukey com os resultados do modelo linear generalizado de efeitos mistos). A linha cheia representa um efeito significativo ( $p < 0,05$ ). Os modelos foram ajustados com preditores em escala.....107

#### Capítulo 4

- Figura 1 – Trajetórias e modos comportamentais obtidos por meio do SSSM inferidos para 23 baleias jubarte instrumentadas com transmissores satelitais na costa do Brasil na área de alimentação da população na Antártica. O painel A mostra os trajetos de baleias jubarte separados pelos estados comportamentais (ARS: busca de área restrita; TRANS: trânsito; IND: indefinido), enquanto o painel B mostra as trajetórias dos animais de acordo com o sexo dos indivíduos (F: fêmea; M: macho; I: indefinido).....145
- Figura 2 – (a) Tempo médio nos estados comportamentais (bmode) estimados pelo modelo de estado espaço por mês (ARS: busca de área restrita; TRANS: trânsito; IND: indefinido) e (b) Modo comportamental médio (bmode) por mês, coloridos de acordo com o sexo dos indivíduos (F: fêmea; M: macho; I: indefinido). Valores mais próximos de 1 indicam comportamento de trânsito e valores mais próximos de 2 indicam comportamento de forrageamento ARS.....146
- Figura 3 – (a) Mapa mostrando a distribuição geográfica das manchas de fragmentos de Pesquisa Restrita de Área (ARS), identificadas por meio de análises de agrupamento com base nas trajetórias de baleia jubartes instrumentadas com transmissores satelitais na costa do Brasil. (b) Boxplot mostrando duração, tamanho e a batimetria (profundidade) dos agrupamentos contento fragmentos ARS de acordo com o sexo dos animais.....148
- Figura 4 – Gráfico de dispersão mostrando a relação entre a batimetria e a longitude das localizações das manchas de fragmentos de Pesquisa

Restrita de Área (ARS), identificadas por meio de análises de agrupamento com base nas trajetórias de baleia jubartes instrumentadas com transmissores satelitais na costa do Brasil. A linha tracejada indica a localização das ilhas Geórgia do Sul e Sandwich do Sul.....151



## LISTA DE TABELAS

### Capítulo 2

- Tabela 1 – Resultados de modelos de meta-regressão testando o efeito de 5 moderadores para longevidade dos transmissores. O efeito de cada fator foi testado usando um modelo de efeitos mistos, com ID do estudo e ID da observação como fatores aleatórios e 1 dos 5 moderadores como um fator fixo. A significância foi determinada usando a estatística QM. Moderadores significativos são destacados em negrito.....68
- Tabela Supl. S1 – Lista dos artigos selecionados que atenderam aos critérios de inclusão.....78

### Capítulo 3

- Tabela 1 – Resumo das localizações obtidas por telemetria com base no sexo e na classe reprodutiva dos animais marcados.....94
- Tabela 2 – Resultados dos 9 modelos mais plausíveis ( $\Delta AICc < 4$ ) obtidos pela seleção de modelos. Critério de Informação de Akaike (AIC) e mudanças no AIC ( $\Delta AIC$ ) foram relatadas para cada modelo candidato em comparação com o melhor modelo. K = número de parâmetros; ydia = dia do ano; lua= fase lunar; dia = período do dia; lat = latitude; lon = longitude. Os indivíduos marcados foram incluídos como efeito aleatório em todos os modelos. ....104
- Tabela 3 – Resultados do modelo linear de efeito misto com melhor ajuste, modo comportamental transformado em logit (b) como variável resposta e indivíduos marcados como efeito aleatório. Variáveis com uma estimativa de parâmetro significativa ( $< 0,05$ ) estão em negrito.....106
- Tabela Sup. S2 – Informações resumidas sobre as implantações de etiquetas de satélite em 153 baleias jubarte marcadas na costa brasileira entre 2003 e 2019. ARS: busca de área restrita. ES: escorte, MO: mãe, SO: solitário, AD: adulto, M: macho, F: fêmea e I: indeterminado.....117

### Capítulo 4

- Tabela 1 – Resumo dos dados de rastreamento de baleias jubarte obtidos por telemetria satelital em 2003 a 2019.....143
- Tabela 2 – Total de transmissores ativos em um determinado mês, número de fragmentos de comportamento de área restrita (ARS) e o número de localizações provenientes dos dados modelados dentro da área de alimentação (ao sul de  $51^\circ$  S). Entre parênteses estão o número de animais com transmissores ativos separados pelo sexo dos indivíduos (F = Fêmea; M = Macho; I = Incerto).....144

## LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AA	Área de alimentação
AIC <sub>c</sub>	Critério de informação de Akaike
AR	Área de reprodução
ARMA	Estrutura de autocorrelação de média móvel autorregressiva
ARS	Área Restrita de Pesquisa
ARTS	Air Rocket Transmitter System
ASO	Oceano Atlântico Sul Ocidentaç
BA	Bahia
bmode	Modo comportamental
DCRW	Passeio aleatório correlacionado de primeira diferença
DP	Desvio padrão
F	Fêmea
GS	Georgia do Sul
HBSCAN	Agrupamento espacial baseado em densidade
I	Indeterminado
IBAMA	Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis
IC	Intervalo de confiança
ICMBio	Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade
IND	Indeterminado
IWC	International Whaling Commission
LC	Menos Preocupante
LMM	Modelos lineares de efeitos mistos
M	Macho
MCMC	Markov Chain Monte Carlo
MCP	Mínimo polígono convexo
ML	Máxima verossimilhança
NT	Quase Ameaçada
PMBS	Projeto de monitoramento de baleias por satélite
PTT	Platform Transmitter Terminal
REML	Máxima verossimilhança restrita
RJ	Rio de Janeiro
RN	Rio Grande do Norte
SE	Erro padrão
SS	Sandwich do sul
SSSM	Modelo de estado espaço
TRANS	Trânsito
VIF	Variance Inflation Factors

## SUMÁRIO

Resumo.....	8
Abstract.....	10
Lista de Ilustrações.....	12
Lista de tabelas.....	16
Lista de abreviaturas e siglas.....	17
Estrutura da tese.....	
1 Capítulo 1 – Introdução Geral.....	21
1.1 O estudo do movimento.....	21
1.1.1 Ecologia do movimento.....	21
1.2 Migração e a história de vida de animais migratórios.....	22
1.2.2 Os benefícios da migração.....	23
1.2.3 Estratégias energéticas.....	24
1.3 Cetáceos.....	25
1.3.1 Baleias.....	26
1.3.1.1 Baleias jubarte.....	29
1.3.1.2 Baleias jubarte no Brasil.....	32
1.4 Biotelemetria.....	34
Referências.....	
2 Capítulo 2 – Fatores que Influenciam a Longevidade de Transmissores Satelitais em Baleias: Uma Revisão Sistemática e Meta-análise.....	54
Resumo.....	54
2.1 Introdução.....	55
2.2 Material e Métodos.....	57
2.2.1 Metodologia de pesquisa.....	57
2.2.2 Critérios de inclusão e exclusão.....	58
2.2.3 Projeto de Monitoramento de baleias jubarte por Satélite – PMBS.....	58
2.2.4 Extração de dados e moderadores.....	59
2.2.5 Meta-análises.....	61
2.3 Resultados.....	62
2.3.1 Resumo das descobertas e distribuição dos estudos.....	62
2.3.2 Meta-análise.....	63
2.3.2.1 Modelos multinível.....	66
2.3.3 Viés de publicação.....	68
2.4 Discussão.....	68
2.4.1 Cenário da telemetria satelital em grandes baleias.....	68
2.4.2 Meta-análise: fatores técnicos e biológicos.....	74
2.5 Conclusões.....	77
Referências.....	78
3 Capítulo 3 – Baleias Jubarte no Oceano Atlântico Sul Ocidental: Investigando seus Movimentos Reprodutivos através de Rastreamento por Satélite.....	85

Resumo.....	85
3.1 Introdução.....	86
3.2 Material e Métodos.....	89
3.2.1 Implantação dos transmissores e coleta de dados.....	89
3.2.2 Análise do modelo de estado-espço de comutação (SSSM).....	90
3.2.3 Organização dos dados e variáveis explicativas.....	92
3.2.4 Fragmentos de pesquisa de área restrita.....	92
3.2.5 Análises do comportamento do movimento.....	93
3.3 Resultados.....	94
3.3.1 Descrição do movimento.....	94
3.3.2 Comportamento de movimentação.....	95
3.3.3 Fragmentos de área de pesquisa restrita (ARS).....	96
3.3.4 Agrupamentos de fragmentos ARS.....	100
3.3.5 Modelos Lineares.....	101
3.4 Discussão.....	103
3.4.1 Comportamento de movimentação.....	108
3.4.2 Distribuição espacial dos fragmentos ARS.....	109
3.4.3 Agrupamentos de fragmentos ARS.....	108
3.4.4 Influências temporais e espaciais no comportamento de movimentação.....	113
3.5 Conclusões.....	116
Referências.....	117
4 Capítulo 4 – Padrões de Movimento e Uso do Habitat de Baleias Jubarte do Estoque Reprodutivo A na Área de Alimentação Revelados por Telemetria Satelital.....	133
Resumo.....	133
4.1 Introdução.....	134
4.2 Material e Métodos.....	136
4.2.1 Coleta dos dados.....	136
4.2.2 Preparo dos dados.....	138
4.2.3 Fragmentos de Áreas de Pesquisa Restrita.....	140
4.3 Resultados.....	141
4.3.1 Trajetória das baleias jubarte.....	141
4.3.2 Comportamento de movimentação.....	141
4.3.3 Fragmentos de busca de área restrita.....	143
4.3.4 Agrupamentos de fragmentos ARS.....	147
4.4 Discussão.....	150
4.5 Conclusões.....	155
Referências.....	156

## **ESTRUTURA DA TESE**

O objetivo geral da tese é investigar o uso dos transmissores satelitais em espécies de baleias, avaliando os possíveis fatores que influenciam na longevidade do equipamento, e investigar os padrões de movimentação e o uso do habitat na área de reprodução e alimentação da população de baleias jubarte que se reproduzem no litoral brasileiro, através de dados obtidos pela técnica de telemetria satelital. Tal objetivo é abordado em três capítulos de dados, sendo que cada um deles trata de um objetivo-chave desta pesquisa. Esta tese está formatada para que cada capítulo de dados seja um manuscrito científico independente para ser publicado. Uma breve visão geral de cada capítulo será apresentada a seguir.

**Capítulo 1:** Uma introdução geral ao tópico. Este capítulo contém informações básicas relacionadas aos temas desta tese, por exemplo: ecologia do movimento, migração e conservação, seguida de uma visão geral sobre as espécies de estudo, a área de estudo e as ferramentas discutidas nesta tese.

**Capítulo 2:** Avaliar o efeito de fatores técnicos e biológicos sobre a longevidade dos transmissores utilizados em estudos de telemetria satelital de grandes baleias.

**Capítulo 3:** Investigar os padrões de movimentação e uso do habitat de indivíduos de baleia jubarte na área de reprodução, no Brasil.

**Capítulo 4:** Investigar os padrões de movimentação e uso do habitat de indivíduos de baleia jubarte do estoque reprodutivo A na área de alimentação.

## **1 CAPÍTULO 1 – Introdução Geral**

### *1.1 O estudo do movimento*

O estudo do movimento não é novo, tem raízes muito fortes em todas as tentativas da humanidade de compreender a natureza, pois o movimento é uma das características mais fundamentais e básicas da vida. Há 2.300 anos, Aristóteles já ressaltava a importância da compreensão sobre o movimento dos animais no livro “De Motu Animalium”: “O movimento dos animais que pertencem a cada gênero, como eles são diferenciados, e quais são as razões para as características acidentais de cada um, tudo isso já foi considerado em outro lugar. Mas agora devemos considerar em geral a razão comum para se mover com qualquer tipo de movimento (pois alguns animais se movem voando, alguns nadando, alguns caminhando, alguns de outras maneiras comparáveis)” (Nussbaum, 1979).

Atualmente, o movimento é definido como a mudança na localização espacial de um indivíduo no tempo (Nathan et al., 2008), e é uma característica primordial de cada organismo existente. O movimento determina onde um organismo está em um determinado momento, o que delimita as interações potenciais que ele pode ter com fatores que influenciam sua aptidão. Dessa forma, ele é fundamental para características essenciais da história de vida de um indivíduo, como a sobrevivência e a reprodução (Flaxman et al., 2011). Portanto, as ações de movimento terão consequências diretas na vida do indivíduo, e, dessa forma, é essencial acessar e conhecer os movimentos dos animais para entender os habitats usados pelos indivíduos, as estratégias da história de vida das espécies ou mesmo os processos populacionais (Lydersen et al., 2020).

#### *1.1.1 Ecologia do Movimento*

A Ecologia do Movimento surgiu como um subcampo da ecologia para demonstrar como o movimento de todos os organismos impacta os sistemas ecológicos (Holden, 2006). O termo 'ecologia do movimento' tem sido usado recentemente como um paradigma unificador para estudar os padrões de movimento dos organismos vivos e como estes são influenciados por fatores internos e externos

(Nathan et al., 2008; Spiegel et al., 2017). Nathan et al. (2008) propuseram o paradigma da ecologia do movimento como uma estrutura integrada, para facilitar a compreensão das causas dos mecanismos subjacentes dos padrões espaço-temporais do movimento, e de como esses fatores influenciam os processos ecológicos e evolutivos. Quatro processos fundamentais conduzem o movimento do organismo: (1) o estado interno de um organismo, (2) sua capacidade de movimento, (3) sua capacidade de navegação e (4) seu ambiente externo (Nathan, 2008).

### *1.2 Migração e a história de vida de animais migratórios*

Animais de diferentes táxons realizam migrações de longa distância para explorar oportunidades favoráveis de alimentação, condições de habitat e uma maior probabilidade de reprodução (Dingle, 1996). Uma definição inicial considerava a migração como qualquer ato de mover-se de uma unidade espacial para outra (Taylor & Baker, 1980). Em uma revisão mais recente sobre o termo, Dingle & Drake (2007) descrevem a migração como uma adaptação às flutuações espaço-temporais dos recursos, e é caracterizada como sendo um movimento previsível, de ida e volta, sazonal entre dois ou mais locais (Dingle, 2014). Dessa forma, seguindo os pulsos de disponibilidade e abundância de recursos, a migração entre habitats geograficamente separados desempenha um papel fundamental na distribuição espacial de populações móveis (Dingle & Drake, 2007; McGuire & Fraser, 2014; Taylor & Taylor, 1977). Em termos gerais, espera-se que a migração evolua quando os benefícios superarem os custos. Os benefícios da migração para os animais incluem aproveitar a disponibilidade de recursos sazonais e evitar a limitação de recursos sazonais (Fryxell et al., 1988), evitar doenças (Altizer et al., 2011) e evitar a predação (Furey et al., 2018).

Diversos grupos de animais exibem comportamento migratório, seja pelo ar, água e/ou terra (Dingle & Drake, 2007). Entre os grupos estão peixes (Jones, 1968), insetos (Williams, 1917), aves (Baird, 1866) e mamíferos (Lockyer & Brown, 1981). Em muitos sistemas, a migração é energeticamente exigente, e a teoria da migração ótima sugere que minimizar os custos de energia da atividade é uma das três principais forças seletivas, somado ao tempo e o risco de predação que são

responsáveis pela variação no comportamento de migração entre indivíduos e espécies (Alerstam & Lindstrom, 1990; Hedenström & Alerstam, 1997).

Para animais migratórios a energia é um recurso importante, já que os animais passam uma parte de seu ciclo de vida anual em áreas de alimentação ricas em recursos, para reabastecer e acumular reservas de energia para enfrentar a migração para regiões com deficiência de recursos (Dingle, 1996). Entender os componentes que impulsionam o movimento revela como os animais alocam recursos para a reprodução, ao longo de suas vidas, para maximizar a aptidão (Nathan et al., 2008; Stearns, 1992). Há sempre um elemento de compensação entre os benefícios e os custos da mudança, como a maior disponibilidade de alimentos e o acesso a melhores habitats, mas, em contrapartida, é necessário arcar com os custos energéticos do transporte e o risco de mortalidade (Alerstam et al., 2003; Alexander, 1998).

### *1.2.1 Os benefícios da migração*

Os ganhos da migração animal envolvem a habilidade do indivíduo em explorar a variação espacial e temporal nos locais de busca por alimento, as condições ambientais e o gerenciamento do risco de predação, e/ou uma combinação desses fatores (Avgar et al., 2013; Boyle & Conway, 2007; Shaw & Couzin, 2012). O ciclo anual das mudanças de estação traz diferenças contrastantes na duração do dia solar e na energia recebida e absorvida na atmosfera (Nebel, 2010). Espécies migratórias se adaptaram para explorar habitats favoráveis de curto prazo e condições de forrageamento que surgem em locais geograficamente distintos por meio do deslocamento (Alexander, 1998). Diferentes estágios de vida podem exigir acesso a recursos encontrados em locais diferentes, e indivíduos migratórios, dentro de uma população animal, podem obter vantagens para sobrevivência e reprodução ao se movimentarem entre locais (Cote et al., 2017; Nebel, 2010). Indivíduos que permanecem sedentários durante as condições de inverno podem sofrer consideravelmente, pois podem não encontrar alimentação suficiente se as condições ambientais se tornarem adversas (Alexander, 1998; Avgar et al., 2013). Os custos e benefícios da migração animal podem ser avaliados em



categorias, como consumo de energia, gasto de energia, risco de predação e reprodução.

### *1.2.2 Estratégias energéticas*

A capacidade do animal de equilibrar as reservas de energia disponíveis é um aspecto crítico da migração (Blem, 1980; Piersma & Jukema, 1990). Todos os animais precisam alocar a energia que ganham dos alimentos entre: manutenção dos processos corporais (por exemplo, metabolismo basal, respiração, termorregulação), atividades diárias (por exemplo, movimento, alimentação), crescimento, armazenamento de energia e reprodução (Karasov, 1992). A quantidade de energia alocada para cada processo dependerá do sexo e do estágio de vida de um indivíduo, bem como da disponibilidade de alimentos e das condições ambientais (Kooijman, 2010). Por exemplo, diferentes restrições energéticas entre os sexos (devido à produção de gametas, lactação e cuidados parentais; Lockyer 1981) podem levar a custos de transporte distintos para fêmeas e machos (Craig et al., 2014).

São descritas duas estratégias de uso de recursos para suprir as demandas de energia para a reprodução, os criadores de renda e os criadores de capital (Jönsson & Jonsson, 1997; Stephens et al., 2009). Os criadores de renda repõem a energia durante a época de reprodução, e, alternativamente, os criadores de capital dependem de reservas energéticas acumuladas antes da estação reprodutiva, pois, durante esta estação, eles permanecem em jejum (Jönsson & Jonsson, 1997; Stephens et al., 2009). Geralmente, a estratégia dos criadores de capital envolve períodos de alimentação intensiva em áreas com recursos alimentares temporariamente abundantes, seguidos por longos períodos de jejum em habitats mais adequados para reprodução (Jönsson & Jonsson, 1997; Alerstam et al., 2003; Dingle & Drake, 2007).

Para os criadores de capital, há uma forte ligação entre a condição corporal e o sucesso reprodutivo, principalmente para aqueles que realizam migrações de longa distância entre habitats-chave, separados espacial e temporalmente (Bonnet et al., 2002; Festa-Bianchet, 1998). Estes indivíduos necessitam de estoques de

energia suficientes para cobrir os custos da migração e da reprodução (Lockyer, 1987; Plot et al., 2013). Mesmo parecendo uma estratégia perigosa, onde os criadores de capital correm o risco de ter suas reservas energéticas esgotadas antes de chegar nas áreas de alimentação, ela pode ser vantajosa em ambientes imprevisíveis e com recursos alimentares limitados e distribuídos de forma irregular (Braithwaite et al., 2015; Jönsson & Jonsson, 1997).

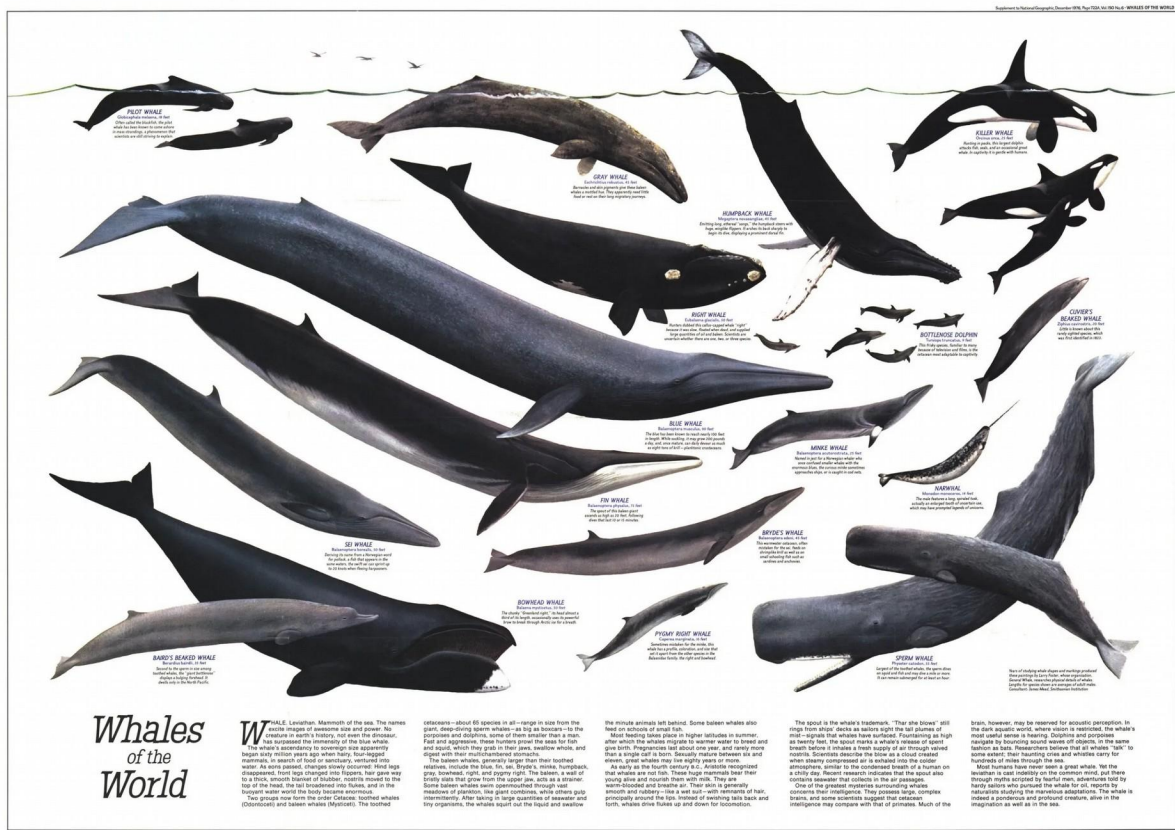
### 1.3 Cetáceos

Os cetáceos são espécies de ampla distribuição que ocupam uma diversidade de ecossistemas marinhos em todo o mundo, são animais popularmente conhecidos como baleias, golfinhos e botos (Fig. 1). Com base em dados moleculares e morfológicos, os cetáceos se enquadram firmemente no clado artiodáctilo, com hipopótamos sendo o táxon irmão dos cetáceos (Geisler & Uhen, 2005; Spaulding et al., 2009). Diante disso, foi proposto um táxon para agrupar mamíferos terrestres com dedos pares e todos os cetáceos em uma única Ordem, o táxon Cetartiodactyla (Montgelard et al., 1997). Contudo, recentemente um novo debate foi aberto sob o argumento de que o termo Cetartiodactyla deturpa as relações taxonômicas (Prothero et al., 2022), e que uma possível solução seria reverter para o uso da Ordem Artiodactyla, incluindo toda a taxa de cetáceos (vivos e extintos), e classificar provisoriamente Cetacea como Infraordem (Committee on Taxonomy 2022, [www.marinemammalscience.org](http://www.marinemammalscience.org)).

Até o momento, existem cerca de 93 espécies de cetáceos no mundo, das quais uma possivelmente está extinta ([www.marinemammal-science.org](http://www.marinemammal-science.org), última atualização em maio de 2022). O grupo é dividido em duas subordens: Mysticeti, que incluem as baleias ou baleias de barbatana, e os Odontoceti, que incluem as baleias dentadas ou golfinhos. Uma das principais diferenças entre as duas subordens está na presença de dentes cobertos por esmalte nos odontocetos, característica comum na maioria dos mamíferos terrestres, enquanto que as baleias (subordem Mysticeti) apresentam um sistema filtrador feito de placas de barbatanas constituídas de queratina. A alimentação por filtro permite que as baleias explorem eficientemente os níveis tróficos mais baixos e com maior biomassa e, portanto, tenham mais energia

disponível para consumo (Goldbogent al., 2019; Werth, 2000). Os animais da subordem Mysticeti são geralmente maiores do que as da subordem Odontoceti, podendo atingir 30 m de comprimento, como é o caso da baleia azul (*Balaenoptera musculus*). Outras diferenças, em relação aos odontocetos, incluem as narinas em pares, crânios simétricos e a ausência de costelas articulando com o esterno (Bannister, 2009).

Figura 1. A ilustração apresenta uma representação não abrangente de espécies de odontocetos e mysticetos de diferentes tamanhos e formas, mostrando a diversidade encontrada na infraordem Cetacea. Fonte: National Geographic, edição de 1976.



### 1.3.1 Baleias

As baleias (subordem Mysticeti) incluem os maiores animais que já viveram na Terra e estão divididas em quatro famílias: Balaenidae, Neobalaenidae,

Eschrichtiidae e Balaenopteridae (Parsons et al., 2013). Dentro dessa subordem, atualmente são reconhecidas 14 espécies. Apesar de se aproximarem da costa em partes do seu ciclo de vida, as baleias passam grande parte de suas vidas em oceanos profundos. Os indivíduos do sexo feminino, geralmente, são um pouco maiores do que os machos (Bannister, 2009). Esses grandes animais são encontrados em todos os oceanos do mundo e, geralmente, realizam migrações sazonais, entre áreas de alimentação, no verão, em altas latitudes, e áreas de reprodução, no inverno, em baixas latitudes (Corkeron & Connor, 1999; Lockyer & Brown, 1981). As regiões polares são o habitat preferido durante os meses de primavera e verão, visto que nessa época ocorre um aumento substancial na produção de alimentos (Avgar et al., 2013; Corkeron & Connor, 1999; Gaskin 1982). Durante os meses de inverno, as baleias geralmente não se alimentam enquanto migram para áreas de reprodução em águas subtropicais e tropicais, que são ideais para o parto (Rasmussen et al., 2007; Rizzo & Schulte, 2009).

As baleias jubarte (*Megaptera novaeangliae*), as baleias franca (*Eubalaena spp.*) e as baleias cinzentas (*Eschrichtius robustus*), viajam longas distâncias (> 9.000 km em uma direção) durante suas migrações sazonais (Baker & Herman, 1981; Hays & Scott, 2013; Rasmussen et al., 2007). Outras espécies, como a baleia da groenlândia (*Balaena mysticetus*), percorrem distâncias relativamente menores (~1.000 km) ao longo de rotas migratórias difusas, que podem variar de ano para ano entre as áreas de alimentação e reprodução, dependendo das condições ambientais (Ford & Reeves, 2008; Hucke-Gaete et al., 2004). Já as baleias de Bryde (*Balaenoptera brydei*) raramente migram e são conhecidas por se alimentarem e se reproduzirem em águas tropicais quentes (Bannister, 2009; Ford & Reeves, 2008; Hucke-Gaete et al., 2004).

Os motivos pelos quais as baleias viajam essas vastas distâncias ainda é um mistério (Berta et al., 2015; Clapham, 2001; Corkeron & Connor, 1999; Lavigne et al., 1990; Stern & Friedlaender, 2018). Ao longo dos anos, várias hipóteses foram propostas para explicar a migração de baleias para baixas latitudes. Uma das hipóteses é de supostos benefícios de crescimento e sobrevivência para filhotes nascidos em águas quentes (Clapham, 2001; Dawbin, 1966; Norris, 1967; Rasmussen et al., 2007; Whitehead & Moore, 1982). Outra hipótese sugere que, em

águas mais quentes, as baleias poderiam otimizar seus próprios balanços de energia durante o inverno, período no qual as áreas polares são mais frias e as presas mais escassas (Brodie, 1975; Cartwright et al., 2012; Taber & Thomas, 1982). Os custos energéticos para as fêmeas de misticetos são altos durante a gestação/amamentação, uma vez que, no período em que permanecem em jejum, elas dependem principalmente de suas reservas de energia armazenadas até retornarem às áreas de alimentação para completar o ciclo migratório anual (Christiansen et al., 2016; Christiansen et al., 2018; Chittleborough, 1958; Lockyer, 2007). As águas mais quentes e calmas das baixas latitudes beneficiam o crescimento e desenvolvimento dos recém-nascidos (Craig et al., 2003). Mais uma explicação sobre a migração é que ela seria um resquício de um tempo antes que os continentes à deriva afastassem as áreas tradicionais de alimentação e de reprodução (Evans, 1987). Já para Corkeron & Connor (1999), o mais plausível seria que as baleias migram para os trópicos para reduzir o risco de predação pelas orcas (*Orcinus orca*).

Apesar dessa longa discussão, um fato é que as baleias realizam as migrações mais longas conhecidas de qualquer mamífero. Exemplos disso são as baleias cinzentas (*Eschrichtius robustus*) que realizam viagens de ida e volta de 15.000 a 25.000 km (Swartz, 2018), e a baleia jubarte (*Megaptera novaeangliae*), em que um único indivíduo viajou pelo menos 18.840 km (Robbins et al., 2011). Como é demonstrado pelas migrações sazonais realizadas pelas baleias, há uma inter-relação entre a demanda energética, a disponibilidade de energia e a produtividade local (Brodie, 1975). O equilíbrio entre a aquisição de energia e o gasto de energia difere entre espécies e ambientes individuais (Costa, 2009). Durante a estação de alimentação, as baleias acumulam reservas de energia, principalmente como gordura, necessária para suportar o comportamento migratório e seus requerimentos de energia durante a estação reprodutiva e de cuidado de filhotes (Jönsson & Jonsson, 1997; Stephens et al., 2009). Schmidt-Nielsen (1972) definiu o custo energético da locomoção como a quantidade de combustível necessária para transportar uma unidade de peso corporal ao longo de uma unidade de distância. Para as baleias, devido ao seu grande tamanho corporal, o custo da migração é extremamente baixo, pois, devido ao seu grande porte, elas conseguem armazenar

uma grande reserva de energia na gordura, o que facilita os períodos de baixa disponibilidade de presas nos trópicos (Costa, 2009).

### 1.3.1.1 Baleias jubarte

A baleia jubarte, *Megaptera novaeangliae* (Borowski 1781), é uma espécie da família Balaenopteridae e é uma baleia cosmopolita (Fig. 2). Também é uma das espécies de cetáceos mais extensivamente pesquisadas. Apesar de ainda existirem muitas lacunas no conhecimento de seu comportamento, sua prevalência em estudos sobre mamíferos marinhos a torna uma excelente escolha para aprofundar a compreensão sobre a ecologia espacial dos cetáceos. As baleias jubarte são conhecidas por realizarem uma das mais longas migrações registradas de todas as espécies de mamíferos (Palsbøll et al., 1997, Robbins et al., 2011), e por suas longas nadadeiras peitorais, que podem atingir um comprimento de mais de 4 m em um indivíduo de 15 a 16 m (Chittleborough, 1965). Seu nome é uma referência às suas grandes nadadeiras peitorais. O gênero *Megaptera* é derivado do grego antigo *mega/μεγα* ("gigante") e *ptera/πτερα* ("asa") (Clapham, 2009). Os grandes apêndices oferecem uma excelente capacidade de manobra, o que pode ser benéfico durante a alimentação, competição intraespecífica (Clapham, 2000) ou para afastar predadores (Pitman et al., 2016).

As baleias jubarte são longevas, sua expectativa de vida máxima, verificada nos anos 60, foi de 95 anos (Chittleborough, 1965), porém, atualmente, por meio de análise molecular de animais vivos, constatou-se que poucos indivíduos têm mais de 30 anos de idade (Riekkola et al., 2018). São animais que possuem um tempo longo entre duas gerações consecutivas, estimado em 21,5 anos (Taylor et al., 2007). A maturidade sexual é alcançada geralmente entre os 5 (Chittleborough, 1965; Clapham & Baker, 2009) e 12 anos de idade (Gabriele et al., 2007). O intervalo de nascimento é estimado entre 2 e 3 anos (Baker et al., 1987; Chittleborough, 1957; Craig & Herman, 2000; Rankin et al., 2014). Contudo, recentes indícios, no Hemisfério Sul, apontam para a possibilidade de o parto anual ser mais frequente do que se acreditava anteriormente (Pallin et al., 2018; Riekkola et al., 2018).

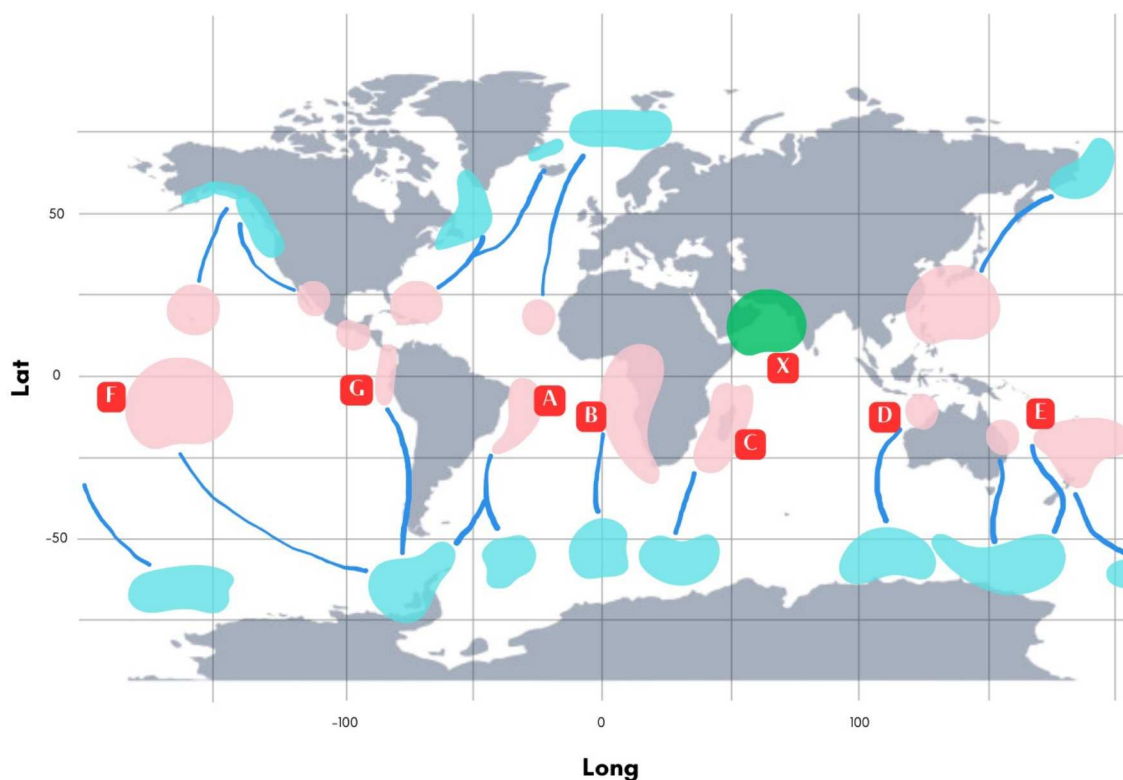
A espécie é encontrada em todos os principais oceanos e, normalmente, se alimentam em águas polares, de alta latitude, durante o verão e o outono, onde cardumes e krill se tornam sazonalmente abundantes, e migram para águas tropicais ou subtropicais, de baixa latitude, durante o inverno e a primavera, para se reproduzirem e parirem seus filhotes (Clapham & Mead, 1999). Atualmente, vem crescendo o número de evidências de alimentação durante a migração, o que pode desempenhar um papel importante nos orçamentos anuais de energia das baleias (Andrews-Goff et al., 2018; Barendse et al., 2010; Danilewicz et al., 2009; Owen et al., 2017). Grande parte das populações de baleias jubarte exibem fidelidade ao local de reprodução natal, ou seja, elas retornam ao local de reprodução onde nasceram; há também forte fidelidade ao local de alimentação herdado da mãe, pois as jubartes aprendem o caminho de migração de sua mãe, durante o primeiro ano de vida (Baker et al., 1990; Baker et al. 2013; Clapham & Mayo, 1987). Na época de reprodução, nos meses de inverno/primavera, as fêmeas atingem o estro e os machos atingem os níveis máximos de testosterona e esperma (Clapham, 2009). O sistema de acasalamento das baleias jubarte é polígino e é amplamente aceito como 'lek flutuante', no qual cada indivíduo realiza comportamentos relacionados ao sexo e seu estágio reprodutivo (Clapham, 1996).

Os machos exibem canções, competem diretamente pelo acesso às fêmeas, se envolvendo em grupos de competição, e acompanham os pares mãe-filhote (Clapham, 1996; Payne & McVay, 1971; Tyack & Whitehead, 1983). As fêmeas, na estação reprodutiva, dependendo de seu estágio reprodutivo, podem percorrer longas distâncias para se expor a um número maior de machos, para a escolha de um parceiro reprodutivo, ou gastar energia com o parto, a lactação e aos cuidados com a prole (Cerchio et al., 2005; Clapham 1996, Clapham, 2000; Herman & Tavolga, 1980; Hoglund et al., 1995; Lockyer, 1981). As fêmeas se reproduzem a cada dois anos; normalmente as mães dão à luz no meio do inverno, geralmente a um único filhote, que é amamentado por até um ano (Chittleborough, 1958, Clapham, 2009).

As baleias jubarte são animais generalistas, seus principais itens alimentares são krill e pequenos cardumes. Como outros mysticetos, as baleias jubarte desenvolveram adaptações morfológicas para se alimentar de presas pequenas e

irregulares. O comportamento de alimentação de investida envolve uma série de manobras locomotoras de alta energia, no qual as baleias engolem grandes volumes de água rica em presas, após uma propulsão horizontal ou vertical de alta velocidade e, em seguida, removem a água através da filtragem de barbatanas (Acevedo-Gutiérrez et al., 2002; Goldbogen et al., 2013).

Figura 2. Ilustração da distribuição das populações de baleias jubarte, com rotas migratórias, principais áreas de alimentação (em azul) e áreas de reprodução (em rosa), com nomes das populações indicados pela Comissão Internacional para a Caça à Baleia (IWC). O estoque X do Mar da Arábia, representado em verde, é a única população de baleia jubarte não migratória.



A organização social das baleias jubarte é descrita como uma sociedade de fusão por fissão, tanto nos locais de reprodução quanto de alimentação (Clapham, 1993). Os grupos de baleias jubarte são fluidos, com exceção de pares mãe-filhote, e duram entre alguns dias ou semanas (Clapham, 1996; Clapham, 2009; Mobley &



Herman, 1985). Normalmente, os indivíduos da espécie são avistados em pequenos grupos, embora grandes agregações se formem durante a alimentação e entre os machos competindo pelas fêmeas nas áreas de reprodução (Clapham, 1996). As jubartes são altamente ativas na superfície, realizando diversos comportamentos, que podem ser interpretados como formas de brincadeira e comunicação e/ou para remover parasitas (Clapham, 2009).

### *1.3.1.2 Baleias jubarte no Brasil*

No Hemisfério Sul, sete populações reprodutoras, geograficamente separadas, são reconhecidas pela Comissão Baleeira Internacional (IWC), denominadas como estoques reprodutores A a G (IWC, 2005). Estas populações estão conectadas a seis áreas de alimentação antárticas distintas, denominadas Áreas “I” a “VI” (Donovan, 1991). A população do ASO corresponde ao estoque reprodutivo A (IWC, 2005) que ocupa a área de reprodução da costa brasileira, entre as latitudes 4°S a 24°S (Andriolo et al., 2010; Zerbini et al., 2006), e alimenta-se nas Ilhas Geórgia do Sul e Sandwich (Engel & Martin, 2009; Zerbini et al., 2006; Zerbini et al., 2011).

A faixa de distribuição da espécie em águas brasileiras vai de Natal, Rio Grande do Norte (5° S), até Cabo Frio, Rio de Janeiro (23° S) (Andriolo et al., 2010), com a principal área de reprodução ocorrendo no Banco dos Abrolhos (Fig. 3), onde cerca de 80% das jubartes são encontradas nesse período (de Castro et al., 2014; Wedekin et al., 2010; Zerbini et al., 2006). No entanto, a população está aumentando (Andriolo et al., 2010; Bortolotto et al., 2016; Pavanato et al., 2018; Zerbini et al., 2011; Zerbini et al., 2019) e outras áreas, utilizadas antes do período baleeiro, ao longo das costas nordeste e norte do Brasil, estão sendo reocupadas (Gonçalves et al., 2018; Ristau et al., 2020; Rossi-Santos et al., 2008; Zerbini et al., 2004).

As populações de baleias jubarte foram fortemente exploradas tanto em sua alimentação como de reprodução (de Moraes et al., 2017). No hemisfério sul, mais de 200.000 baleias foram capturadas (Findlay, 2001). A caça de baleias já havia sido proibida em 1966 pela IWC, porém a caça foi interrompida somente em 1987 no

Brasil (ICMBio, 2018). No início do século XX, as baleias jubarte eram o principal alvo de caça, devido à sua distribuição costeira e ao colapso da população de baleias franca (de Moraes et al., 2017). Contudo, após dois séculos de superexploração, a população brasileira vem demonstrando sinais de recuperação (Andriolo et al., 2010; Thomas et al., 2016). Estimativas recentes indicam um aumento de 26,7% na abundância populacional de baleias jubarte, e o tamanho populacional já atinge 65% do tamanho da população pré-exploração de 25.000 baleias (Bortolotto et al., 2017; Zerbini et al., 2006). Com o aumento da população da espécie na costa brasileira, a baleia jubarte foi retirada da Lista Vermelha Oficial de Espécies, e a população foi rebaixada de Quase Ameaçada (NT) para Menos Preocupante (LC) (ICMBio, 2018). Isso significa que, atualmente, não há ameaça significativa para a sobrevivência das populações de baleias jubarte em escala global.

Figura 3. Mãe de baleia jubarte e seu filhote no banco de Abrolhos, Brasil. Fonte: Instituto Aqualie.



#### 1.4 Biotelemetria

A coleta de dados de movimento pode ser desafiadora, principalmente no caso de animais que habitam áreas remotas ou que cobrem grandes áreas. Contudo, os avanços tecnológicos em biotelemetria estão auxiliando a superar esse problema (Andrews et al., 2019). Dados de biotelemetria são coletados como uma sequência de posições geográficas em um dado intervalo de tempo, produzindo a trajetória (Nathan et al., 2008). Instrumentos de telemetria estão sendo amplamente utilizados em vários ambientes e na ecologia animal para uma variedade de táxons, desde insetos até a grande megafauna (Hays et al., 2016; Kays et al., 2015). Dados sobre a localização dos animais, movimentos, bem como seu ambiente, agora podem ser coletados em alta resolução espacial e temporal usando radiotelemetria, transmissores de arquivamento eletrônico, transmissores via satélite ARGOS e Global Positioning System (Cooke, 2008; Labrousse et al., 2018; Rutz & Hays, 2009).

Na última década, graças aos avanços em sensores, modelos computacionais e infraestruturas de gerenciamento de dados, a tecnologia de biotelemetria progrediu rapidamente, permitindo estudar o comportamento, o uso do espaço, a energia e a fisiologia até mesmo das espécies mais remotas (Cooke et al., 2004; Heylen & Nachtsheim, 2018; Hussey et al., 2015). Os mamíferos marinhos são animais altamente móveis, tendem a cobrir grandes áreas, movem-se em três dimensões espaciais e passam a maior parte de suas vidas debaixo d'água. Portanto, realizar estudos que exploram os aspectos da ecologia animal, como distribuição, comportamento e fisiologia, e que são tradicionalmente estudados com mais precisão por meio de observações e medições diretas, acaba se tornando um desafio para esses animais (Christiansen et al., 2018; Goldbogen et al., 2013).

O desenvolvimento de ferramentas de biotelemetria foi crucial para possibilitar estudos dos movimentos das baleias e o uso do habitat nas partes mais remotas do mundo (Dalla Rosa et al., 2008; Curtice et al., 2015). A vantagem dos transmissores é fornecer dados quase contínuos no tempo e ser independente do observador (Mate et al., 2007). Os transmissores remotos ('tags') são divididos em dois tipos: os registradores de dados que gravam e armazenam dados e precisam ser

recuperados, e transmissores de dados que transmitem dados para uma plataforma remota (Block et al., 2011). Inclusa na categoria de transmissores de dados está a telemetria por satélite, que vem sendo utilizada para identificar padrões de movimento e descrever o comportamento de muitos animais aquáticos, incluindo sirênios, pinípedes e cetáceos (e.g. Castelblanco-Martínez et al., 2015; Cerchio et al., 2016; Dmitrieva et al., 2016). Com base no seu design específico, esses dispositivos têm a capacidade de coletar uma diversidade de dados, incluindo informações ambientais, como temperatura da água e salinidade, dados fisiológicos, como frequência cardíaca e temperatura corporal, e dados comportamentais, tais como profundidade e duração dos mergulhos, aceleração e localização geográfica (Andrews et al., 2019).

A marcação de grandes baleias com transmissores de satélite aumentou consideravelmente nos últimos 20 anos (Andrews et al., 2019), e seu uso tem melhorado muito a compreensão sobre a distribuição, os movimentos sazonais e migração, o comportamento e as características físicas dos habitats desses animais (e.g. Bailey et al., 2010; Dalla Rosa et al., 2008; Gales et al., 2009; Gales et al., 2010; Garrigue et al., 2015; Heide-Jørgensen et al., 2003; Heide-Jørgensen et al., 2006; Kennedy et al., 2014; Mate & Urbán-Ramirez, 2003; Mate et al. 1999; Mate et al. 1997; Mate et al. 2000; Zerbini et al., 2006; Zerbini et al., 2011). À medida que a nova tecnologia de transmissores estava sendo introduzida, novos métodos de fixação de transmissores tiveram que ser desenvolvidos para a marcação de grandes baleias, pois esses animais não podiam ser capturados e possuem uma pele lisa e sem pêlos, o que torna inviável métodos de cola ou epóxi (Szesciorka et al., 2016). Isso levou ao desenvolvimento de anexos nos transmissores, que poderiam ser implantados nos corpos de cetáceos maiores usando balestras modificadas, hastes ou sistema de lançamento por ar comprimido (Watkins & Schevill 1977; Mate et al., 2007).

Uma considerável parcela dos marcadores usados em grandes baleias é invasiva em certo grau, envolvendo, na maioria dos casos, a penetração através da pele, gordura, fáscia e, possivelmente, músculo (Andrews et al., 2019; Robbins et al., 2013). Andrews et al. (2019) classificaram os transmissores invasivos em três tipos: A, B e C. Os transmissores do tipo A (Fig. 4b) são ancorados externamente à pele,

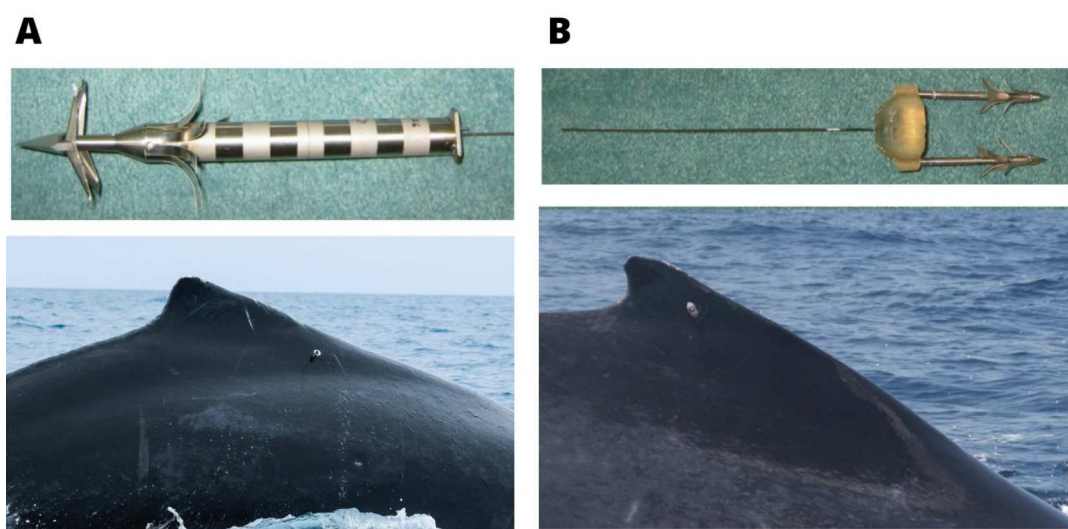
presos por uma ou mais âncoras que perfuram e terminam abaixo da pele. Geralmente, eles possuem hastes sólidas com farpas ou pétalas de retenção e são projetados para terminar no tecido interno da barbatana dorsal ou no tecido dérmico ou hipodérmico ao longo do dorso. Os transmissores do tipo B são aparafusados e incluem componentes eletrônicos externos, bem como uma ou mais âncoras perfurantes. O tipo C (Fig. 4a) refere-se a transmissores nos quais os componentes eletrônicos e de retenção estão integrados em uma única âncora de implantação. Geralmente, essa âncora é uma caixa de metal cilíndrica que contém os elementos eletrônicos e é projetada para ser parcialmente inserida no corpo do animal. A parte superior do transmissor, incluindo a antena e/ou sensores, se projeta acima da pele, enquanto as farpas de retenção (ou pétalas) estão diretamente conectadas ao corpo do transmissor.

O uso dos transmissores implantáveis para rastrear os movimentos de grandes baleias permitiu implantações de longo prazo. No entanto, as transmissões via satélite têm limitações, já que podem enviar apenas pequenas quantidades de dados compactados em cada *uplink*. Esse processo pode ser influenciado pelo número de satélites presentes no momento do envio e pelo tempo que o animal permanece na superfície. Isso ocorre porque os transmissores de satélite exigem exposição da antena ao ar por tempo suficiente para se comunicar com um satélite, visto que as ondas de rádio não conseguem penetrar na água do mar devido à sua opacidade (Mul et al., 2019).

Dessa forma, esta tecnologia fornece uma fração do movimento realizado pelos animais no ambiente, além de incluir erros nas estimativas das posições (Patterson et al., 2008). Modelos espaciais com abordagem Bayesiana têm sido aplicados para estimar posições que sejam mais prováveis, levando em conta a posição anterior e o nível de erro nas estimativas do satélite. Os modelos produzem trajetórias regularmente espaçadas, enquanto extraem parâmetros do movimento observado, como direção, velocidade e ângulo, para inferir o comportamento inerente (Jonsen et al., 2005; Jonsen et al. 2006; Patterson et al., 2008). Além disso, através do modelo de estado espaço (SSSM), desenvolvido por Jonsen et al., (2007), é possível distinguir o movimento entre os modos comportamentais de 'trânsito' (ou seja, deslocamento entre regiões de forrageamento ou migração entre

áreas de reprodução e alimentação) e movimentos de busca de área restrita, que podem caracterizar comportamentos de forrageamento, descanso ou de reprodução.

Figura 4. (A) Transmissor tipo C, modelo MK10. Acima o modelo antes de ser implantado e abaixo implantado em um indivíduo de baleia jubarte. (B) Transmissor tipo A, modelo LIMPET. Acima o modelo antes de ser implantado e abaixo fixado na nadadeira dorsal de uma baleia jubarte. Fonte: Instituto Aqualie.



Apesar de fornecer informações importantes sobre animais de difícil acesso, a marcação apresenta potenciais riscos para os indivíduos marcados. Os transmissores podem alterar a fisiologia e o comportamento do animal, portanto é necessário ter ciência sobre as possíveis preocupações com a saúde e o bem-estar dos animais marcados (Andrews et al., 2019). O desenvolvimento de novos designs de transmissores e o refinamento das informações sobre as marcações são importantes para o uso de técnicas mais apropriadas para um projeto que minimize quaisquer efeitos adversos potenciais nos animais marcados, e para aumentar as chances de sucesso de obtenção de dados cada vez mais acurados, compensando os altos custos da técnica e os desafios da aplicação dos transmissores em campo (Andrews et al., 2019; Harris et al., 1990).

## REFERÊNCIAS

- Acevedo-Gutiérrez, A., Croll, D. A., & Tershy, B. R. (2002). High feeding costs limit dive time in the largest whales. *The Journal of experimental biology*, 205(Pt 12), 1747–1753. Recuperado de <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12042333>
- Alerstam, T., & Lindström, Å. (1990). Optimal Bird Migration: The Relative Importance of Time, Energy, and Safety. In *Bird Migration*. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-74542-3\\_22](https://doi.org/10.1007/978-3-642-74542-3_22)
- Alerstam, Thomas, Hedenström, A., & Åkesson, S. (2003). Long-distance migration: Evolution and determinants. *Oikos*. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12559.x>
- Alexander, R. M. (1998). When Is Migration Worthwhile for Animals That Walk, Swim or Fly? *Journal of Avian Biology*. <https://doi.org/10.2307/3677157>
- Altizer, S., Bartel, R., & Han, B. A. (2011). Animal migration and infectious disease risk. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.1194694>
- Andrews-Goff, V., Bestley, S., Gales, N. J., Laverick, S. M., Paton, D., Polanowski, A. M., ... Double, M. C. (2018). Humpback whale migrations to Antarctic summer foraging grounds through the southwest Pacific Ocean. *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-30748-4>
- Andrews, R., Baird, R., Calambokidis, J., Goertz, C. E., Gulland, F. M., Heide-Jorgensen, M.-P., ... Zerbini, A. (2019). *Best practice guidelines for cetacean tagging*. 27–66.
- Andriolo, A., Kinas, P. G., Engel, M. H., Martins, C. C. A., & Rufino, A. M. (2010a). Humpback whales within the Brazilian breeding ground: Distribution and population size estimate. *Endangered Species Research*, 11(3), 233–243. <https://doi.org/10.3354/esr00282>
- Andriolo, A., Kinas, P. G., Engel, M. H., Martins, C. C. A., & Rufino, A. M. (2010b). Humpback whales within the Brazilian breeding ground: Distribution and population size estimate. *Endangered Species Research*, 11(3), 233–243. <https://doi.org/10.3354/esr00282>
- Avgar, T., Street, G., & Fryxell, J. M. (2014). On the adaptive benefits of mammal migration. *Canadian Journal of Zoology*. <https://doi.org/10.1139/cjz-2013-0076>
- Bailey, H., Mate, B. R., Palacios, D. M., Irvine, L., Bograd, S. J., & Costa, D. P. (2010). Behavioural estimation of blue whale movements in the Northeast Pacific from state-space model analysis of satellite tracks. *Endangered Species Research*. <https://doi.org/10.3354/esr00239>

- Baird, S. F. (1866). The distribution and migrations of North American birds. *American Journal of Science*. <https://doi.org/10.2475/ajs.s2-41.123.337>
- Baker, C. S., Palumbi, S. R., Lambertsen, R. H., Weinrich, M. T., Calambokidis, J., & O'Brien, S. J. (1990). Influence of seasonal migration on geographic distribution of mitochondrial DNA haplotypes in humpback whales. *Nature*. <https://doi.org/10.1038/344238a0>
- Baker, C. Scott, & Herman, L. M. (1981). Migration and local movement of humpback whales ( *Megaptera novaeangliae* ) through Hawaiian waters . *Canadian Journal of Zoology*. <https://doi.org/10.1139/z81-067>
- Baker, C. Scott, Steel, D., Calambokidis, J., Falcone, E., González-Peral, U., Barlow, J., ... Yamaguchi, M. (2013). Strong maternal fidelity and natal philopatry shape genetic structure in North Pacific humpback whales. *Marine Ecology Progress Series*. <https://doi.org/10.3354/meps10508>
- Bannister, J. L. (2009). Baleen whales (Mysticetes). In *Encyclopedia of Marine Mammals*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00024-9>
- Barendse, J., Best, P. B., Thornton, M., Pomilla, C., Carvalho, I., & Rosenbaum, H. C. (2010). Migration redefined? seasonality, movements and group composition of humpback whales *Megaptera novaeangliae* off the west coast of South Africa. *African Journal of Marine Science*, 32(1), 1–22. <https://doi.org/10.2989/18142321003714203>
- Berta, A., Sumich, J. L., & Kovacs, K. M. (2015). Marine Mammals: Evolutionary Biology: Third Edition. In *Marine Mammals: Evolutionary Biology: Third Edition*. <https://doi.org/10.1016/C2011-0-07338-6>
- Blem, C. R. (1980). The Energetics of Migration. In *Animal Migration, Orientation and Navigation*. <https://doi.org/10.1016/b978-0-08-091833-4.50008-0>
- Block, B. A., Jonsen, I. D., Jorgensen, S. J., Winship, A. J., Shaffer, S. A., Bograd, S. J., ... Costa, D. P. (2011). Tracking apex marine predator movements in a dynamic ocean. *Nature*, 475(7354), 86–90. <https://doi.org/10.1038/nature10082>
- Bonnet, X., Lourdais, O., Shine, R., & Naulleau, G. (2002). Reproduction in a typical capital breeder: Costs, currencies, and complications in the aspik viper. *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2124:RIATCB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2124:RIATCB]2.0.CO;2)
- Bortolotto, G. A., Danilewicz, D., Andriolo, A., Secchi, E. R., & Zerbini, A. N. (2016). Whale, whale, everywhere: Increasing abundance of western South Atlantic humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in their wintering grounds. *PLoS ONE*, 11(10), 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0164596>



- Bortolotto, G. A., Danilewicz, D., Hammond, P. S., Thomas, L., & Zerbini, A. N. (2017). Whale distribution in a breeding area: Spatial models of habitat use and abundance of western South Atlantic humpback whales. *Marine Ecology Progress Series*, 585(December), 213–227. <https://doi.org/10.3354/meps12393>
- Boyle, W. A., & Conway, C. J. (2007). Why migrate? A test of the evolutionary precursor hypothesis. *American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/511335>
- Braithwaite, J. E., Meeuwig, J. J., & Hipsey, M. R. (2015). Optimal migration energetics of humpback whales and the implications of disturbance. *Conservation Physiology*. <https://doi.org/10.1093/conphys/cov001>
- Brodie, P. . F. . (1975). Cetacean Energetics , an Overview of Intraspecific Size Variation. *Society, Ecological*, 56, 152–161.
- Cartwright, R., Gillespie, B., LaBonte, K., Mangold, T., Venema, A., Eden, K., & Sullivan, M. (2012). Between a rock and a hard place: Habitat selection in female-calf humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) pairs on the hawaiian breeding grounds. *PLoS ONE*, 7(5). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038004>
- Castelblanco-Martínez, D. N., Morales-Vela, B., Slone, D. H., Padilla-Saldívar, J. A., Reid, J. P., & Hernández-Arana, H. A. (2015). Inferring spatial and temporal behavioral patterns of free-ranging manatees using saltwater sensors of telemetry tags. *Mammalian Biology*. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2014.07.003>
- Cerchio, S., Jacobsen, J. K., Cholewiak, D. M., Falcone, E. A., & Merriwether, D. A. (2005). Paternity in humpback whales, *Megaptera novaeangliae*: Assessing polygyny and skew in male reproductive success. *Animal Behaviour*, 70(2), 267–277. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.10.028>
- Cerchio, S., Trudelle, L., Zerbini, A. N., Charrassin, J. B., Geyer, Y., Mayer, F. X., ... Rosenbaum, H. C. (2016). Satellite telemetry of humpback whales off Madagascar reveals insights on breeding behavior and long-range movements within the southwest Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 562, 193–209. <https://doi.org/10.3354/meps11951>
- Chittleborough R.G. (1965). Dynamics of two populations of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae* (Borowski). *Marine and Freshwater Research*, 16, 33–128.
- Chittleborough, R. (1958). *Megaptera nodosa* (Bonnaterre). *Marine and Freshwater Research*, 9(1), 1. <https://doi.org/10.1071/MF9580001>

- Chittleborough, R. G. (1957). The breeding cycle of the female humpback whale, *Megaptera nodosa* (bonnaterre). *Marine and Freshwater Research*.  
<https://doi.org/10.1071/MF9580001>
- Christiansen, F., Dujon, A. M., Sprogis, K. R., Arnould, J. P. Y., & Bejder, L. (2016). Noninvasive unmanned aerial vehicle provides estimates of the energetic cost of reproduction in humpback whales. *Ecosphere*. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1468>
- Christiansen, F., Vivier, F., Charlton, C., Ward, R., Amerson, A., Burnell, S., & Bejder, L. (2018). Maternal body size and condition determine calf growth rates in southern right whales. *Marine Ecology Progress Series*. <https://doi.org/10.3354/meps12522>
- Clapham, P. J. (1993). Seasonal occurrence and annual return of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, in the southern Gulf of Maine. *Canadian Journal of Zoology*, 71(2), 440–443. <https://doi.org/10.1139/z93-063>
- Clapham, P. J., & Mayo, C. A. (1987). Reproduction and recruitment of individually identified humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, observed in Massachusetts Bay, 1979-1985. *Canadian Journal of Zoology*, 65(12), 2853–2863. <https://doi.org/10.1139/z87-434>
- Clapham, Phillip J. (1996). The social and reproductive biology of Humpback Whales: An ecological perspective. *Mammal Review*, 26(1), 27–49.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1996.tb00145.x>
- Clapham, Phillip J. (2000). The Humpback Whale: Seasonal feeding and breeding in a baleen whale. In *Cetacean societies: field studies of dolphins and whales*.
- Clapham, Phillip J. (2001). Why do baleen whales migrate? A response to Corkeron and Connor. *Marine Mammal Science*. <https://doi.org/10.1038/145259b0>
- Clapham, Phillip J. (2009). Humpback whale: *Megaptera novaeangliae*. In *Encyclopedia of Marine Mammals*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00135-8>
- Clapham, Phillip J., & Baker, C. S. (2009). Whaling, Modern. In *Encyclopedia of Marine Mammals*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00283-2>
- Clapham, Phillip J., & Mead, J. G. (1999). *Megaptera novaeangliae*. *Mammalian Species*. <https://doi.org/10.2307/3504352>
- Cooke, S. J. (2008). Biotelemetry and biologging in endangered species research and animal conservation: Relevance to regional, national, and IUCN Red List threat assessments. *Endangered Species Research*.  
<https://doi.org/10.3354/esr00063>

- Cooke, S. J., Hinch, S. G., Wikelski, M., Andrews, R. D., Kuchel, L. J., Wolcott, T. G., & Butler, P. J. (2004). Biotelemetry: A mechanistic approach to ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(6), 334–343.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.003>
- Corkeron, P. J., & Connor, R. C. (1999). Why do baleen whales migrate? *Marine Mammal Science*, 15(4), 1228-1245.
- Corkeron, P. J., & Connor, R. C. (1999). Why do baleen whales migrate? *Marine Mammal Science*. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1999.tb00887.x>
- Costa, D.P. (2009). Energetics. In: Perrin, W.F., Thewissen, J.G.M., Würsig, B., Encyclopedia of Marine Mammals. Academic Press, San Diego, 2, 791–796.
- Cote, J., Bocedi, G., Debeffe, L., Chudzińska, M. E., Weigang, H. C., Dytham, C., ... Hewison, A. J. M. (2017). Behavioural synchronization of large-scale animal movements – disperse alone, but migrate together? *Biological Reviews*.  
<https://doi.org/10.1111/brv.12279>
- Craig, A. S., & Herman, L. M. (2000). Habitat preferences of female humpback whales *Megaptera novaeangliae* in the Hawaiian Islands are associated with reproductive status. *Marine Ecology Progress Series*, 193(February), 209–216.  
<https://doi.org/10.3354/meps193209>
- Craig, A. S., Herman, L. M., Gabriele, C. M., & Pack, A. A. (2003). Migratory timing of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the central north Pacific varies with age, sex and reproductive status. *Behaviour*, 140(8–9), 981–1001.  
<https://doi.org/10.1163/156853903322589605>
- Craig, A. S., Herman, L. M., Pack, A. A., & Waterman, J. O. (2014). Habitat segregation by female humpback whales in Hawaiian waters: Avoidance of males? *Behaviour*, 151(5), 613–631. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003151>
- Curtice, C., Johnston, D. W., Ducklow, H., Gales, N., Halpin, P. N., & Friedlaender, A. S. (2015). Modeling the spatial and temporal dynamics of foraging movements of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the Western Antarctic Peninsula. *Movement Ecology*, 3(1), 1–9. <https://doi.org/10.1186/s40462-015-0041-x>
- Dalla Rosa, L., Secchi, E. R., Maia, Y. G., Zerbini, A. N., & Heide-Jørgensen, M. P. (2008). Movements of satellite-monitored humpback whales on their feeding ground along the Antarctic Peninsula. *Polar Biology*, 31(7), 771–781.  
<https://doi.org/10.1007/s00300-008-0415-2>

- Danilewicz, D., Tavares, M., Moreno, I. B., Ott, P. H., & Trigo, C. C. (2009). Evidence of feeding by the humpback whale ( *Megaptera novaeangliae*) in mid-latitude waters of the western South Atlantic. *Marine Biodiversity Records*, 2, 1997–2000. <https://doi.org/10.1017/s1755267209000943>
- Dawbin, W. H. (2021). 9. The Seasonal Migratory Cycle of Humpback Whales. In *Whales, Dolphins, and Porpoises*. <https://doi.org/10.1525/9780520321373-011>
- de Castro, F. R., Mamede, N., Danilewicz, D., Geyer, Y., Pizzorno, J. L. A., Zerbini, A. N., & Andriolo, A. (2014). Are marine protected areas and priority areas for conservation representative of humpback whale breeding habitats in the western South Atlantic? *Biological Conservation*, 179, 106–114. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.09.013>
- de Morais, I. O. B., Danilewicz, D., Zerbini, A. N., Edmundson, W., Hart, I. B., & Bortolotto, G. A. (2017). From the southern right whale hunting decline to the humpback whaling expansion: a review of whale catch records in the tropical western South Atlantic Ocean. *Mammal Review*, 47(1), 11–23. <https://doi.org/10.1111/mam.12073>
- Dingle, H. (1996). *Migration: the biology of life on the move* Oxford University Press.
- Dingle, H. (2014, julho 17). *Migration: The Biology of Life on the Move*. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199640386.001.0001>
- Dingle, H., & Drake, V. A. (2007). What Is Migration? *BioScience*, 57(2), 113–121. <https://doi.org/10.1641/b570206>
- Dmitrieva, L., Jüssi, M., Jüssi, I., Kasymbekov, Y., Verevkin, M., Baimukanov, M., ... Goodman, S. J. (2016). Individual variation in seasonal movements and foraging strategies of a land-locked, ice-breeding pinniped. *Marine Ecology Progress Series*. <https://doi.org/10.3354/meps11804>
- Donovan, G. P. (1991). A review of IWC stock boundaries. *Report - International Whaling Commission, Special Issue*.
- Engel, M. H., & Martin, A. R. (2009). Feeding grounds of the western South Atlantic humpback whale population. *Marine Mammal Science*, 25(4), 964–969. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2009.00301.x>
- Evans, P. G. H. (1987). *The natural history of whales and dolphins*. London, UK: Christopher Helm.
- Festa-Bianchet, M. (1998). Condition-dependent reproductive success in bighorn ewes. *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.1998.00023.x>

- Findlay, K. P. (2001). A review of humpback whale catches by modern whaling operations in the Southern Hemisphere. *Memoirs of the Queensland Museum*.
- Flaxman, S. M., Lou, Y., & Meyer, F. G. (2011). Evolutionary ecology of movement by predators and prey. *Theoretical Ecology*. <https://doi.org/10.1007/s12080-011-0120-6>
- Ford, J. K. B., & Reeves, R. R. (2008). Fight or flight: Antipredator strategies of baleen whales. *Mammal Review*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2008.00118.x>
- Fryxell, J. M., Greever, J., & Sinclair, A. R. E. (1988). Why are migratory ungulates so abundant? *American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/284822>
- Furey, N. B., Armstrong, J. B., Beauchamp, D. A., & Hinch, S. G. (2018). Migratory coupling between predators and prey. *Nature Ecology & Evolution*, 2(12), 1846–1853. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0711-3>
- Gabriele, C. M., Straley, J. M., & Neilson, J. L. (2007). Age at first calving of female humpback whales in southeastern Alaska. *Marine Mammal Science*. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2006.00100.x>
- Gales, N, Double, M., Robinson, S., Jenner, C., Jenner, M., King, E., ... Raymond, B. (2009). *Satellite tracking of southbound East Australian humpback whales (Megaptera novaeangliae): challenging the feast or famine model for migrating whales. Document SC/61/SH17 submitted to the 61st Scientific Committee of the International Whaling Commission.*
- Gales, Nick, Double, M. C., Robinson, S., Jenner, C., Jenner, M., Gedamke, J., ... Paton, D. (2010). *Satellite tracking of Australian humpback (Megaptera novaeangliae ) and pygmy blue whales (Balaenoptera musculus brevicauda). Paper SC/62/SH21 submitted to the Scientific Committee of the International Whaling Commission, 1–9.*
- Garrigue, C., Clapham, P. J., Geyer, Y., Kennedy, A. S., & Zerbini, A. N. (2015). Satellite tracking reveals novel migratory patterns and the importance of seamounts for endangered south pacific humpback whales. *Royal Society Open Science*, 2(11). <https://doi.org/10.1098/rsos.150489>
- Gaskin, D.E. (1982). The ecology of whales and dolphins. Heinemann Educational Books Ltd., London, UK, 1–29.
- Geisler, J. H., & Uhen, M. D. (2005). Phylogenetic relationships of extinct cetartiodactyls: Results of simultaneous analyses of molecular, morphological, and stratigraphic data. *Journal of Mammalian Evolution*. <https://doi.org/10.1007/s10914-005-4963-8>

- Goldbogen, J. A., Cade, D. E., Wisniewska, D. M., Potvin, J., Segre, P. S., Savoca, M. S., ... Pyenson, N. D. (2019). Why whales are big but not bigger: Physiological drivers and ecological limits in the age of ocean giants. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.aax9044>
- Goldbogen, Jeremy A., Friedlaender, A. S., Calambokidis, J., McKenna, M. F., Simon, M., & Nowacek, D. P. (2013). Integrative approaches to the study of baleen whale diving behavior, feeding performance, and foraging ecology. *BioScience*. <https://doi.org/10.1525/bio.2013.63.2.5>
- Gonçalves, M. I. C., De Sousa-Lima, R. S., Teixeira, N. N., Morete, M. E., De Carvalho, G. H., Ferreira, H. M., & Baumgarten, J. E. (2018). Low latitude habitat use patterns of a recovering population of humpback whales. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 98(5), 1087–1096. <https://doi.org/10.1017/S0025315418000255>
- Hays, G. C., & Scott, R. (2013). Global patterns for upper ceilings on migration distance in sea turtles and comparisons with fish, birds and mammals. *Functional Ecology*, 27(3), 748-756.
- Hays, G. C., Ferreira, L. C., Sequeira, A. M. M., Meekan, M. G., Duarte, C. M., Bailey, H., ... Thums, M. (2016). Key Questions in Marine Megafauna Movement Ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 31(6), 463–475. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.015>
- Hedenström, A., & Ålerstam, T. (1997). Optimum fuel loads in migratory birds: Distinguishing between time and energy minimization. *Journal of Theoretical Biology*. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1997.0505>
- Heide-Jørgensen, M. P., Laidre, K. L., Jensen, M. V., Dueck, L., & Postma, L. D. (2006). Dissolving stock discreteness with satellite tracking: Bowhead whales in Baffin Bay. *Marine Mammal Science*. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2006.00004.x>
- Herman, L. M., & Tavolga, W. N. (1980). The communication systems of cetaceans. *Cetacean behavior: mechanisms and functions*.
- Heylen, B. C., & Nachtsheim, D. A. (2018). Bio-telemetry as an Essential Tool in Movement Ecology and Marine Conservation. In *YOUMARES 8 – Oceans Across Boundaries: Learning from each other*. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-93284-2\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-319-93284-2_7)
- Höglund, J., Alatalo, R. V., Gibson, R. M., & Lundberg, A. (1995). Mate-choice copying in black grouse. *Animal Behaviour*, 49(6), 1627–1633. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)90085-3](https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)90085-3)

- Holden, C. (2006). Migration and Dispersal. Inching toward movement ecology. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.313.5788.779>
- Hucke-Gaete, R., Osman, L. P., Moreno, C. A., Findlay, K. P., & Ljungblad, D. K. (2004). Discovery of a blue whale feeding and nursing ground in southern Chile. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0132>
- Hussey, N. E., Kessel, S. T., Aarestrup, K., Cooke, S. J., Cowley, P. D., Fisk, A. T., ... Whoriskey, F. G. (2015). Aquatic animal telemetry: A panoramic window into the underwater world. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.1255642>
- ICMBio. (2018). *Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção*.
- Jones, F. R. H. (1968). *Fish migration*. London, UK: Edward Arnold.
- Jonsen, I. D., Flemming, J. M., & Myers, R. A. (2005). Robust state-space modeling of animal movement data. *Ecology*, *86*(11), 2874–2880. <https://doi.org/10.1890/04-1852>
- Jonsen, I. D., Myers, R. A., & James, M. C. (2006). Robust hierarchical state-space models reveal diel variation in travel rates of migrating leatherback turtles. *Journal of Animal Ecology*, *75*(5), 1046–1057. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01129.x>
- Jonsen, I. D., Myers, R. A., & James, M. C. (2007). Identifying leatherback turtle foraging behaviour from satellite telemetry using a switching state-space model. *Marine Ecology Progress Series*, *337*(2004), 255–264. <https://doi.org/10.3354/meps337255>
- Jönsson, K. I., & Jonsson, K. I. (1997). Capital and Income Breeding as Alternative Tactics of Resource Use in Reproduction. *Oikos*, *78*(1), 57. <https://doi.org/10.2307/3545800>
- Karasov, W. H. (1992). Daily energy expenditure and the cost of activity in mammals. *Integrative and Comparative Biology*. <https://doi.org/10.1093/icb/32.2.238>
- Kays, R., Crofoot, M. C., Jetz, W., & Wikelski, M. (2015). Terrestrial animal tracking as an eye on life and planet. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.aaa2478>
- Kennedy, A. S., Zerbini, A. N., Vásquez, O. V., Gandilhon, N., Clapham, P. J., & Adam, O. (2014). Local and migratory movements of humpback whales Atlantic Ocean. *NRC Research Press*, *18*(October 2013), 9–18.
- Kooijman, S. (2010). Dynamic Energy Budget Theory for Metabolic Organization. *Zhurnal Eksperimental'noi i Teoreticheskoi Fiziki*.

- Lavigne, D. M., Innes, S., Worthy, G. A. J., & Edwards, E. F. (1990). Lower critical temperatures of blue whales, *Balaenoptera musculus*. *Journal of Theoretical Biology*. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(05\)80323-6](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(05)80323-6)
- Lockyer, C. (1981). Growth and energy budgets of large baleen whales from the Southern Hemisphere. *Mammals in the seas, vol. 3, (FAO Fisheries Series no. 5)*, (October), 379–487.
- Lockyer, C. (1987). Evaluation of the role of fat reserves in relation to the ecology of North Atlantic fin and sei whales. In A. C. Huntley, D. P. Costa, G. A. J. Worthy & M. A. Castellini (Eds) *Approaches to marine mammal energetics*. Lawrence, KS: Society for Marine Mammalogy, 1, 183–203.
- Lockyer, C., & Brown, S. G. (1981). The migration of whales. In D. J. Aidley (ed.) *Animal migration*. New York, NY: Cambridge University Press, 13, 105–137.
- Lockyer, Christina. (2007). All creatures great and smaller: A study in cetacean life history energetics. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. <https://doi.org/10.1017/S0025315407054720>
- Lydersen, C., Vacquié-Garcia, J., Heide-Jørgensen, M. P., Øien, N., Guinet, C., & Kovacs, K. M. (2020). Autumn movements of fin whales (*Balaenoptera physalus*) from Svalbard, Norway, revealed by satellite tracking. *Scientific Reports*, 10(1), 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-73996-z>
- Mate, B., & Urban-Ramirez, J. (2003). A note on the route and speed of a gray whale on its northern migration from Mexico to central ... *Journal of Cetacean Research and Management*, 5(2), 27–29. Recuperado de [http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?db=pubmed&cmd=Retrieve&dopt=AbstractPlus&list\\_uids=11808355133599970539%5Cnhttp://www.iwcoffice.co.uk/\\_documents/sci\\_com/SC58docs/SC-58-Info11.pdf](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?db=pubmed&cmd=Retrieve&dopt=AbstractPlus&list_uids=11808355133599970539%5Cnhttp://www.iwcoffice.co.uk/_documents/sci_com/SC58docs/SC-58-Info11.pdf)
- Mate, B. R., Lagerquist, B. A., & Calambokidis, J. (1999). Movements of North Pacific blue whales during the feeding season off southern California and their southern fall migration. *Marine Mammal Science*, 15(4), 1246–1257. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1999.tb00888.x>
- Mate, Bruce, Mesecar, R., & Lagerquist, B. (2007). The evolution of satellite-monitored radio tags for large whales: One laboratory's experience. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 54(3–4), 224–247. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.11.021>



- McGuire, L. P., & Fraser, E. E. (2014). Taxonomic diversity in the biology of migration1. *Canadian Journal of Zoology*. <https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0103>
- Mobley, J. R., & Herman, L. M. (1985). Transience of social affiliations among humpback whales ( *Megaptera novaeangliae*) on the Hawaiian wintering grounds. *Canadian Journal of Zoology*, 63(4), 762–772. <https://doi.org/10.1139/z85-111>
- Montgelard, C., Catzeflis, F. M., & Douzery, E. (1997). Phylogenetic relationships of Artiodactyls and Cetaceans as deduced from the comparison of cytochrome b and 12S rRNA mitochondrial sequences. *Molecular Biology and Evolution*. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a025792>
- Mul, E., Blanchet, M. A., Biuw, M., & Rikardsen, A. (2019). Implications of tag positioning and performance on the analysis of cetacean movement. *Animal Biotelemetry*, 7(1), 1–13. <https://doi.org/10.1186/s40317-019-0173-7>
- Nathan, R., Getz, W. M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D., & Smouse, P. E. (2008). A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(49), 19052–19059. <https://doi.org/10.1073/pnas.0800375105>
- Nebel, S. (2010). Animal migration. *Nature Education Knowledge*, 3, 10-77
- Norris K. (1967). Some observations on the migration and orientation of marine mammals. In *Animal orientation and navigation*, edited by Storm RM. Oregon State University Press, Corvallis, OR,101–125.
- Nussbaum, M. C. (1979). Aristotle's De Motu Animalium. In *Aristotle's De Motu Animalium*. <https://doi.org/10.1515/9780691219486>
- Owen, K., Kavanagh, A. S., Warren, J. D., Noad, M. J., Donnelly, D., Goldizen, A. W., ... Owen, K. (2017). Potential energy gain by whales outside of the Antarctic : prey preferences and consumption rates of migrating humpback whales ( *Megaptera novaeangliae* ). *Polar Biology*, 40(2), 277–289. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-1951-9>
- Pallin, L. J., Baker, C. S., Steel, D., Kellar, N. M., Robbins, J., Johnston, D. W., ... Friedlaender, A. S. (2018). High pregnancy rates in humpback whales ( *Megaptera novaeangliae*) around the western antarctic peninsula, evidence of a rapidly growing population. *Royal Society Open Science*, 5(5). <https://doi.org/10.1098/rsos.180017>

- Palsbøll, P. J., Allen, J., Bérubé, M., Clapham, P. J., Feddersen, T. P., Hammond, P. S., ... Øien, N. (1997). Genetic tagging of humpback whales. *Nature*, 388, 767–769. <https://doi.org/10.1038/42005>
- Parsons E.C., Bauer A., McCafferty D., Simmonds M.P., Wright A.J. (2013). Threats to cetaceans. *In* An introduction to marine mammal biology and conservation. Jones Bartlett Learning, Burlington, MA, 231–247.
- Patterson, T. A., Thomas, L., Wilcox, C., Ovaskainen, O., & Matthiopoulos, J. (2008). State-space models of individual animal movement. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(2), 87–94. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.10.009>
- Pavanato, H. J., Mayer, F. P., Wedekin, L. L., Engel, M. H., & Kinas, P. G. (2018). Prediction of humpback whale group densities along the Brazilian coast using spatial autoregressive models. *Marine Mammal Science*, 34(3), 734–754. <https://doi.org/10.1111/mms.12492>
- Payne, R. S., & McVay, S. (1971). Songs of Humpback Whales. *Science*, 173(3997).
- Piersma, T., & Jukema, J. (1990). Budgeting the flight of a long-distance migrant: changes in nutrient reserve levels of bar-tailed godwits at successive spring staging sites. *Ardea*. <https://doi.org/10.5253/arde.v78.p315>
- Pitman, R. L., Deecke, V. B., Gabriele, C. M., Srinivasan, M., Black, N., Denkinger, J., ... Ternullo, R. (2017). Humpback whales interfering when mammal-eating killer whales attack other species: Mobbing behavior and interspecific altruism? *Marine Mammal Science*. <https://doi.org/10.1111/mms.12343>
- Plot, V., Jenkins, T., Robin, J. P., Fossette, R. S., & Georges, J. Y. (2013). Leatherback turtles are capital breeders: Morphometric and physiological evidence from longitudinal monitoring. *Physiological and Biochemical Zoology*. <https://doi.org/10.1086/671127>
- Prothero, D. R., Domning, D., Fordyce, R. E., Foss, S., Janis, C., Lucas, S., ... Uhen, M. (2022). On the Unnecessary and Misleading Taxon “Cetartiodactyla”. *Journal of Mammalian Evolution*. <https://doi.org/10.1007/s10914-021-09572-7>
- Rankin, R. W., Maldini, D., & Kaufman, G. (2014). Bayesian estimate of Australian humpback whale calving interval under sparse resighting rates: 1987-2009. *Journal of Cetacean Research and Management*. <https://doi.org/10.47536/jcrm.v13i2.542>
- Rasmussen, K., Palacios, D. M., Calambokidis, J., Saborío, M. T., Dalla Rosa, L., Secchi, E. R., ... Stone, G. S. (2007). Southern Hemisphere humpback whales wintering off Central America: Insights from water temperature into the longest

- mammalian migration. *Biology Letters*, 3(3), 302–305.  
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0067>
- Riekkola, L., Zerbini, A. N., Andrews, O., Andrews-Goff, V., Baker, C. S., Chandler, D., ... Constantine, R. (2018). Application of a multi-disciplinary approach to reveal population structure and Southern Ocean feeding grounds of humpback whales. *Ecological Indicators*, 89(December 2017), 455–465.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.02.030>
- Ristau, N. G., Martins, C. C. A., Luvizotto-Santos, R., Balensiefer, D., Sousa, G., Marmontel, M., & Farias, I. P. (2020). Sharing the space: Review of humpback whale occurrence in the Amazonian Equatorial Coast. *Global Ecology and Conservation*. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00854>
- Rizzo, L. Y., & Schulte, D. (2009). A review of humpback whales' migration patterns worldwide and their consequences to gene flow. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. <https://doi.org/10.1017/S0025315409000332>
- Robbins, J., Rosa, L. D., Allen, J. M., Mattila, D. K., Secchi, E. R., Friedlaender, A. S., ... Steel, D. (2011). Return movement of a humpback whale between the Antarctic Peninsula and American Samoa: A seasonal migration record. *Endangered Species Research*, 13(2), 117–121.  
<https://doi.org/10.3354/esr00328>
- Robbins, J., Zerbini, A. N., Gales, N., Gulland, F., Double, M. C., Andrews-Goff, V., ... Tackaberry, J. (2013). Satellite tag effectiveness and impacts on large whales: preliminary results of a case study with Gulf of Maine humpback whales. *Report to the Scientific Committee of the International Whaling Commission*, SC/65a/SH0(Onr 2009), 1–10.
- Rossi-Santos, M. R., Neto, E. S., Baracho, C. G., Cipolotti, S. R., Marcovaldi, E., & Engel, M. H. (2008). Occurrence and distribution of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) on the north coast of the State of Bahia, Brazil, 2000-2006. *ICES Journal of Marine Science*, 65(4), 667–673.  
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn034>
- Rutz, C., & Hays, G. C. (2009). New frontiers in biologging science. *Biology Letters*, 5(3), 289–292. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0089>
- Harris, S., Cresswell, W. J., Forde, P. G., Trehwella, W. J., Woollard, T., & Wray, S. (1990). Home-range analysis using radio-tracking data—a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal review*, 20(2-3), 97-123.

- Schmidt-Nielsen, K. (1972). Locomotion: Energy cost of swimming, flying, and running. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.177.4045.222>
- Shaw, A. K., & Couzin, I. D. (2013). Migration or residency? the evolution of movement behavior and information usage in seasonal environments. *American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/668600>
- Spaulding, M., O'Leary, M. A., & Gatesy, J. (2009). Relationships of Cetacea (Artiodactyla) among mammals: Increased taxon sampling alters interpretations of key fossils and character evolution. *PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0007062>
- Spiegel, O., Leu, S. T., Bull, C. M., & Sih, A. (2017). What's your move? Movement as a link between personality and spatial dynamics in animal populations. *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/ele.12708>
- Stearns S.C. (1992) The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford.
- Stephens, P. A., Boyd, I. L., Mcnamara, J. M., & Houston, A. I. (2009). Capital breeding and income breeding: Their meaning, measurement, and worth. *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/08-1369.1>
- Stern, S. J., & Friedlaender, A. (2018). Migration and movement. In B. Würsig, J. G. M. Thewissen & K. M. Kovacs (Eds.), *Encyclopedia of marine mammals*, London, UK: Academic Press, 3, 602-606.
- Swartz, Steven L. (2018). "Gray Whale". *Encyclopedia of Marine Mammals*, 422–428. doi:10.1016/B978-0-12-804327-1.00140-0. ISBN9780128043271.
- Szesciorka, A. R., Calambokidis, J., & Harvey, J. T. (2016). Testing tag attachments to increase the attachment duration of archival tags on baleen whales. *Animal Biotelemetry*, 4(1). <https://doi.org/10.1186/s40317-016-0110-y>
- Taber, S., & Thomas, P. (1982). Calf development and mother-calf spatial relationships in Southern right whales. *Animal Behaviour*. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(82\)80197-8](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(82)80197-8)
- Taylor, B. L., Chivers, S. J., Larese, J., & Perrin, W. F. (2007). Generation length and percent mature estimates for IUCN assessments of cetaceans. *Administrative Report LJ-07-01 National Marine Fisheries*.
- Taylor, L. R., & Baker, R. R. (1980). The Evolutionary Ecology of Animal Migration. *The Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.2307/4296>
- Taylor, L. R., & Taylor, R. A. J. (1977). Aggregation, migration and population mechanics. *Nature*. <https://doi.org/10.1038/265415a0>

- Thomas, P. O., Reeves, R. R., & Brownell, R. L. (2016). Status of the world's baleen whales. *Marine Mammal Science*. <https://doi.org/10.1111/mms.12281>
- Tyack, P., & Whitehead, H. (1983). Male Competition in Large Groups of Wintering Humpback Whales. *Behaviour*, 83(1–2), 132–154.  
<https://doi.org/10.1163/156853982X00067>
- Watkins, W. A., & Schevill, W. E. (1977). Spatial distribution of *Physeter catodon* (sperm whales) underwater. *Deep-Sea Research*. [https://doi.org/10.1016/0146-6291\(77\)90509-4](https://doi.org/10.1016/0146-6291(77)90509-4)
- Wedekin, L. L., Neves, M. C., Marcondes, M. C. C., Baracho, C., Rossi-Santos, M. R., Engel, M. H., & Simões-Lopes, P. C. (2010). Site fidelity and movements of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) on the Brazilian breeding ground, southwestern Atlantic. *Marine Mammal Science*, 26(4), 787–802.  
<https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2010.00387.x>
- Werth, A. J. (2000). Feeding in marine mammals. In K. Schwenk (Ed.), *Feeding: form, function and evolution in tetrapod vertebrates*. San Diego, CA: Academic Press, 475-514.
- Whitehead, H., & Moore, M. J. (1982). Distribution and movements of West Indian humpback whales in winter. *Canadian Journal of Zoology*, 60(9), 2203–2211.
- Williams, C. B. (1917). VI. Some Notes on Butterfly Migrations in British Guiana. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1917.tb01406.x>
- Zerbini, A N, Andriolo, A., Heide-Jørgensen, M. P., Moreira, S., Pizzorno, J. L., Maia, Y. G., ... DeMaster, D. P. (2011). Migration and summer destinations of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the western South Atlantic Ocean Migration and summer destinations of humpback whales ( *Megaptera novaeangliae* ) in the western South Atlantic Ocean. *Journal of Cetacean Research and Management*, 3(Special issue), 113–118.
- Zerbini, A., Andriolo, A., da Mata, J., Simões, P., Siciliano, S., Pizzorno, J., ... VanBlaricom, G. (2004). Winter distribution and abundance of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) off northeastern Brazil. *Journal of Cetacean Research and Management*, 6(1), 101–107.
- Zerbini, Alexandre N., Adams, G., Best, J., Clapham, P. J., Jackson, J. A., & Punt, A. E. (2019). Assessing the recovery of an Antarctic predator from historical exploitation. *Royal Society Open Science*, 6(10).  
<https://doi.org/10.1098/rsos.190368>

- Zerbini, Alexandre N., Andriolo, A., Heide-Jørgensen, M. P., Pizzorno, J. L., Maia, Y. G., VanBlaricom, G. R., ... Bethlem, C. (2006). Satellite-monitored movements of humpback whales *Megaptera novaeangliae* in the Southwest Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 313(June), 295–304. <https://doi.org/10.3354/meps313295>
- Zerbini, Alexandre N., Ward, E. J., Kinas, P. G., Engel, M. H., & Andriolo, A. (2011). A Bayesian assessment of the conservation status of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the western South Atlantic Ocean. *Journal of Cetacean Research and Management*, (SPEC. ISS. 3), 131–144. <https://doi.org/10.47536/jcrm.vi3.320>

## **2 CAPÍTULO 2 – Fatores que Influenciam a Longevidade de Transmissores Satelitais em Baleias: Uma Revisão Sistemática e Meta-análise**

### **RESUMO**

A implantação de transmissores satelitais em baleias tem sido uma técnica amplamente utilizada para monitorar seus movimentos e comportamentos migratórios. No entanto, a durabilidade desses dispositivos tem sido objeto de preocupação, uma vez que eles estão sujeitos a uma série de fatores que podem afetar sua funcionalidade ao longo do tempo. Realizamos uma busca sistemática na literatura de estudos que utilizaram dados de telemetria satelital em espécies de baleias e, em seguida, utilizamos técnicas meta-analíticas para explorar a longevidade dos transmissores satelitais e analisar os efeitos de fatores biológicos e técnicos na durabilidade do equipamento. Em 80 estudos realizados em 11 espécies, observamos que, em média, os transmissores satelitais têm uma duração de 52 dias. A durabilidade dos transmissores foi significativamente influenciada pela família e pela espécie na qual o equipamento foi implantado. Transmissores implantados em animais da família Balaenidae apresentaram uma maior longevidade, com indivíduos da espécie *Balaena mysticetus* exibindo uma maior média de durabilidade. A longevidade do equipamento também foi influenciada pelo sexo dos animais. Transmissores implantados em fêmeas apresentaram uma média de duração menor em relação aos implantados em machos. Implantações ocorridas na área de alimentação apresentaram uma média de durabilidade maior em relação às ocorridas na área reprodutiva. Por fim, o método utilizado para a implantação também afetou a durabilidade do equipamento. Transmissores implantados com balestras exibiram um funcionamento prolongado em comparação aos demais métodos. Nossos resultados têm amplas implicações para a compreensão do uso de transmissores satelitais implantados em baleias ao longo dos anos e dos mecanismos biológicos e técnicos que afetam a integridade do equipamento.

**PALAVRAS-CHAVE:** Mysticetos, Cetáceos, Biotelemetria, Mamíferos marinhos

## 2.1 INTRODUÇÃO

Compreender causas, padrões, mecanismos e consequências do movimento do organismo é crucial para entender a ecologia (Nathan et al., 2008). No entanto, a coleta de dados de movimento é um desafio, principalmente para espécies que habitam áreas remotas e cobrem grandes áreas, como as baleias. Tecnologias, como instrumentos de monitoramento remoto, foram desenvolvidas para superar esse problema (Andrews et al., 2019). Os avanços conceituais e tecnológicos têm sido fundamentais para transformar a telemetria via satélite em uma ciência operacional, possibilitando aos pesquisadores investigarem a associação entre megavertebrados marinhos e os processos oceânicos, em várias escalas espaciais (Hart & Hyrenbach, 2009).

Particularmente, na última década, graças aos avanços em sensores, o desenvolvimento de modelos computacionais e infraestruturas de gerenciamento de dados, a tecnologia de biotelemetria progrediu rapidamente. No caso de mamíferos marinhos de grande alcance, como as baleias, os transmissores satelitais se tornaram um dispositivo de rastreamento crítico. A vantagem dos rastreadores é a de fornecer dados quase contínuos no tempo e serem independentes do observador (Mate et al., 2007). Desde a primeira baleia marcada na década de 1930 - uma baleia comum (*Balaenoptera physalus*), com um arpão (Scholander, 1940) -, a tecnologia de transmissores usada no estudo de cetáceos foi amplamente aprimorada com VHF, gravadores digitais de profundidade e transmissores com comunicação via satélite (Hazen et al., 2012; Goldbogen et al., 2013; Szesciorka et al., 2016).

Transmissores satelitais podem ser classificados em invasivos e não invasivos. Os invasivos são projetados para penetrar na pele do animal, enquanto os não invasivos possuem acessórios que ficam externos ao corpo do animal (Andrews et al., 2019). Para as grandes baleias, grande parte dos marcadores utilizados são invasivos até certo ponto, com a maioria envolvendo penetração através da pele, gordura, fáscia e, provavelmente, músculo (Robbins et al., 2013, Andrews et al., 2019). Transmissores implantáveis do tipo C, nos quais os elementos eletrônicos e de retenção estão consolidados em uma única âncora de implantação, tornaram-se



uma escolha viável para rastrear os movimentos desses grandes mamíferos marinhos, porque oferecem a possibilidade de transmissão de longo alcance, uma vez que esses animais usam bacias oceânicas inteiras (Fedak et al., 2002). O uso dessa técnica permitiu implantações de longo prazo, possibilitando documentar rotas migratórias anteriormente desconhecidas, habitats importantes, respostas a distúrbios humanos e também o fornecimento de informações sobre fisiologia, comportamento e ecologia dos animais implantados (por exemplo, Mate & Winsor., 2000; Heide-Jørgensen et al., 2001; Mate & Urban-Ramirez, 2003; Zerbini et al., 2006, 2015; Bailey et al., 2010; Garrigue et al., 2015; Hays et al., 2016; Mate et al., 2017; Andrews-Goff et al., 2018).

Nas últimas décadas, a atualização de anexos e técnicas de implantação melhoraram a longevidade dos transmissores nas baleias, como a adição de tiras de metal curvadas para fora, chamadas de "pétalas", e o uso de um sistema de lançamento por ar comprimido (*Air Rocket Transmitter System – ARTS*), desenvolvido especificamente para implantação remota de transmissores satelitais (Heide-Jørgensen et al., 2001; Mate et al., 2007). Porém, apesar dos avanços tecnológicos, o transmissor pode interromper a transmissão antes do fim esperado da vida útil da bateria (Andrews et al., 2019). A falha pode ser causada por danos durante a implantação ou mesmo danos causados pelos animais, como resultado de seu contato físico com outros indivíduos ou com o meio ambiente. Nesse sentido, o desempenho do transmissor pode proporcionar diferenças entre as categorias sexuais e reprodutivas decorrentes de graus variáveis de contato físico entre as baleias (Best et al., 2015).

Levando em consideração o crescente número de pesquisas utilizando a telemetria satelital em espécies de baleias, o presente estudo propõe uma meta-análise para examinar os fatores que influenciam a longevidade dos transmissores implantados nesses animais. Os estudos que utilizam a técnica de telemetria satelital, geralmente, fornecem informações sobre a implantação e a duração da operação do transmissor, além de informações sobre o animal marcado. No entanto, os fatores que impulsionam as variações na duração dos transmissores permanecem pouco explorados. Realizou-se uma pesquisa sistemática na literatura a fim de obter o maior número possível de estudos que avaliaram a duração dos

transmissores implantados em diferentes espécies de baleias. Foram testados como fatores biológicos e metodológicos influenciam a longevidade do transmissor. Acredita-se que esta abordagem fornece uma representação quantitativa das evidências atuais de alguns dos motivos que podem influenciar o desempenho do transmissor.

## 2.2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.2.1 Metodologia de pesquisa

Foi realizada uma busca sistemática na literatura, usando as bases de dados online Web of Science, Scopus e Google Scholar. Para automatizar parcialmente a seleção de palavras-chave, utilizamos o pacote "litsearchr" no R (Grames et al., 2019), que emprega redes de coocorrência para identificar possíveis palavras-chave. Primeiramente, foi realizada uma pesquisa "ingênua" (Grames et al., 2019), usando a pesquisa booleana, com os seguintes termos na Web of Science: ((tagging\* OR biologging\* OR telemetry\* OR tag\* OR "satellite telemetry" OR tracking\* OR biologist\* OR biotelemetry\*) AND (whale\* OR "marine mammal" OR mysticeti\* OR cetacean\* OR "large whales")), e foram obtidos 1973 resultados após a exclusão de duplicatas.

O registro de citações e resumos de todos os resultados foram exportados para análise de rede de coocorrência de palavras-chave, usando o pacote "litsearchr" em R v.4.2.0 (R Core Team, 2022). Os resultados foram usados para criar uma string de pesquisa booleana escrita como: ("aquatic mammal\*" OR "baleen whale" OR "baleen whale species" OR "large whale\*" OR "marine mammal" OR "mobile marine" OR "whale population" OR "whale specie\*" OR whale\*) AND ("Animal-borne tags" OR biologist\* OR "argos satellite" OR "horizontal movement\*" OR "satellite-monitored radio" OR "satellite tagged" OR "satellite tagging" OR "satellite telemetry" OR "satellite tracking" OR "satellite track\*" OR "satellite transmitter\*" OR "tagged animal\*" OR "tagged individuals" OR "tagged whale" OR "telemetry" OR tagging OR tag\* OR tracking OR biotelemetry OR "whales tagged" OR "tagged"). Essa string de pesquisa final foi usada para pesquisa nos bancos de dados já mencionados.

A busca retornou 1.001 resultados do Web of Science, 1.823 do Scopus e 796 do Google Scholar, resultando em um total de 3.632 artigos, reduzidos para 2.583, após a remoção das duplicatas (Figura 1). Os títulos e resumos desses artigos foram examinados para determinar se eles atendiam aos nossos critérios de inclusão. Dados inéditos do Projeto de Monitoramento de Baleias por Satélite (PMBS) também foram considerados.

### *2.2.2 Critérios de inclusão e exclusão*

Os títulos e resumos dos artigos foram examinados para determinar se atendiam aos nossos critérios de inclusão, antes de serem finalmente selecionados. O número de artigos rejeitados e os motivos são fornecidos na Figura 1. Os diversos critérios utilizados foram: (1) O uso de transmissores Tipo C, definidos como transmissores de dados invasivos que têm seus elementos eletrônicos e de retenção consolidados em uma única âncora, projetada para ser totalmente implantada na gordura e tecido muscular (Andrews et al., 2019); (2) Conter dados de espécie ou gênero do grupo taxonômico Mysticeti para o animal marcado; (3) Informar há quanto tempo o transmissor esteve em operação (duração); (4) Documentar informações sobre o animal marcado, como o sexo do indivíduo, e/ou método de marcação. Adicionalmente, quando dados de baleias marcadas foram utilizados em mais de um estudo, foi considerado o último artigo publicado pelo grupo de pesquisa ou aqueles que continham informações mais detalhadas sobre a metodologia. Os estudos publicados com parte dos dados do PMBS não foram incluídos nas análises, para evitar a duplicação de dados, pois os dados brutos coletados em todos os anos do projeto já tinham sido disponibilizados pelo grupo de pesquisa que realizou o estudo.

### *2.2.3 Projeto de Monitoramento de baleias jubarte por Satélite – PMBS*

O trabalho de campo do projeto PMBS, conduzido para marcação de baleias jubarte, foi realizado durante a época de reprodução da espécie (agosto a novembro), na costa brasileira, entre 20° S e 8° S de 2003 a 2019. As operações de

marcação foram realizadas, durante boas condições meteorológicas (Beaufort Sea State  $\leq 3$ ), com uma lancha de fibra de vidro de 10 m de comprimento e um barco inflável de casco rígido variando de 5,5 a 6,7 m de comprimento. Os indivíduos foram instrumentados com transmissores de satélite Wildlife Computers tipo C (Andrews et al., 2019). Até 2009, a foi utilizada uma haste de fibra de vidro de 8 m de comprimento a aproximadamente 4 a 5 m da baleia, conforme descrito por Heide-Jørgensen et al., (2003). A partir de 2010 os transmissores foram implantados usando uma pistola de ar comprimido (Air Rocket Transmitter System, Heide-Jørgensen et al., 2001) (pressão de 10–15 bar) a uma distância de 5–10 m.

Um total de 158 baleias jubarte foram marcadas na costa brasileira de 2003 a 2019 (com intervalo de 4 anos entre 2012 e 2016) incluindo 99 fêmeas (F), 37 machos (M) e 22 indivíduos de sexo indeterminado (I). Os resultados de durabilidade dos transmissores obtidos pelo projeto foram considerados como um estudo contendo o número de animais marcados utilizados nas análises.

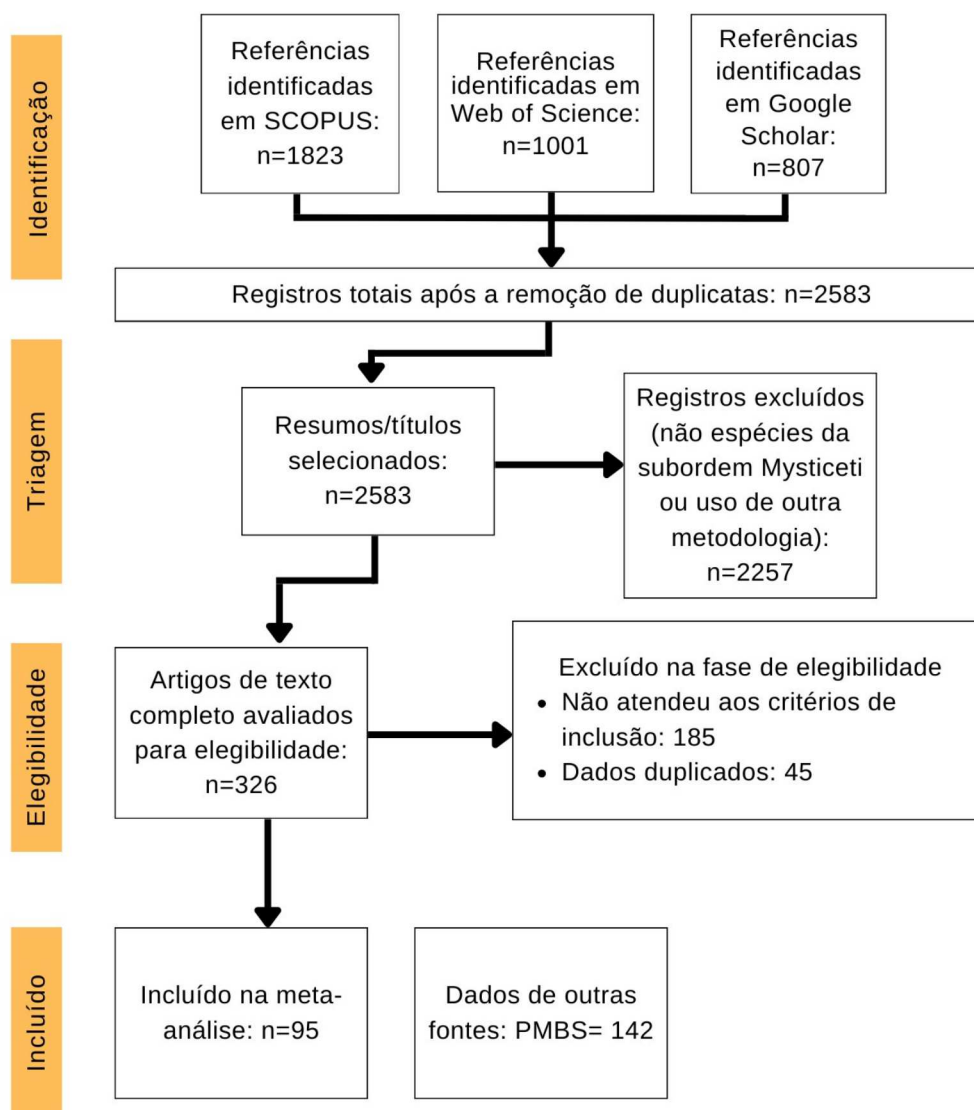
#### *2.2.4 Extração de dados e moderadores*

Os dados foram extraídos diretamente dos textos dos artigos, tabelas e figuras e por meio da solicitação de dados diretamente aos pesquisadores. Os seguintes metadados foram extraídos para cada um dos estudos: tempo de duração de cada transmissor (dias), área de marcação (área de reprodução ou alimentação), método de marcação, ano de marcação, espécie e sexo do animal marcado. A extração de dados, em essência, também funcionou como um filtro final da revisão sistemática, os artigos que não apresentavam informações quantitativas desejadas ou reutilizavam um conjunto de dados de outro estudo foram removidos para as análises.

Um dos objetivos deste estudo foi determinar quais fatores biológicos e metodológicos influenciam na longevidade dos transmissores. Para cada tamanho de efeito, foram obtidas informações sobre as seguintes variáveis moderadoras biológicas: espécie, família e sexo. Essas variáveis foram escolhidas levando em consideração as diferenças comportamentais dos animais que estão intrinsecamente relacionadas a história de vida dos indivíduos, e que podem, potencialmente, afetar

a durabilidade dos transmissores. Também foram obtidas, para cada tamanho de efeito, as seguintes variáveis metodológicas: o método de implantação do transmissor, visto que, ao longo dos anos, o tipo de técnica utilizada foi modificada; e a área em que o animal foi marcado, se na área de alimentação ou na área de reprodução, pois, em cada um desses locais, os indivíduos apresentam diferentes comportamentos que influenciam no contato corporal entre os indivíduos, o que pode interferir na longevidade dos transmissores.

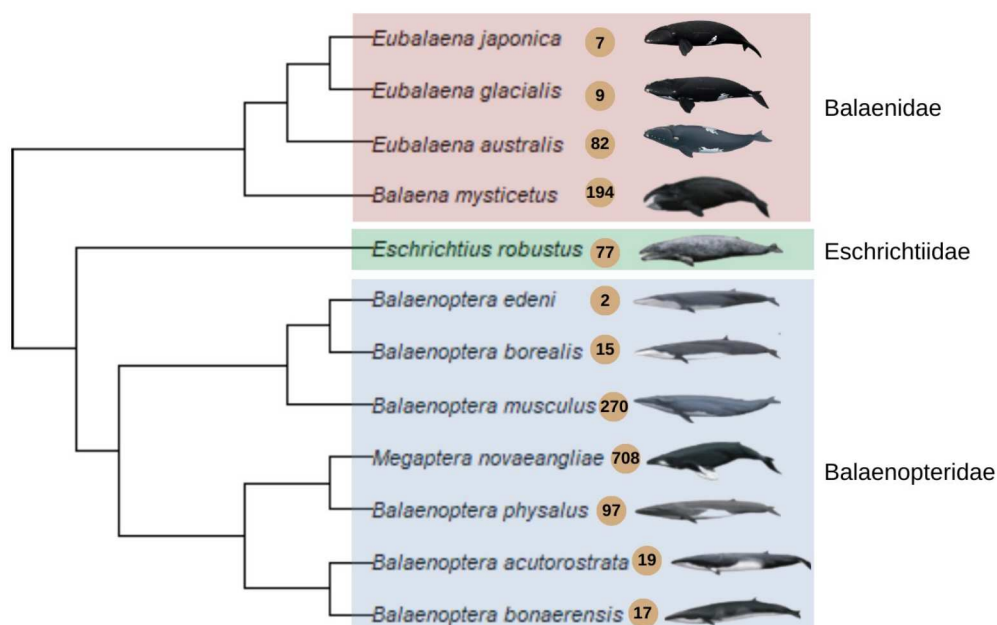
Figura 1. Diagrama PRISMA mostrando o processo de busca na literatura



### 2.2.5 Meta-análises

A partir dos dados coletados da longevidade dos transmissores em dias, a média e o desvio padrão da duração dos transmissores foram calculadas para cada estudo. Posteriormente, usando o pacote “Metafor” (Viechtbauer, 2010), foram calculados os tamanhos de efeito, usando a função “escalc”, para realizar as meta-análises. A média bruta (“MN”) foi usada como medida de tamanho de efeito. Este tamanho de efeito é útil para dados em que a média bruta para a variável quantitativa é relatada para cada grupo (Viechtbauer, 2010). Para este tamanho de efeito é necessário informar as médias observadas, os desvios padrão observados e os tamanhos amostrais. Todas as análises foram realizadas no R versão 4.2 (R Development Core Team 2022).

Figura 2. Árvore filogenética com as espécies e o número de indivíduos para cada espécie (n) do conjunto de dados final dos estudos inclusos na revisão sistemática, com grupos taxonômicos (famílias) destacados.



Modelos de meta-análise multinível foram ajustados para determinar o tamanho médio geral do efeito usando a função `rma.mv` do pacote `Metafor` (Viechtbauer 2010). A identidade do estudo foi incorporada como fator aleatório no

modelo, pois vários tamanhos de efeito foram extraídos por estudo e, por isso, a dependência do estudo deve ser considerada. Primeiramente, um modelo meta-analítico de três níveis foi aplicado para calcular o tamanho do efeito médio geral apenas com o fator aleatório. Este modelo considera três diferentes componentes de variância, distribuídos em três níveis do modelo: variância amostral dos tamanhos de efeito extraídos no nível 1, variância entre tamanhos de efeito extraídos do mesmo estudo no nível 2, e variância entre estudos no nível 3 (Harrer et al., 2021).

Para investigar como as variáveis moderadoras influenciam o tamanho médio do efeito, utilizamos modelos de meta-análise multinível de efeitos mistos adaptados do script de Nakagawa et al. (2021). O modelo de três níveis considerou duas variáveis de agrupamento, sendo uma no nível 2 e outra no nível 3, considerando que essas variáveis estão aninhadas. Dessa forma, múltiplos efeitos no nível 2 foram combinados para formar um agrupamento maior no nível 3. A estimativa do tamanho do efeito foi obtida por meio do estimador de máxima verossimilhança restrita. A análise explorou a distribuição de variância em três níveis, o efeito geral e os efeitos de várias variáveis moderadoras. Cada modelo incluiu a identidade do estudo como fator aleatório, e uma das variáveis moderadoras categóricas foi adicionada como um efeito fixo.

## 2.3 RESULTADOS

### 2.3.1 *Resumo das descobertas e distribuição dos estudos*

Nossa busca de artigos resultou em um total de 3.632 estudos, incluindo os dados do PMBS. Após a triagem de todos os estudos, o conjunto de dados final incluiu 1.489 observações de durabilidade de transmissores para 12 espécies de baleias (Fig. 2), extraídas dos 95 estudos que atenderam aos critérios de inclusão (Tabela Suplementar S1). O número de estudos encontrados por espécie variou de 1 a 36, com uma média de  $9 \pm 10$  estudos por espécie, publicados entre 2000 e 2021. O número de publicações anuais mostrou uma tendência crescente ao longo do tempo, com a maior parte do aumento ocorrendo após 2010 (Fig. 3a). Desde 1994, pelo menos 10 indivíduos, dentre as espécies observadas, foram marcados com

transmissores satelitais, e, em 2009, observou-se a maior frequência de baleias marcadas (13%) em comparação aos outros anos coletados (Fig. 3b). O número médio de dispositivos implantados em estudos foi de  $16 \pm 22$  transmissores (intervalo: 1-143).

Dados obtidos de implantações para a espécie *Megaptera novaeangliae* foram relatados com mais frequência (36 estudos), seguida pela espécie *Balaenoptera musculus* (15 estudos) (Fig. 3c). A espécie *Megaptera novaeangliae* apresentou o maior número de indivíduos marcados nos estudos selecionados, compreendendo 47,1% das observações, seguida da espécie *Balaenoptera musculus* (18,1%) e da espécie *Balaena mysticetus* (13%) (Fig. 3d). Dentre os animais marcados, 34,3% foram fêmeas, 21,7% foram indivíduos machos e 43,9% dos indivíduos não tiveram seu sexo definido. A maioria das baleias foram marcadas no continente da América do Norte (36,2%), com destaque para os EUA, com 254 indivíduos marcados com transmissores implantáveis (Fig. 4b), seguido pela América do Sul (16,2%) e a Oceania (15,8%) (Fig. 4a), sendo que os países com maior número de animais marcados, respectivamente, foram o Brasil com 142 baleias marcadas e Austrália com 112 animais marcados (Fig. 4b). Entre as áreas de alimentação e reprodução, pouco mais da metade dos indivíduos foi marcada nas áreas de alimentação das espécies (área de alimentação: 50,8%, área de reprodução: 49,1%).

### 2.3.2 Meta-análise

Por se tratar de uma análise onde as médias e os desvios padrões são considerados para o cálculo do tamanho de efeito, algumas das variáveis apresentaram apenas 1 observação nos estudos avaliados, e, para 52 observações, não foi possível calcular a média e o desvio padrão, invalidando a inclusão de 15 estudos. A espécie *Balaenoptera edeni* não foi incluída na meta-análise após a invalidação dessas observações. Ao extrair as médias e desvios padrões, levando em consideração as variáveis extraídas para cada estudo, foram obtidos 161 tamanhos de efeito para 80 estudos e 11 espécies. O número de tamanhos de efeito por estudo variou de 1 a 6, com média de  $2 \pm 1,08$  (média  $\pm$  desvio padrão).



Figura 3. (a) Número anual de estudos publicados com animais marcados com transmissores satelitais do tipo C. (b) Número de indivíduos marcados com transmissores implantáveis tipo C para cada espécie. (c) Número de estudos publicados com animais marcados com transmissores implantáveis tipo C para cada espécie. (d) Frequência de animais marcados para cada espécie de acordo com o sexo dos indivíduos.

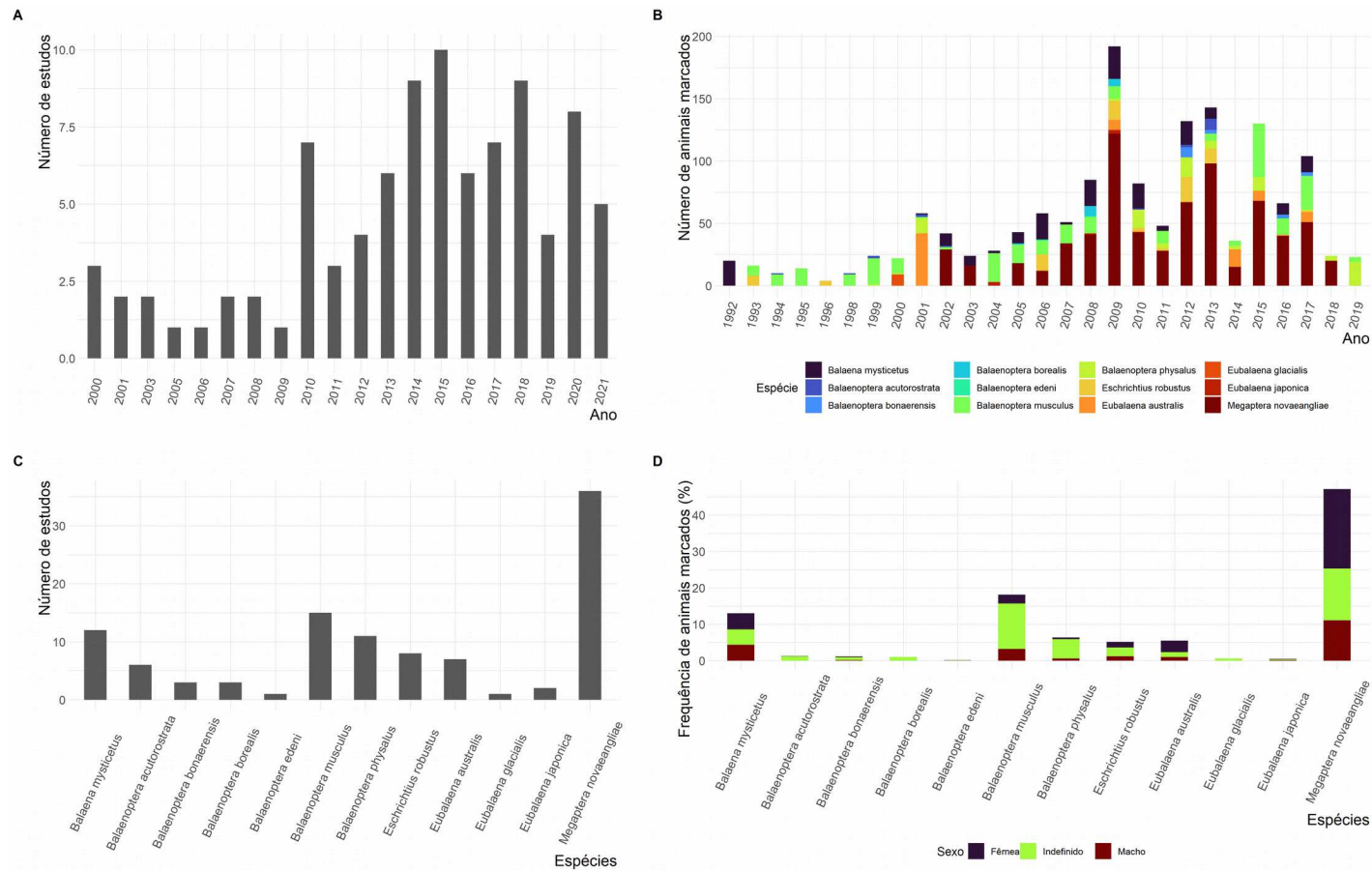
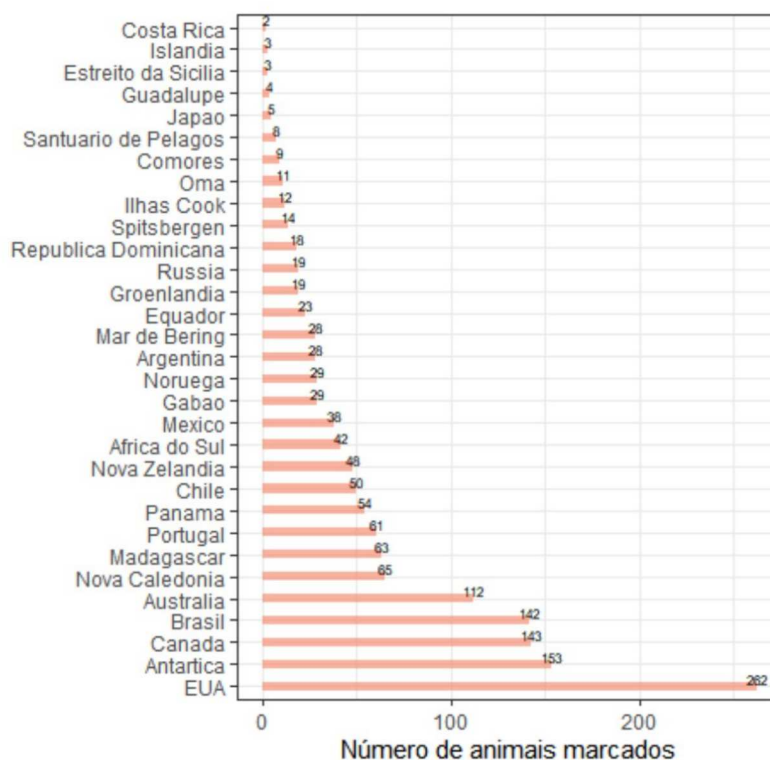


Figura 4. Número de transmissores satelitais do tipo C implantados em espécies de baleias por país, de acordo com os dados extraídos dos estudos selecionados.



A baleia jubarte, *Megaptera novaeangliae*, foi a espécie com maior frequência de tamanhos de efeito, compreendendo 45,3% das médias calculadas. Seguindo a ordem de espécies mais marcadas com transmissores satelitais está a espécie *Balaenoptera musculus*, popularmente conhecida como baleia azul, compreendendo 14,2% dos tamanhos de efeito, seguida pela *Balaena mysticetus* (Baleia da groenlândia) que compreendeu 13% dos tamanhos de efeito (Fig. 5). Foram obtidos 99 tamanhos de efeito (de 8 espécies) testando a longevidade dos transmissores para os sexos, 54 tamanhos de efeito para fêmeas (8 espécies) e 45 tamanhos de efeito para machos (7 espécies). Em quase todos os casos, as estimativas de duração do transmissor foram relatadas para ambos os sexos, somente a espécie *Eubalaena japonica* apresentou observações apenas para fêmeas.

Para o moderador método de marcação, foram obtidos 152 tamanhos de efeito para as 11 espécies de baleias, no qual o método ARTS, um sistema de

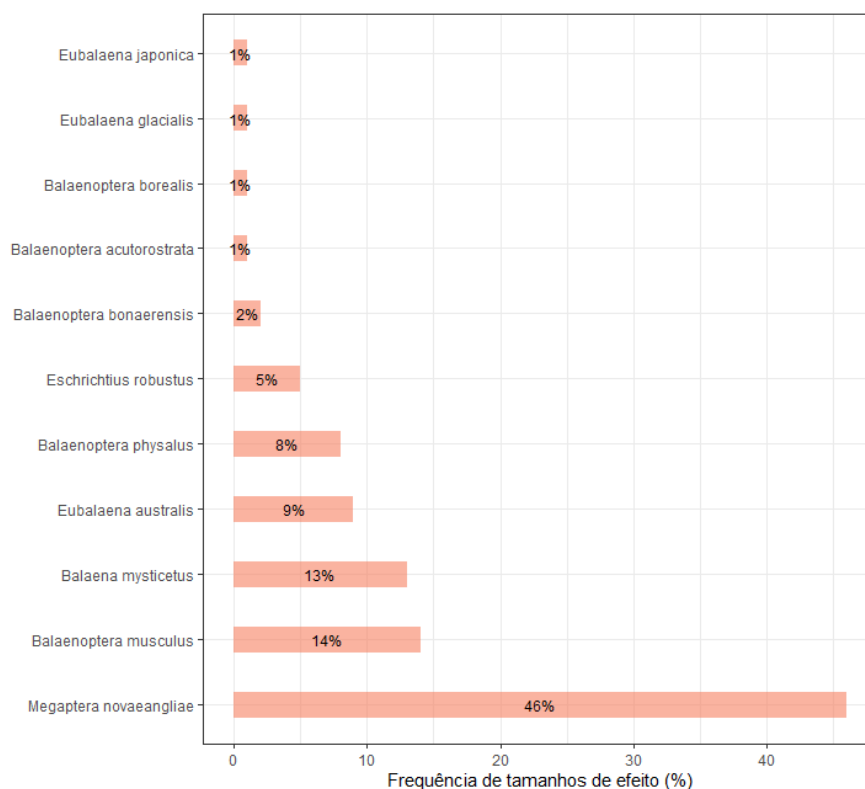
lançamento por ar comprimido, apresentou 109 tamanhos de efeito, balestra com 15 tamanhos de efeito e a haste de fibra de vidro com 28 tamanhos de efeito. O moderador área de marcação apresentou 161 tamanhos de efeito, com a área de alimentação compreendendo 79 tamanhos de efeito, assim como a área de reprodução com 82 tamanhos de efeito.

### 2.3.2.1 Modelos multinível

A primeira etapa da análise estimou os tamanhos de efeito gerais (sem nenhum moderador) da longevidade de transmissores tipo C implantados em baleias (161 tamanhos de efeito de 80 estudos). Considerando todos os estudos, no modelo geral, o efeito médio para a duração dos transmissores foi de  $MN = 52.4$  ( $p < 0,001$ ),  $SE = 4,53$ ,  $IC\ 95\% [43,42; 61,34]$  (Fig. 6). A quantidade total de heterogeneidade entre os tamanhos de efeito ( $I^2$ ) foi alta em 99,57%, sendo que 81,48% da heterogeneidade foi atribuída para a variação entre os estudos e 18,09% (nível 3) da heterogeneidade foi atribuída para a variação dentro dos estudos, ou seja, aos tamanhos de efeito individuais (nível 2).

A longevidade dos transmissores foi significativamente influenciada pela espécie, sexo, método, família e área em que o animal foi marcado (Tabela 1). Entre as famílias, o resultado do modelo demonstrou que a média de durabilidade de transmissores implantados em indivíduos da família Balaenidae é de 78,8 dias (95%  $IC = 50; 107,6$ ), para a família Eschrichtiidae, a durabilidade dos transmissores é de 78,8 dias (95%  $IC = 19,8; 138$ ), e, para a família Balaenopteridae, a média de duração é de 41,1 dias (95%  $IC = 33,8; 48,3$ ) (Figura 7). Entre as espécies, a *Balaena mysticetus*, popularmente conhecida como baleia da Groelândia, foi a espécie que apresentou maior média de durabilidade dos transmissores (106,4 dias; 95%  $IC = 53,3; 159,4$ ), seguida pela espécie *Eschrichtius robustus* (Baleia cinzenta) com duração média dos transmissores de 78,6 dias (95%  $IC = 19,1; 138$ ), e pela espécie *Balaenoptera bonaerensis* (baleia minke antártica) (69,4 dias; 95%  $IC = 54,8; 193,7$ ) (Figura 7).

Figura 5. Frequências de tamanhos de efeito para cada uma das espécies marcadas com transmissores implantáveis tipo C nos estudos selecionados para a meta-análise.



Os transmissores implantados nas áreas de alimentação apresentaram maior longevidade do que os implantados na área de reprodução, com duração de 63,8 dias (95% IC = 49,8; 77,9) e 39,9 dias (95% IC = 28; 51,8), respectivamente (Figura 7). Para o moderador sexo, os transmissores implantados em fêmeas apresentaram uma longevidade de 49,8 dias (95% IC = 37,3; 62,3), em machos a longevidade dos transmissores foi de 57,4 dias (95% IC = 41,4; 73,3). Entre os métodos utilizados para implantar os transmissores em baleias, o uso da haste exibiu uma durabilidade do transmissor de 61 dias (95% IC = 30,4; 91,5), com o método ARTS o transmissor manteve-se ativo durante 55,2 dias (95% IC = 45,8; 64,7), e, com o uso da balestra, o transmissor apresentou uma duração de 31,7 dias (95% IC = 5,25; 58,3) (Figura 7).

Tabela 1. Resultados de modelos de meta-regressão testando o efeito de 5 moderadores para longevidade dos transmissores. O efeito de cada fator foi testado usando um modelo de efeitos mistos, com ID do estudo e ID da observação como fatores aleatórios e 1 dos 5 moderadores como um fator fixo. A significância foi determinada usando a estatística QM. Moderadores significativos são destacados em negrito.

<b>Moderador</b>	<b>QM</b>	<b>P</b>
Família	<b>56,83</b>	<b>&lt; 0,01</b>
Método	<b>43,16</b>	<b>&lt; 0,01</b>
Sexo	<b>35,56</b>	<b>&lt; 0,01</b>
Espécie	<b>17,91</b>	<b>&lt; 0,01</b>
Área de marcação	<b>43,16</b>	<b>&lt; 0,01</b>

### 2.3.3 Viés de publicação

Foram observados sinais de assimetria no gráfico de funil (Fig. 8). O teste de regressão de Egger revelou um viés de publicação significativo para o modelo geral, uma vez que a inclinação do moderador 'SE' é estatisticamente significativa (Fig. 8; inclinação = 2,43; 95% IC = 1,84; 3,02), indicando efeitos de pequenos estudos. A durabilidade média corrigida para viés de publicação foi de 42 dias (em vez de 51,2 sem a correção) (95% IC = 33,2; 50,83). Não houve uma relação significativa entre o ano do estudo e o tamanho do efeito (inclinação = 1,47; IC 95% = -0,07; 3,03), mostrando que os tamanhos de efeito não mudaram linearmente ao longo do tempo desde que o primeiro tamanho de efeito foi publicado.

## 2.4 DISCUSSÃO

### 2.4.1 Cenário da telemetria satelital em grandes baleias

Durante as últimas décadas, o campo de biotelemetria se expandiu rapidamente. O número de estudos publicados aumentou exponencialmente, com faixas taxonomica e geograficamente mais amplas de espécies sendo cobertas (Hussey et al., 2015;

McIntyre et al., 2015; Watanabe & Papastamatiou, 2023). Para o estudo de organismos marinhos, essa tecnologia se tornou mais amplamente utilizada e sofisticada nos últimos anos. No presente estudo, foi possível obter um panorama do aumento gradual no uso de transmissores ao longo dos anos para estudar a movimentação de grandes baleias. Pelo menos, 10 baleias foram marcadas desde 1994, e um aumento crescente de estudos publicados com dados telemetria foi observado, principalmente a partir de 2010. A intensificação do uso da telemetria satelital e a divulgação dos dados coletados a partir dessa técnica refletem o aprimoramento dos dispositivos, das técnicas de fixação, dos sensores, do armazenamento e da transmissão, como também de avanços conceituais, facilitando o uso da ferramenta para responder questões específicas. Atualmente os transmissores são capazes de coletar dados simultâneos sobre a localização dos animais, temperatura do ambiente, intervalos de superfície, profundidades de mergulho e velocidade de nado (Andrews et al. 2019; McIntyre, 2014; Ropert-Coudert et al. 2010; Ropert-Coudert & Wilson, 2005).

Em meados da década de 80, os primeiros estudos de rastreamento por satélite foram realizados em mamíferos marinhos (e.g. Mate 1989; McConnell et al., 1992; Stewart et al., 1989; Tanaka 1987), e, desde então, o uso de tecnologias de rastreamento para estudar os movimentos e habitats das grandes baleias se expandiu rapidamente. Foi observado que 12 espécies de baleias já foram instrumentadas com transmissores satelitais desde os anos 90, e, em média, 9 estudos foram publicados para cada espécie até hoje. A baleia jubarte (*Megaptera novaeangliae*) foi a espécie com mais estudos publicados e mais indivíduos marcados, seguida da baleia azul (*Balaenoptera musculus*), ambas pertencentes a (família Balaenopteridae, e da espécie *Balaena mysticetus* (baleia da groelandia). A maioria das marcações dos indivíduos dessas três espécies ocorreram no Canadá (*Balaena mysticetus*), Antártica (*Megaptera novaeangliae*) e Estados Unidos (*Balaenoptera musculus*). Os resultados de estudos publicados são uma subamostra dos artigos que utilizaram dados de telemetria em grandes baleias, pois muitos estudos fizeram uso de dados duplicados, ou seja, que já tinham sido incluídos em outros artigos, e, dessa forma, não foram inclusos nas análises devido aos critérios de inclusão.

Apesar da maior parte dos transmissores implantados concentrarem-se em países do Hemisfério Norte, como Estados Unidos e Canadá, de uma forma geral, o levantamento de dados revelou que o Hemisfério Sul apresentou a maioria dos estudos de telemetria envolvendo grandes baleias, no qual Antártica, Brasil e Austrália contribuíram com o maior número de indivíduos marcados. Estudos anteriores demonstraram um viés substancial nas áreas geográficas onde ocorreram estudos de rastreamento de mamíferos marinhos, no qual grande parte ocorreu em latitudes mais altas, particularmente ao longo da costa da América do Norte e Europa (McIntyre, 2014; Shaffer & Costa 2006). Porém, especialmente para o grupo de Mysticetos, as marcações aconteceram de forma homogênea entre os hemisférios, todavia a maior parte das marcações ocorreu em países localizados em altas latitudes. Entre as regiões geográficas, um pouco mais da metade dos dados de marcação estava relacionado às regiões de forrageamento, provavelmente devido à grande quantidade de baleias marcadas nas ilhas subantárticas e no continente antártico.

Figura 6. Forest plot da estimativa de efeito geral combinada com média de durabilidade de transmissores tipo C implantados em espécies de baleias e o número de tamanhos de efeito por estudo (n). IC: intervalo de confiança; MN: média bruta.

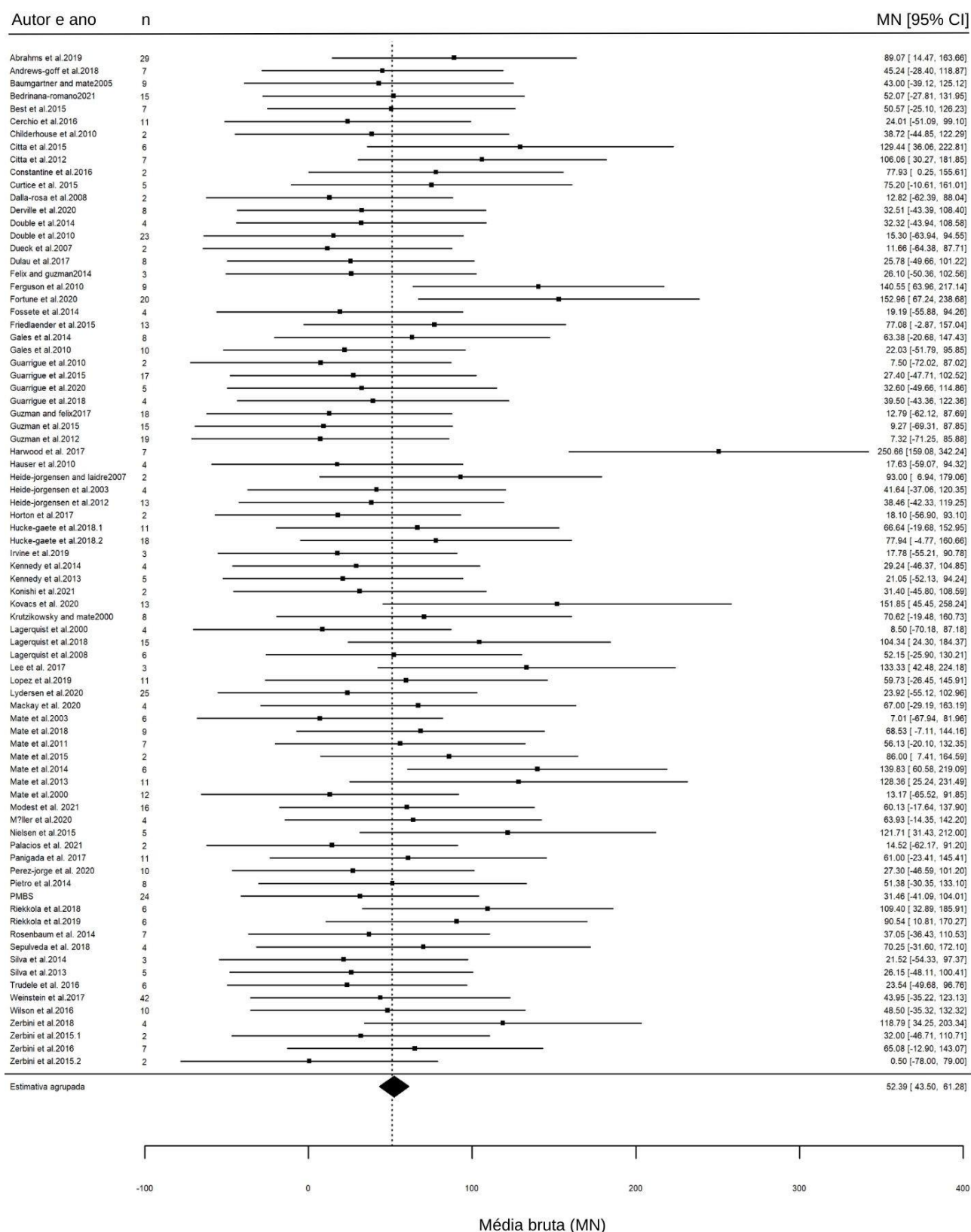




Figura 7. Forest plot mostrando o tamanho médio do efeito (média bruta, “MN”) para cada nível de fator para três moderadores: grupo taxonômico, família, área de marcação (área de reprodução e área de alimentação), e espécie dos animais marcados. As barras indicam ICs de 95%. k = o número de tamanhos de efeito para cada nível de fator.

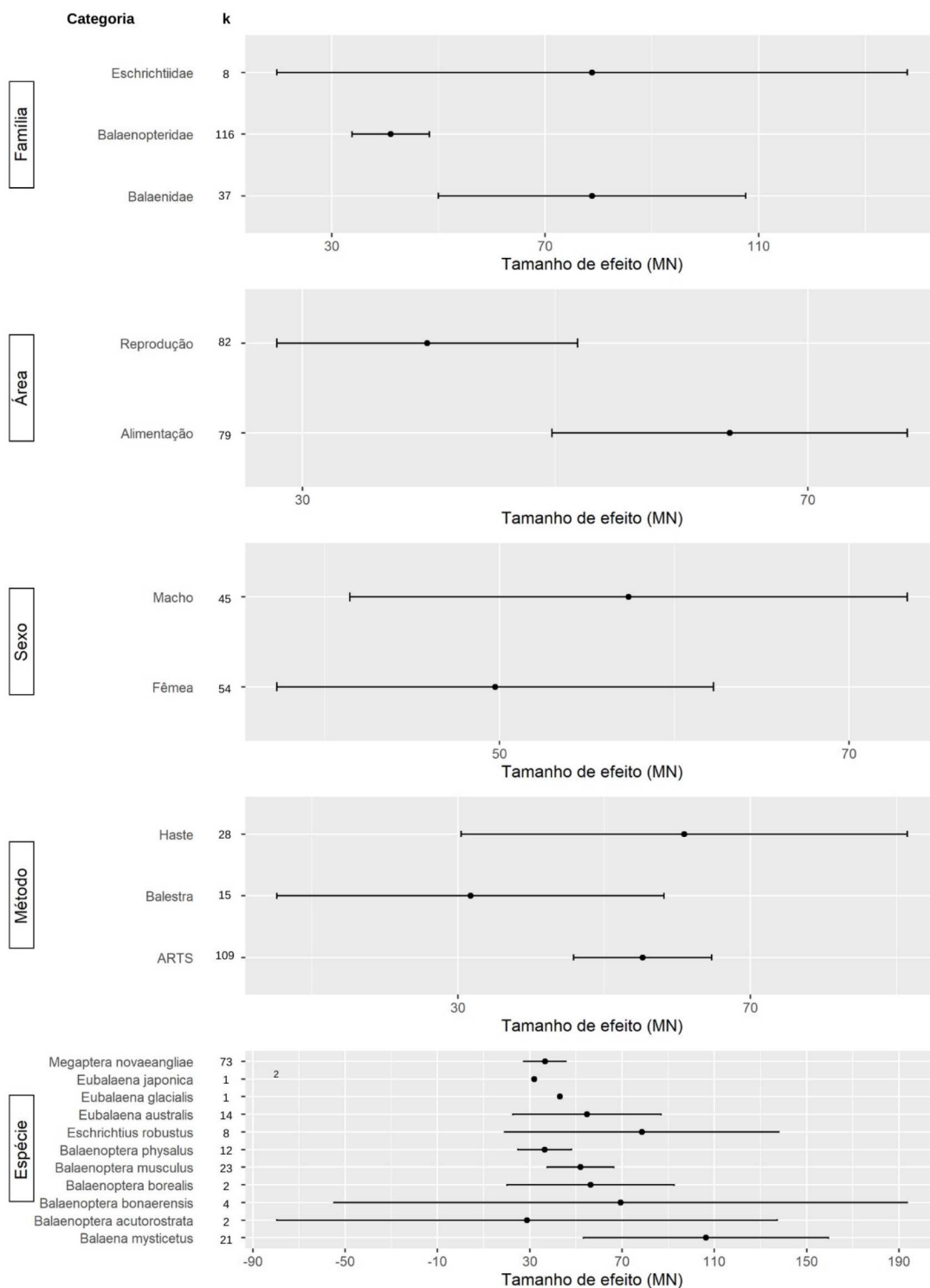
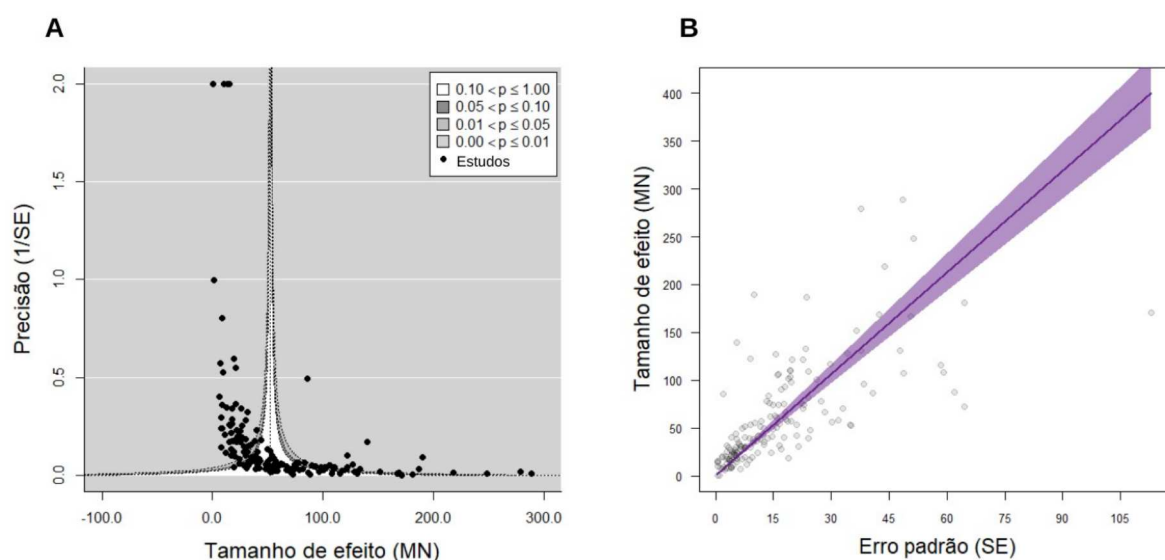


Figura 8. (A) Gráfico de funil mostrando a relação entre o erro padrão inverso (precisão) e o tamanho do efeito (média bruta, “MN”) ( $k = 164$ ). A linha vertical tracejada indica o tamanho médio do efeito de um modelo apenas de efeitos aleatórios ( $MN = 51,2$ ). (B) Resultados de uma meta-regressão multinível incluindo o erro padrão dos tamanhos de efeito (SE) como o único moderador (teste de Egger), com tamanho de efeito residual (MN) plotado em relação ao erro padrão inverso (valores maiores representam estimativas mais confiáveis). A linha sólida representa a estimativa do modelo e o sombreado mostra seus intervalos de confiança de 95%.



Implantações de transmissores foram mais frequentes em fêmeas do que em machos, porém os resultados revelaram que a maioria dos indivíduos marcados não teve seu sexo definido. Embora os mamíferos marinhos sejam um dos grupos em que o sexo dos animais é relatado com mais frequência para os animais rastreados (Hart & Hyrenbach, 2009), a definição do sexo em grandes baleias pode ser um desafio, uma vez que o dimorfismo sexual não é tão evidente nesse grupo (Ralls & Mesnick, 2009). Normalmente, a definição do sexo em baleias pode ser estabelecida por meio da amostragem genética do indivíduo, no qual o transmissor foi implantado (Heide-Jørgensen et al., 2006; Zerbini et al., 2006), ou em campo pela formação dos grupos, por exemplo, com a presença do filhote próximo a um adulto (Clapham et al., 1999). Como os filhotes geralmente estão acompanhados de suas mães, a definição visual em campo de fêmeas torna-se mais fácil do que a de machos, o que pode

explicar o relato de maior número de fêmeas marcadas. Além disso, o comportamento das fêmeas na área de reprodução pode justificar essa diferença, uma vez que passam uma quantidade significativa de tempo descansando quando estão acompanhadas de seus filhotes (Bejder et al., 2019), o que facilita a aproximação para a marcação.

#### 2.4.2 Meta-análise: fatores técnicos e biológicos

Os resultados da meta-análise mostraram que, no geral, os transmissores satelitais implantados em espécies de baleias apresentam uma durabilidade média de aproximadamente 52 dias (42 dias após a correção da análise de viés de publicação). Grande parte dos estudos que utilizam a técnica de monitoramento via satélite em baleias desejam rastrear os movimentos desses animais por longos períodos, em um esforço para conectar os habitats durante todo o ano de populações sazonalmente discretas, avaliar as preferências geográficas ano após ano, ou se quaisquer diferenças podem estar ligadas a mudanças nas condições ambientais (Mate et al. 2007). Porém, constatou-se que usualmente grande parte dos transmissores tem uma vida útil inferior ao esperado. Por ser um método que demanda um alto custo de desenvolvimento e execução, além dos riscos acarretados tanto para a equipe de pesquisadores em campo quanto para os animais (Andrews et al. 2019), detectar possíveis causas da falha de transmissão dos sinais é de grande importância para o aprimoramento da técnica.

Na maioria dos casos, a causa da falha da transmissão não é conhecida, e frequentemente não há relatos nos estudos sobre os possíveis motivos da falha do equipamento. Andrews et al. (2019) levantaram motivos que podem interromper a transmissão antes do final esperado da vida útil da bateria ou causar perda do transmissor, tais como: falha na bateria, danos na antena e/ou nos sensores e fixação inadequada do transmissor. Eventos biológicos que podem acarretar no dano de elementos do equipamento podem estar relacionados ao comportamento inerente de cada espécie e do sexo animais, além da área na qual os indivíduos foram instrumentados, uma vez que o contato dos animais é mais intenso em áreas de reprodução. Verificou-se que transmissores implantados em animais da família

Balaenidae e Eschrichtiidae apresentaram uma durabilidade consideravelmente maior do que em animais da família Balaenopteridae. Dentre as espécies, a baleia da Groelândia foi a que apresentou maior média de durabilidade dos transmissores, seguida pela baleia cinzenta, e pela espécie baleia minke antártica. Em contrapartida, a longevidade dos transmissores foi menor para baleia minke (*Balaenoptera acutorostrata*), baleia jubarte e para a baleia franca do pacífico (*Eubalaena japonica*).

Nas espécies de baleias, assim como em muitas espécies de mamíferos, fêmeas e machos apresentam diferentes características comportamentais que podem envolver contato físico, e, dessa forma, danificar componentes do transmissor. Observou-se que transmissores implantados em baleias do sexo feminino exibiram uma durabilidade menor do que transmissores implantados em animais machos. Um dos contatos corporais que podem danificar os componentes dos transmissores está relacionado ao quesito agressividade, onde os machos são frequentemente considerados o sexo mais (competitivamente) agressivo (Pandolfi et al. 2021). Porém, essa agressividade masculina, na grande maioria das vezes, foi relatada em regiões de acasalamento. Um exemplo são os machos de baleias jubarte, que podem se envolver em interações violentas entre si para competir por uma fêmea, ou mesmo rejeitar vigorosamente outros machos com demonstrações corporais, quando estão acompanhando fêmeas receptivas (Campagna, 2009). Já as fêmeas mantêm contato corporal constante com seus filhotes durante o período de cuidado parental, que costuma ser longo (Tyack, 2009). É provável que esse contato intenso de indivíduos fêmeas com sua cria, tanto na área de reprodução, quanto na área de alimentação, seja uma das causas da menor duração dos transmissores nesses animais.

Outro fator importante que influenciou na longevidade dos transmissores foi a área na qual os animais foram marcados. De acordo com os resultados obtidos, transmissores implantados na área de reprodução apresentaram uma duração menor do que transmissores implantados na área de alimentação. Isso, provavelmente, deve-se ao intenso contato corporal que os animais exibem na área de reprodução e cuidado da prole. Grande parte das populações de baleias se deslocam entre áreas de reprodução e áreas de alimentação, dessa forma os

comportamentos apresentados em cada uma das regiões diferem. O sistema de acasalamento das baleias é definido como poligínico, e nele machos muitas vezes lutam com outros machos pelo acesso às fêmeas, ou, quando há poucos sinais de confronto entre os machos, pode haver a formação de grupos de acasalamento com múltiplos indivíduos do sexo masculino (Tyack, 1981; Clapham, 1996). Nos locais de invernada, as fêmeas dão à luz aos seus filhotes, os amamentam e fornecem proteção e cuidado (Mann, 2009), e, como consequência, há um intenso contato corporal entre os dois indivíduos.

O método de marcação dos animais foi analisado como um dos fatores técnicos que podem ter efeito na longevidade dos transmissores, dentre eles está o uso de balestras, hastes e armas de ar comprimido. Entre as técnicas já empregadas para implantar transmissores satelitais em baleias, a mais amplamente utilizada foi o sistema de lançamento por ar comprimido (Air Rocket Transmitter System - ARTS), possivelmente porque as demais técnicas podem possuir limitações quanto à distância em que os transmissores podem ser implantados (Heide-Jørgensen et al., 2001), ou ter uma menor capacidade de implantar os dispositivos completamente no corpo no animal (Mate et al. 2007). No entanto, os resultados da meta-análise sugerem que os transmissores implantados com hastes apresentaram uma maior duração do que os implantados com ARTS e hastes.

Existe um viés claro em relação à espécie, família e o método de marcação em termos de dados relatados, e pode-se esperar que isso limite as inferências obtidas a partir dos dados disponíveis. As comparações entre estudos da longevidade dos transmissores seriam mais consistentes caso fossem relatados detalhes adicionais sobre a metodologia nos artigos. Características importantes para avaliação da longevidade dos transmissores raramente foram relatadas nos estudos, tais como: a configuração do ciclo de trabalho do equipamento, o modelo do transmissor de cada marcação e seus anexos, o local onde o transmissor foi implantado no animal, e também a composição de grupo no qual o indivíduo marcado estava inserido e seu papel social. Outro fator importante e pouco avaliado e discutido nas publicações são as possíveis causas de falha do transmissor, informações adicionais e importantes que ajudariam no avanço da técnica.

## 2.5 CONCLUSÕES

O número de artigos científicos decorrentes do uso de instrumentos de biotelemetria em grandes baleias tem aumentado nos últimos anos. Embora muitas espécies de baleias já tenham sido marcadas, há uma grande quantidade de estudos focados em algumas espécies, como a baleia jubarte. Isso evidencia a necessidade de desenvolver mais pesquisas com outras espécies, especialmente aquelas que ainda possuem lacunas no conhecimento que podem ser preenchidas com o uso da telemetria satelital. Tanto fatores metodológicos quanto biológicos mostraram afetar a longevidade dos transmissores. O sexo dos animais, a família, a espécie e a área de marcação são variáveis que devem estar associadas aos comportamentos exibidos pelos animais. Os dados obtidos por esta revisão contribuem para o aprimoramento da técnica, fornecendo evidências que auxiliam na compreensão das possíveis falhas de funcionamento dos transmissores, além do oferecimento de informações relevantes para melhorar o desenho de estudos futuros de rastreamento e a divulgação dos resultados.

Tabela Suplementar S1 – Lista dos artigos selecionados que atenderam aos critérios de inclusão.

ID do Estudo	Autor	Título	Ano do artigo
1	Abrahms et al.	Memory and resource tracking drive blue whale migrations	2019
2	Andrews-goff et al.	Humpback whale migrations to Antarctic summer foraging grounds through the southwest Pacific Ocean	2018
3	Andrews-goff et al.	Satellite telemetry derived summer movements of antarctic blue whales	2013
4	Baumgartner & Mate	Summer and fall habitat of North Atlantic right whales ( <i>Eubalaena glacialis</i> ) inferred from satellite telemetry	2005
5	Bedrinana-Romano et al.	Defining priority areas for blue whale conservation and investigating overlap with vessel traffic in Chilean Patagonia, using a fast-fitting movement model	2021
6	Best et al.	Tag retention, wound healing, and subsequent reproductive history of southern right whales following satellite-tagging	2015
7	Cerchio et al.	Satellite telemetry of humpback whales off Madagascar reveals insights on breeding behavior	2016
8	Childerhouse et al.	Satellite tracking of southern right whales ( <i>Eubalaena australis</i> ) at the Auckland Islands, New Zealand	2010
9	Citta et al.	Ecological characteristics of core-use areas used by Bering-Chukchi-Beaufort (BCB) bowhead whales, 2006-2012	2015
10	Citta et al.	Winter Movements of Bowhead Whales ( <i>Balaena mysticetus</i> ) in the Bering Sea	2012
11	Constantine et al.	Humpback whale connectivity: Preliminary findings on the Oceania to Antarctica migration path via the Kermadec Islands	2016
12	Curtice et al.	Modeling the spatial and temporal dynamics of foraging movements of humpback whales ( <i>Megaptera novaeangliae</i> ) in the western Antarctic Peninsula	2015
13	Dalla-rosa et al.	Movements of satellite-monitored humpback whales on their feeding ground along the Antarctic Peninsula	2008
14	Derville et al.	Horizontal and vertical movements of humpback whales inform the use of critical pelagic habitats in the western South Pacific	2020
15	Double et al.	Migratory movements of pygmy blue whales ( <i>Balaenoptera musculus brevicauda</i> ) between Australia and Indonesia as revealed by satellite telemetry	2014
16	Double et al.	Satellite tracking of south-bound female humpback whales in the Kimberley region of Western Australia	2010
17	Dueck et al.	Update on investigations of bowhead whale ( <i>Balaena mysticetus</i> ) movements in the eastern Arctic, 2003-2005, based on satellite-linked telemetry	2007
18	Dulau et al.	Continuous movement behavior of humpback whales during the breeding season in the southwest Indian Ocean	2017
19	Felix & Guzman	Satellite tracking and sighting data analyses of southeast Pacific humpback whales ( <i>Megaptera novaeangliae</i> ): is the migratory route coastal or oceanic?	2014
20	Ferguson et al.	Bowhead whale <i>Balaena mysticetus</i> seasonal selection of sea ice	2010
21	Fortune et al.	Age- and sex-specific movement, behaviour and habitat-use patterns of bowhead whales ( <i>Balaena mysticetus</i> ) in the eastern Canadian Arctic	2020
22	Fossette et al.	Humpback whale ( <i>Megaptera novaeangliae</i> ) post breeding dispersal and southward migration in the western Indian Ocean	2014
23	Friedlaender et al.	Using baleen whale tag data to inform ecosystem models: project update to the IWC ecological modeling sub-committee, May 2015. Preliminary results	2015
24	Gales et al.	Advances in non-lethal research on Antarctic minke whales: biotelemetry, photo-identification and biopsy sampling	2014
25	Gales et al.	Satellite tracking of Australian humpback ( <i>Megaptera novaeangliae</i> ) and pygmy blue whales ( <i>Balaenoptera musculus brevicauda</i> )	2010
26	Guarrigue et al.	Movements of satellite-monitored humpback whales from New Caledonia	2010
27	Guarrigue et al.	Satellite tracking reveals novel migratory patterns and the importance of seamounts for endangered South Pacific humpback whales	2015
28	Guarrigue et al.	Searching for humpback whales in a historical whaling hotspot of the Coral Sea, South Pacific	2020
29	Guarrigue et al.	Searching for humpback whales two centuries post-whaling: what is left in the Chesterfield-Bellona Archipelago?	2018
30	Guzman & Felix	Movements and habitat use by southeast Pacific humpback whales ( <i>Megaptera novaeangliae</i> ) satellite tracked at two breeding sites	2017
31	Guzman et al.	Population size and migratory connectivity of humpback whales wintering in the Perlas Archipelago, Panama	2015
32	Guzman et al.	Potential vessel collisions with southern hemisphere humpback whales wintering off Pacific Panama	2012
33	Harwood et al.	Movements and inferred foraging by bowhead whales in the Canadian Beaufort Sea during August and September, 2006-12	2017
34	Hauser et al.	Movements of satellite-monitored humpback whales, <i>Megaptera novaeangliae</i> , from the Cook Islands	2010
35	Hazen et al.	Whalewatch: a dynamic management tool for predicting blue whale density in the California Current	2017
36	Heide-jorgensen & Laidre	Autumn space-use patterns of humpback whales ( <i>Megaptera novaeangliae</i> ) in West Greenland	2007
37	Heide-jorgensen et al.	A new technique for deploying satellite transmitters on baleen whales: tracking a blue whale ( <i>Balaenoptera musculus</i> ) in the North Atlantic	2001
38	Heide-jorgensen et al.	Dry periods for baleen whales in the North Atlantic observed by satellite telemetry	2003
39	Heide-jorgensen et al.	Identifying gray whale ( <i>Eschrichtius robustus</i> ) foraging grounds along the Chukotka Peninsula, Russia, using satellite telemetry	2012
40	Heide-jorgensen et al.	Satellite tracking of minke whales ( <i>Balaenoptera acutorostrata</i> ) off the coast of northern Norway	2001
41	Horton et al.	Route fidelity during marine megafauna migration	2017
42	Hucke-gaete et al.	From Chilean Patagonia to Galapagos, Ecuador: novel insights on blue whale migratory pathways along the eastern South Pacific	2018
43	Hucke-gaete et al.	Satellite tracking of blue whales ( <i>Balaenoptera musculus</i> ) from Patagonia (Chile) to Galapagos (Ecuador): novel insights into migratory pathways along the eastern South Pacific	2018
44	Irvine et al.	Scales of blue and fin whale feeding behavior off California, USA, with implications for prey patchiness	2019
45	Kennedy et al.	Individual variation in movements of satellite-tracked humpback whales <i>Megaptera novaeangliae</i> in the eastern Aleutian Islands and Bering Sea	2014
46	Kennedy et al.	Local and migratory movements of humpback whales ( <i>Megaptera novaeangliae</i> ) satellite-tracked in the North Atlantic Ocean	2013
47	Kishiro & Miyashita	Satellite tracking of a common minke whale in the coastal waters off Hokkaido, northern Japan in 2010	2011

## Tabela Suplementar S1 – Continuação

Autor	Título	Ano do artigo
Kishiro et al.	Sighting and trials for satellite tracking of common minke whales in the Sea of Japan in autumn 2012	2013
Konishi et al.	Antarctic minke whales find ice gaps along the ice edge in foraging grounds of the Indo-Pacific sector (60° E and 140° E) of the Southern Ocean	2021
Kovacs et al.	The endangered spitsbergen bowhead whales' secrets revealed after hundreds of years in hiding	2020
Krutzikowsky & Mate	Dive and surfacing characteristics of bowhead whales ( <i>Balaena mysticetus</i> ) in the beaufort and chukchi seas	2000
Lagerquist et al.	Dive characteristics of satellite-monitored blue whales ( <i>Balaenoptera musculus</i> ) off the central california coast	2000
Lagerquist et al.	Feeding home ranges of pacific coast feeding group gray whales	2018
Lagerquist et al.	Migratory movements and surfacing rates of humpback whales ( <i>Megaptera novaeangliae</i> ) satellite tagged at socorro island, mexico	2008
Lee et al.	Behavior of satellite-tracked antarctic minke whales ( <i>Balaenoptera bonaerensis</i> ) in relation to environmental factors around the western antarctic peninsula	2017
Lopez et al.	Fin whale movements in the gulf of california, mexico, from satellite telemetry	2019
Lydersen et al.	Autumn movements of fin whales ( <i>Balaenoptera physalus</i> ) from svalbard, norway, revealed by satellite tracking	2020
Lydersen et al.	Lost highway not forgotten: satellite tracking of a bowhead whale ( <i>Balaena mysticetus</i> ) from the critically endangered spitsbergen stock	2012
Mackay et al.	Satellite derived offshore migratory movements of southern right whales ( <i>Eubalaena australis</i> ) from australian and new zealand wintering grounds	2020
Mate et al.	A note on using satellite telemetry to document the use of san ignacio lagoon by gray whales ( <i>eschrichtius robustus</i> ) during their reproductive season	2003
Mate et al.	Baleen (blue & fin) whale tagging and analysis in support of marine mammal monitoring across multiple navy training areas. Preliminary summary	2018
Mate et al.	Coastal, offshore, and migratory movements of south african right whales revealed by satellite telemetry	2011
Mate et al.	Critically endangered western gray whales migrate to the eastern north pacific	2015
Mate et al.	Late feeding season movements of a western north pacific gray whale	2011
Mate et al.	Offshore gray whale satellite tagging in the northwest training range complex (nwtrc)	2014
Mate et al.	Offshore gray whale satellite tagging in the pacific northwest	2013
Mate et al.	Satellite-monitored movements of radio-tagged bowhead whales in the beaufort and chukchi seas during the late-summer feeding season and fall migration. ( <i>Balaena mysticetus</i> )	2000
Mizoch et al.	Long-term survival of humpback whales radio-tagged in alaska from 1976 through 1978	2011
Modest et al.	First description of migratory behavior of humpback whales from an antarctic feeding ground to a tropical calving ground	2021
Murase et al.	Satellite tracking of byrde's whales <i>Balaenoptera edeni</i> in the offshore western north pacific	2016
Moller et al.	Movements and behaviour of blue whales satellite tagged in anaustrialian upwelling system	2020
Nielsen et al.	Identification of potential foraging areas for bowhead whales in baffin bay and adjacent waters	2015
Olsen et al.	First Satellite-Tracked Long-Distance Movement of a Sei Whale ( <i>Balaenoptera borealis</i> ) in the North Atlantic	2009
Palacios et al.	A satellite-linked tag for the long-term monitoring of diving behavior in large whales	2021
Panigada et al.	Satellite tagging of mediterranean fin whales: working towards the identification of critical habitats and the focussing of mitigation measures	2017
Perez-jorge et al.	Environmental drivers of large-scale movements of baleen whales in the mid-North_Atlantic ocean	2020
Pietro et al.	Sei whale movements and behaviour in the North Atlantic inferred from satellite telemetry	2014
Quakenbush et al.	Fall and winter movements of bowhead whales ( <i>Balaena mysticetus</i> ) in the chukchi sea and within a potential petroleum development area	2010
Riekkola et al.	Application of a multi-disciplinary approach to reveal population structure and southern ocean feeding grounds of humpback whales	2018
Riekkola et al.	Environmental drivers of humpback whale foraging behavior in the remote southern ocean	2019
Rosembaum et al.	Long-range movement of humpback whales and their overlap with anthropogenic activity in the south atlantic ocean	2014
Sepulveda et al.	From whaling to whale watching: identifying fin whale critical foraging habitats off the chilean coast	2018
Silva et al.	Assessing performance of bayesian state-space models fit to argos satellite telemetry locations processed with kalman filtering	2014
Silva et al.	North_Atlantic blue and fin whales suspend their spring migration to forage in middle latitudes	2013
Trudele et al.	Influence of environmental parameters on movements and habitat utilization of humpback whales ( <i>Megaptera novaeangliae</i> ) in the madagascar breeding ground	2016
Urban et al.	Migratory behavior of an eastern north pacific gray whale from baja california sur to chirikov basin, alaska	2021
Wade et al.	Acoustic detection and satellite-tracking leads to discovery of rare concentration of endangered north pacific right whales	2006
Watkins et al.	Radio tracking of finback ( <i>Balaenoptera physalus</i> ) and humpback ( <i>Megaptera novaeangliae</i> ) whales in prince william sound, alaska	1981
Weinstein et al.	Identifying overlap between humpback whale foraging grounds and the antarctic krill fishery	2017
Wilson et al.	Preliminary ensemble ecological niche modelling of arabian sea humpback whale vessel sightings and satellite telemetry data	2016
Zerbini et al.	Satellite tracking of southern right whales ( <i>Eubalaena australis</i> ) from golfo san matias, rio negro province, argentina	2018
Zerbini et al.	Space use patterns of the endangered north pacific right whale <i>Eubalaena japonica</i> in the bering sea	2015



## REFERÊNCIAS

- Andrews-Goff, V., Bestley, S., Gales, N. J., Laverick, S. M., Paton, D., Polanowski, A. M., ... Double, M. C. (2018). Humpback whale migrations to Antarctic summer foraging grounds through the southwest Pacific Ocean. *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-30748-4>
- Andrews, R., Baird, R., Calambokidis, J., Goertz, C. E., Gulland, F. M., Heide-Jorgensen, M.-P., ... Zerbini, A. (2019). *Best practice guidelines for cetacean tagging*. 27–66.
- Bailey, H., Mate, B. R., Palacios, D. M., Irvine, L., Bograd, S. J., & Costa, D. P. (2010). Behavioural estimation of blue whale movements in the Northeast Pacific from state-space model analysis of satellite tracks. *Endangered Species Research*. <https://doi.org/10.3354/esr00239>
- Bejder, L., Videsen, S., Hermanssen, L., Simon, M., Hanf, D., & Madsen, P. T. (2019). Low energy expenditure and resting behaviour of humpback whale mother-calf pairs highlights conservation importance of sheltered breeding areas. *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-36870-7>
- Best, P. B., Mate, B., & Lagerquist, B. (2015). Tag retention, wound healing, and subsequent reproductive history of southern right whales following satellite-tagging. *Marine Mammal Science*, 31(2), 520–539. <https://doi.org/10.1111/mms.12168>
- Campagna, C. (2009). Aggressive behavior, intraspecific. In *Encyclopedia of Marine Mammals*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00005-5>
- Clapham, B. P. J., Mead, J. G., & Gray, M. (1999). *Megaptera novaeangliae*. (604), 1–9.
- Fedak, M., Lovell, P., McConnell, B., & Hunter, C. (2002). Overcoming the constraints of long range radio telemetry from animals: Getting more useful data from smaller packages. *Integrative and Comparative Biology*, 42(1), 3–10. <https://doi.org/10.1093/icb/42.1.3>
- Garrigue, C., Clapham, P. J., Geyer, Y., Kennedy, A. S., & Zerbini, A. N. (2015). Satellite tracking reveals novel migratory patterns and the importance of seamounts for endangered south pacific humpback whales. *Royal Society Open Science*, 2(11). <https://doi.org/10.1098/rsos.150489>
- Goldbogen, J. A., Friedlaender, A. S., Calambokidis, J., McKenna, M. F., Simon, M., & Nowacek, D. P. (2013). Integrative approaches to the study of baleen whale

- diving behavior, feeding performance, and foraging ecology. *BioScience*. <https://doi.org/10.1525/bio.2013.63.2.5>
- Grames, E. M., Stillman, A. N., Tingley, M. W., & Elphick, C. S. (2019). An automated approach to identifying search terms for systematic reviews using keyword co-occurrence networks. *Methods in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13268>
- Harrer, M., Cuijpers, P., Furukawa, T. A., & Ebert, D. D. (2021). Doing Meta-Analysis with R. In *Doing Meta-Analysis with R*. <https://doi.org/10.1201/9781003107347>
- Hart, K. M., & Hyrenbach, K. D. (2010). Satellite telemetry of marine megavertebrates: The coming of age of an experimental science. *Endangered Species Research*, 10(1), 9–20. <https://doi.org/10.3354/esr00238>
- Hays, G. C., Ferreira, L. C., Sequeira, A. M. M., Meekan, M. G., Duarte, C. M., Bailey, H., ... Thums, M. (2016). Key Questions in Marine Megafauna Movement Ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 31(6), 463–475. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.015>
- Hazen, E. L., Maxwell, S. M., Bailey, H., Bograd, S. J., Hamann, M., Gaspar, P., ... Shillinger, G. L. (2012). Ontogeny in marine tagging and tracking science: Technologies and data gaps. *Marine Ecology Progress Series*. <https://doi.org/10.3354/meps09857>
- Heide-Jørgensen, M. P., Nordøy, E. S., Folkow, L. P., Kleivane, L., Blix, A. S., Jensen, M. V., & Laidre, K. L. (2001). Satellite tracking of minke whales (*Balaenoptera acutorostrata*) off the coast of northern Norway. *Journal of Cetaceans Research and Management*, 3(2), 175–178. Recuperado de [papers3://publication/uuid/7A529C9E-65F3-43BB-AB91-15DB74BDA2DC](https://papers3://publication/uuid/7A529C9E-65F3-43BB-AB91-15DB74BDA2DC)
- Hooker S.K., Biuw M., McConnell B.J., Miller P.J., Sparling C.E. (2007) Bio-logging science: logging and relaying physical and biological data using animal-attached tags. *Deep-Sea Research II*, 54, 177–182.
- Hussey, N. E., Kessel, S. T., Aarestrup, K., Cooke, S. J., Cowley, P. D., Fisk, A. T., ... Whoriskey, F. G. (2015). Aquatic animal telemetry: A panoramic window into the underwater world. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.1255642>
- Mann, J. (2018). Parental Behavior. In *Encyclopedia of Marine Mammals*. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-804327-1.00191-6>
- Mate B.R. (1989) Watching habits and habitats from earth satellites. *Oceanus*, 32, 14–18.
- Mate, B., & Urban-Ramirez, J. (2003). A note on the route and speed of a gray whale on its northern migration from Mexico to central .... *Journal of Cetacean Research and Management*, 5(2), 27–29. Recuperado de

[http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?db=pubmed&cmd=Retrieve&dopt=AbstractPlus&list\\_uids=11808355133599970539%5Cnhttp://www.iwcoffice.co.uk/\\_documents/sci\\_com/SC58docs/SC-58-Info11.pdf](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?db=pubmed&cmd=Retrieve&dopt=AbstractPlus&list_uids=11808355133599970539%5Cnhttp://www.iwcoffice.co.uk/_documents/sci_com/SC58docs/SC-58-Info11.pdf)

- MATE, B. R., & WINSOR., G. K. K. and M. H. (2000). Satellite-monitored movements of radio-tagged bowhead whales in the Beaufort and Chukchi Seas during the late-summer feeding season and fall migration. (*Balaena mysticetus*). *Canadian Journal of Zoology* 78(7):1168-1181. 2000., 1181, 14.
- Mate, B.R., D. .M., Palacios, C.S., ... Winsor, .H. (2017). *Baleen Whale Tagging in Support of Marine Mammal Monitoring Across Multiple Navy Training Areas Covering the Years 2014, 2015, and 2016*. (October 2018).
- Mate, Bruce, Mesecar, R., & Lagerquist, B. (2007). The evolution of satellite-monitored radio tags for large whales: One laboratory's experience. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 54(3–4), 224–247. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.11.021>
- McConnell, B. J., Chambers, C., Nicholas, K. S., & Fedak, M. A. (1992). Satellite tracking of grey seals (*Halichoerus grypus*). *Journal of Zoology*. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1992.tb03839.x>
- McIntyre, T. (2014). Trends in tagging of marine mammals: a review of marine mammal biologging studies. *African Journal of Marine Science*, 36(4), 409–422. <https://doi.org/10.2989/1814232X.2014.976655>
- Nakagawa, S., Lagisz, M., Jennions, M. D., Koricheva, J., Noble, D. W. A., Parker, T. H., ... O'Dea, R. E. (2022). Methods for testing publication bias in ecological and evolutionary meta-analyses. *Methods in Ecology and Evolution*, 13(1), 4–21. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13724>
- Nathan, R., Getz, W. M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D., & Smouse, P. E. (2008). A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(49), 19052–19059. <https://doi.org/10.1073/pnas.0800375105>
- Pandolfi, M., Scaia, M. F., & Fernandez, M. P. (2021). Sexual Dimorphism in Aggression: Sex-Specific Fighting Strategies Across Species. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2021.659615>
- Pirotta, E., Booth, C. G., Calambokidis, J., Costa, D. P., Fahlbusch, J. A., Friedlaender, A. S., ... Southall, B. L. (2022). From individual responses to population effects: Integrating a decade of multidisciplinary research on blue whales and sonar. *Animal Conservation*, 1–15. <https://doi.org/10.1111/acv.12785>

- Ralls, K., & Mesnick, S. L. (2009). Sexual Dimorphism. In *Encyclopedia of Marine Mammals*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00233-9>
- Robbins, J., Zerbini, A. N., Gales, N., Gulland, F., Double, M. C., Andrews-Goff, V., ... Tackaberry, J. (2013). Satellite tag effectiveness and impacts on large whales: preliminary results of a case study with Gulf of Maine humpback whales. *Report to the Scientific Committee of the International Whaling Commission, SC/65a/SH0(Omr 2009)*, 1–10.
- Ropert-Coudert, Y., & Wilson, R. P. (2005). Trends and perspectives in animal-attached remote sensing. *Frontiers in Ecology and the Environment*. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2005\)003\[0437:TAPIAR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2005)003[0437:TAPIAR]2.0.CO;2)
- Ropert-Coudert, Y., Beaulieu, M., Hanuise, N., & Kato, A. (2010). Diving into the world of biologging. *Endangered Species Research*, *10*(1), 21–27. <https://doi.org/10.3354/esr00188>
- Shaffer, S. A., & Costa, D. P. (2006). A database for the study of marine mammal behavior: Gap analysis, data standardization, and future directions. *IEEE Journal of Oceanic Engineering*. <https://doi.org/10.1109/JOE.2006.872210>
- Stewart, B. S., Leatherwood, S., Yochem, P. K., & Heide-Jørgensen, M. -P. (1989). HARBOR SEAL TRACKING AND TELEMETRY BY SATELLITE. *Marine Mammal Science*. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1989.tb00348.x>
- Szesciorka, A. R., Calambokidis, J., & Harvey, J. T. (2016). Testing tag attachments to increase the attachment duration of archival tags on baleen whales. *Animal Biotelemetry*, *4*(1). <https://doi.org/10.1186/s40317-016-0110-y>
- Tanaka S. (1987) Satellite radio tracking of bottle-nosed dolphins *Tursiops truncatus*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, *53*, 1327–1338.
- Tyack, P. (1981). Interactions between singing Hawaiian humpback whales and conspecifics nearby. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. <https://doi.org/10.1007/BF00300822>
- Tyack, P. L. (2009). Behavior, overview. In *Encyclopedia of Marine Mammals*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00029-8>
- Viechtbauer, W. (2010). Conducting meta-analyses in R with the metafor. *Journal of Statistical Software*.
- Watanabe, Y. Y., & Papastamatiou, Y. P. (2023). Biologging and Biotelemetry: Tools for Understanding the Lives and Environments of Marine Animals. *Annual Review of Animal Biosciences*, *11*, 247–267. <https://doi.org/10.1146/annurev-animal-050322-073657>

Zerbini, A. N., Andriolo, A., Heide-Jørgensen, M. P., Pizzorno, J. L., Maia, Y. G., VanBlaricom, G. R., ... Bethlem, C. (2006). Satellite-monitored movements of humpback whales *Megaptera novaeangliae* in the Southwest Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 313(June), 295–304. <https://doi.org/10.3354/meps313295>

### **3 CAPÍTULO 3 – Baleias Jubarte no Oceano Atlântico Sul Ocidental: Investigando seus Movimentos Reprodutivos Através de Rastreamento por Satélite**

#### **RESUMO**

Compreender os movimentos dos animais é essencial para avaliar o uso do habitat, as estratégias de história de vida e a dinâmica populacional. Neste estudo, investigamos os padrões de movimento e comportamento de 154 baleias jubarte no Oceano Atlântico Sul Ocidental (ASO), obtidos por telemetria satelital, ao longo de 13 anos, durante a estação reprodutiva da espécie (agosto a dezembro) na costa brasileira. Modelos de estado espaço (SSSM) foram aplicados para estimar estados de comportamentos (bmode) classificados como Área Restrita de Pesquisa (ARS), Trânsito (TRANS) ou incerto. As baleias estavam distribuídas entre 4°S e 24°S. Foram identificadas 5 regiões com alta concentração de comportamento ARS. O modelo linear generalizado misto revelou três resultados principais, incluindo: 1) maior ocorrência de comportamento de movimento de trânsito em latitudes mais baixas do que em latitudes mais altas; 2) comportamento de movimento mais tortuoso durante a lua nova; 3) comportamento do movimento temporalmente dinâmico entre os anos, particularmente em 2009. Nesse sentido, os resultados revelaram importantes regiões onde os animais se agrupam, na costa brasileira, exibindo comportamentos de acasalamento e amamentação, bem como a influência da localização espacial e dos ciclos ambientais no comportamento das baleias jubarte. O comportamento de movimento estimado apresentado aqui melhora o conhecimento sobre o uso do habitat e os padrões de movimento das baleias jubarte em seu local de reprodução, e pode ser usado para mitigar potenciais impactos relacionados às ações antrópicas.

**PALAVRAS-CHAVE:** Costa brasileira, Mamífero marinho, Telemetria por satélite, Padrões de movimento, Estrutura populacional, Comportamento reprodutivo

### 3.1 INTRODUÇÃO

O movimento desempenha um papel crucial na vida dos organismos, sendo essencial para encontrar habitats adequados para reprodução e alimentação, interagir com conspecíficos e até mesmo se relocar quando necessário (Nathan et al., 2008). Nas áreas de reprodução, o movimento é especialmente vital, influenciando diversos aspectos do comportamento e contribuindo significativamente para o sucesso reprodutivo dos indivíduos. Ou seja, por meio do movimento, os animais se deslocam para regiões que oferecem condições ideais para amamentar e cuidar de seus filhotes, além de encontrar parceiros para o acasalamento, aumentando assim as chances de reprodução e sobrevivência da prole (Fedak et al., 2009). O movimento, portanto, está intrinsecamente ligado às necessidades básicas da vida, como encontrar comida, localizar parceiros adequados e evitar predadores, demonstrando a importância fundamental dessa dinâmica na sobrevivência e evolução das espécies (Nathan et al., 2008; Dingle & Drake, 2007).

Para animais migratórios, como as grandes baleias, os comportamentos reprodutivo e alimentar ocorrem em diferentes locais e épocas (Dingle & Drake, 2007). A migração das grandes baleias é caracterizada por um movimento anual entre áreas de alimentação de verão em latitudes elevadas e áreas de reprodução de inverno em latitudes mais baixas (Dawbin, 1956; Dawbin 1966). Nos locais de reprodução, as grandes baleias geralmente entram em estado de jejum, obtendo energia das reservas acumuladas previamente nas áreas de alimentação (Jönsson, 1997; Stephens et al., 2009). Compreender os fatores que impulsionam esse movimento revela como os animais alocam recursos para a reprodução ao longo de suas vidas, visando maximizar sua aptidão (Nathan et al., 2008; Stearns, 1992). Os padrões de movimento das baleias nos locais de reprodução são influenciados pela estrutura social e frequentemente apresentam viés de gênero (Craig et al., 2014; Handle & Perrin, 2007), uma vez que fêmeas e machos enfrentam diferentes restrições energéticas, incluindo produção de gametas, gestação, lactação e competição por acasalamento (Lockyer, 1981).

A baleia jubarte, *Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1781) é uma das espécies de grandes baleias mais bem estudadas. A espécie é conhecida por

apresentar uma das mais longas migrações registradas de todos os mamíferos (Palsbøll et al., 1997; Robbins et al., 2011). Embora as pressões seletivas dessa migração permaneçam obscuras, as vantagens desse comportamento devem estar associadas a resultados de maior sucesso reprodutivo dos indivíduos migratórios (Clapham, 2001; Corkeron & Connor 1999). Seu sistema de acasalamento foi sugerido como 'lek flutuante', no qual pode haver competição pelo acesso à fêmea, e o macho não apresenta cuidado parental (Clapham, 1996). A espécie caracteriza-se por pequenos grupos sociais instáveis em locais de invernada, as baleias fêmeas possuem uma distribuição ampla e imprevisível, e não estabelecem territorialidade (Clapham, 1996).

A baleia jubarte apresenta áreas de agregação nas áreas de reprodução, que geralmente ocorrem em locais específicos, com padrões de uso do espaço que mudam de acordo com as necessidades biológicas de vida dos indivíduos (Cerchio, 1998; Clapham & Zerbini, 2015; Martins et al., 2001; Mattila et al., 1989; Trudelle et al., 2018). O agrupamento, em determinadas regiões, pode facilitar a seleção de parceiros e indicar um habitat com características ambientais favoráveis (Clapham, 1996; Rasmussen et al., 2007). Dessa forma, definir a distribuição dos movimentos e identificar áreas com uso continuado ou repetitivo é importante para um melhor entendimento da biologia reprodutiva da espécie, uma vez que a escala espacial em que as estratégias reprodutivas das jubartes podem ocorrer é pouco conhecida (Dulau et al, 2017; Hoenner et al., 2012; Kernohan et al., 2001; Powell, 2000).

Os padrões de comportamento do movimento podem mostrar mudanças consideráveis, ao longo do tempo, como resultado da motivação, experiência, interações sociais ou mudanças no ambiente (Dingle et al., 1985). A telemetria satelital é uma técnica utilizada para monitorar e investigar remotamente o movimento dos animais. Essa abordagem pode revelar padrões de movimento que são representativos de atividades reprodutivas, como acasalamento, parto e amamentação, quando lentos e erráticos, ou quando movimentos rápidos e direcionados, indicam deslocamento entre regiões (Jonsen et al., 2005; 2013). A exploração dos padrões de movimento ajuda a entender os padrões temporais em várias escalas, o que é um desafio fundamental nos estudos ecológicos (Levin, 1992). Uma amostra de dados de movimento populacional pode fornecer evidências



de variação nas estratégias de acasalamento dentro e entre os sexos ou diferenças de base ontogenética (Dahlgren & Eggleston, 2000; Gibson et al., 2002; Pasquaretta et al., 2021; Schlaff et al., 2020; Wearmouth & Sims, 2008).

A vida animal é rítmica e os ciclos ambientais moldam a biologia e as interações de inúmeras espécies (Häfker & Tessmar-Raible, 2020). Os ciclos ambientais que os animais vivenciam e que governam seus ritmos comportamentais dependem fortemente de seus habitats naturais (Häfker & Tessmar-Raible, 2020). Portanto, o estudo do movimento dos animais em seus habitats naturais pode revelar a influência de uma variedade de efeitos ambientais na organização social. Variações do movimento em resposta ao ciclo lunar, por exemplo, são uma característica adaptativa reconhecida nos organismos marinhos, mas é menos documentada na vida de organismos maiores, especialmente mamíferos (Lea et al., 2010; Naylor, 2001; Owen et al., 2019; Sousa-Lima & Clark 2008; Sterling et al., 2014). Os períodos do dia também podem ser responsáveis por variações no comportamento, pois estão associados à sincronização e modulação por relógios circadianos, que coordenam processos fisiológicos e bioquímicos no corpo e diferem amplamente, dependendo da biologia da espécie (Baird et al., 2008; Bloch et al., 2013).

Aqui exploramos um conjunto de dados de telemetria por satélite da população de baleias jubarte do Atlântico Sul Ocidental, coletados durante treze anos, durante a época de reprodução, para investigar áreas onde a atividade reprodutiva é mais provável de ocorrer e para investigar fatores que podem influenciar os movimentos das baleias jubarte. A hipótese é que os padrões de movimento com características de atividades reprodutivas estão agrupados ao longo da costa brasileira, e o comportamento do movimento é influenciado pelo status reprodutivo, sexo das baleias e ciclos ambientais. As informações obtidas neste estudo contribuirão para uma melhor compreensão dos fatores que afetam o sucesso reprodutivo e a sobrevivência das baleias jubarte, além de aprimorar o conhecimento sobre o uso do habitat em áreas de reprodução. Dessa forma, o estudo também contribui para estratégias de conservação e manejo de espécies em situações de desastres ambientais.

## 3.2 MATERIAL E MÉTODOS

### 3.2.1 *Implantação dos transmissores e coleta de dados*

Implantação de transmissores via satélite foi realizada durante a temporada de reprodução das baleias jubarte ao longo da costa brasileira (agosto a novembro) entre 12°S e 20°S de 2003 a 2019 (Horton et al., 2020; Zerbini et al., 2006). As operações de marcação foram realizadas em condições climáticas favoráveis (estado do mar de Beaufort  $\leq 3$ ) a partir de barcos de velocidade de fibra de vidro e barcos infláveis de casco rígido com comprimento variando de 5,5 a 6,7 m.

As baleias foram equipadas com transmissores satelitais tipo C da Wildlife Computer (SPOT3, SPOT4, SPOT5, SPOT6 e MK10). A implantação foi realizada utilizando uma vara de fibra de carbono feita sob medida de 8 m de comprimento até 2009 (Heide-Jørgensen et al., 2003) e o sistema ARTS (Air Rocket Transmitter System, Heide-Jørgensen et al., 2001) nos anos de 2010-2019, a pressões de 10-15 bars. A programação dos transmissores variou ao longo dos anos, dependendo dos tipos/modelos específicos utilizados, com o objetivo de prolongar a vida útil dos transmissores. Nos modelos SPOT, as transmissões eram diárias por um período de três meses e, em seguida, a cada dois dias. Nos modelos MK10, os transmissores foram programados para transmitir 24 horas por dia, todos os dias ou a cada dois dias do ano.

A composição dos grupos foi determinada no campo usando 'group follows' (Mann, 1999), com evidências fotográficas utilizadas para confirmação subsequente. Os papéis sociais dos indivíduos marcados foram atribuídos com base em suas posições dentro da composição do grupo. Sempre que possível, os animais marcados foram biopsiados de acordo com os métodos descritos por Heide-Jørgensen et al. (2006) e Zerbini et al. (2006), para determinar o sexo de cada indivíduo marcado, utilizando métodos moleculares conforme descrito por Bruford et al. (1992) e Berube & Palsbøll (1996). Nos casos em que as biópsias não foram realizadas, o sexo foi inferido com base no papel social, com mães classificadas como fêmeas e acompanhantes classificadas como machos. A identidade da mãe foi inferida observando-a consistentemente em proximidade próxima ao filhote

(Clapham, 1996). Os acompanhantes foram identificados com base em sua associação espacial com o par mãe-filhote (Glockner & Venus, 1983; Mobley et al., 1999). As fêmeas foram classificadas como lactantes quando acompanhadas por um filhote e como não lactantes quando não estavam.

Os sinais de rádio dos transmissores foram processados pelos satélites Argos (Argos, 1990) usando o Efeito Doppler na frequência de transmissão, que decodificou as informações dos sensores e registrou a posição geográfica dos indivíduos monitorados (consulte Argos, 2016). As estimativas de localização foram classificadas pela Argos em sete classes de qualidade, designadas como 3, 2, 1, 0, A, B e Z, em ordem de precisão (Argos, 2016). As posições classificadas como Z são inválidas e foram removidas do banco de dados, assim como as posições em terra. As outras localizações foram filtradas usando o filtro Speed-Distance-Angle (filtro SDA, Freitas et al., 2008), com uma velocidade máxima de deslocamento da baleia de 18 km/h (Zerbini et al., 2015), para remover apenas localizações altamente errôneas e irreais.

### *3.2.2 Análise do modelo de estado-espço de comutação (SSSM)*

Um SSSM foi aplicado aos dados de telemetria derivados de Argos para avaliar o movimento e o comportamento das baleias jubarte (Jonsen et al., 2006; 2013). O SSSM estima as localizações dos animais e os estados comportamentais por meio de um modelo de processo que prevê o estado futuro (localização e modo comportamental de um animal), dado seu estado atual e um modelo de observação que vincula os estados de localização não observados, previstos pelo modelo de processo aos dados observados. Um modelo de passeio aleatório, correlacionado de primeira diferença (DCRW), foi usado para modelar a dinâmica do movimento, permitindo que os parâmetros de movimento alternem entre dois estados comportamentais, trânsito (TRANS) e Pesquisa de Área Restrita (ARS), incluindo um DCRW distinto para cada modo comportamental que difere em seus valores de ângulo médio de giro ( $\theta$ ) e persistência do movimento ( $\gamma$ ; autocorrelação em velocidade e direção).

Um Modelo de Cadeia de Markov descreve os estados comportamentais ao longo do tempo, estimando a probabilidade de mudar de estado de TRANS, no tempo  $t$ , para ARS, no tempo  $t + 1$ , e vice-versa (Jonsen et al., 2013). Os valores de modo comportamental foram adotados com base em critérios estabelecidos em estudos anteriores, que empregaram limites conservadores para definir os modos comportamentais (por exemplo, Andrews-Goff et al., 2018; Bailey et al., 2009; de Castro et al., 2014; Riekkola et al., 2019; Weinstein et al., 2017). Valores do modo comportamental mais próximos de 1 ( $bmode < 1,25$ ) indicam comportamento transitório, movimento persistente e altamente direcional, com ângulos de viragem baixos (próximos de  $0^\circ$ ). Valores do modo comportamental mais próximos de 2 ( $bmode > 1,75$ ) indicam ARS, um movimento mais variável, com grandes ângulos de giro (próximo à  $180^\circ$ ). Locais com valores de modos comportamentais estimados entre 1,25 e 1,75 foram considerados 'incertos' ou sem informações suficientes para distinguir claramente os comportamentos (Jonsen et al., 2005).

O SSSM foi ajustado a todos os locais filtrados para cada trajetória de baleia jubarte, separadamente, usando o software R Versão 3.6.3 (R Core Team 2020) e o software WinBUGS, por meio do pacote R R2WinBUGS (Lunn et al., 2000; Sturtz et al., 2005). Um intervalo de tempo de 6 h foi usado para fornecer dados detalhados sobre o movimento das baleias (por exemplo, Andriolo et al., 2014; de Castro et al., 2014; Riekkola et al., 2019). O SSSM executou duas simulações paralelas de Monte Carlo da cadeia de Markov (MCMC), produzindo um total de 50.000 amostras MCMC para cada cadeia. As primeiras 20.000 amostras foram descartadas como burn-in e as iterações restantes foram diluídas, retendo cada 15ª amostra para reduzir a autocorrelação. A distribuição posterior das estimativas dos parâmetros do modelo foi calculada com as 2.000 amostras restantes (de Castro et al., 2014).

### *3.2.3 Organização dos dados e variáveis explicativas*

O SSSM foi aplicado ao longo da rota de cada indivíduo, mas apenas as posições localizadas na área de reprodução foram retidas para análise. A área de reprodução restringiu-se à região que compreende os limites da plataforma continental ao longo da costa brasileira, com profundidade inferior a 200 m e entre

latitudes 5° S e 23° S (Andriolo et al., 2010ab; Zerbini et al., 2006; 2011). As trajetórias que apresentaram localizações fora dos limites da plataforma continental, mas com retorno às isóbatas de 200 m, também foram consideradas na análise. Localizações além dos limites da plataforma continental (profundidade > 200 m), com um modo comportamental de trânsito contínuo (> 3 locais TRANS), foram registrados como uma saída da área de invernada e início da rota migratória e foram removidos das análises.

As variáveis período do dia, dia do ano, ano, fase da lua, longitude, latitude e sexo do animal foram escolhidas para explorar sua influência nos modos comportamentais estimados pelo SSSM, por meio de modelos lineares. A data dos locais foi convertida para dias julianos, usando o pacote R 'lubridate' (Grolemund & Wickham, 2011) e foi usada para avaliar as fases da lua, usando o pacote R 'lunar' (Lazaridis, 2014). As fases foram categorizadas como Nova, Crescente, Quarto Crescente, Crescente Gibosa, Cheia, Minguante Gibosa, Quarto Minguante e Minguante. O período do dia foi categorizado em 4 fases, de acordo com a elevação solar, usando o pacote R 'oce' (Kelley & Richards, 2016). A fase "Dia" foi definida com uma elevação solar superior a +6 graus; a elevação solar de -12 a +6 graus do horizonte, incluindo o nascer do sol, foi classificada como "Amanhecer"; para a fase "Crepúsculo", a elevação solar era de +6 a -12 graus, incluindo o pôr do sol, e, quando a elevação solar era inferior a -12 graus, a fase foi tida como "Noite" (Falcone et al., 2017).

### *3.2.4 Fragmentos de pesquisa de área restrita*

O movimento ARS é determinado quando os animais se movem em velocidades relativamente lentas e exibem caminhos mais sinuosos como resultado de uma atividade espacialmente restrita (por exemplo, interagindo com co-específicos, alimentando-se) (Barraquand & Benhamou, 2008). Manchas ARS foram identificadas para cada indivíduo, a fim de observar o uso do habitat e identificar áreas importantes de interação das baleias. Os fragmentos ARS foram identificados como sequências contínuas de 3 ou mais localizações consecutivas com um modo comportamental estimado superior a 1,75 (indicativo de ARS) e foram considerados

terminados quando seguidos por 3 ou mais localizações consecutivas atribuídas a um modo comportamental estimado inferior a 1,75 (Bailey et al., 2009; Lesage et al., 2017; Lydersen et al., 2020). A extensão dos fragmentos ARS com mais de 5 localizações (mínimo para "Minimum Convex Polygons" - MCP) foi estimada usando o mínimo polígono convexo (MCP – km<sup>2</sup>) (Lydersen et al., 2020). Além disso, foram determinados o número de posições e o tempo gasto em cada fragmento.

O agrupamento espacial baseado em densidade (HBSCAN) foi aplicado aos fragmentos ARS usando o pacote "dbscan" (Hahsler et al., 2019) na plataforma R. Um mínimo de 30 pontos por agrupamento (minPts = 30) foi definido por meio de análise visual e o mínimo de pontos fora dos clusters (McInnes & Healy, 2017). Foram calculados o número de localizações em cada agrupamento, e a extensão dos agrupamentos, usando o mínimo polígono convexo (MCP – km<sup>2</sup>) (Lydersen et al., 2020).

### *3.2.5 Análises do comportamento do movimento*

Modelos lineares de efeitos mistos (LMMs) foram ajustados para avaliar a influência das variáveis explicativas nos modos comportamentais estimados pelo SSSM, por máxima verossimilhança (ML), usando o pacote R "nlme" (Pinheiro et al., 2019). A variável modo de comportamento foi transformada em logit (Cerchio et al., 2016; O'Toole et al., 2015; Riekkola et al., 2019), depois de ajustada, para variar entre 0 (trânsito) e 1 (pesquisa) como uma variável contínua (Warton & Hui 2011). Os indivíduos marcados foram incluídos como um efeito aleatório, e uma estrutura de autocorrelação de média móvel autorregressiva (ARMA) (3,1) foi adicionada para modelar a autocorrelação temporal nos dados de telemetria para cada baleia.. As variáveis foram testadas para colinearidade usando Variance Inflation Factors (VIF) do pacote R "car" (Fox & Weisberg, 2019). Um valor limite de 3 foi usado para remover variáveis colineares. Todos os preditores foram dimensionados e centralizados para média zero.

Uma seleção automatizada de modelos foi realizada (função dredge no pacote R MuMIn; Bartoń 2018) para verificar todas as combinações de modelos possíveis. Testes de critério de informação de Akaike de segunda ordem (AICc) e a

diferença no AICc ( $\Delta AICc$ ), com uma diferença de limiar  $< 4$  (Burnham et al., 2011), foram implementados para selecionar o melhor modelo. O melhor modelo foi reajustado, usando máxima verossimilhança restrita (REML), para obter as estimativas finais dos parâmetros (Zuur et al., 2009). A normalidade e homogeneidade dos resíduos foram verificadas graficamente. Análises post hoc foram executadas usando o pacote R emmeans (Lenth 2020) para avaliar diferenças entre pares de variáveis categóricas. Todas as figuras foram produzidas usando o pacote R ggplot2 (Wickham 2016). A análise foi concluída no R Versão 3.6.3 (R Core Team 2020) e os valores são relatados como média  $\pm$  desvio padrão (DP).

### 3.3 RESULTADOS

#### 3.3.1 Descrição do movimento

Um total de 158 baleias jubarte foram marcadas na costa brasileira de 2003 a 2019 (nenhuma operação de marcação ocorreu em 2013, 2014, 2015). A identificação do sexo foi obtida por métodos moleculares para 46 indivíduos e inferida com base no papel social para outros 112 indivíduos (Tabela 1). Cinco indivíduos não foram utilizados para a análise porque forneceram menos de 3 localizações, resultando em 153 indivíduos analisados (Tabela Suplementar S2).

Tabela 1. Resumo das localizações obtidas por telemetria com base no sexo e na classe reprodutiva dos animais marcados.

Sexo	Classe Reprodutiva	<i>n</i>	n localizações	Média de localizações ( $\pm$ SD)
Fêmea	lactante	90	7603	84.47 $\pm$ 57.05
	não lactante	7	338	48.28 $\pm$ 33.56
Macho		35	2327	66.48 $\pm$ 44.56
Indeterminado		21	1443	68.71 $\pm$ 56.38

Depois de selecionar as posições localizadas na área de reprodução, foram excluídas as posições de classe Z e as localizações em terra. Dessa forma, foram obtidas 47.663 localizações para todas as 153 rotas, com uma duração média de

rastreamento de  $22,34 \pm 16,15$  dias ( $\pm$  DP), com variação entre 1,25 e 77,25 dias. As baleias ocuparam regiões sobre as águas da plataforma continental entre 4°S e 24°S. As posições de saída do local de invernada e início da migração foram registradas para 121 baleias e ocorreram entre 08 de agosto e 26 de dezembro. Uma baleia fêmea acompanhada com filhote saiu da área de reprodução, na latitude 10°S, em setembro de 2009, mas todos os outros indivíduos começaram a migrar entre 19°S e 24°S. Um indivíduo marcado em 2012 teve sua transmissão registrada até a estação reprodutiva do ano seguinte, retornando à costa brasileira em 20 de agosto de 2013. O SSSM previu 11.712 locais na área de reprodução. A distância média percorrida com base nas posições derivadas do modelo foi de  $1.166,41 \pm 821,37$  km (intervalo = 18,66 km a 4.530,83 km).

### 3.3.2 *Comportamento de movimentação*

Trinta e sete baleias (28 F lactantes, 3 F não lactantes e 6 M) exibiram um total de 598 localizações fora da plataforma continental ( $> 200$ m de profundidade) e depois retornaram para profundidades  $< 200$ m. O modo comportamental TRANS foi exibido na maioria dos movimentos fora da plataforma continental (ARS: 26,6 %, IND: 27,7 % e TRANS: 45,6 %; qui-quadrado = 40,96, df = 2,  $p < 0,05$ ). Esses indivíduos atingiram regiões com profundidades de até 3.824 m. Entre setembro e dezembro, 17 baleias (12 F lactantes, 1 F não lactantes e 4 M) apresentaram posições próximas à Cadeia do Monte Submarino Vitória-Trindade (cadeia Besnard), entre as latitudes de 20°S e 21°S ao longo dos anos (2003, 2006, 2008, 2010-2012, 2017-2019), regressando posteriormente à plataforma continental.

Durante o período de residência na área de reprodução, os estados comportamentais classificados como ARS, TRANS ou incerto corresponderam a 4.672, 2.705 e 4.335 do número total de localidades previstas SSSM, respectivamente (Fig. 1). A média ( $\pm$  SD) do modo de comportamental por indivíduo foi de  $41,7 \pm 44,8$  para localizações ARS,  $33,4 \pm 36$  para comportamento TRANS e  $28,9 \pm 32,2$  para estado incerto (Fig. 2). Nenhuma localização classificada como ARS ou  $< 3$  ARS foi detectada para 56 animais (30 F lactantes, 1 F não lactante, 17 M e 8 I) marcados entre agosto e outubro.



Entre os animais sem comportamento de ARS, 35 indivíduos (17 F lactantes, 8 I e 10 M) tiveram tempo de rastreamento inferior a 20 dias, com mínimo de 1 dia e 6 horas e máximo de 18 dias e 12 horas. Os outros 21 animais (13 F lactantes, 1 F não lactantes e 7 M) sem comportamento de ARS tiveram duração de rastreamento variando de 20,2 dias a 77,5 dias. Este grupo final, com 21 baleias, teve animais marcados em 2003 (1 F lactante), 2008 (1 F lactante e 1 M), 2009 (1 F não lactante), 2017 (6 F lactante e 4 M) e 2018 (5 F lactantes e 2 M). As baleias marcadas em 2009 e em 2008 atingiram a região norte da costa brasileira, entre as latitudes 10°S e 9°S, e deslocaram-se para o sul para deixar o local de invernada. Em 2017 e 2018 as baleias marcadas mudaram-se para a região sul da costa brasileira até a latitude 23,7°S.

ARS foi o modo comportamental que apresentou maior frequência em todos os meses, exceto em dezembro (Fig. 3a). Em todos os períodos do dia ARS foi o estado com maior frequência (Fig. 3b). Incluindo todas as 154 baleias do conjunto de dados, baleias fêmeas em lactação realizaram ARS em  $42,5 \pm 40,8\%$  das posições (média por indivíduo  $\pm$  DP), com TRANS ocorrendo em  $33\% \pm 32,9\%$  dos locais (estado incerto:  $24,3 \pm 26,1\%$ ). Fêmeas não lactantes realizaram ARS em  $17 \pm 8,3\%$  dos locais e TRANS em  $52,3 \pm 63\%$  (estado incerto:  $30,6 \pm 28,5$ ). Baleias machos exibiram ARS em  $32,6 \pm 32,3\%$  das localidades e TRANS em  $30 \pm 31,8\%$  das localidades (estado incerto:  $37,2 \pm 35,7\%$ ). A frequência do modo de comportamento não diferiu entre as classes de baleias (Teste de Permutação Fisher-Pitman Aproximativo de Duas Amostras  $\chi^2 = 2,97$ ,  $p = 0,22$ ).

### 3.3.3 Fragmentos de área de pesquisa restrita (ARS)

Entre as 98 baleias que apresentaram comportamento ARS, 89 foram identificadas com 3 ou mais modos ARS consecutivos (55 F lactantes, 5 F não lactantes, 16 M e 13 I) (Fig. 4a). As outras 9 baleias exibiram comportamento ARS, mas não com uma sequência de 3 ou mais estados ARS consecutivos. Um total de 145 fragmentos ARS foram identificados (4.305 localizações), com o máximo de 5 fragmentos por indivíduo e uma média de  $1,62 \pm 1,02$  ( $\pm$  DP). O tempo gasto nos fragmentos variou entre 1 dia e 6 horas e 43 dias e 12 horas (média  $\pm$  DP  $11 \pm 10$

dias). Em média, os machos (média  $\pm$  DP  $12 \pm 14$  dias) passaram mais tempo nos fragmentos ARS do que as fêmeas (média  $\pm$  DP  $10 \pm 9$  dias). O pico de fragmentos ARS, períodos em que os animais reproduziam consistentemente comportamentos erráticos ( $> 3$  locais), ocorreu em outubro (45%), seguido de setembro e novembro, com 24% e 26% de fragmentos ARS, respectivamente. Agosto (4%) e dezembro (2%) tiveram a menor frequência de fragmentos ARS (qui-quadrado = 126,48, df = 4,  $p < 0,05$ ). O tempo gasto nos fragmentos ARS (dias) não variou significativamente com o ano (Teste de Permutação de Fisher-Pitman  $\chi^2 = 17,5$ ,  $p > 0,05$ ).

Foram calculadas as áreas de 110 fragmentos ARS ( $> 5$  localizações). Seus tamanhos variaram de  $24,5 \text{ km}^2$  a  $39.267,6 \text{ km}^2$  (média  $\pm$  DP  $5.486,06 \pm 7.707,2 \text{ km}^2$ ). Em média, os machos apresentaram maiores áreas em comparação às fêmeas (média  $\pm$  DP, M:  $6.701,6 \pm 7.127 \text{ km}^2$ ; F:  $5.337 \pm 8.003,1 \text{ km}^2$ ). A velocidade de deslocamento em manchas ARS variou de  $0,23 \text{ km/h}$  a  $5,37 \text{ km/h}$  ( $1,9 \pm 1,87 \text{ km/h}$ ). A velocidade média dos indivíduos foi significativamente maior nas manchas localizadas mais ao sul, entre  $17^\circ\text{S}$  e  $22^\circ\text{S}$  (Teste de Permutação de Fischer-Pitman  $\chi^2 = 177$ ,  $p < 0,05$ ). A velocidade máxima alcançada nas latitudes entre  $17^\circ\text{S}$  e  $22^\circ\text{S}$  foi de  $5,37 \text{ km/h}$ , enquanto nas manchas localizadas mais ao norte dessa faixa de latitude a velocidade máxima foi de  $2,16 \text{ km/h}$ . Foi encontrada uma correlação positiva significativa entre o tempo gasto em um fragmento ARS e a área do fragmento (correlação de classificação de Spearman  $\rho_S = 48,388$ ,  $p < 0,05$ ,  $\rho = 0,78$ ).

Figura 1. Modelo de estado-espço derivado derivado de localizações de Argos e modos comportamentais inferidos para 153 baleias jubarte instrumentadas com etiquetas de satélite em 2003 (n = 11), 2005 (n = 13), 2006 (n = 10), 2007 (n = 11), 2008 (n = 17), 2009 (n = 12), 2010 (n = 11), 2011 (n = 8), 2012 (n = 15), 2016 (n = 2), 2017 (n = 25), 2018 (n = 14) e 2019 (n = 4). A trajetória de 2013 foi de um indivíduo '121196.12' marcado em 2012, cuja duração do transmissor se estendeu até o ano seguinte à marcação. ARS = Busca em Área Restrita, TRANS = Trânsito. Isóbata de 200 m destacada em azul.

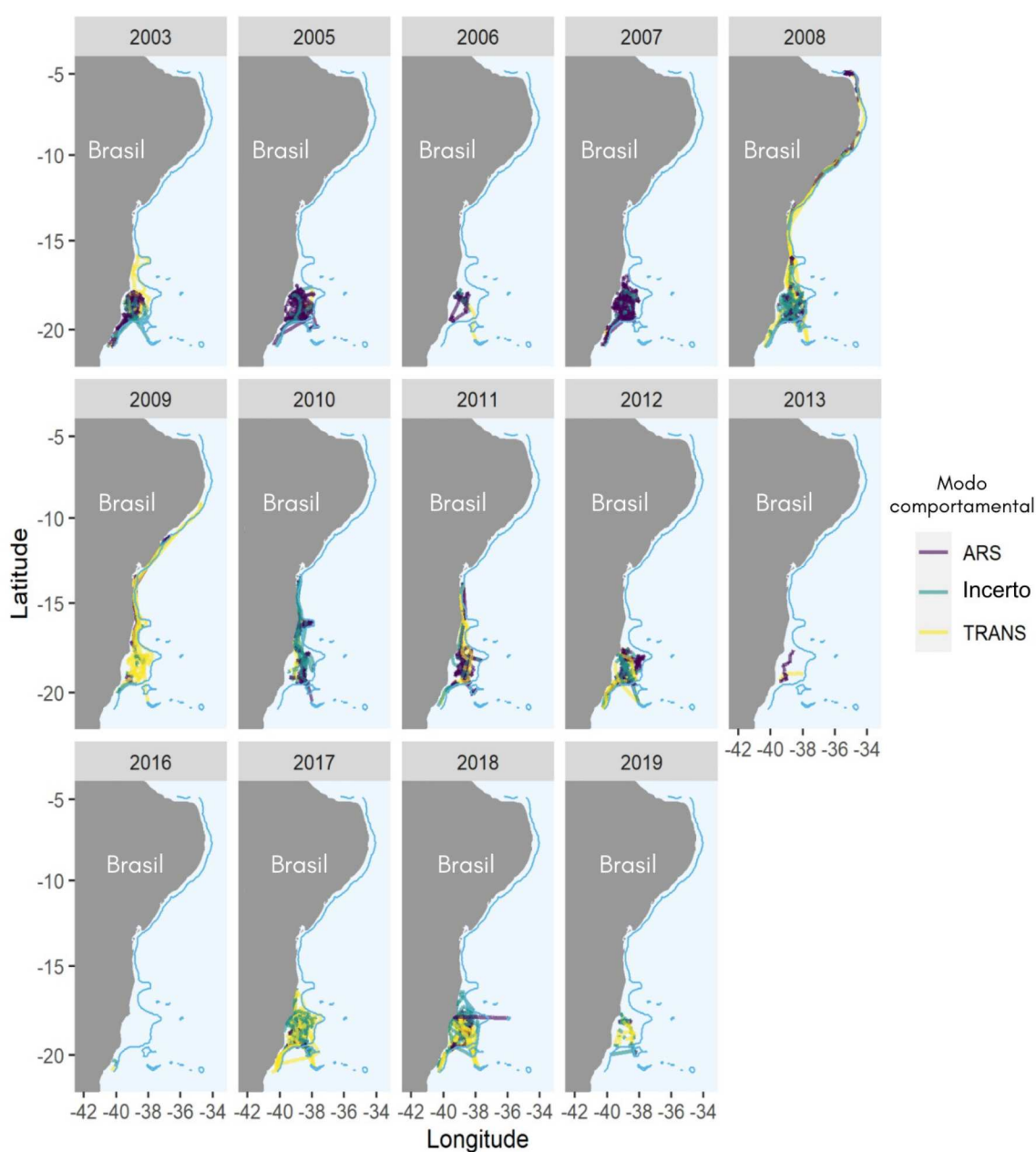
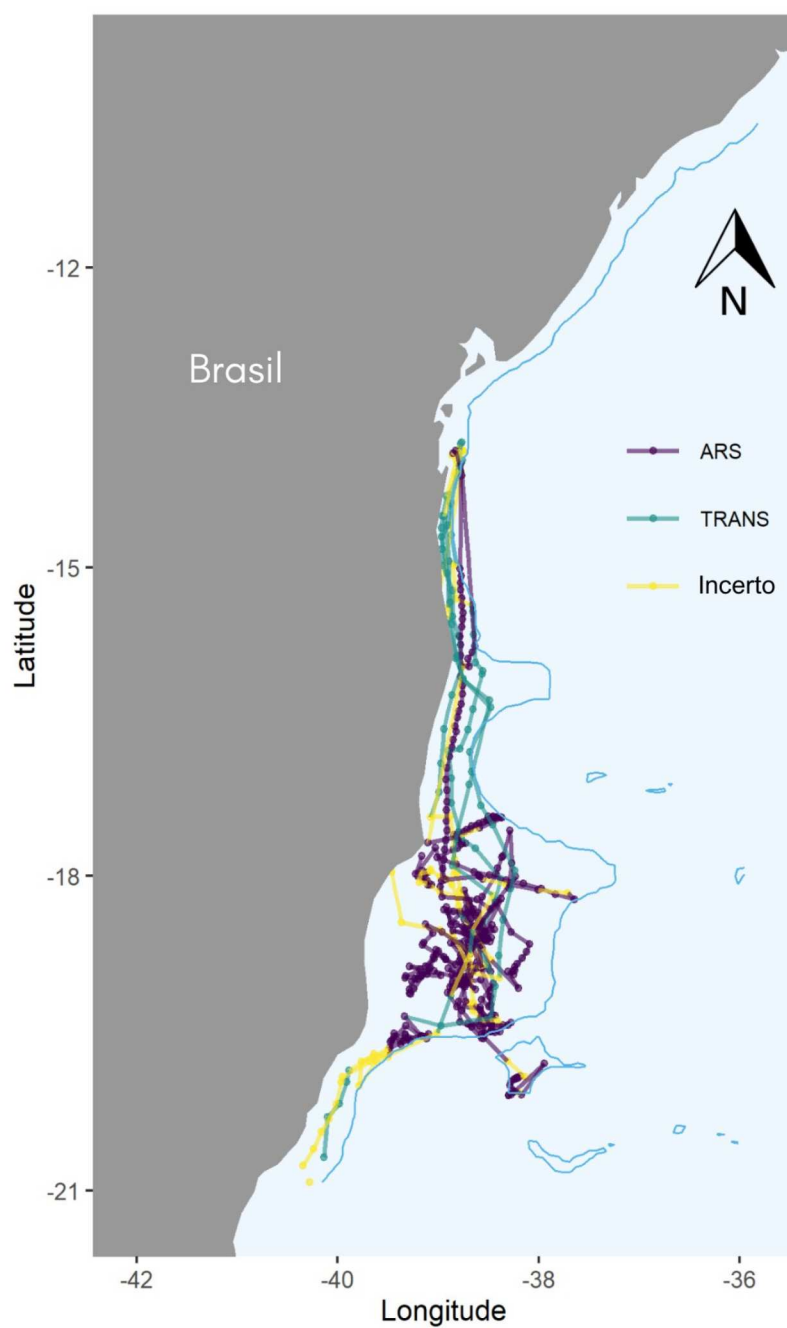


Figura 2. Localizações derivadas do modelo de estado espaço (SSSM) dos animais marcados na estação reprodutiva (2011) para observar detalhadamente os estados comportamentais estimados pelo SSSM.

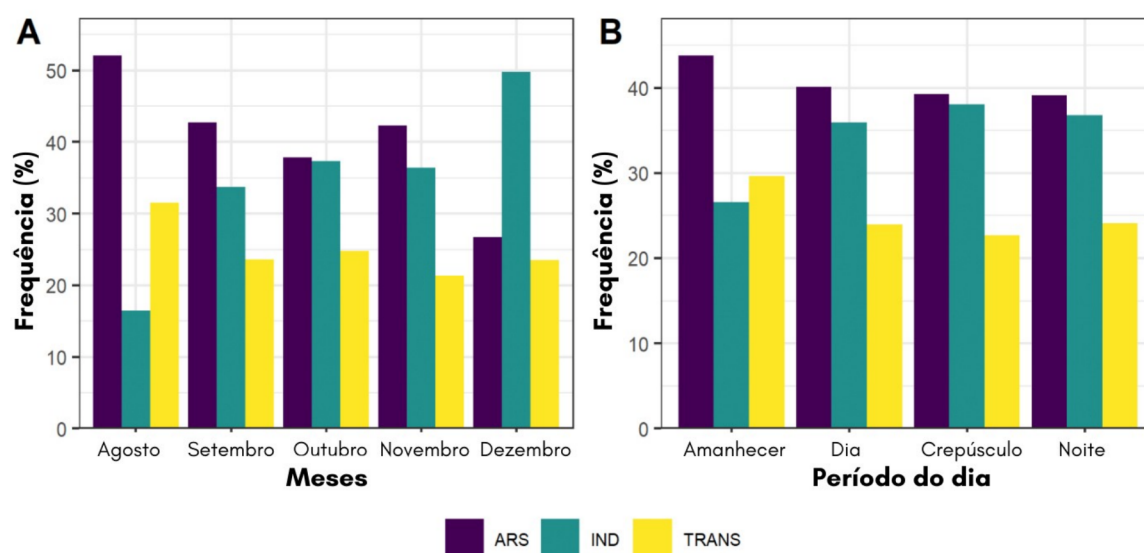


### 3.3.4 Agrupamentos de fragmentos ARS

Cinco agrupamentos contendo localizações ARS foram identificados pela densidade de pontos de localização ARS (Fig. 4b). O primeiro agrupamento estava localizado no norte do Brasil entre 4,7°S e 6°S e suas 56 posições vieram de uma única baleia mãe (PTT 87768.08) em setembro e outubro de 2008. Este aglomerado foi caracterizado por uma duração de 19 dias, com uma velocidade média ( $\pm$  DP) de  $2,48 \pm 1,7$  km/h e tamanho de  $8.569$  km<sup>2</sup>. O segundo agrupamento apresentou posições ( $n = 120$ ) de agosto a outubro de 2008 e outubro de 2009 e 2011, entre 8°S e 11°S, representado por 5 indivíduos (3 F e 2 I). Este agrupamento apresentou velocidade média ( $\pm$  DP) de  $2,18 \pm 1,48$  km/h, com tamanho de  $9.707$  km<sup>2</sup> e média ( $\pm$  DP) de  $7 \pm 5$  dias de duração.

De 2009 a 2011, seis baleias exibiram posições ( $n = 51$ ) no terceiro agrupamento (4 F e 2 M) em setembro e outubro, entre as latitudes 13°S e 14°S. Esse agrupamento apresentou a menor média de velocidade (média  $\pm$  DP,  $1,28 \pm 1,32$  km/h) e tamanho ( $1.179$  km<sup>2</sup>) em comparação com as demais regiões agrupadas, com tempo médio gasto de  $2 \pm 2$  dias. No quarto agrupamento, oito baleias fêmeas apresentaram posições ( $n = 127$ ) de setembro a novembro, em 7 anos (2003, 2005, 2007, 2008, 2011, 2017 e 2018), com duração média de  $4 \pm 2$  dias. Esta região apresentou uma área de  $10.061$  km<sup>2</sup> e estava localizada entre as latitudes 22°S e 23°S, com a maior média de velocidade (média  $\pm$  DP,  $2,65 \pm 2,48$  km h<sup>-1</sup>) em comparação aos demais agrupamentos. Finalmente, o quinto agrupamento incluiu a maioria das posições ( $n = 3.896$ ) de agosto a dezembro em todos os anos coletados, com uma amostra de 71 indivíduos (49 F, 11 M e 11 I) com posições entre as latitudes 15°S e 22°S, tamanho de  $102.802$  km<sup>2</sup>, velocidade média ( $\pm$  DP) de  $1,84 \pm 1,83$  km/h e média de tempo gasto de  $16 \pm 14$  dias nesta região.

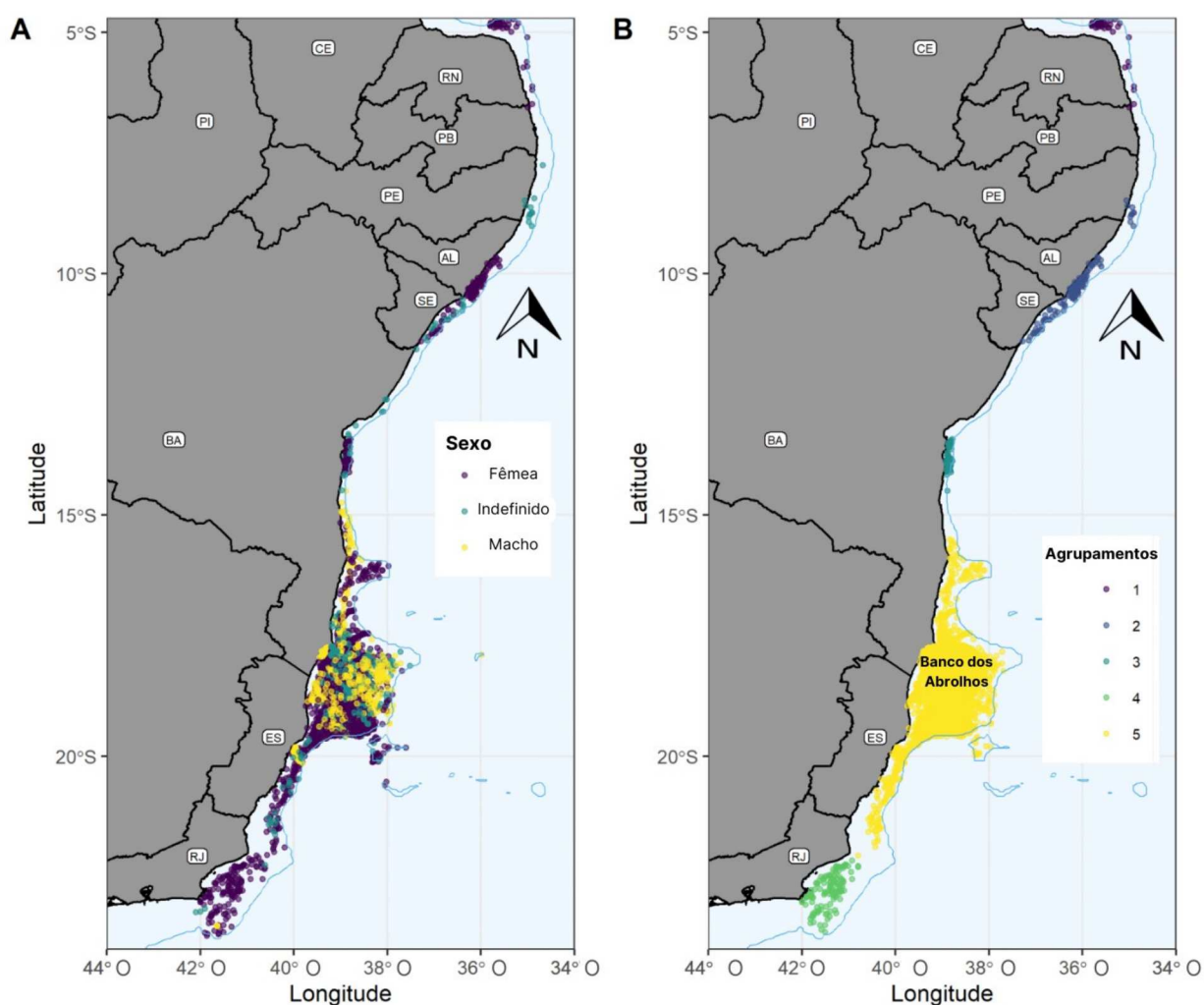
Figura 3. Frequência de distribuição das taxas de estados comportamentais ao longo dos meses (A) e períodos do dia (B) da população de baleias jubarte do Atlântico Sul Ocidental, marcadas na costa brasileira.



### 3.3.5 Modelos Lineares

A latitude e a longitude foram mantidas como variáveis fixas nos modelos para controlar os efeitos espaciais. O modelo completo apresentou o melhor ajuste (Tabela 2), incluindo os efeitos das variáveis sexo, período do dia, ano, dia do ano e fase lunar e algumas interações como preditores importantes sobre o modo comportamental das baleias jubarte na área de reprodução no Oceano Atlântico Sul Ocidental (ASO), e apresentou 22% de desvio explicado. A seleção de modelos exploratórios (modelos com  $\Delta AICc < 4$ ) incluiu as variáveis fase lunar, ano, dia do ano e a interação das fases lunares e dia do ano em todos os modelos, o que demonstra a importância desses parâmetros individuais (Tabela 2). Sexo e o período do dia ocorreram em 5 e 4 modelos, respectivamente, e sua interação ocorreu em 3 modelos. Por fim, interações do dia do ano com ano e latitude estiveram presentes em 7 e 6 modelos, respectivamente (Tabela 2).

Figura 4. Mapa mostrando a distribuição geográfica na costa brasileira dos fragmentos de Busca de Área Restrita (ARS), baseado nas trajetórias de baleias jubarte instrumentadas com transmissor satelital. Sexo codificado por cores (A). (B) Mostra as regiões de agrupamentos com altas densidades de fragmentos ARS identificados por análises de 'cluster'. Agrupamento 1: n = 1, Agrupamento 2: n = 5, Agrupamento 3: n = 6, Agrupamento 4: n = 8, Agrupamento 5: n = 71.



No modelo de melhor ajuste (Tabela 3), a latitude teve efeito significativo nos valores bmode ( $p < 0,05$ ), quando, em latitudes mais altas, as baleias apresentam movimentos mais erráticos. O efeito da fase lunar também apresentou um resultado significativo na análise post hoc foi possível verificar que a lua nova apresenta um efeito diferente quando comparada com lua crescente, minguante gibosa, quarto minguante e minguante (Fig. 5a). A lua nova apresenta valores médios de bmode maiores em comparação com as outras fases (Fig. 5a). Quando em interação com o dia do ano, os valores de modo comportamental das fases da lua crescente, quarto crescente, cheio e crescente minguante diminuem significativamente ( $p < 0,05$ ).

O dia do ano não apresentou efeito significativo, mas, quando em interação com o ano os valores de bmode, diminuíram significativamente ( $p < 0,05$ ), principalmente no ano de 2019 ( $p < 0,05$ ) (Fig. 5c). Em 2019, os valores de bmode diminuíram abruptamente, indicando que os animais começaram a migrar entre o final de setembro e o início de outubro, enquanto, nos outros anos, a transição para o comportamento TRANS foi gradual e ocorreu no final da temporada (Fig. 5c). Com o fator ano, os valores bmode foram menores em 2016, 2017, 2018 e 2019, e em média 2007 e 2005 diferiram de 2017 e 2009 ( $p < 0,05$ ), e 2007 também diferiu de 2018 (Fig. 5b).

### 3.4 DISCUSSÃO

Este estudo contribui para uma melhor compreensão do comportamento do movimento e uso do habitat pelas baleias jubarte em áreas de invernada, explorando em detalhes seus movimentos no Oceano Atlântico Sul Ocidental, por meio de um estudo de telemetria por satélite de longo prazo. A população apresentou-se amplamente distribuída ao longo da costa brasileira, permanecendo restrita à faixa de ocorrência previamente descrita para a população, de 4°S a 24°S (Andriolo et al., 2010a; Zerbini et al., 2006). Devido ao aumento de indivíduos marcados e variações nos locais e períodos de operações de marcação desde os últimos estudos da população de baleias jubarte do Atlântico Sul Ocidental (Andriolo et al., 2014; de Castro et al., 2014; Zerbini et al., 2006, 2011), a descrição do movimento e uso do habitat na área de reprodução tornou-se mais diversificada.



Tabela 2. Resultados dos 9 modelos mais plausíveis (delta AICc < 4) obtidos pela seleção de modelos. Critério de Informação de Akaike (AIC) e mudanças no AIC ( $\Delta$ AIC) foram relatadas para cada modelo candidato em comparação com o melhor modelo. K = número de parâmetros; ydia = dia do ano; lua= fase lunar; dia = período do dia; lat = latitude; lon = longitude. Os indivíduos marcados foram incluídos como efeito aleatório em todos os modelos.

Variáveis	Modelo	K	logLik	AICc	$\Delta$ AICc
dia + lat + lon + lua + sexo + ano + ydia + dia:sexo + lat:lon + lat:ydia + lua:ydia + ano:ydia	1	59	-10545.81	21210.3	0
dia + lat + lon + lua + sexo + ano + ydia + dia:sexo + lat:lon + lua:ydia + ano:ydia	2	58	-10547.21	21211.1	0.77
lat + lon + lua + ano + ydia + lat:lon + lat:ydia + lua:ydia + ano:ydia	3	52	-10553.46	21211.5	1.14
lat + lon + lua + ano + ydia + lat:lon + lua:ydia + ano:ydia	4	51	-10554.94	21212.4	2.08
lat + lon + lua + sexo + ano + ydia + lat:lon + lat:ydia + lua:ydia + ano:ydia	5	53	-10553.22	21213	2.68
dia + lat + lon + lua + sexo + ano + ydia + dia:sexo + lat:lon + lat:ydia + lua:ydia	6	46	-10560.69	21213.8	3.5
lat + lon + lua + ano + ydia + lat:lon + lat:ydia + lua:ydia	7	39	-10567.77	21213.8	3.52
lat + lon + lua + sexo + ano + ydia + lat:lon + lua:ydia + yr:ydia	8	52	-10554.67	21213.9	3.56
dia + lat + lon + lua + ano + ydia + lat:lon + lat:ydia + lua:ydia + ano:ydia	9	55	-10551.85	21214.3	3.98

Mesmo com vários anos de dados, algumas regiões onde as baleias jubarte estão sendo observadas em solo brasileiro não foram contempladas, como o estado de São Paulo (Morete et al., 2022). A região onde ocorreram as operações de marcação parece influenciar as observações, pois apenas os animais marcados no norte da Bahia se deslocaram para o extremo norte da área de reprodução. Portanto, diversificar a região das operações de marcação poderia ampliar as observações das localizações das jubarte por marcação por satélite na costa do Brasil.

O limite da área de reprodução está restrito à plataforma continental, porém algumas baleias ultrapassaram a isóbata de 200m e depois retornaram à profundidades menores que 200m, permanecendo na região. A maioria dos movimentos em profundidades superiores a 200m foi do estado TRANS, o que indica que as jubartes ultrapassaram a plataforma continental para se deslocar para outras áreas. As observações fora da plataforma continental e próximas à cadeia Vitória-Trindade apresentaram estados ARS em profundidades em torno de 200 m.

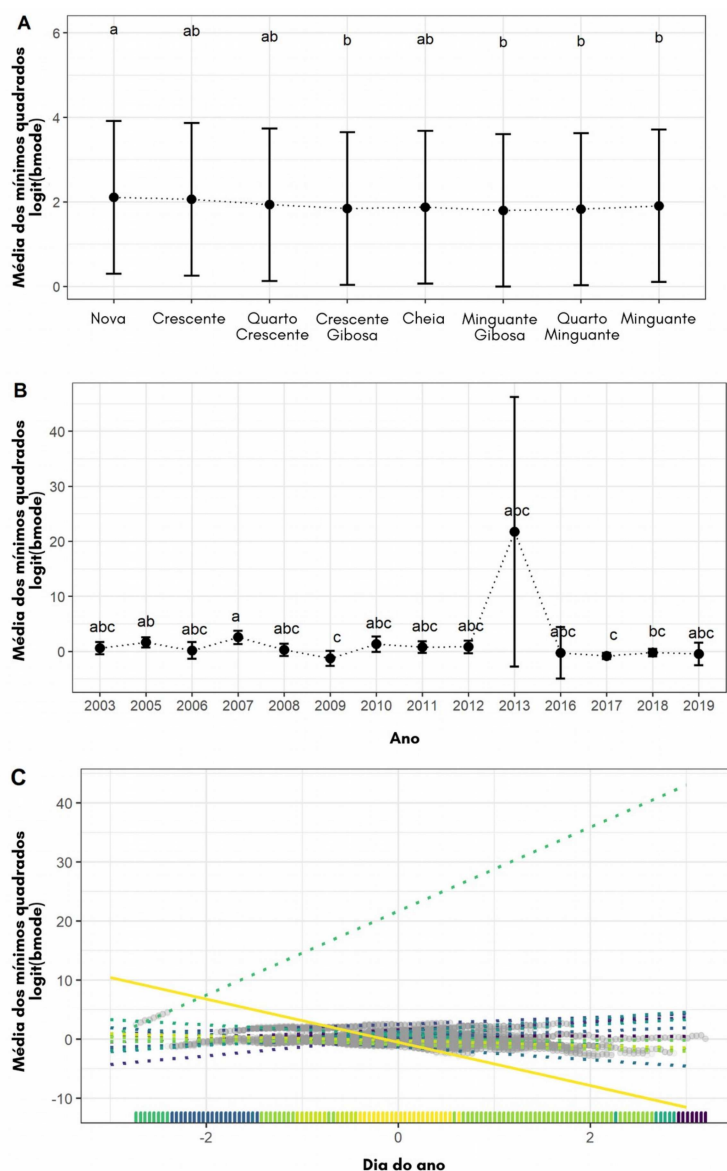
A distribuição de baleias jubarte próximas às ilhas oceânicas já foi registrada em estudos anteriores, como no arquipélago de Fernando de Noronha (Lodi 1994) e na cadeia Vitória-Trindade (Siciliano et al., 2012; Wedekin et al., 2014; Zerbini et al., 2011). Dessa forma, as posições observadas fora da plataforma continental e próximas às ilhas oceânicas sugerem que essas regiões podem servir de habitats importantes durante a época de reprodução. Os montes submarinos podem estar associados a forrageamento esporádico, pois sustentam um abundante ecossistema subaquático (Pitcher et al., 2008). Eventos esporádicos de forrageamento já foram relatados na costa brasileira (Alves et al., 2009; Bortolotto et al., 2016; Danilewicz et al., 2009), o que apoia a hipótese da associação das baleias jubarte aos montes submarinos para se alimentar.

Tabela 3. Resultados do modelo linear de efeito misto com melhor ajuste, com modo comportamental transformado em logit (b) como variável resposta e indivíduos marcados como efeito aleatório. Variáveis com uma estimativa de parâmetro significativa ( $< 0,05$ ) estão em negrito.

Preditores	Estimativas	SE	valor t	valor p
Intercepto	0.72	0.58	1.24	0.21
Período do dia				
Dia	0	0.04	-0.04	0.97
Crepúsculo	-0.02	0.04	-0.37	0.71
Noite	-0.03	0.05	-0.65	0.52
Fase Lunar				
Crescente	-0.04	0.06	-0.71	0.48
Quarto Crescente	-0.17	0.08	-2.24	<b>&lt;.05</b>
Crescete Gibosa	-0.26	0.08	-3.10	<b>&lt;.05</b>
Cheia	-0.24	0.09	-2.67	<b>&lt;.05</b>
Minguante Gibosa	-0.31	0.09	-3.54	<b>&lt;.05</b>
Quarto Minguante	-0.28	0.08	-3.45	<b>&lt;.05</b>
Minguante	-0.20	0.06	-3.14	<b>&lt;.05</b>
Sexo				
Macho	0.05	0.32	0.15	0.88
Ano				
2005	1.02	0.72	1.41	0.16
2006	-0.42	0.95	-0.45	0.66
2007	1.96	0.83	2.36	<b>&lt;.05</b>
2008	-0.31	0.80	-0.39	0.70
2009	-1.86	0.88	-2.10	<b>&lt;.05</b>
2010	0.70	0.90	0.78	0.44
2011	0.16	0.77	0.21	0.83
2012	0.23	0.81	0.28	0.78
2013	21.14	12.39	1.71	0.09
2016	-0.85	2.43	-0.35	0.73
2017	-1.44	0.63	-2.27	<b>&lt;.05</b>
2018	-0.82	0.66	-1.24	0.22
2019	-1.09	1.17	-0.93	0.36
Dia do ano	0.14	0.45	0.32	0.75
Latitude	0.29	0.08	3.52	<b>&lt;.05</b>
Longitude	-0.06	0.04	-1.39	0.16
Período do dia * Sexo				
Dia * Macho	0.14	0.08	1.68	0.09
Crepúsculo * Macho	0.20	0.08	2.47	<b>&lt;.05</b>
Noite * Macho	0.19	0.08	2.20	<b>&lt;.05</b>
Dia do ano * Latitude	0.13	0.08	1.64	0.10
Fase lunar * Dia do ano				
Crescente	-0.16	0.06	-2.72	<b>&lt;.05</b>
Quarto Crescente	-0.25	0.08	-3.11	<b>&lt;.05</b>
Crescete Gibosa	-0.35	0.09	-3.93	<b>&lt;.05</b>
Cheia	-0.20	0.09	-2.10	<b>&lt;.05</b>
Minguante Gibosa	-0.15	0.09	-1.63	0.10
Quarto Minguante	-0.13	0.09	-1.53	0.13
Minguante	-0.06	0.06	-0.95	0.34
Ano * Dia do ano				
2005	0.71	0.70	1.02	0.31
2006	1.49	1.30	1.15	0.25
2007	0.59	0.61	0.97	0.33
2008	0.58	0.59	0.97	0.33
2009	-1.06	0.74	-1.42	0.16
2010	1.14	0.95	1.20	0.23
2011	0.89	0.75	1.19	0.23
2012	-0.8	0.66	-1.22	0.22
2013	7.13	4.60	1.55	0.12
2016	0.07	2.92	0.02	0.98
2017	-0.37	0.48	-0.76	0.44
2018	-0.37	0.50	-0.74	0.46
2019	-3.63	1.79	-2.03	<b>&lt;.05</b>
Latitude * Longitude	0.05	0.03	1.79	0.07

Marginal R2: 0.22; Condicional R2: 0.37

Figura 5. Relação entre a média dos mínimos quadrados do modo comportamental (bmode), transformado em logit, e as variáveis explicativas significativas: (A) fase lunar, (B) ano e (C) interação entre ano e dia do ano. Valores mais altos previstos de  $\text{logit}(\text{bmode})$  indicam uma maior probabilidade de exibição do comportamento de Busca com Restrição de Área (ARS). Letras minúsculas diferentes indicam diferenças estatisticamente significativas entre as categorias ( $p < 0,05$ ), conforme determinado pelo procedimento de comparação múltipla usando contrastes de Tukey e os resultados do modelo linear generalizado de efeitos mistos. A linha contínua representa um efeito significativo ( $p < 0,05$ ). Os modelos foram ajustados com preditores em escala.



### 3.4.1 Comportamento de movimentação

Assume-se que as buscas intensivas correspondam a períodos de movimento com baixa velocidade e alta taxa de giro, nos quais os animais buscam com alto detalhamento em uma pequena área (Knell & Codling, 2012). Como as baleias exibem padrões de movimentos curtos e localizados nas áreas de reprodução, o estado ARS pode ser representativo do comportamento reprodutivo (Bailey et al., 2009). Apesar de estarem na área de reprodução, 41 baleias marcadas não apresentaram comportamentos ARS. Em alguns casos, isso pode ter ocorrido devido a períodos de rastreamento relativamente curtos (< 20 dias). Indivíduos que não apresentaram comportamento ARS e tiveram períodos de rastreamento mais longos deslocaram-se para regiões ao sul do Brasil, para deixar os limites da plataforma continental e iniciar a migração, logo após a operação de marcação. A maioria dos registros sem comportamento de ARS foi em 2017 e 2018, entre setembro e outubro.

Embora existam diferenças comportamentais entre as classes de baleias, fêmeas lactantes, fêmeas não lactantes e machos, elas mostraram frequências semelhantes para cada modo comportamental. Como o objetivo dos animais no inverno é acasalar e cuidar da prole, todas as classes de baleias tendem a apresentar padrões mais tortuosos do que movimentos lineares. O estado ARS foi exibido durante todo o dia, indicando longos períodos de estado vigilante, como já demonstrado para os cetáceos (Branstetter et al., 2012; Lyamin et al., 2005; Mascetti 2016; Ridgway et al., 2006). Um estado vigilante deve ser necessário para aumentar a chance de encontrar parceiros para acasalamento ou para garantir a sobrevivência dos filhotes. O estado ARS foi o comportamento mais frequente em todos os meses, exceto em dezembro. A época reprodutiva no Brasil ocorre entre abril e dezembro (Andriolo et al., 2010; Danilewicz et al., 2009; Martins et al., 2001; Rossi-Santos et al., 2008; Zerbini et al., 2004). No entanto, em dezembro as jubartes são encontradas em menor abundância (Martins et al., 2001). Portanto, as chances de acasalamento são menores nesta época do ano, pois a maioria das baleias está se movendo para sair da área de reprodução.

### 3.4.2 Distribuição espacial dos fragmentos ARS

Apesar do aumento da população de baleias jubarte no ASO (Bortolotto et al., 2016; Pavanato et al., 2018) e da reocupação, nos últimos anos (2016 a 2019), das áreas utilizadas antes do período baleeiro na costa brasileira (Rossi-Santos et al., 2008), grande parte dos movimentos localizados observados ficaram restritos a áreas próximas ao Banco dos Abrolhos, que é a principal área de reprodução de baleias jubarte no Brasil (Andriolo et al., 2010a). Essa observação pode estar relacionada com a região onde as operações de marcação foram realizadas. Conforme mencionado anteriormente, nos anos em que as operações de marcação ocorreram no norte da Bahia (entre 12° S e 14°S), verificou-se uma distribuição dos fragmentos ARS mais ao norte da costa brasileira. Por outro lado, quando as operações de marcação foram realizadas mais ao sul da costa brasileira (17°S a 20°S), os fragmentos ARS ficaram restritos a latitudes entre 18°S e 24°S.

A longa duração em manchas ARS (10 dias em média) indica que as baleias jubarte, ao atingirem um local apropriado para realização de seus comportamentos de invernada, ali elas permanecem por um período prolongado, maximizando sua aptidão. Em média, a permanência das baleias fêmeas em ARS foi de aproximadamente dois dias a menos da permanência de indivíduos machos. Esse resultado está de acordo com o sistema de 'lek flutuante' sugerido para as baleias jubarte, pois, nesse sistema de acasalamento, os machos encontram-se em agregações, enquanto as fêmeas estão amplamente distribuídas, se deslocando entre as agregações e percorrendo maiores distâncias na tentativa de se expor a um maior número de machos (Clapham, 1996).

Mesmo assim, a permanência das fêmeas em comportamento ARS também foi relativamente alta. A maioria das fêmeas marcadas eram lactantes e, para esta classe, o gasto energético é de particular importância. As fêmeas lactantes metabolizam suas reservas de energia armazenadas para se sustentar e para produzir leite para sua prole (Chittleborough, 1964). Dessa forma, para esse grupo, a motivação para deixar um determinado local e despender energia em deslocamento na procura de outra região favorável deve ocorrer em situações que favoreçam a sobrevivência do filhote ou que evitem o gasto extra de energia, como para evadir-se

de regiões com águas turbulentas, se proteger de predadores e/ou do assédio dos machos (Craig et al., 2014; Ersts & Rosenbaum, 2003).

O pico de fragmentos ARS ocorreu do meio para o final da estação reprodutiva (setembro a novembro) e compreendeu os meses de maior abundância da espécie no Brasil (Martins et al., 2001; Morete et al., 2003). Uma possibilidade para o pico de ARS ocorrer nessa época é o aumento das chances de as baleias encontrarem parceiros de acasalamento, já que a maioria dos indivíduos aptos para a reprodução está nas latitudes mais baixas, nesse período. Dessa forma, investir em comportamentos reprodutivos, durante os meses de maior abundância da espécie na área de reprodução, pode aumentar o sucesso reprodutivo.

Devido ao grande tamanho corporal das baleias jubarte e à distribuição variável de recursos no espaço e no tempo, esses mamíferos marinhos requerem grandes áreas e necessitam cobrir grandes distâncias (Calder, 1984; Stern, 2009), o que explica as grandes extensões de território utilizadas pelas baleias durante o comportamento ARS. Os fragmentos ARS de baleias machos foram maiores em comparação com os fragmentos das baleias fêmeas. Como discutido anteriormente, as fêmeas das baleias jubarte são amplamente distribuídas e de forma imprevisível nas áreas de invernada (Brown et al., 1995; Clapham et al., 1992; Medrano et al., 1994). Dito isso, a cobertura de uma área maior pode aumentar as chances de acesso dos machos às fêmeas.

### *3.4.3 Agrupamentos de fragmentos ARS*

O agrupamento de baleias jubarte no local de reprodução pode estar associado à facilitação da seleção de parceiros para ambos os sexos (Clapham 1996). Ao longo da costa brasileira, os fragmentos ARS apareceram agrupados em cinco regiões, e as baleias mostraram um uso consistente dessas regiões ao longo dos anos (Fig. 4b). Os resultados corroboram estudos anteriores que demonstram forte preferência pela região do Banco dos Abrolhos (Andriolo et al., 2010; Bortolotto et al., 2017; Martins et al., 2013). Porém, dois agrupamentos (agrupamento 2 e 3) estavam localizados em regiões pouco conhecidas quanto à distribuição e uso do habitat das baleias jubarte (Baracho-Neto et al., 2012; Zerbini et al., 2004). Em

estudos anteriores, as áreas que abrangem esses agrupamentos, próximas a Salvador (BA) (~13°S) e aos estados de Sergipe e Alagoas, apresentaram uma alta densidade de baleias jubarte (Bortolotto et al., 2017). Esses achados indicam que regiões importantes para o comportamento de acasalamento e cuidado da prole das baleias jubarte no Brasil podem ser mais amplas do que as reconhecidas atualmente.

Os agrupamentos contendo fragmentos ARS de indivíduos machos ficaram restritos às regiões onde as fêmeas também apresentavam posições ARS, enquanto que as localizações ARS das fêmeas estavam distribuídas ao longo da costa brasileira e em agrupamentos sem localizações de indivíduos machos. O sucesso reprodutivo dos mamíferos machos é principalmente limitado pela disponibilidade de fêmeas (Poole, 1994). Portanto, é possível que os padrões de movimento dos machos dependam da distribuição das fêmeas, como observado em estudos realizados em Madagascar por Trudelle et al. (2016), que indicaram que os movimentos de baleias jubarte machos foram influenciados por fatores sociais, incluindo a presença de fêmeas.

Os dois agrupamentos localizados mais ao norte do Brasil (clusters 1 e 2) eram compostos por localizações de fêmeas lactantes e indivíduos com o sexo indeterminado. No século 20, o nordeste brasileiro era um importante local de caça de baleias na costa leste da América do Sul, com uma estação terrestre no estado da Paraíba (6°S, 34°W), e os dados baleeiros desse período mostram uma densidade relativamente alta de baleias jubarte nas regiões mais ao norte do Brasil (Donovan 1991; Williamson 1975). Em estudos posteriores, observou-se que as baleias jubarte são encontradas regularmente em latitudes menores que 5° S ao longo da costa nordeste do Brasil, com uma alta proporção de filhotes presentes nos grupos (Andriolo et al., 2010a; Zerbini e outros, 2004). Bortolotto et al., (2017) observaram altas densidades de baleias jubarte em regiões que compreendem os estados de Pernambuco, Alagoas e Sergipe.

O agrupamento que apresentou a menor área (agrupamento 3) estava localizado entre Morro de São Paulo e Serra Grande, no estado da Bahia. Essa região apresenta quebra de plataforma mais próxima da costa e mudanças de profundidade abruptas (Gonçalves et al., 2018), o que pode explicar a pequena área



utilizada para realizar movimentos de ARS, já que esses movimentos são frequentemente observados em regiões com profundidades menores de 200 m. Além disso, nesse mesmo agrupamento, os animais tiveram uma baixa média de permanência (~2 dias), o que está de acordo com as baixas taxas de ocupação do norte da Bahia, já relatadas em estudos anteriores (Baracho-Neto et al., 2012; Rossi-Santos et al., 2008). Porém, a grande presença de localizações ARS nessa região em 3 anos indica a importância dessa área para os comportamentos de invernada das baleias jubarte no Brasil.

O agrupamento com maior densidade de fragmentos ARS e com maior área observada está localizado entre o sul da Bahia e o norte do Espírito Santo, incluindo o banco Royal Charlotte, banco dos Abrolhos e o banco Besnard. O Banco dos Abrolhos é o mais importante local de reprodução da população de baleias jubarte no Brasil (Andriolo et al., 2006; Engel, 1996). O banco dos Abrolhos oferece proteção contra ventos e atenuação da dinâmica do movimento da água, dessa forma, favorece a amamentação dos filhotes e permite que estes permaneçam próximo da mãe com menos esforço (Martins et al., 2001).

Os fragmentos ARS de fêmeas não lactantes ficaram restritos aos limites do cluster 5, porém esse grupo apresentou comportamento TRANS e incerto fora dos limites deste agrupamento. As baleias jubarte não vivem em grupos estáveis, e as fêmeas são observadas com diferentes companheiros durante um único inverno (Clapham 1996; Mobley & Herman 1985). Nas áreas de reprodução, as fêmeas não lactantes percorrem longas distâncias para se expor a um maior número de machos, avaliando as exposições para a escolha de um parceiro reprodutivo (Cerchio et al., 2005; Clapham, 1996; 2000; Herman e Tavalga 1980). Dessa forma, o comportamento de movimentação e a alta taxa de deslocamento observada para a classe de fêmeas não lactantes, relatadas neste estudo, elucidam o comportamento de busca por parceiros reprodutivos.

Regiões mais ao sul da costa brasileira apresentaram grande concentração de comportamento ARS entre setembro e novembro, ao longo de sete anos, porém o tempo de permanência na região foi curto (~4 dias). A porção sul do Banco de Abrolhos até a costa sudeste do Brasil, entre 20°S e 25°S, é de onde as baleias jubarte partem do local de invernada (Zerbini et al., 2006; 2011). No entanto, os

resultados demonstraram que os indivíduos permanecem um período na região mantendo seus comportamentos de invernada, principalmente o de amamentação, uma vez que as posições observadas foram de fêmeas lactantes. Essa observação indica que os animais podem estar amamentando ativamente seus filhotes até o momento da partida e início da migração.

#### *3.4.4 Influências temporais e espaciais no comportamento de movimentação*

Os resultados do modelo mostraram que os comportamentos de movimentação dependem da localização da baleia; comportamentos mais tortuosos são realizados em latitudes mais baixas. Sabe-se que a saída das baleias jubarte da área de reprodução no Brasil ocorre entre 20°S e 25°S (Zerbini et al., 2011). No presente estudo, apenas uma baleia partiu em uma latitude mais baixa (10°S), os demais indivíduos partiram da área de reprodução entre 19°S e 24°S. Portanto, esses achados sugerem que em latitudes mais altas as baleias estão em deslocamento para iniciar a migração, e, nessa fase, os animais apresentam um deslocamento relativamente reto e linear (Horton et al., 2011; Zerbini et al., 2006).

A latitude e a fase lunar foram fatores importantes que explicam as variações dos valores do bmode no modelo de melhor ajuste. A latitude e a fase lunar estão diretamente relacionadas à gravidade. Devido à variação geográfica na força do campo gravitacional, pistas gravitacionais poderiam fornecer uma topografia adicional (Keeton 1979). Horton et al. (2017) sugeriram que pistas magnéticas e gravitacionais exógenas são componentes integrados de um sistema de orientação espaço-temporal de mamíferos marinhos migratórios. Portanto, os resultados encontrados no presente estudo podem corroborar com a hipótese de que a gravidade e o comportamento de movimentação das baleias jubarte estão relacionados. No entanto, análises mais precisas são necessárias para investigar a influência da gravidade no comportamento de movimentação dos animais nos locais de invernada.

O movimento da lua em torno da terra e sua posição relativa ao sol criam ciclos luminosos, gravitacionais e magnéticos de 27,3 dias (período sideral), 29,5 dias (período sinódico) e seus subconjuntos, bem como ciclos de maré (12,4 horas)

(Bulla et al., 2017; Tessmar-Raible et al., 2011). Já foi observado que ciclos comportamentais relacionados à lua afetam o comportamento de acasalamento e a maturação sexual de muitos animais marinhos (Häfker & Tessmar-Raible 2020; Raible et al., 2017). No entanto, pouco se sabe sobre os efeitos do ciclo lunar no comportamento reprodutivo dos mamíferos marinhos. A maioria das hipóteses sobre a natureza adaptativa de tais ciclos considera os efeitos da maré ou da luz relacionados aos comportamentos dos animais (Andreatta & Tessmar-Raible, 2020; Naylor, 2001; Robertson et al., 1990; Tessmar-Raible et al., 2011).

Os resultados do presente trabalho demonstraram que o comportamento de movimentação das baleias jubarte é afetado pela fase da lua, tornando-se mais errático na lua nova. Em estudos posteriores, foi demonstrado que as baleias jubarte apresentaram um maior nível de atividade de superfície durante a lua nova (Félix 2004), e os machos cantaram menos durante as fases mais brilhantes da lua (Cerchio et al., 2014). No entanto, não está claro como o ciclo lunar afeta o comportamento das baleias. Os organismos podem responder a essas mudanças cíclicas do ambiente diretamente ou com osciladores endógenos (de la Iglesia & Johnson, 2013; Tessmar-Raible et al., 2011). Por ser uma condição ecológica estável, o ciclo lunar pode servir como uma pista para sincronizar a fisiologia e os comportamentos na população.

Dado o grande uso do ambiente marinho entre áreas de reprodução e alimentação, as baleias experimentam mudanças ambientais no tempo e no espaço, e essas mudanças podem afetar o comportamento de movimentação dos animais. Conforme proposto por Clapham (1996), a organização social e o comportamento no inverno podem ser influenciados pelo que ocorre no verão, e vice-versa. Eventos como El Niño, La Niña e estações chuvosas causam variabilidade nas características físicas e podem gerar restrições de energia para os animais, uma vez que tais distúrbios trazem mudanças na ressurgência de nutrientes, produtividade primária, biomassa zooplanctônica, temperatura da água e padrões atuais (Chavez, 1996; Benson et al., 2002; Lenarz et al., 1995; McGowan et al., 1998). Dessa forma, as diferenças nos eventos que ocorrem em cada ano explicam as variações nos comportamentos observados ao longo dos anos.

Particularmente em 2019, foi observada uma interação acentuada do ano e o dia do ano com os valores de bmode. Os valores do modo comportamental diminuíram acentuadamente entre o final de setembro e o início de outubro, indicando uma mudança para o comportamento de trânsito. Como o período do ano, a região das operações de marcação e eventos sazonais, como o El Niño, não foi exclusividade de 2019, ações antrópicas podem ter influenciado nessa dramática mudança de comportamento. Uma hipótese é um derramamento de óleo que atingiu a costa brasileira ao longo de 4.334 km de litoral, em 11 estados do Nordeste e Sudeste, identificado oficialmente em 30 de agosto de 2019 (Escobar, 2019; Lourenço et al., 2020; Magris & Giarrizzo, 2020; Soares et al., 2020). Esse derramamento atingiu, inclusive, o litoral de estados onde os animais exibiram consistentemente o comportamento ARS, como Bahia (BA), Rio de Janeiro (RJ) e Rio Grande do Norte (RN) (IBAMA 2020a, b).

O óleo contaminou 31 municípios litorâneos do estado da Bahia, incluindo o município onde foram realizadas as operações de marcação em 2019, no litoral sul da Bahia (IBAMA 2020a, b). As operações de marcação ocorreram em outubro de 2019, mês com maior frequência de comportamentos ARS observados. Porém, em outubro de 2019, os animais apresentaram comportamentos mais incertos com o passar dos dias. As primeiras manchas de óleo registradas nas regiões adjacentes a Abrolhos, local utilizado pelas baleias marcadas, ocorreram no final de outubro (IBAMA 2020b). Dois indivíduos apresentaram registros de saída do local de invernada em outubro, e os resultados indicam que as baleias deixaram a área de reprodução durante este período. Esse mesmo comportamento foi observado em uma área de alimentação após o derramamento de óleo em Exxon Valdez, Estados Unidos da América, em 1989 (Dahlheim & Matkin, 1994; Loughlin, 1994). O contato com o óleo pesado pode sujar os apêndices natatórios, aderir ao pêlo e obstruir os orifícios do corpo, causando desconforto aos animais e, conseqüentemente, fazendo-os evitar as áreas com manchas de óleo (Fair & Becker, 2000).

### 3.5 CONCLUSÕES

Este estudo preenche uma lacuna importante no conhecimento sobre o comportamento de movimento das baleias jubarte em suas áreas de reprodução. Os registros de movimento durante a temporada de reprodução mostram que os animais se concentram ao longo da costa brasileira; seus padrões de movimento são influenciados por ciclos ambientais, especialmente as fases lunares; e destacam a natureza dinâmica do comportamento de movimento das baleias jubarte, tanto espacial quanto temporalmente, enfatizando a complexidade de suas interações nas áreas de reprodução. Além disso, as observações de 2019 sugerem um impacto significativo do derramamento de óleo nas águas brasileiras nos movimentos das baleias jubarte, destacando sua vulnerabilidade às ameaças antropogênicas. Esta base de conhecimento expandida sobre os padrões de movimento da espécie no Sudoeste do Atlântico fornece informações inestimáveis para futuras pesquisas e esforços de conservação.

Tabela suplementar S2. Informações resumidas sobre as implantações de etiquetas de satélite em 153 baleias jubarte marcadas na costa brasileira entre 2003 e 2019.

ARS: busca de área restrita. ES: escorte, MO: mãe, SO: solitário, AD: adulto, M: macho, F: fêmea e I: indeterminado.

	ID Baleia	Sexo	Papel social	Localizações	Data de Implantação	Duração das Trajetórias (dias)	Lon	Lat	Método	Tipo do Transmissor	Velocidade (média±DP)	Fragmento ARS
2003	20162.03	M	ES	29	2003-10-19	13.71	-39.37	-18.48	Pole	SPOT3	3.24±1.49	0
	20687.03	F	MO	86	2003-10-27	22.25	-39.32	-18.46	Pole	SPOT3	2.18±1.24	0
	21791.03	F	MO	55	2003-10-28	13.75	-39.48	-18.6	Pole	SPOT3	3.17±1.61	0
	21792.03	M	ES	21	2003-10-27	5	-39.33	-18.46	Pole	SPOT3	1.61±0.93	0
	21800.03	F	MO	124	2003-10-28	30.75	-39.24	-18.72	Pole	SPOT3	2.82±1.67	5
	21809.03	F	MO	66	2003-10-27	17.25	-39.21	-18.42	Pole	SPOT3	2.41±1.64	4
	21810.03	M	ES	47	2003-10-18	12.46	-39.48	-18.68	Pole	SPOT3	2.87±1.62	0
	24640.03	F	SO	30	2003-10-19	7.21	-39.44	-18.55	Pole	SPOT3	2.25±1.74	1
	24642.03	F	MO	237	2003-10-27	59.75	-39.19	-18.52	Pole	SPOT3	1.19±0.96	3
	27259.03	F	MO	63	2003-10-19	17.21	-39.36	-18.52	Pole	SPOT3	2.91±2.06	2
	27261.03	M	ES	8	2003-10-19	4.71	-39.24	-18.72	Pole	SPOT3	3.97±1.26	0
2005	7617.05	F	MO	66	2005-10-10	16.21	-39.05	-18.02	Pole	SPOT5	1.2±0.71	1
	7618.05	F	MO	58	2005-10-10	14.21	-39.07	-18.02	Pole	SPOT5	0.66±0.73	1
	10946.05	F	MO	15	2005-10-18	3.5	-39.16	-18.01	Pole	SPOT5	2.28±2.28	0
	24641.05	F	MO	43	2005-10-18	11	-39.03	-18.1	Pole	SPOT5	2.2±1.53	1
	26712.05	F	MO	37	2005-10-10	10.46	-39.07	-18.01	Pole	SPOT5	1.76±1.75	1
	27258.05	F	MO	120	2005-10-18	29.75	-39.15	-18.04	Pole	SPOT5	1.19±1.05	1
	27259.05	F	MO	76	2005-10-15	18.71	-39.11	-18.06	Pole	SPOT5	1.49±1.59	1
	27261.05	F	MO	172	2005-10-11	44.96	-39.13	-17.95	Pole	SPOT5	2.36±2.26	2
	33000.05	F	MO	59	2005-10-18	24	-39.08	-18.08	Pole	SPOT5	4.45±6.03	2
	33001.05	F	MO	23	2005-10-18	6.75	-39.04	-18.1	Pole	SPOT5	5.26±3.71	1
	37229.05	F	MO	19	2005-10-15	7.71	-39.11	-18.08	Pole	SPOT5	2.4±1.6	1
	37231.05	F	MO	74	2005-10-15	18.96	-39.11	-18.07	Pole	SPOT5	2.25±2.53	1
	37234.05	F	MO	34	2005-10-15	8.46	-39.1	-18.04	Pole	SPOT5	3.03±1.69	0
2006	27259.06	F	MO	7	2006-10-12	1.5	-39.13	-17.98	Pole	SPOT	2.37±2.07	0
	33000.06	F	MO	12	2006-10-11	2.75	-39.18	-18	Pole	SPOT	2.48±1.26	0
	33001.06	F	MO	15	2006-10-24	4.5	-39.08	-17.98	Pole	SPOT	3.25±1.89	0
	37229.06	I	AD	75	2006-10-11	18.5	-39.15	-17.98	Pole	SPOT	2.67±1.66	1
	37234.06	F	MO	41	2006-10-27	9.96	-39.13	-18.02	Pole	SPOT	1.17±1.62	1
	37236.06	F	MO	39	2006-10-25	9.5	-39.2	-18.18	Pole	SPOT	1.44±1.64	1
	37282.06	I	AD	20	2006-10-17	5.75	-39.15	-18.03	Pole	SPOT	2.14±1.13	1
	37288.06	F	MO	16	2006-10-19	3.75	-39.15	-18.02	Pole	SPOT	2.89±2.44	0
	42521.06	F	MO	9	2006-10-25	2	-39.1	-18.27	Pole	SPOT	3.03±3.39	0
	50682.06	F	MO	67	2006-10-24	16.46	-39.15	-18	Pole	SPOT	1.59±1.45	1
2007	27261.07	F	MO	100	2007-09-11	24.75	-39.08	-17.98	ARTS	SPOT	1.85±2.33	3
	37231.07	F	MO	57	2007-09-11	14	-39.09	-17.98	ARTS	SPOT	1.49±1.29	1
	37286.07	F	MO	57	2007-09-13	14.25	-39.14	-18	ARTS	SPOT	3.46±2.49	1
	37288.07	F	MO	117	2007-09-13	29	-39.15	-18	ARTS	SPOT	2.56±1.75	2
	42521.07	F	MO	159	2007-09-07	40.71	-39.1	-18.01	ARTS	SPOT	1.64±1.43	1
	42525.07	F	MO	61	2007-09-15	15.25	-39.16	-18.11	Pole	SPOT	2.78±1.66	1
	50682.07	F	MO	169	2007-09-14	43.71	-39.18	-18.04	Pole	SPOT	0.89±0.87	1
	50686.07	F	MO	60	2007-09-14	15.25	-39.14	-18.12	Pole	SPOT	2.95±1.69	1
	50687.07	F	MO	49	2007-09-15	12	-39.11	-18.16	Pole	SPOT	2.06±1.82	1
	60004.07	M	SO	114	2007-09-15	43.96	-39.22	-18.07	Pole	SPOT	1±1.09	1
	60007.07	F	MO	10	2007-09-07	2.25	-39.1	-18.01	ARTS	SPOT	3.98±4.45	0
2008	87759.08	M	AD	26	2008-08-26	9.25	-38.52	-18.5	Pole	SPOT5	2.88±1.58	1
	87760.08	I	AD	39	2008-08-28	14.25	-38.76	-15.36	Pole	SPOT5	4.02±1.87	0
	87761.08	M	AD	37	2008-08-27	15	-38.77	-15.32	Pole	SPOT5	4.21±2.46	0
	87762.08	M	AD	44	2008-08-29	16.75	-38.01	-12.75	Pole	SPOT5	3.18±1.43	0
	87763.08	F	MO	196	2008-08-29	54.17	-35.65	-9.77	Pole	SPOT5	2.46±1.51	3
	87764.08	F	MO	168	2008-09-05	47.17	-35.87	-10.09	Pole	SPOT5	2.31±1.51	2
	87765.08	F	MO	72	2008-09-07	22.96	-36.51	-10.74	Pole	SPOT5	3.38±1.86	0
	87766.08	M	ES	78	2008-09-07	20.21	-36.53	-10.73	Pole	SPOT5	3.7±2.07	0
	87767.08	F	MO	19	2008-09-06	5.96	-36.51	-10.71	Pole	SPOT5	3.77±2.43	0
	87768.08	F	MO	158	2008-09-11	53.21	-38.92	-14.38	Pole	SPOT5	3.25±1.97	2
	87770.08	M	ES	21	2008-09-12	8.79	-38.92	-14.37	Pole	SPOT5	4.31±2.65	0
	87773.08	F	MO	85	2008-09-12	21.5	-39.01	-14.64	Pole	SPOT5	3.07±1.52	1
	87774.08	I	AD	62	2008-09-16	18.5	-38.17	-18.89	Pole	SPOT5	3.28±1.94	1
	87775.08	F	AD	65	2008-09-15	21	-38.67	-18.35	Pole	SPOT5	2.98±1.88	2
	87776.08	F	AD	21	2008-09-15	10	-38.64	-18.35	Pole	SPOT5	2.11±1.26	1
	87777.08	F	MO	19	2008-09-15	4.5	-38.63	-18.37	Pole	SPOT5	3.19±1.8	0
	87778.08	M	AD	136	2008-09-16	34.21	-38.15	-18.91	Pole	SPOT5	2.79±1.59	3
2009	81122.09	F	AD	13	2009-09-26	4.5	-38.77	-13.89	Crossbow	LIMPET	5.54±3.08	0
	81123.09	F	AD	28	2009-09-23	7.5	-13.94	-38.83	Crossbow	LIMPET	3.12±1.85	2
	81124.09	M	ES	9	2009-09-26	2.25	-13.9	-38.77	Crossbow	LIMPET	3.06±2.34	1
	81125.09	M	AD	26	2009-09-23	7.5	-14	-38.83	Crossbow	LIMPET	2.61±2.74	1
	81126.09	F	MO	41	2009-09-24	10.75	-13.89	-38.75	Crossbow	LIMPET	2.67±2.5	1
	87771.09	I	AD	19	2009-09-13	6.25	-38.89	-13.9	Pole	SPOT5	5.27±1.88	0
	87773.09	I	AD	182	2009-09-14	55.96	-38.78	-13.77	Pole	SPOT5	3.02±1.85	4
	87774.09	F	MO	194	2009-09-15	49.46	-38.83	-14.12	Pole	SPOT5	3.09±1.64	1
	87783.09	F	MO	71	2009-09-17	28.29	-38.77	-13.83	Pole	SPOT5	1.52±1.21	2
	88719.09	I	AD	189	2009-09-16	48.21	-38.78	-13.95	Pole	SPOT5	1.72±1.38	2
	88720.09	I	AD	5	2009-09-24	1.75	-38.83	-13.85	Pole	SPOT5	6.38±4.69	0

Tabela suplementar S1. Continuação

	ID Baleia	Sexo	Papel social	Localizações	Data de Implantação	Duração das Trajetórias (dias)	Lon	Lat	Método	Tipo do Transmissor	Velocidade (média±DP)	Fragmento ARS
2010												
	84497.1	F	AD	81	2010-09-30	26.71	-38.79	-13.75	ARTS	MK10	3.79±2.12	1
	87624.1	I	AD	23	2010-10-05	5.5	-38.85	-14	ARTS	SPOT5	4.69±2.58	0
	87631.1	F	MO	26	2010-10-04	6.5	-38.89	-13.9	ARTS	SPOT5	4.15±2.45	0
	87773.1	M	ES	47	2010-09-17	12.25	-38.84	-13.88	Pole	SPOT5	3.1±2.37	1
	87777.1	F	MO	89	2010-10-04	22.21	-38.88	-14.02	ARTS	SPOT5	3.18±1.8	3
	87778.1	I	AD	28	2010-10-05	7.5	-38.84	-14.06	ARTS	SPOT5	4±1.56	0
	87781.1	F	MO	29	2010-10-01	10.25	-38.81	-13.87	ARTS	SPOT5	4.06±2.13	1
	88724.1	F	MO	32	2010-09-30	8.5	-38.79	-13.86	ARTS	SPOT5	3.46±1.89	0
	88726.1	F	MO	56	2010-09-28	18.71	-38.82	-13.88	ARTS	SPOT5	4.02±2.06	1
	96380.1	F	MO	49	2010-09-23	12.75	-38.86	-13.84	ARTS	SPOT5	2.84±1.88	0
	102211.1	I	AD	120	2010-10-04	32.46	-38.81	-14.09	ARTS	SPOT5	3.63±2.35	3
2011												
	87768.11	F	MO	99	2011-10-21	30.25	-38.81	-13.92	ARTS	SPOT5	2.75±1.74	2
	87769.11	F	MO	42	2011-09-30	20.46	-38.83	-13.88	ARTS	SPOT5	3.09±2.87	1
	87773.11	F	MO	132	2011-09-28	35.46	-38870	-13.93	ARTS	SPOT5	3±1.91	5
	87774.11	M	ES	97	2011-09-30	27.46	-38.83	-14.08	ARTS	SPOT5	2.43±1.98	1
	87776.11	F	MO	60	2011-09-28	22.21	-38.89	-13.86	ARTS	SPOT5	1.82±1.72	1
	87783.11	F	MO	77	2011-10-10	19.21	-38.87	-14.18	ARTS	SPOT5	2.79±2.21	1
	111868.11	M	ES	66	2011-10-09	18.46	-38.83	-13.72	Pole	SPOT5	4.3±2.36	0
	111869.11	I	AD	56	2011-10-07	25.75	-38.86	-14.09	Pole	SPOT5	4.17±2.11	3
2012												
	84480.12	F	MO	175	2012-11-01	45.5	-39.03	-18.03	ARTS	SPOT5	3.25±1.81	0
	87632.12	F	MO	124	2012-10-26	31	-39.13	-18.1	ARTS	SPOT5	2.67±1.4	1
	87775.12	F	MO	20	2012-10-27	6	-39.02	-18.01	ARTS	SPOT5	3.16±1.91	1
	111871.12	F	MO	86	2012-11-01	23.75	-39.04	-18	ARTS	MK10	1.76±1.18	1
	112694.12	I	AD	32	2012-08-07	8	-40.34	-21.84	ARTS	SPOT5	4.71±2.6	0
	112702.12	M	ES	104	2012-10-19	32.46	-39.01	-18.09	ARTS	SPOT5	3.37±2.12	3
	112712.12	M	ES	60	2012-10-25	18	-39.14	-18.13	ARTS	SPOT5	3.78±2.33	0
	112714.12	M	ES	32	2012-10-24	7.75	-39.05	-17.97	ARTS	SPOT5	2.57±1.68	1
	112717.12	I	AD	70	2012-08-07	18	-40.29	-21.79	ARTS	SPOT5	3.51±2.69	3
	120947.12	M	SO	39	2012-10-24	9.5	-39.13	-17.98	ARTS	SPOT5	3.29±2.41	1
	121189.12	M	AD	47	2012-10-20	3.97	-39.04	-18.1	ARTS	SPOT5	3.13±2.35	0
	121192.12	M	AD	19	2012-10-26	5.25	-39.22	-18.09	ARTS	SPOT5	2.51±1.83	0
	121193.12	F	MO	66	2012-10-24	17.25	-39.09	-17.97	ARTS	SPOT5	3.62±1.87	0
	121195.12	F	MO	28	2012-10-19	7.96	-39.11	-18.05	ARTS	SPOT5	2.86±2.01	1
	121196.12	M	AD	36	2012-10-18	8.71	-39.22	-18.07	ARTS	SPOT5	0.38±0.18	1
2016												
	111868.16	F	MO	60	016-10-23 15:00:0	14.75	-39.94	-20.4	ARTS	MK10	3.14±1.88	0
	120938.16	I	AD	26	2016-10-24	10	-40.03	-20.46	ARTS	MK10	4.1±2.98	0
2017												
	84484.17	F	MO	179	017-09-18 09:00:0	77.21	-39.06	-18.04	ARTS	MK10	1.24±0.82	0
	84485.17	M	ES	188	2017-09-18	47.21	-39.13	-18	ARTS	MK10	2±1.63	0
	87635.17	M	SO	48	2017-11-09	12	-39.11	-18.05	ARTS	MK10	3.36±1.72	0
	87776.17	I	SO	132	2017-11-03	33	-39.09	-18.03	ARTS	MK10	2.31±2.34	1
	87777.17	F	MO	30	2017-10-06	7.25	-39.05	-18.08	ARTS	MK10	2.56±1.41	0
	87780.17	F	MO	72	017-09-19 15:00:0	40.71	-39.08	-18.01	ARTS	MK10	2.06±1.65	0
	111869.17	F	MO	14	2017-10-03	3.25	-39.17	-18.01	ARTS	MK10	2.9±2.77	0
	111870.17	M	ES	97	2017-10-06	29.21	-39.11	-18.06	ARTS	MK10	3.24±1.69	3
	112696.17	F	MO	122	017-09-19 09:00:0	41.46	-39.06	-18.01	ARTS	MK10	2.17±1.81	0
	112728.17	F	MO	187	2017-09-17	46.46	-39.12	-18.05	ARTS	MK10	1.03±1.14	1
	120937.17	M	ES	142	2017-09-22	35.71	-39	-18.16	ARTS	MK10	1.85±1.93	0
	120942.17	F	MO	110	017-09-17 09:00:0	27.5	-39.1	-18.06	ARTS	MK10	1.25±1.46	1
	120943.17	M	ES	82	017-09-20 03:00:0	39.46	-39.14	-18.13	ARTS	MK10	1.54±1.38	0
	120947.17	F	MO	211	017-09-17 03:00:0	56.96	-39.09	-18.08	ARTS	MK10	1.59±1.49	3
	121191.17	F	MO	107	017-09-19 09:00:0	41.46	-39.1	-18.02	ARTS	MK10	2.04±1.26	0
	121203.17	M	ES	87	2017-09-24	30.21	-39.02	-18.14	ARTS	MK10	1.53±1.6	1
	121206.17	F	MO	84	017-09-27 09:00:0	25.96	-39.19	-17.98	ARTS	MK10	1.72±3.17	0
	123226.17	F	MO	155	2017-09-22	42.96	-39.01	-18.16	ARTS	MK10	1.86±1.66	0
	171994.17	I	AD	6	2017-10-23	1.25	-39.07	-17.99	ARTS	MK10	0.62±0.55	0
	171997.17	M	ES	136	2017-10-23	34	-39.04	-18.13	ARTS	MK10	1.91±1.81	0
	172000.17	I	SO	161	2017-10-23	42.75	-39.03	-18.08	ARTS	MK10	1.75±1.59	2
	172001.17	F	MO	84	2017-10-23	34.5	-39.06	-18.04	ARTS	MK10	3.15±2.36	1
	172002.17	F	MO	59	2017-10-23	22.5	-39.14	-18.09	ARTS	MK10	1.26±1.42	1
	172003.17	I	SO	54	2017-11-15	13.25	-39.07	-17.93	ARTS	MK10	2.29±1.25	1
	172004.17	F	MO	83	2017-11-16	26.25	-39.06	-18.04	ARTS	MK10	2.2±1.51	0
2018												
	84484.18	F	MO	80	2018-09-26	21	-39.21	-18.03	ARTS	MK10	2.46±2.14	0
	84485.18	F	MO	197	2018-09-26	68.96	-39.06	-18.1	ARTS	MK10	0.7±1.03	2
	87640.18	F	MO	189	2018-09-26	48.96	-39.09	-17.95	ARTS	MK10	1.49±1.53	5
	111868.18	F	MO	115	2018-09-26	30.5	-39.18	-18.06	ARTS	MK10	3.2±2.07	0
	111870.18	F	MO	156	2018-09-25	42.96	-39.17	-18.07	ARTS	MK10	2.08±1.75	0
	112696.18	F	MO	74	018-09-27 09:00:0	28	-39.17	-17.99	ARTS	MK10	1.73±1.53	0
	112706.18	M	ES	49	2018-10-07	12	-39.08	-17.95	ARTS	MK10	0.98±1.48	0
	112719.18	F	MO	193	2018-10-07	49.96	-39.08	-17.99	ARTS	MK10	1.73±1.39	3
	120938.18	M	ES	121	2018-10-07	38.21	-39.03	-18.01	ARTS	MK10	2.3±1.92	1
	120942.18	M	ES	97	2018-09-26	35	-39.05	-17.99	ARTS	MK10	1.45±1.51	0
	121191.18	F	MO	110	2018-09-26	65.96	-39.01	-18	ARTS	MK10	1.12±1.18	0
	171994.18	M	ES	109	2018-09-25	31	-39.05	-17.96	ARTS	MK10	1.54±1.33	0
	171995.18	F	MO	124	2018-09-26	49.21	-39.09	-17.98	ARTS	MK10	2.85±1.89	2
	172008.18	M	ES	28	018-10-07 22:00:0	15.21	-39.13	-18.02	ARTS	MK10	3.16±2.79	1
2019												
	194591.19	I	SO	73	2019-10-09	19	-39.07	-18.17	ARTS	MK10	0.71±1.26	1
	194593.19	F	MO	75	2019-10-09	22	-39.08	-18.03	ARTS	MK10	3.39±1.82	0
	194601.19	F	MO	48	2019-10-12	13.25	-39.09	-18.04	ARTS	MK10	1.27±1.41	0
	194603.19	I	SO	71	2019-10-20	17.5	-39.07	-17.99	ARTS	MK10	1.41±2.08	1

## REFERÊNCIAS

- Alain F. Zuur, Elena N. Ieno, Neil J. Walker, Anatoly A. Saveliev, G. M. S. (2009). Mixed Effects Models and Extensions in Ecology With R. In *Springer*.
- Alcock, J. (2009). *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*, Ninth Edition. *Star*.
- Andreatta, G., & Tessmar-Raible, K. (2020). The Still Dark Side of the Moon: Molecular Mechanisms of Lunar-Controlled Rhythms and Clocks. *Journal of Molecular Biology*, 432(12), 3525–3546. <https://doi.org/10.1016/j.jmb.2020.03.009>
- Andrews-Goff, V., Bestley, S., Gales, N. J., Laverick, S. M., Paton, D., Polanowski, A. M., ... Double, M. C. (2018). Humpback whale migrations to Antarctic summer foraging grounds through the southwest Pacific Ocean. *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-30748-4>
- Andrews, R., Baird, R., Calambokidis, J., Goertz, C. E., Gulland, F. M., Heide-Jorgensen, M.-P., ... Zerbini, A. (2019). *Best practice guidelines for cetacean tagging*. *J. Cetacean Res Manage* 20, 27–66.
- Andriolo, A., Martins, C. C. A., Engel, M. H., Pizzorno, J. L., Más-Rosa, S., Freitas, A. C., ... Kinas, P. . (2006). The first aerial survey to estimate abundance of humpback whales ( *Megaptera novaeangliae* ) in the breeding ground off Brazil (Breeding Stock A ). *Journal of Cetacean Research and Management*. *J Cetacean Res Manag* 8(3), 307.
- Andriolo, Artur, da Rocha, J. M., Zerbini, A. N., Simões-Lopes, P. C., Moreno, I. B., Lucena, A., ... Basso, M. (2010). Distribution and relative abundance of large whales in a former whaling ground off eastern South America. *Zoologia*, 27(5), 741–750. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702010000500011>
- Andriolo, Artur, Kinas, P. G., Engel, M. H., Martins, C. C. A., & Rufino, A. M. (2010). Humpback whales within the Brazilian breeding ground: Distribution and population size estimate. *Endangered Species Research*, 11(3), 233–243. <https://doi.org/10.3354/esr00282>
- Andriolo, Artur, Zerbini, A. N., Moreira, S., Pizzorno, J. L., Danilewicz, D., Maia, Y. G., ... Clapham, P. (2014). What do humpback whales *Megaptera novaeangliae* (Cetartiodactyla: Balaenopteridae) pairs do after tagging? *Zoologia (Curitiba)*, 31(2), 105–113. <https://doi.org/10.1590/s1984-46702014000200001>
- Argos (1990) User's manual. Landover, Service Argos.
- Argos. Argos User's Manual. CLS (2016) <http://www.argos-system.org/manual>. Accessed 05 March 2021.
- Bailey, H., Mate, B. R., Palacios, D. M., Irvine, L., Bograd, S. J., & Costa, D. P. (2009). Behavioural estimation of blue whale movements in the Northeast Pacific from state-space model analysis of satellite tracks. *Endangered Species Research*, 10(1), 93–106. <https://doi.org/10.3354/esr00239>



- Baird, R. W., Webster, D. L., Schorr, G. S., McSweeney, D. J., & Barlow, J. (2008). Diel variation in beaked whale diving behavior. *Marine Mammal Science*, 24(3), 630–642. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2008.00211.x>
- Baker, C. S., Lambertsen, R. H., Weinrich, M., T., Calambokidis, J., Early, G., & O'Brien, S. J. (1991). Molecular genetic identification of the sex of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). *Report of the International Whaling Commission (Special Issue 13)*.
- Baracho-Neto, C. G., Neto, E. S., Rossi-Santos, M. R., Wedekin, L. L., Neves, M. C., Lima, F., & Faria, D. (2012). Site fidelity and residence times of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) on the Brazilian coast. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 92(8), 1783–1791. <https://doi.org/10.1017/S0025315411002074>
- Barraquand, F., & Benhamou, S. (2008). Animal movements in heterogeneous landscapes: Identifying profitable places and homogeneous movement bouts. *Ecology*, 89(12), 3336–3348. <https://doi.org/10.1890/08-0162.1>
- Bartoń K (2018) MuMIn': Multi-Model Inference Package. R Package Version 1.43.17. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bartumeus, F., & Levin, S. A. (2008). Fractal reorientation clocks: Linking animal behavior to statistical patterns of search. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(49), 19072–19077. <https://doi.org/10.1073/pnas.0801926105>
- Benson, S. R., Croll, D. A., Marinovic, B. B., Chavez, F. P., & Harvey, J. T. (2002). Changes in the cetacean assemblage of a coastal upwelling ecosystem during El Niño 1997-98 and La Niña 1999. *Progress in Oceanography*, 54(1–4), 279–291. [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(02\)00054-X](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(02)00054-X)
- Berube, M., & Palsbøll, P. (1996). Identification of sex in Cetaceans by multiplexing with three ZFX and ZFY specific primers. *Molecular Ecology*, 5(2), 283–287. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1996.00072.x>
- Bloch, G., Barnes, B. M., Gerkema, M. P., & Helm, B. (2013). Animal activity around the clock with no overt circadian rhythms: Patterns, mechanisms and adaptive value. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1765). <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.0019>
- Börger, L., Dalziel, B. D., & Fryxell, J. M. (2008). Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters*, 11(6), 637–650. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01182.x>
- Bortolotto, Guilherme A., Danilewicz, D., Andriolo, A., Secchi, E. R., & Zerbini, A. N. (2016). Whale, whale, everywhere: Increasing abundance of western South Atlantic humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in their wintering grounds. *PLoS ONE*, 11(10), 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0164596>
- Bortolotto, Guilherme A., Danilewicz, D., Hammond, P. S., Thomas, L., & Zerbini, A. N. (2017). Whale distribution in a breeding area: Spatial models of habitat use

- and abundance of western South Atlantic humpback whales. *Marine Ecology Progress Series*, 585(December), 213–227. <https://doi.org/10.3354/meps12393>
- Bortolotto, Guilherme Augusto, Kolesnikovas, C. K. M., Freire, A. S., & Simões-Lopes, P. C. (2016). Young humpback whale *Megaptera novaeangliae* feeding in Santa Catarina coastal waters, Southern Brazil, and a ship strike report. *Marine Biodiversity Records*, 9(1), 1–6. <https://doi.org/10.1186/s41200-016-0043-4>
- Branstetter, B. K., Finneran, J. J., Fletcher, E. A., Weisman, B. C., & Ridgway, S. H. (2012). Dolphins Can Maintain Vigilant Behavior through Echolocation for 15 Days without Interruption or Cognitive Impairment. *PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047478>
- Brown, M. R., Corkeron, P. J., Hale, P. T., Schultz, K. W., & Bryden, M. M. (1995). Evidence for a sex-segregated migration in the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 259(1355), 229–234. <https://doi.org/10.1098/rspb.1995.0034>
- Bruford, M. W., Hanotte, O., Brookfield, J. F. Y., & Burke, T. (1992). Single-Locus and DNA fingerprinting. In *Molecular genetic analyses of populations. A Practical Approach*.
- Bulla, M., Oudman, T., Bijleveld, A. I., Piersma, T., & Kyriacou, C. P. (2017). Marine biorhythms: Bridging chronobiology and ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1734). <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0253>
- Burnham, K. P., Anderson, D. R., & Huyvaert, K. P. (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: Some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, 23–35. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1029-6>
- Calder, W. A. (1984). Size, function and life history. *Harvard Univ. Press*, 431.
- Cartwright, R. & Sullivan, M. (2009). Associations with multiple male groups increase the energy expenditure of humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) female and calf pairs on the breeding grounds. *Behaviour*, 146(11), 1573–1600. <https://doi.org/10.1163/156853909x458377>
- Cerchio, S. (1998). Estimates of humpback whale abundance off Kauai, 1989 to 1993: Evaluating biases associated with sampling the Hawaiian Islands breeding assemblage. *Marine Ecology Progress Series*, 175, 23–34. <https://doi.org/10.3354/meps175023>
- Cerchio, S., Jacobsen, J. K., Cholewiak, D. M., Falcone, E. A., & Merriwether, D. A. (2005). Paternity in humpback whales, *Megaptera novaeangliae*: Assessing polygyny and skew in male reproductive success. *Animal Behaviour*, 70(2), 267–277. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.10.028>
- Cerchio, S., Strindberg, S., Collins, T., Bennett, C., & Rosenbaum, H. (2014). Seismic surveys negatively affect humpback whale singing activity off Northern Angola. *PLoS ONE*, 9(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086464>

- Cerchio, S., Trudelle, L., Zerbini, A. N., Charrassin, J. B., Geyer, Y., Mayer, F. X., ... Rosenbaum, H. C. (2016). Satellite telemetry of humpback whales off Madagascar reveals insights on breeding behavior and long-range movements within the southwest Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 562, 193–209. <https://doi.org/10.3354/meps11951>
- Chavez, F. P. (1996). Forcing and biological impact of onset of the 1992 El Niño in central California. *Geophysical Research Letters*, 23(3), 265–268. <https://doi.org/10.1029/96GL00017>
- Chittleborough, R. G. (1964). Dynamics of two populations of the humpback whale. *Megaptera novaeangliae* (borowski). *Marine and Freshwater Research*, 16(1), 33–128. <https://doi.org/10.1071/MF9650033>
- Clapham, P. (2001). Clapham 2001\_Why do baleen whales migrate - response to Corkeron & Connor. *Marine Mammal Science*, 17(April), 432–436.
- Clapham, P. J. (1993). Seasonal occurrence and annual return of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, in the southern Gulf of Maine. *Canadian Journal of Zoology*, 71(2), 440–443. <https://doi.org/10.1139/z93-063>
- Clapham, Phillip J. (1996). The social and reproductive biology of Humpback Whales: An ecological perspective. *Mammal Review*, 26(1), 27–49. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1996.tb00145.x>
- Clapham, Phillip J. (2000). The Humpback Whale: Seasonal feeding and breeding in a baleen whale. In *Cetacean societies: field studies of dolphins and whales*.
- Clapham, Phillip J., & Mead, J. G. (1999). *Megaptera novaeangliae*. *Mammalian Species*. <https://doi.org/10.2307/3504352>
- Clapham, Phillip J., & Zerbini, A. N. (2015). Are social aggregation and temporary immigration driving high rates of increase in some Southern Hemisphere humpback whale populations? *Marine Biology*, 162(3), 625–634. <https://doi.org/10.1007/s00227-015-2610-3>
- Clapham, Phillip J., Mattila, D. K., Clapham, P. J., Palsbøll, P. J., Vasquez, O. V., & Vasquez, O. V. (1992). Composition and Dynamics of Humpback Whale Competitive Groups in the West Indies. *Behaviour*. <https://doi.org/10.1163/156853992X00507>
- Corkeron, J., & Connor, C. (2006). *Why Do Baleen Whales Migrate?* 1. 15(October), 1–18. Retrieved from <http://onlinelibrary.wiley.com.ezproxy.library.uq.edu.au/store/10.1111/j.1748-7692.1999.tb00887.x/asset/j.1748-7692.1999.tb00887.x.pdf?v=1&t=hr82inbw&s=5c06291ec6bb5e0300b84e483b4f8a84f96d0a39%5Cnpapers2://publication/uuid/963C7647-EB19-48C3-84F3-FE12D775>
- Craig, A. S., Herman, L. M., Gabriele, C. M., & Pack, A. A. (2003). Migratory timing of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the central north Pacific varies with age, sex and reproductive status. *Behaviour*, 140(8–9), 981–1001. <https://doi.org/10.1163/156853903322589605>

- Craig, A. S., Herman, L. M., Pack, A. A., & Waterman, J. O. (2014). Habitat segregation by female humpback whales in Hawaiian waters: Avoidance of males? *Behaviour*, 151(5), 613–631. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003151>
- Dahlgren CP, Eggleston DB (2000) Ecological processes underlying ontogenetic habitat shifts in a coral reef fish. *Ecology* 81(8), 2227-2240.
- Dahlgren, C. P., & Eggleston, D. B. (2000). Ecological processes underlying ontogenetic habitat shifts in a coral reef fish. *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2227:EPUOHS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2227:EPUOHS]2.0.CO;2)
- Dahlheim, M. E., & Matkin, C. O. (1994). Assessment of Injuries to Prince William Sound Killer Whales. In *Marine Mammals and the Exxon Valdez*. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-456160-1.50016-3>
- Danilewicz, D., Tavares, M., Moreno, I. B., Ott, P. H., & Trigo, C. C. (2009). Evidence of feeding by the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) in mid-latitude waters of the western South Atlantic. *Marine Biodiversity Records*, 2, 1997–2000. <https://doi.org/10.1017/s1755267209000943>
- Dawbin, W. H. (1956). The migrations of humpback whales which pass the New Zealand Coast. In *Transactions of the Royal Society of New Zealand*, 84, 147–196. [https://doi.org/1956;84:147–196](https://doi.org/1956;84:147-196). 49
- de Castro, F. R., Mamede, N., Danilewicz, D., Geyer, Y., Pizzorno, J. L. A., Zerbini, A. N., & Andriolo, A. (2014). Are marine protected areas and priority areas for conservation representative of humpback whale breeding habitats in the western South Atlantic? *Biological Conservation*, 179, 106–114. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.09.013>
- de la Iglesia HO, Johnson CH (2013) Biological clocks: riding the tides. *Curr Biol*, 23(20), R921-3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.09.006>
- De Sá Alves, L. C. P., Andriolo, A., Zerbini, A. N., Pizzorno, J. L. A., & Clapham, P. J. (2009). Record of feeding by humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in tropical waters off Brazil. *Marine Mammal Science*, 25(2), 416–419. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2008.00249.x>
- Dingle, H., Swingland, I. R., & Greenwood, P. J. (1985). The Ecology of Animal Movement. *The Journal of Animal Ecology*. <https://doi.org/10.2307/4647>
- Donovan, G. P. (1991). A review of IWC stock boundaries. *Report - International Whaling Commission, Special Issue*.
- Dulau, V., Pinet, P., Geyer, Y., Fayan, J., Mongin, P., Cottarel, G., ... Cerchio, S. (2017). Continuous movement behavior of humpback whales during the breeding season in the southwest Indian Ocean: On the road again! *Movement Ecology*, 5(1), 1–17. <https://doi.org/10.1186/s40462-017-0101-5>
- Engel, M. (1996). Comportamento reprodutivo da baleia jubarte (*Megaptera novaeangliae*) em Abrolhos. *Anais do XIV Encontro Anual de Etologia*, 275-284.
- Ersts, P. J., & Rosenbaum, H. C. (2003). Habitat preference reflects social organization of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) on a wintering

- ground. *Journal of Zoology*, 260(4), 337–345.  
<https://doi.org/10.1017/S0952836903003807>
- Escobar, H. (2019). Mystery oil spill threatens marine sanctuary in Brazil. *Science*, 80, 366-672. <https://doi.org/10.1126/science.366.6466.672>
- Fair, P. A., & Becker, P. R. (2000). Review of stress in marine mammals. *Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery*, 7, 335–354.
- Falcone, E. A., Schorr, G. S., Watwood, S. L., DeRuiter, S. L., Zerbini, A. N., Andrews, R. D., ... Moretti, D. J. (2017). Diving behaviour of cuvier's beaked whales exposed to two types of military sonar. *Royal Society Open Science*, 4(8). <https://doi.org/10.1098/rsos.170629>
- Fedak, M. A., Wilson, B., & Pomeroy, P. P. (2009). Reproductive Behavior. In *Encyclopedia of Marine Mammals*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00217-0>
- Félix, F. (2004). Assessment of the level of surface activity in humpback whales during the breeding season. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 3(1), 25-36. <https://doi.org/10.5597/lajam00046>
- Fortune, S. M. E., Trites, A. W., Perryman, W. L., Moore, M. J., Pettis, H. M., & Lynn, M. S. (2012). Growth and rapid early development of North Atlantic right whales (*Eubalaena glacialis*). *Journal of Mammalogy*, 93(5), 1342–1354. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-A-297.1>
- Fox, J., & Weisberg, S. (2019). R Companion to Applied Regression, Third edition. Sage, Thousand Oaks CA. *Thousand Oaks CA: Sage*.
- Freitas, C., Lydersen, C., Fedak, M. A., & Kovacs, K. M. (2008). A simple new algorithm to filter marine mammal Argos locations. *Marine Mammal Science*, 24(2), 315–325. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2007.00180.x>
- Gibson, R. N., Robb, L., Wennhage, H., & Burrows, M. T. (2002). Ontogenetic changes in depth distribution of juvenile flatfishes in relation to predation risk and temperature on a shallow-water nursery ground. *Marine Ecology Progress Series*, 229, 233-244. <https://doi.org/10.3354/meps229233>
- Glockner D (1983) Determining the sex of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in their natural environment. In *Communication and behaviour of whales*. Westview Press Inc, Boulder, Colorado.
- Gonçalves, M. I. C., De Sousa-Lima, R. S., Teixeira, N. N., Morete, M. E., De Carvalho, G. H., Ferreira, H. M., & Baumgarten, J. E. (2018). Low latitude habitat use patterns of a recovering population of humpback whales. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 98(5), 1087–1096. <https://doi.org/10.1017/S0025315418000255>
- Grolemund, G., & Wickham, H. (2011). Dates and times made easy with lubridate. *Journal of Statistical Software*, 40(3), 1–25. <https://doi.org/10.18637/jss.v040.i03>
- Häfker, N. S., & Tessmar-Raible, K. (2020). Rhythms of behavior: are the times changin'? *Current Opinion in Neurobiology*, 60, 55–66. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2019.10.005>

- Hahsler, M., Piekenbrock, M., & Doran, D. (2019). DbSCAN: Fast density-based clustering with R. *Journal of Statistical Software*, 91(1), 1-30. <https://doi.org/10.18637/jss.v091.i01>
- Heide-Jørgensen, M. P., Laidre, K. L., Jensen, M. V., Dueck, L., & Postma, L. D. (2006). Dissolving stock discreteness with satellite tracking: Bowhead whales in Baffin Bay. *Marine Mammal Science*, 2(1), 34–45. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2006.00004.x>
- Heide-Jørgensen, M. P., Laidre, K. L., Wiig, Jensen, M. V., Dueck, L., Maiers, L. D., ... Hobbs, R. C. (2003). From Greenland to Canada in ten days: Tracks of bowhead whales, *Balaena mysticetus*, across Baffin Bay. *Arctic*, 56(1), 21–31. <https://doi.org/10.14430/arctic599>
- Heide-Jørgensen, Mads Peter, Kleivane, L., Øien, N., Laidre, K. L., & Jensen, M. V. (2001). A new technique for deploying satellite transmitters on baleen whales: Tracking a blue whale (*Balaenoptera musculus*) in the North Atlantic. *Marine Mammal Science*, 17(4), 949–954. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2001.tb01309.x>
- Herman LM, Tavolga WN (1980) The communication systems of cetaceans. In *Cetacean behavior: mechanisms and functions*. John Wiley & Sons.
- Hindell, M. A. (2009). Breeding sites. In *Encyclopedia of Marine Mammals*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00041-9>
- Hoenner, X., Whiting, S. D., Hindell, M. A., & McMahon, C. R. (2012). Enhancing the use of argos satellite data for home range and long distance migration studies of marine animals. *PLoS ONE*, 7(7). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040713>
- Höglund, J., Alatalo, R. V., Gibson, R. M., & Lundberg, A. (1995). Mate-choice copying in black grouse. *Animal Behaviour*, 49(6), 1627–1633. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)90085-3](https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)90085-3)
- Horton, T. W., Hauser, N., Zerbini, A. N., Francis, M. P., Domeier, M. L., Andriolo, A., ... Clapham, P. J. (2017). Route Fidelity during Marine Megafauna Migration. *Frontiers in Marine Science*, 4(December), 1–21. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00422>
- Horton, T. W., Holdaway, R. N., Zerbini, A. N., Hauser, N., Garrigue, C., Andriolo, A., & Clapham, P. J. (2011). Straight as an arrow: Humpback whales swim constant course tracks during long-distance migration. *Biology Letters*, 7(5), 674–679. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0279>
- IBAMA (2020a) Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis. Localidades atingidas. [http://www.ibama.gov.br/phocadownload/emergenciasambientais/2020/manchasdeoleo/2020-03-19\\_LOCALIDADES\\_AFETADAS.pdf](http://www.ibama.gov.br/phocadownload/emergenciasambientais/2020/manchasdeoleo/2020-03-19_LOCALIDADES_AFETADAS.pdf). (accessed 21 Mar. 2022).
- IBAMA (2020b) Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis. Localidades atingidas. <http://www.ibama.gov.br/manchasdeoleo-localidades-atingidas>. (accessed 21 Mar. 2022).

- International Whaling Commission (2006) Report of the workshop on the comprehensive assessment of Southern Hemisphere humpback whales. Paper SC/58/Rep 5 presented at the IWC Scientific Committee, St. Kitts and Nevis, June 2006.
- Jonsen, I. D., Basson, M., Bestley, S., Bravington, M. V., Patterson, T. A., Pedersen, M. W., ... Wotherspoon, S. J. (2013). State-space models for bio-loggers: A methodological road map. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 88–89, 34–46. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.07.008>
- Jonsen, Ian D, Patterson, T. A., Costa, D. P., Doherty, P. D., Godley, B. J., Grecian, W. J., ... McMahon, C. R. (2020). A continuous-time state-space model for rapid quality control of argos locations from animal-borne tags. *Movement Ecology*, 8(1), 1–13. <https://doi.org/10.1186/s40462-020-00217-7>
- Jonsen, Ian D., Flemming, J. M., & Myers, R. A. (2005). Robust state-space modeling of animal movement data. *Ecology*, 86(11), 2874–2880. <https://doi.org/10.1890/04-1852>
- Jonsen, Ian D., Myers, R. A., & James, M. C. (2006). Robust hierarchical state-space models reveal diel variation in travel rates of migrating leatherback turtles. *Journal of Animal Ecology*, 75(5), 1046–1057. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01129.x>
- Jonsen, Ian D., Myers, R. A., & James, M. C. (2007). Identifying leatherback turtle foraging behaviour from satellite telemetry using a switching state-space model. *Marine Ecology Progress Series*, 337, 255–264. <https://doi.org/10.3354/meps337255>
- Jönsson, K. I., & Jonsson, K. I. (1997). Capital and Income Breeding as Alternative Tactics of Resource Use in Reproduction. *Oikos*, 78(1), 57. <https://doi.org/10.2307/3545800>
- Keeton, W. T. (1979). Avian orientation and navigation. *Annual Review of Physiology*, 41(41), 353–366. <https://doi.org/10.1146/annurev.ph.41.030179.002033>
- Kelley D, Richards C (2016) oce: Analysis of Oceanographic Data. *R package version 0.9-20*. <https://CRAN.R-project.org/package=oce>
- Kernohan, B. J., Gitzen, R. A., & Millspaugh, J. J. (2001). Analysis of Animal Space Use and Movements. In *Radio Tracking and Animal Populations*. <https://doi.org/10.1016/b978-012497781-5/50006-2>
- Knell, A. S., & Codling, E. A. (2012). Classifying area-restricted search (ARS) using a partial sum approach. *Theoretical Ecology*, 5(3), 325–339. <https://doi.org/10.1007/s12080-011-0130-4>
- Koslow, J. A. (1997). Seamounts and the ecology of deep-sea fisheries. *American Scientist*.
- Kronfeld-Schor, N., Dominoni, D., de la Iglesia, H., Levy, O., Herzog, E. D., Dayan, T., & Helfrich-Forster, C. (2013). Chronobiology by moonlight. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280, 20123088. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.3088>



- Larkin, T., & Keeton, W. T. (1978). An Apparent Lunar Rhythm in the Day-to-Day Variations in *Initial Bearings of Homing Pigeons*. [https://doi.org/10.1007/978-3-662-11147-5\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-662-11147-5_8)
- Lazaridis, E. (2014). R Package 'lunar': lunar phase & distance, seasons and other environmental factors. *Version 0.1-04*. Retrieved from <https://cran.r-project.org/web/packages/lunar/lunar.pdf>
- Lea, M., Johnson, D., Melin, S., Ream, R., & Gelatt, T. (2010). *Diving ontogeny and lunar responses in a highly migratory mammal, the northern fur seal Callorhinus ursinus*. 419, 233–247. <https://doi.org/10.3354/meps08758>
- Lenarz, W., Ven Tresca, D., Montrose Graham, W., Schwing, F., & Chavez, F. (1995). Explorations of El Niño Events and Associated Biological Population Dynamics off Central California. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report*, (July), 106–119.
- Lenth, R., Buerkner, P., Herve, M., Love, J., Riebl, H., & Singmann, H. (2020). emmeans: estimated marginal means, aka least-squares means. *Aka Least-Squares Means*. *Version 1.6.1* <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>
- Lesage, V., Gavrilchuk, K., Andrews, R. D., & Sears, R. (2017). Foraging areas, migratory movements and winter destinations of blue whales from the western North Atlantic. *Endangered Species Research*, 34, 27–43. <https://doi.org/10.3354/esr00838>
- Levin SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73, 1943-1967.
- Lockyer C (1981) Growth and energy budgets of large baleen whales from the Southern Hemisphere. In: FAO Advisory Committee on Marine Resource Research, Mammals in the sea, Vol III. *General papers and large cetaceans*. FAO, Rome, 379–487.
- Lodi, L. (1994). Occorencias de baleias-jubarte no Arquipélago de Fernando de Noronha, incluindo um resumo de registros de capturas no Nordeste do Brasil. *Biotemas*, 7, 123–124.
- Lopez, R., Malardé, J. P., Danès, P., & Gaspar, P. (2015). Improving Argos Doppler location using multiple-model smoothing. *Animal Biotelemetry*, 3(1), 1–9. <https://doi.org/10.1186/s40317-015-0073-4>
- Loughlin, T. R. (1994). Tissue Hydrocarbon Levels and the Number of Cetaceans Found Dead after the Spill. In *Marine Mammals and the Exxon Valdez*. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-456160-1.50027-8>
- Lourenço, R. A., Combi, T., Alexandre, M. da R., Sasaki, S. T., Zanardi-Lamardo, E., & Yogui, G. T. (2020). Mysterious oil spill along Brazil's northeast and southeast seaboard (2019–2020): Trying to find answers and filling data gaps. *Marine Pollution Bulletin*, 156(March), 111219. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.111219>



- Lunn, D. J., Thomas, A., Best, N., & Spiegelhalter, D. (2000). WinBUGS – A Bayesian modelling framework: Concepts, structure, and extensibility. *Statistics and Computing, 10*, 325–337. <https://doi.org/10.1093/ohr/oht039>
- Lyamin, O., Pryaslova, J., Lance, V., & Siegel, J. (2005). Continuous activity in cetaceans after birth. *Nature, 435*, 1177.
- Lydersen, C., Vacquié-Garcia, J., Heide-Jørgensen, M. P., Øien, N., Guinet, C., & Kovacs, K. M. (2020). Autumn movements of fin whales (*Balaenoptera physalus*) from Svalbard, Norway, revealed by satellite tracking. *Scientific Reports, 10*(1), 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-73996-z>
- Magris, R. A., & Giarrizzo, T. (2020). Mysterious oil spill in the Atlantic Ocean threatens marine biodiversity and local people in Brazil. *Marine Pollution Bulletin, 153*(February), 110961. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.110961>
- Martins, C. C. A., Andriolo, A., Engel, M. H., Kinas, P. G., & Saito, C. H. (2013). Identifying priority areas for humpback whale conservation at Eastern Brazilian Coast. *Ocean and Coastal Management, 75*, 63–71. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2013.02.006>
- Martins, C. C. A., Morete, M. E., Engel, M. H., Freitas, A. C., Secchi, E. R., & Kinas, P. G. (2001). Aspects of habitat use patterns of humpback whales in the Abrolhos Bank, Brazil, breeding ground. *Memoirs of the Queensland Museum, 47*(2), 563–570.
- Mascetti, G. G. (2016). Unihemispheric sleep and asymmetrical sleep: Behavioral, neurophysiological, and functional perspectives. *Nature and Science of Sleep, 8*, 221–228. <https://doi.org/10.2147/NSS.S71970>
- Mattila, D. K., Clapham, P. J., Katona, S. K., & Stone, G. S. (1989). Population composition of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, on Silver Bank, 1984. *Canadian Journal of Zoology, 67*(2), 281–285. <https://doi.org/10.1139/z89-041>
- Mattila, David K., Clapham, P. J., Vásquez, O., & Bowman, R. S. (1994). Occurrence, population composition, and habitat use of humpback whales in Samana Bay, Dominican Republic. *Canadian Journal of Zoology, 72*(11), 1898–1907. <https://doi.org/10.1139/z94-258>
- McGowan, J. A., Cayan, D. R., & Dorman, L. R. M. (1998). Climate-ocean variability and ecosystem response in the Northeast Pacific. *Science, 80*, 210–217. <https://doi.org/10.1126/science.281.5374.210>
- McInnes, L., & Healy, J. (2017). Accelerated Hierarchical Density Based Clustering. *IEEE International Conference on Data Mining Workshops, ICDMW, 2017-Novem*, 33–42. <https://doi.org/10.1109/ICDMW.2017.12>
- Medrano, L., Salinas, M., Salas, I., de Guevara, P. L., Aguayo, A., Jacobsen, J., & Baker, C. S. (1994). Sex identification of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, on the wintering grounds of the Mexican Pacific Ocean. *Canadian Journal of Zoology, 72*(10), 1771–1774. <https://doi.org/10.1139/z94-239>

- Morales, J. M., Moorcroft, P. R., Matthiopoulos, J., Frair, J. L., Kie, J. G., Powell, R. A., ... Haydon, D. T. (2010). Building the bridge between animal movement and population dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 2289–2301. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0082>
- Morete, M. E., Bisi, T. L., & Rosso, S. (2007). Mother and calf humpback whale responses to vessels around the Abrolhos Archipelago, Bahia, Brazil. *Journal of Cetacean Research and Management*, 9(3), 241–248.
- Morete, M. E., Pace, III, R. M., Martins, C. C. A., Freitas, A. C., & Engel, M. H. (2003). Indexing seasonal abundance of humpback whales around Abrolhos Archipelago, Bahia, Brazil. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 2(1), 21–28. <https://doi.org/10.5597/lajam00027>
- Nathan, R., Getz, W. M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D., & Smouse, P. E. (2008). A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(49), 19052–19059. <https://doi.org/10.1073/pnas.0800375105>
- Naylor, E. (2001). Marine Animal Behaviour in Relation to Lunar Phase. In *Earth-Moon Relationships*. [https://doi.org/10.1007/978-94-010-0800-6\\_26](https://doi.org/10.1007/978-94-010-0800-6_26)
- O'Toole, M. D., Lea, M. A., Guinet, C., Schick, R., & Hindell, M. A. (2015). Foraging strategy switch of a top marine predator according to seasonal resource differences. *Frontiers in Marine Science*, 2, 1–10. <https://doi.org/10.3389/fmars.2015.00021>
- Owen, K., Andrews, R. D., Baird, R. W., Schorr, G. S., & Webster, D. L. (2019). Lunar cycles influence the diving behavior and habitat use of short-finned pilot whales around the main Hawaiian Islands. *Marine Ecology Progress Series*, 629, 193–206. <https://doi.org/10.3354/meps13123>
- Pack, A. A., Herman, L. M., Craig, A. S., Spitz, S. S., Waterman, J. O., Herman, E. Y. K., ... Lowe, C. (2017). Habitat preferences by individual humpback whale mothers in the Hawaiian breeding grounds vary with the age and size of their calves. *Animal Behaviour*, 133, 131–144. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.09.012>
- Palsbøll, P. J., Allen, J., Bérubé, M., Clapham, P. J., Feddersen, T. P., Hammond, P. S., ... Øien, N. (1997). Genetic tagging of humpback whales. *Nature*, 388, 767–769. <https://doi.org/10.1038/42005>
- Pasquaretta, C., Dubois, T., Gomez-Moracho, T., Delepouille, V. P., Le Loc'h, G., Heeb, P., & Lihoreau, M. (2021). Analysis of temporal patterns in animal movement networks. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(1), 101–113. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13364>
- Pavanato, H. J., Mayer, F. P., Wedekin, L. L., Engel, M. H., & Kinas, P. G. (2018). Prediction of humpback whale group densities along the Brazilian coast using spatial autoregressive models. *Marine Mammal Science*, 34(3), 734–754. <https://doi.org/10.1111/mms.12492>

- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., Heisterkamp, S., Van Willigen, B., & Maintainer, R. (2019). Package 'nlme'. Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. Version 3.1-152. <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>
- Pitcher, T. J., Morato, T., Hart, P. J. B., Clark, M. R., Haggan, N., & Santos, R. S. (2008). Seamounts: Ecology, Fisheries & Conservation. In *Seamounts: Ecology, Fisheries & Conservation*. <https://doi.org/10.1002/9780470691953>
- Poole, J. H. (1994). Sex differences in the behaviour of African elephants. In *The difference between the sexes*. Cambridge University Press.
- Powell, R. A. (2000). Animal Home Ranges and Territories and Home Range Estimators. In *Research Techniques in Animal Ecology*. New York: Columbia University Press.
- R Development Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <http://www.r-project.org/>
- Raible F, Takekata H, Tessmar-Raible K (2017) An overview of monthly rhythms and clocks. *Frontiers in Neurology*, 8, 1664-2295.
- Ridgway, S., Carder, D., Finneran, J., Keogh, M., Kamolnick, T., Todd, M., & Goldblatt, A. (2006). Dolphin continuous auditory vigilance for five days. *Journal of Experimental Biology*, 209 (18), 3621–3628. <https://doi.org/10.1242/jeb.02405>
- Riekkola, L., Andrews-Goff, V., Friedlaender, A., Constantine, R., & Zerbini, A. N. (2019). Environmental drivers of humpback whale foraging behavior in the remote Southern Ocean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 517, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2019.05.008>
- Robbins J, Dalla Rosa L, Allen JM, Mattila DK and others (2011). Return movement of a humpback whale between the Antarctic Peninsula and American Samoa: a seasonal migration record. *Endangered Species Research*, 13, 117-121.
- Robertson, R., Petersen, C., & Brawn, J. (1990). Lunar Reproductive Cycles of Benthic-Brooding Reef Fishes : Reflections of Larval Biology or Adult Biology ? Author ( s ) : D . Ross Robertson , Christopher W . Petersen and Jeffrey D . Brawn Published by : Ecological Society of America LUNAR REPRODUCTIVE. *Ecological Monographs*, 60(3), 311–329.
- Rossi-Santos, M. R., Neto, E. S., Baracho, C. G., Cipolotti, S. R., Marcovaldi, E., & Engel, M. H. (2008). Occurrence and distribution of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) on the north coast of the State of Bahia, Brazil, 2000-2006. *ICES Journal of Marine Science*, 65(4), 667–673. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn034>
- Schlaff, A. M., Heupel, M. R., Udyawer, V., & Simpfendorfer, C. A. (2020). Sex-based differences in movement and space use of the blacktip reef shark, *Carcharhinus melanopterus*. *PLoS ONE*, 15(4), 1–24. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231142>
- Siciliano, S., de Moura, J. F., Filgueiras, H. R., Rodrigues, P. P., & Leite, N. de O. (2012). Sightings of humpback whales on the Vitória-Trindade chain and around

- Trindade Island, Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography*, 60(3), 455–459.  
<https://doi.org/10.1590/S1679-87592012000300016>
- Soares, M. de O., Teixeira, C. E. P., Bezerra, L. E. A., Paiva, S. V., Tavares, T. C. L., Garcia, T. M., ... Cavalcante, R. M. (2020). Oil spill in South Atlantic (Brazil): Environmental and governmental disaster. *Marine Policy*, 115.  
<https://doi.org/10.1016/j.marpol.2020.103879>
- Sousa-Lima, R. S., & Clark, C. W. (2008). Modeling the effect of boat traffic on the fluctuation of humpback whale singing activity in the Abrolhos National Marine Park, Brazil. *Canadian Acoustics - Acoustique Canadienne*, 36(1), 174–181.
- Stearns, S. C. The evolution of life histories. Oxford: Oxford University Press, 1992.
- Stephens, P. A., Boyd, I. L., Mcnamara, J. M., & Houston, A. I. (2009). Capital breeding and income breeding: Their meaning, measurement, and worth. *Ecology*, 90, 2057–2067.  
<https://doi.org/10.1890/08-1369.1>
- Sterling, J. T., Springer, A. M., Iverson, S. J., Johnson, S. P., Pelland, N. A., Johnson, D. S., ... Bond, N. A. (2014). The sun, moon, wind, and biological imperative-shaping contrasting wintertime migration and foraging strategies of adult male and female northern fur seals (*Callorhinus ursinus*). *PLoS ONE*, 9(4), 22–24.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093068>
- Stern, S. J. (2009). Migration and movement patterns. In *Encyclopedia of Marine Mammals*. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-373553-9.00168-1>
- Sturtz, S., Ligges, U., and Gelman, A. (2005). R2WinBUGS: A Package for Running WinBUGS from R. *Journal of Statistical Software*, 12(3), 1-16.
- Tessmar-Raible, K., Raible, F., & Arboleda, E. (2011). Another place, another timer: Marine species and the rhythms of life. *BioEssays*, 33(3), 165–172.  
<https://doi.org/10.1002/bies.201000096>
- Trudelle, L., Charrassin, J. B., Saloma, A., Pous, S., Kretzschmar, A., & Adam, O. (2018). First insights on spatial and temporal distribution patterns of humpback whales in the breeding ground at Sainte Marie Channel, Madagascar. *African Journal of Marine Science*, 40(1), 75–86.  
<https://doi.org/10.2989/1814232X.2018.1445028>
- Warton, D. I., & Hui, F. K. C. (2011). The arcsine is asinine: The analysis of proportions in ecology. *Ecology*, 92(1), 3-10. <https://doi.org/10.1890/10-0340.1>
- Wearmouth VJ, Sims DW (2008) Chapter 2 Sexual Segregation in Marine Fish, Reptiles, Birds and Mammals. Behaviour Patterns, Mechanisms and Conservation Implications. *Advances in Marine Biology*, 54, 107–170.
- Wearmouth, V. J., & Sims, D. W. (2008). Chapter 2 Sexual Segregation in Marine Fish, Reptiles, Birds and Mammals. Behaviour Patterns, Mechanisms and Conservation Implications. *Advances in Marine Biology*, 54, 107–170.  
[https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)00002-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)00002-3)
- Wedekin, L. L., Rossi-Santos, M. R., Baracho, C., Cypriano-Souza, A. L., & Simões-Lopes, P. C. (2014). Registros de cetáceos ao longo de um gradiente costeiro-

- pelágico na cadeia Vitória-Trindade, Oceano Atlântico sul ocidental. *Brazilian Journal of Biology*, 74(1), 137–144. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.21812>
- Weinstein, B. G., Double, M., Gales, N., Johnston, D. W., & Friedlaender, A. S. (2017). Identifying overlap between humpback whale foraging grounds and the Antarctic krill fishery. *Biological Conservation*, 210, 184–191. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.04.014>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Second Edition. Springer.
- Williamson, G. R. (1975). Minke whales off Brazil. *Scientific Report of the Whales Research Institute (Tokyo)*, 27(27), 37–59.
- Winship, A. J., Trites, A. W., & Rosen, D. A. S. (2002). A bioenergetic model for estimating the food requirements of Steller sea lions *Eumetopias jubatus* in Alaska, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 229(March), 291–312. <https://doi.org/10.3354/meps229291>
- Zerbini, A N, Andriolo, A., Heide-Jørgensen, M. P., Moreira, S., Pizzorno, J. L., Maia, Y. G., ... DeMaster, D. P. (2006). Migration and summer destinations of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the western South Atlantic Ocean Migration and summer destinations of humpback whales ( *Megaptera novaeangliae* ) in the western South Atlantic Ocean. *Reports of the International Whaling Commission*, (SC/A06/HW46), 1–10.
- Zerbini, A., Andriolo, A., da Mata, J., Simões, P., Siciliano, S., Pizzorno, J., ... VanBlaricom, G. (2004). Winter distribution and abundance of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) off northeastern Brazil. *Journal of Cetacean Research and Management*, 6(1), 101–107.
- Zerbini, Alexandre N., Andriolo, A., Heide-Jørgensen, M. P., Pizzorno, J. L., Maia, Y. G., VanBlaricom, G. R., ... Bethlem, C. (2006). Satellite-monitored movements of humpback whales *Megaptera novaeangliae* in the Southwest Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 313(June), 295–304. <https://doi.org/10.3354/meps313295>
- Zerbini, Alexandre N., Baumgartner, M. F., Kennedy, A. S., Rone, B. K., Wade, P. R., & Clapham, P. J. (2015). Space use patterns of the endangered North Pacific right whale *Eubalaena japonica* in the Bering Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 532(July), 269–281. <https://doi.org/10.3354/meps11366>

#### **4 CAPÍTULO 4 – Padrões de Movimento e Uso do Habitat de baleias jubarte do Estoque Reprodutivo A na Área de Alimentação Revelados por Telemetria Satelital**

##### **RESUMO**

Investigar as diferentes estratégias de movimentação e compreender os padrões do uso do habitat pode fornecer importantes evidências sobre as diferentes estratégias relacionadas à história de vida da espécie. Neste estudo, um modelo de estado-espaço (SSSM) foi aplicado em rotas de baleias jubarte do Oceano Atlântico Sul Ocidental (ASO), obtidas por telemetria satelital, a fim de estimar localizações e inferir estados comportamentais (bmode) subjacentes e investigar o comportamento de forrageamento (busca de área restrita, ARS) da espécie. As baleias foram observadas entre as latitudes 51°S e 65°S e entre as longitudes 41°O e 8°L, com a maioria atingindo a área de alimentação em dezembro. Uma análise de agrupamento foi aplicada para identificar regiões de concentração de fragmentos ARS (>3 posições ARS), indicando importantes regiões de forrageamento. Foram identificados 14 agrupamentos. Sete agrupamentos apresentaram apenas localizações de indivíduos fêmeas (F) e 4 apenas posições de indivíduos machos (M). 3 agrupamentos exibiram posições de M e F, porém, neles, F usaram regiões mais rasas do que M. Observamos um padrão sazonal no comportamento de forrageamento, com o pico ocorrendo entre março e maio. Dessa forma, os resultados demonstram uma dinâmica temporal e uma agregação espacial dos comportamentos de alimentação, revelando importantes regiões de alimentação e diferentes estratégias de forrageamento, com F e M usando áreas distintas para forragear. O comportamento de movimento estimado apresentado aqui contribui para aumentar o conhecimento sobre o uso do habitat e o comportamento de movimentação das baleias jubarte na AA.

**PALAVRAS-CHAVE:** Mamífero Marinho, Estoque reprodutivo A, Telemetria Satelital, Forrageamento, Comportamento de movimentação, Hemisfério Sul.

## 4.1 INTRODUÇÃO

O movimento desempenha diversas funções na vida dos indivíduos, como a busca por alimento ou parceiros sexuais, escapar de predadores ou de habitats degradados (Dingle & Holyoak, 2001), e é motivado por respostas a estímulos internos do organismo e pelas condições externas experimentadas pelo animal (Nathan et al., 2008). Um dos padrões espaciais que emergem do movimento dos indivíduos de uma população é a migração. Os animais que realizam migração passam uma parte de seu ciclo de vida anual em áreas de alimentação ricas em recursos para reabastecer e acumular reservas de energia, para posteriormente migrarem para regiões carentes de recursos, onde se reproduzem (Dingle, 1996). Para os animais migratórios, o tempo e o comportamento nos locais de alimentação devem ser otimizados para que possam adquirir reservas de energia suficientes.

A teoria do forrageamento ótimo postula que os organismos são adaptados para explorar os recursos de maneira mais eficiente possível. Assim, estratégias de forrageamento que minimizam os custos e maximizam os benefícios, como energia e nutrientes, são favorecidas pela seleção natural (MacArthur & Pianka, 1966). Dessa forma, a otimização da ingestão de energia e sua utilização subsequente impulsionam os padrões de forrageamento (Perry & Pianka, 1997). A caracterização de comportamentos e das diferentes estratégias de movimento, juntamente com a compreensão dos padrões de uso do habitat e suas mudanças ao longo do tempo, podem fornecer importantes perspectivas sobre a ecologia, evolução, conservação e manejo das espécies (Morales et al., 2010; Ramírez et al., 2016; Wakefield et al., 2015).

No meio marinho, os animais enfrentam um ambiente dinâmico em busca de recursos alimentares, sendo que alguns habitats são mais produtivos que outros, devido à alta variabilidade da produtividade biológica advinda da heterogeneidade dos muitos processos físicos que ocorrem no ambiente (Hauray et al., 1978). Essa característica de imprevisibilidade do ambiente e das oportunidades de alimentação influenciam na disponibilidade de presas e no comportamento do predador. Para forragear de forma eficiente, o movimento dos predadores em um ambiente dinâmico em busca de presas, deve ser compensado com a maximização do tempo gasto no

fORAGEAMENTO em áreas mais produtivas (Fauchald & Tveraa, 2006; Stephens & Krebs, 1986). Aspectos do comportamento de forrageamento dos indivíduos podem ser ajustados dependendo das condições ambientais externas (Kirchner et al., 2018; Sebastiano et al., 2012; Weimerskirch, 2007) ou de características internas, como condição corporal, em termos de reservas de gordura (McNamara & Houston, 1987; Sinclair & Arcese, 1995). Portanto, entender os aspectos comportamentais auxilia a compreender como as decisões expressas pelos indivíduos na forma de mudanças no comportamento afetam as chances de sobrevivência e de sucesso reprodutivo (Dale et al., 2005; Gaillard et al., 2010; McFarland, 1977).

Em mamíferos marinhos, diferentes requisitos de energia e atributos fisiológicos podem criar uma estruturação espacial e temporal do uso do habitat e de competição por recursos alimentares por tamanho, gênero e status reprodutivo (Bjorkland et al., 2015; Breed et al., 2006; Field et al., 2005; Wolf et al., 2005). O dimorfismo sexual e/ou as diferentes histórias de vida entre machos e fêmeas, incluindo cuidados maternos, podem, muitas vezes, levar a diferenças no uso do habitat, nos recursos alimentares e nas estratégias de forrageamento, devido a diferentes necessidades energéticas (Louis et al., 2021; Ruckstuhl & Neuhaus, 2005; Salton et al., 2019; Wearmouth & Sims, 2008). A segregação sexual pode ser categorizada em (1) segregação social, quando machos e fêmeas formam grupos diferentes; (2) segregação de habitat, quando os sexos usam diferentes habitats; e (3) segregação espacial, quando os sexos ocupam o mesmo habitat, mas usam áreas diferentes (Galezo et al., 2017; Ruckstuhl & Neuhaus, 2005).

As baleias jubarte, *Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1781), são animais cosmopolitas e apresentam uma das mais longas migrações registradas de todas as espécies de mamíferos (Palsbøll et al., 1997; Robbins et al., 2011). A maioria das populações dessa espécie se alimentam em águas de alta latitude durante o verão e o outono, e sua principal presa é o krill antártico (*Euphausia superba*; Kawamura, 1994; Murase et al., 2002). Nesse período as baleias acumulam reservas de gordura para realizarem sua longa migração no inverno/primavera para locais de reprodução em baixas latitudes (Clapham & Mead, 1999; Dawbin, 1966; Perry et al., 1999). As baleias jubarte estão presentes ao longo da costa leste do Brasil durante o inverno e a primavera, onde ocorre a reprodução e o parto (por exemplo, Andriolo et al., 2010;



Martins et al., 2001; Zerbini et al., 2004). No final da primavera, as baleias migram e se concentram em áreas de alimentação perto da Geórgia do Sul (GS) e das ilhas Sandwich do Sul (SS) (Stevick et al., 2006; Zerbini et al., 2006; Zerbini et al., 2011). Esta população é referida como 'estoque reprodutivo A' pela Comissão Baleeira Internacional (IWC, 1998; 2005).

A obtenção de observações diretas do movimento e comportamento de predadores de grande alcance, como as baleias jubarte, no Oceano Austral, é um desafio devido à dificuldade de acesso a essas regiões remotas (Griffiths, 2010). Por isso, o uso de técnicas indiretas, como transmissores satelitais e registradores de dados, frequentemente se faz necessário para detectar e identificar o comportamento desses animais. Nesse sentido, neste estudo, utilizou-se um modelo de movimento para analisar os dados de marcação por satélite de baleias jubarte que se reproduzem na costa brasileira quando em sua área de alimentação no Oceano Austral. Esse modelo permitiu inferir estados comportamentais subjacentes, tais como o comportamento de trânsito (TRANS) e o comportamento de busca por área restrita (ARS), indicativos de deslocamento e forrageamento, respectivamente (Andrews-Goff et al., 2018; Jonsen et al., 2005; 2006; Weinstein et al., 2017).

O objetivo do presente estudo foi usar dados de rastreamento por satélite de baleias jubarte marcadas na costa brasileira para explorar movimentos e o uso do habitat na AA dessa população, a fim de expandir o conhecimento sobre o comportamento de forrageamento da espécie. A hipótese é que os padrões de movimento com características de atividades de forrageamento estão agrupados ao longo da AA, e que há segregação sexual no uso do espaço. O conhecimento dos movimentos dos animais tem importantes implicações ecológicas e de manejo, pois fornece informações sobre como as baleias usam seu habitat de alimentação e auxilia na definição dos limites dos estoques e na elaboração de pesquisas adequadas para avaliação dos estoques.

## **4.2 MATERIAL E MÉTODOS**

### *4.2.1 Coleta dos dados*

Transmissores satelitais implantáveis do tipo C (Andrews et al., 2019) foram implantados em baleias jubarte entre os meses de agosto e novembro no litoral do Brasil, período de reprodução e cuidado de filhotes na região. Os trabalhos de campo ocorreram durante os anos de 2003 a 2019, entre 12° S e 20° S. As operações de marcação foram realizadas durante boas condições climáticas (estado do mar Beaufort  $\leq 3$ ) e a partir de lanchas de fibra de vidro e barcos infláveis de casco rígido com comprimentos de 5,5 a 6,7.

Os modelos dos transmissores variaram entre os anos (SPOT3, SPOT4, SPOT5, SPOT6 e MK10), assim como os métodos de marcação. Haste de fibra de carbono de 8 m de comprimento (Heide-Jørgensen et al., 2003) foi utilizada para a implantação dos transmissores até 2009. De 2010 até 2019 as implantações foram realizadas por meio de um sistema de lançamento por ar comprimido (Air Rocket Transmitter System - ARTS, Heide-Jørgensen et al., 2001), com pressões de 10-15 bar. A programação dos transmissores variou ao longo dos anos, dependendo dos tipos/modelos específicos utilizados, com o intuito de prolongar a vida útil dos transmissores. Nos modelos SPOT, as transmissões eram diárias por um período de três meses e, em seguida, a cada dois dias. Nos modelos MK10, os transmissores foram programados para transmitir 24 horas por dia, todos os dias ou a cada dois dias do ano.

O método de "seguimento de grupos" foi utilizado para determinar a composição dos grupos em campo (Mann, 1999). Posteriormente, as inferências sobre a composição dos grupos foram confirmadas utilizando evidências fotográficas. Os papéis sociais dos indivíduos marcados foram atribuídos com base em suas posições dentro da composição do grupo. Sempre que possível, os animais marcados foram submetidos a biópsias seguindo os métodos descritos por Heide-Jørgensen et al. (2006) e Zerbini et al. (2006), para determinar o sexo de cada indivíduo marcado. Essas análises moleculares seguiram os métodos descritos por Bruford et al. (1992) e Berube & Palsbøll (1996). Em casos em que as biópsias não foram possíveis, o sexo dos animais foi inferido considerando seus papéis sociais. As mães, identificadas pela proximidade constante aos filhotes, foram classificadas como fêmeas (Clapham, 1996), enquanto os acompanhantes, reconhecidos pela sua

associação próxima ao par mãe-filhote, foram classificados como machos (Glockner & Venus, 1983; Mobley et al., 1999).

Os sinais de rádio dos transmissores foram processados pelos satélites Argos (Argos, 1990) utilizando o Efeito Doppler na frequência de transmissão. Esse processo decodificou as informações dos sensores e registrou a posição geográfica dos indivíduos monitorados (consulte Argos, 2016). As estimativas de localização foram classificadas pela Argos em sete categorias de qualidade, designadas como 3, 2, 1, 0, A, B e Z, em ordem crescente de precisão (Argos, 2016). As posições classificadas como Z foram consideradas inválidas e, portanto, foram removidas do banco de dados, assim como as posições em terra. Para filtrar apenas as localizações altamente precisas e confiáveis, utilizou-se o filtro Speed-Distance-Angle (filtro SDA, Freitas et al., 2008), considerando uma velocidade máxima de deslocamento da baleia de 18 km/h (Zerbini et al., 2015).

#### 4.2.2 Preparo dos dados

Do banco de dados obtidos pelo sistema Argos foram removidas as localizações de classe Z pois são classificadas como localizações inválidas. Posteriormente, os dados foram filtrados usando o filtro Speed-Distance-Angle (filtro SDA, Freitas et al., 2008) no programa R (R Core Team 2020), com uma velocidade máxima conservadora de 18 km h<sup>-1</sup> (Zerbini et al., 2015) para remover locais errados e irrealistas. Modelos de estado-espço (Bayesian Switching State Space Model - SSSM) (Jonsen et al., 2006; 2013) foram aplicados aos dados de telemetria derivados de Argos na rota obtida de cada indivíduo marcado para avaliar o movimento e o comportamento das baleias jubarte. O modelo SSSM estima localizações de animais e estados comportamentais por meio de um modelo de processo, que prevê o estado futuro, dado seu estado atual, e um modelo de observação que liga os estados de localização não observados previstos pelo modelo de processo aos dados observados (Jonsen *et al.*, 2005; 2013).

O SSSM foi ajustado para todos os locais filtrados em cada rota de baleia jubarte, individualmente, usando o software R Versão 3.6.3 (R Core Team 2020) e o software WinBUGS, por meio do pacote R R2WinBUGS (Lunn et al., 2000; Sturtz et

al., 2005). Um intervalo de tempo de 6 h foi usado para fornecer dados detalhados sobre o movimento das baleias (por exemplo, Andriolo et al., 2014; de Castro et al., 2014; Riekkola et al., 2019). O SSSM executou duas simulações paralelas de Markov Chain Monte Carlo (MCMC), produzindo um total de 50.000 amostras MCMC para cada cadeia. As primeiras 20.000 amostras foram descartadas como burn-in e as interações restantes foram diluídas, retendo, cada, 15 amostras para reduzir a autocorrelação. A distribuição posterior das estimativas dos parâmetros do modelo foi calculada com as 2.000 amostras restantes (de Castro et al., 2014).

Um modelo de passeio aleatório correlacionado de primeira diferença (DCRW) foi usado para modelar a dinâmica do movimento, permitindo que os parâmetros do movimento alternassem entre dois estados comportamentais, que diferem em seus valores de ângulo médio de giro ( $\theta$ ) e persistência de movimento ( $\gamma$ ; autocorrelação em velocidade e direção). Um Modelo de Cadeia de Markov descreve os estados comportamentais, ao longo do tempo, estimando a probabilidade de mudança de estados de TRANS, no tempo  $t$ , para ARS, no tempo  $t + 1$  (Jonsen et al., 2013). Valores do modo comportamental mais próximos de 1 ( $b_{\text{mode}} < 1,25$ ) indicam comportamento transitório, movimento persistente e altamente direcional com ângulos de giro baixos (próximo de  $0^\circ$ ). Valores do modo comportamental mais próximos de 2 ( $b > 1,75$ ) indicam ARS, um movimento mais variável com grandes ângulos de giro (próximo de  $180^\circ$ ). Locais com valores de modos comportamentais estimados entre 1,25 e 1,75 foram considerados como 'incertos' ou sem informações suficientes para distinguir claramente os comportamentos (Jonsen et al., 2005).

As rotas obtidas pelo SSSM foram separadas entre área de reprodução, corredor migratório e AA. Apenas as posições localizadas na região que compreende a AA foram mantidas para as análises. O trajeto considerado como o início da AA foi delimitado a partir da latitude  $51^\circ$  S, habitat ao sul do limite norte da Convergência Antártica no Oceano Atlântico Sul ( $\sim 50^\circ$  S) (Zerbini et al., 2011). A partir dessa localidade, os trajetos começaram a apresentar maior frequência de posições ARS consecutivas ( $>3$  localizações ARS) e uma diminuição de movimentos TRANS, indicando o final da migração.

#### 4.2.3 Fragmentos de Áreas de Pesquisa Restrita

Para determinar regiões com grande incidência de localizações categorizadas como movimentos de área restrita, indicativo de comportamento de forrageamento, foram definidos fragmentos ARS na trajetória dos indivíduos marcados. Os fragmentos foram determinados quando 3 ou mais locais com modo comportamental estimado  $> 1,75$  (ARS) apareceram sucessivamente na rota dos animais, enquanto que o término do fragmento foi definido com 3 ou mais locais consecutivos atribuídos a um modo comportamental estimado  $< 1,75$  (Bailey et al., 2009; Lesage et al., 2017; Lydersen et al., 2020).

A área dos fragmentos ARS com mais de 5 localizações (mínimo de posições necessárias para o cálculo) foi estimada utilizando o Mínimo Polígono Convexo (MCP – km<sup>2</sup>) (Lydersen et al., 2020). Adicionalmente, foram estimados o número de posições e o tempo gasto em cada fragmento. Para avaliar o agrupamento espacial dos fragmentos ARS foi aplicado uma análise de agrupamento baseada em densidade (HBSCAN), utilizando o pacote "dbscan" (Hahsler et al., 2019) na plataforma R. Um mínimo de 35 pontos por agrupamento (minPts = 35) foi definido por meio de análise visual e de acordo com o mínimo de pontos fora do cluster (McInnes & Healy 2017). O número de localizações e a dimensão espacial (MCP – km<sup>2</sup>) de cada local de agrupamento foram calculados (Lydersen et al., 2020).

Além do tamanho (km<sup>2</sup>) dos fragmentos e agrupamentos, foram extraídos o número de posições, a batimetria (m) das localizações e o tempo gasto (dias) em cada fragmento e agrupamentos observados. Testes de permutação foram realizados para avaliar se os dados extraídos das localizações ARS observadas eram diferentes entre machos e fêmeas. Testes de permutação com estatísticas de reamostragem (Fisher 1935; Pitman 1937) foram aplicados com repetição de 100.000 vezes, usando o pacote "coins" no programa R (Hothorn et al., 2006; R Core Team 2020). A significância estatística foi estabelecida com  $\alpha = 0.05$ .

## 4.3 RESULTADOS

### 4.3.1 *Trajeto das baleias jubarte*

Um total de 23 transmissores implantados em baleias jubarte na área de reprodução na costa brasileira, entre os anos de 2003 e 2019, permaneceram operando e transmitindo posições dos animais marcados dentro das áreas de alimentação ao sul da latitude 51° S. A identificação do sexo foi obtida por meio de métodos moleculares para três indivíduos e foi inferida com base no papel, dentro do grupo de baleias, observado nas operações de campo para os outros vinte indivíduos (Tabela 1). Todas as fêmeas marcadas e que tiveram rastreamento na AA estavam acompanhadas por filhote. Na AA, foram obtidas 13.718 localizações após a exclusão das classes de localização Z, em períodos de rastreamento variando entre 2 e 104 dias (duração média do rastreamento  $36 \pm 30$  dias ( $\pm$  DP), ver Tabela 1). As baleias atingiram a AA entre os meses de outubro a janeiro, com a maior parte dos animais ( $n=11$ ; F=6, M=4, I = 1) chegando na AA no mês de dezembro, seguido pelo mês de janeiro ( $n = 6$ ; F = 4, M=1, I=1) (Tabela 1).

O SSSM foi aplicado no trajeto completo dos animais e, após sua execução, as rotas foram segmentadas entre área de reprodução, rota migratória e AA. Os trajetos observados a partir da latitude 51°S foram categorizados como área de alimentação e utilizados para as análises no presente estudo. A extração de localizações ao longo dos segmentos dos trajetos interpolados em uma resolução de 6 h produziu 4.780 localizações a partir dos modelos SSSM na região de alimentação. A distância média percorrida com base nessas posições derivadas do modelo foi de  $2.032 \pm 1.500$  km (intervalo= 127 a 4.660 km).

### 4.3.2 *Comportamento de movimentação*

As posições obtidas dos animais marcados ficaram contidas entre as latitudes 51°S e 65°S e entre as longitudes 41°O e 8°L (Fig. 1b). Os movimentos foram geralmente realizados na direção sudeste das Ilhas Geórgia do Sul e Sandwich do Sul (54°20'S, 36°40'O) (Fig.1b). A distância média percorrida dos indivíduos machos foi de  $2176 \pm$

1613 km (intervalo= 127 a 4.660 km); para baleias fêmeas, a distância média percorrida observada foi de  $2.160 \pm 1.628$  km (intervalo= 355 a 4.456 km). Não houve diferença entre as distâncias percorridas por machos e fêmeas (Teste de Permutação Fisher-Pitman Aproximado de Duas Amostras  $Z=-0,02$ ,  $p=0,98$ ).

As baleias jubarte realizaram ARS em  $51,5 \pm 57\%$  das localizações (média  $\pm$  desvio padrão), com trânsito ocorrendo em  $27,5 \pm 22,2\%$  das localizações; o comportamento em  $21 \pm 20,8\%$  das posições foi classificado como sendo um estado incerto (Fig. 1a). Em média, os animais permaneceram em estado ARS durante  $9 \pm 14$  dias (intervalo = 6 h a 76 dias), e em comportamento TRANS durante  $5 \pm 5$  dias (intervalo= 6 h a 21 dias). Nenhum estado ARS foi detectado para sete animais (4 F e 3 M), e cinco desses indivíduos tiveram períodos de rastreamento relativamente curtos (21810.03, 84484.17, 112696.18, 120942.18, 194601.19; consulte a Tabela 1). As outras duas baleias sem posições ARS (171994.18 e 10946.05) tiveram um tempo de rastreamento mais longo ( $> 20$  dias) e permaneceram próximas as ilhas SS, entre as longitudes  $19.6^{\circ}\text{O}$  e  $28.6^{\circ}\text{O}$ , e seu período de rastreamento foi entre os meses de dezembro e janeiro. O macho (171994.18) percorreu uma distância de 1.673 km e atingiu a latitude  $58,2^{\circ}\text{S}$ , enquanto a fêmea (10946.05) percorreu uma distância de 923 km e atingiu a latitude  $55,7^{\circ}\text{S}$ .

A frequência de comportamento ARS ocorreu em  $59 \pm 54\%$  das localidades das baleias fêmeas e em  $46 \pm 63\%$  dos locais dos indivíduos machos. O estado de trânsito ocorreu em  $32,5 \pm 16\%$  das localizações de baleias machos, enquanto que para indivíduos fêmeas o comportamento de trânsito ocorreu em  $22 \pm 26\%$  das localizações. O número de transmissores ativos variou entre os meses (intervalo: 1–22; Tabela 2). O modo comportamental médio aumentou (ou seja, a probabilidade de comportamento de forrageamento ARS) à medida que a estação de alimentação avançava, atingindo o pico em maio (Fig. 2b). O tempo médio no modo comportamental ARS foi maior nos meses de abril e maio, enquanto que, em outubro, os animais obtiveram a maior média de tempo em movimento de trânsito (Fig. 2a). Ao longo de seus trajetos, as baleias jubarte se moveram por áreas caracterizadas por valores de batimetria de 71 a 7935 m ( $3887 \pm 1414$  m).

Tabela 1. Resumo dos dados de rastreamento de baleias jubarte obtidos por telemetria satelital em 2003 a 2019.

ID Baleias	Sexo	Data de Implantação	Data e hora da primeira localização na AA	Duração do trajeto (dias)	Fragmentos ARS (n)
10946.05	F	19-10-2005	02/12/05 10:39	32	0
21810.03	M	18-10-2003	01/01/04 12:02	2	0
24641.05	F	19-10-2005	30/12/05 08:36	40	2
24642.03	F	27-10-2003	04/02/04 07:49	104	2
84484.17	F	10-11-2017	08/01/18 12:04	6	0
84485.18	F	29-11-2018	11/01/19 21:45	12	1
87632.12	F	26-10-2012	20/01/13 04:32	12	5
87771.09	I	14-09-2009	20/10/09 17:55	24	2
87783.09	F	18-09-2009	31/12/09 07:49	34	2
111870.17	M	07-10-2017	05/12/17 22:07	63	4
111871.12	F	02-11-2012	04/01/13 08:32	26	8
112696.18	F	15-10-2018	30/11/18 17:34	6	0
120937.17	M	17-10-2017	27/11/17 13:17	52	0
120942.18	M	23-10-2018	14/12/18 18:52	3	0
121189.12	M	20-10-2012	15/12/12 06:26	40	10
121203.17	M	17-10-2017	23/11/17 05:30	74	2
171994.18	M	23-10-2018	01/12/18 05:46	21	0
172000.17	I	13-11-2017	05/01/18 00:02	16	1
172001.17	F	10-11-2017	27/12/17 01:27	80	3
172002.17	F	09-11-2017	22/12/17 17:17	79	4
172008.18	M	15-10-2018	27/11/18 05:55	71	2
194591.19	I	25-10-2019	17/12/19 10:55	24	3
194601.19	F	20-10-2019	08/12/19 20:19	4	0

#### 4.3.3 Fragmentos de busca de área restrita

Um total de 51 fragmentos ARS foram identificados entre 15 indivíduos, correspondendo a uma média de  $3,4 \pm 2,56$  ( $\pm$  DP) fragmentos ARS por indivíduo. O tempo gasto no modo ARS durou de 6 h a 76 dias (média de  $4,5 \pm 8,4$  dias), e o tamanho dos fragmentos variou de 34,8 a 47.945 km<sup>2</sup> (média de  $3.756,9 \pm 7.952,8$  km<sup>2</sup>). Um indivíduo macho apresentou apenas 1 posição classificada como comportamento ARS (120937.17) em 52 dias de rastreamento (Tabela 1). Essa mesma baleia teve seu comportamento classificado como TRANS em 97% do seu trajeto. O tamanho dos fragmentos ARS para os indivíduos machos variou entre 54,6 a 47.945 km<sup>2</sup> (média de  $5.906,6 \pm 12.266$  km<sup>2</sup>), enquanto que para fêmeas o tamanho variou entre 34,8 e 16.235 km<sup>2</sup> (média de  $3.117,8 \pm 4.935,9$  km<sup>2</sup>). Não foi



observada uma diferença significativa entre os tamanhos dos fragmentos de machos e fêmeas (Teste de Permutação Fisher-Pitman Aproximado de Duas Amostras  $Z = -1,03$ ,  $p = 0,36$ ).

A média de tempo gasto no modo ARS foi de  $10 \pm 14$  dias para fêmeas (intervalo = 6 h a 59 dias) e de  $8 \pm 16$  dias para machos (intervalo = 6 h a 76 dias). Também não foram encontradas diferenças no tempo de permanência no estado ARS entre os sexos (Teste de Permutação Fisher-Pitman Aproximado de Duas Amostras  $Z = 0,05$ ,  $p = 0,96$ ). A velocidade que as baleias viajaram durante o comportamento ARS variou de 0,01 a 9 km/h ( $1,22 \pm 1,08$  km/h). A média de velocidade para fêmeas durante o comportamento ARS foi de  $1,13 \pm 0,93$  km/h (intervalo = 0,01 a 6,78 km/h), e para os machos a velocidade média no comportamento ARS foi de  $1,31 \pm 1,18$  km/h (intervalo = 0,01 a 7,69 km/h). Indivíduos machos utilizaram regiões durante o comportamento ARS com média batimétrica de  $3.969,52 \pm 1717,13$  m (intervalo= 261 a 7.935 m), enquanto as posições de estado ARS de baleias fêmeas estiveram localizadas em regiões com média batimétrica de  $3417,89 \pm 1554,5$  m (intervalo= 96 a 7.348 m) (Fig. 3b). As fêmeas utilizaram regiões mais rasas do que machos quando realizavam comportamentos ARS (Teste de Permutação Fisher-Pitman Aproximado de Duas Amostras  $Z = 7,31$ ,  $p < 0,05$ ) (Fig. 3b).

Tabela 2. Total de transmissores ativos em um determinado mês, número de fragmentos de comportamento de área restrita (ARS) e o número de localizações provenientes dos dados modelados dentro da área de alimentação (ao sul de 51° S). Entre parênteses estão o número de animais com transmissores ativos separados pelo sexo dos indivíduos (F = Fêmea; M = Macho; I = Incerto).

Mês	Indivíduos (n)	Fragmentos ARS (n)	Localizações (n)
Janeiro	17 (F:9, M:6, I:2)	22	1486
Fevereiro	11 (F:7, M:4)	13	769
Março	5 (F:6, M:)	13	606
Abril	6 (F:5, M:1)	5	367
Mai	4 (F:3, M:1)	2	194
Junho	1(M)	2	120
Outubro	1(I)	1	46
Novembro	5 (F:1, M:3, I:1)	2	118
Dezembro	16 (F:7, M:8, I:1)	9	972

Figura 1. Trajetórias e modos comportamentais obtidos por meio do SSSM inferidos para 23 baleias jubarte instrumentadas com transmissores satelitais na costa do Brasil na área de alimentação da população na Antártica. O painel A mostra os trajetos de baleias jubarte separados pelos estados comportamentais (ARS: busca de área restrita; TRANS: trânsito; IND: indefinido), enquanto o painel B mostra as trajetórias dos animais de acordo com o sexo dos indivíduos (F: fêmea; M: macho; I: indefinido).

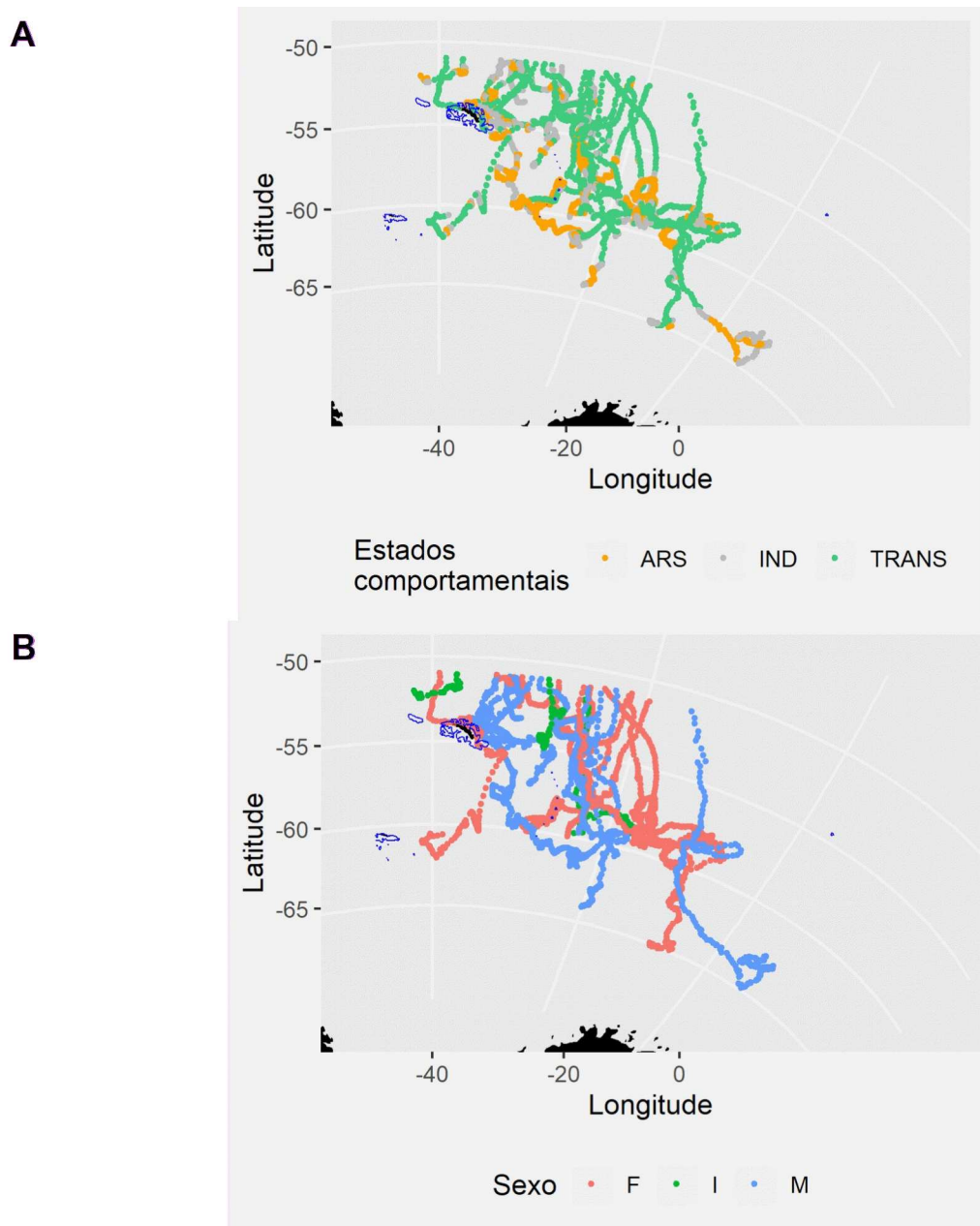
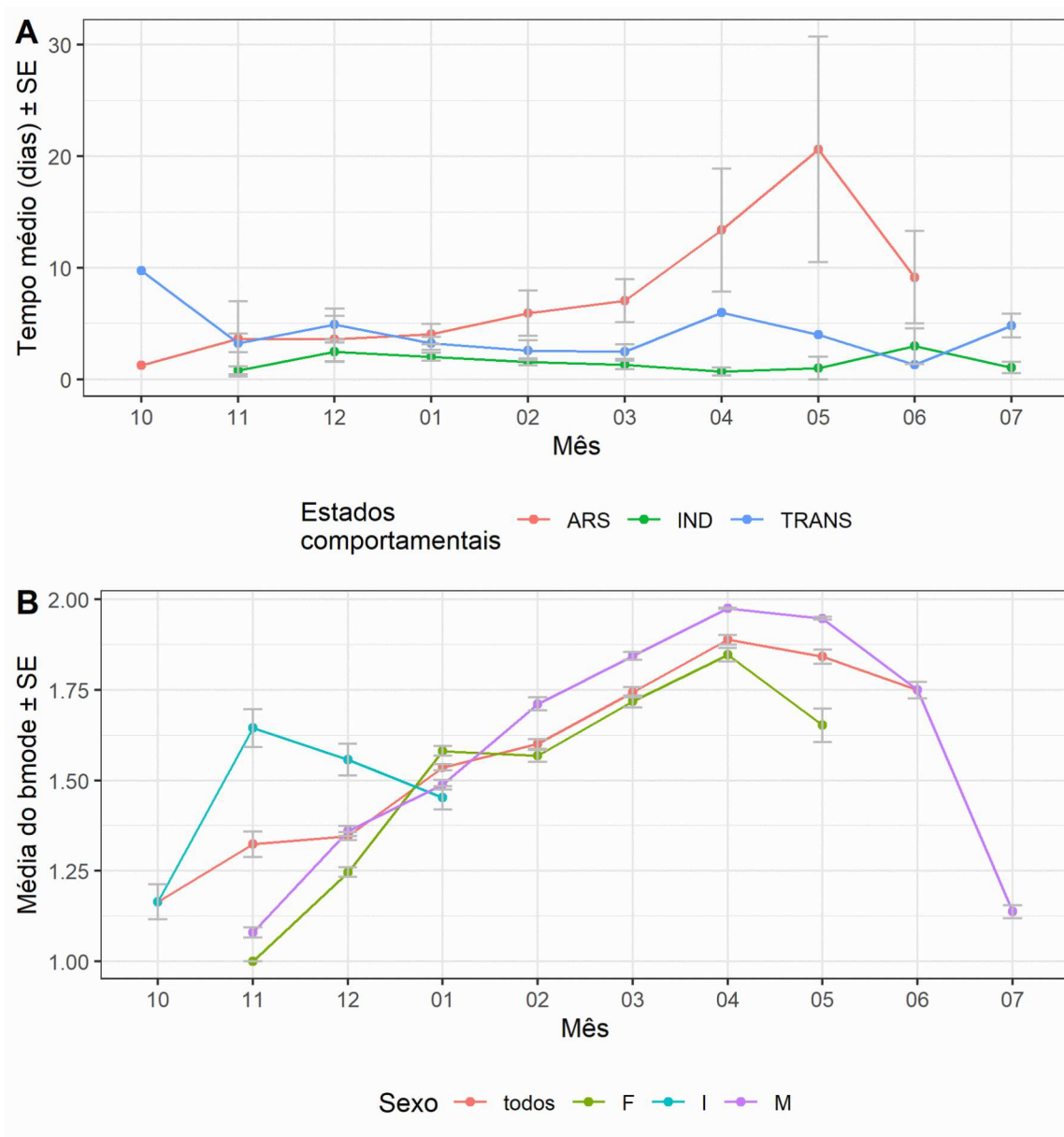


Figura 2. (a) Tempo médio nos estados comportamentais (bmode) estimados pelo modelo de estado espaço por mês (ARS: busca de área restrita; TRANS: trânsito; IND: indefinido) e (b) Modo comportamental médio (bmode) por mês, coloridos de acordo com o sexo dos indivíduos (F: fêmea; M: macho; I: indefinido). Valores mais próximos de 1 indicam comportamento de trânsito e valores mais próximos de 2 indicam comportamento de forrageamento ARS.



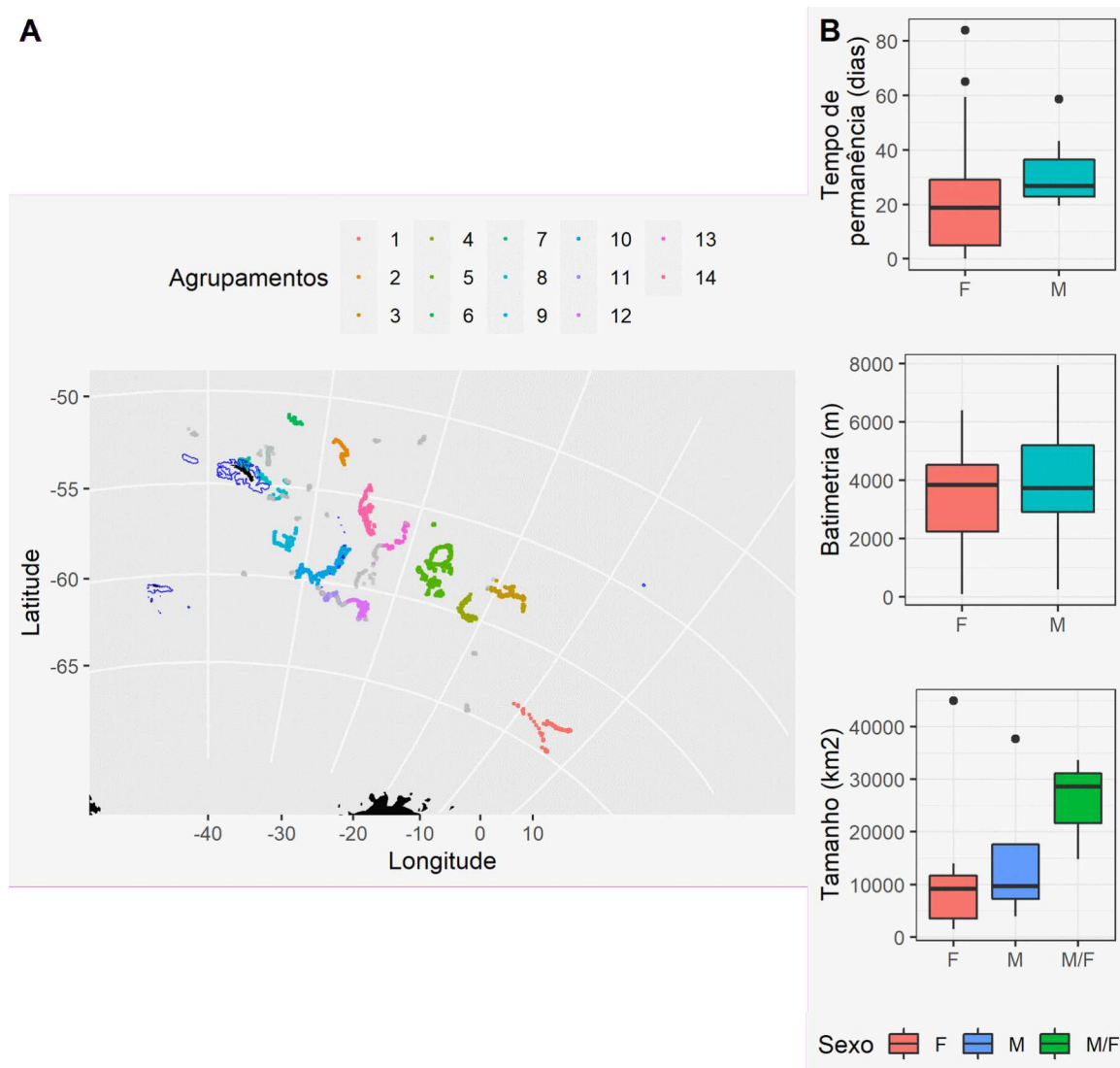
#### 4.3.4 Agrupamentos de fragmentos ARS

Os agrupamentos de fragmentos ARS foram identificados pela densidade de pontos de localização ARS, com um mínimo de 35 pontos, o que resultou num total 14 agrupamentos, com 297 localizações não agrupadas (Fig. 3a). Um total de 7 agrupamentos foram utilizados em anos diferentes, 2 desses agrupamentos tiveram registros em anos sequentes para o mesmo indivíduo marcado, enquanto que os demais agrupamentos ( $n = 5$ ) obtiveram localizações de, pelo menos, 2 animais em diferentes anos. Cinco baleias (F = 4, M = 1) utilizaram mais de um agrupamento. Dois animais não tiveram nenhum de seus fragmentos ARS agrupados em um dos conjuntos observados, um indivíduo macho (111870.17) com 4 fragmentos ARS e uma baleia de sexo indeterminado (194591.19) com 3 fragmentos ARS observados (Fig. 3a). O tempo de permanência nos conjuntos de fragmentos ARS variou entre 1 e 84 dias. A variação de permanência nos agrupamentos para os indivíduos fêmeas foi de 4 a 84 dias ( $25 \pm 27$  dias), enquanto que entre machos a variação foi de 19 a 59 dias ( $32 \pm 14$  dias) (Fig. 3b). Dentre os conjuntos de fragmentos ARS categorizados, 7 deles apresentaram apenas localizações de indivíduos fêmeas, 4 agrupamentos compreenderam posições de baleias machos e 3 agrupamentos (agrupamento 8, 10 e 14) foram compartilhados por machos e fêmeas.

O tamanho dos agrupamentos utilizados pelas fêmeas foi ligeiramente menor do que o tamanho dos agrupamentos utilizados pelos machos ( $12.265,8 \pm 15.090$  km<sup>2</sup> e  $15.213,1 \pm 15.267,2$  km<sup>2</sup>, respectivamente) (Fig. 3b). Em contrapartida, os agrupamentos com posições de ambos os sexos apresentaram áreas maiores ( $25.663,5 \pm 9.773,1$  km<sup>2</sup>) em comparação aos agrupamentos não compartilhados (Fig. 3b). Não foi observada uma diferença significativa entre os tamanhos dos agrupamentos (Teste de Permutação de Fisher-Pitman  $\chi^2 = 2,39$ ,  $p = 0,47$ ). A maioria dos agrupamentos identificados ficaram localizados entre a longitude 30°O e 15°O, ou seja, ao oeste das ilhas Sandwich do Sul e Georgia do Sul (54°20'S, 36°40'O) (Fig. 4). Todos agrupamentos, representados apenas por localizações de baleias fêmeas, estiveram distribuídos entre as longitudes 37.27°O e 6.25°O, 3 dos agrupamentos apenas com localizações de machos estiveram distribuídos entre as longitudes 35.05°O e 22.35°O (Fig. 4). O quarto agrupamento, composto apenas por

localizações de um indivíduo macho (agrupamento 1), apresentou as posições mais distantes das ilhas Sandwich do Sul (SS) e Georgia do Sul (GS), comparado aos demais agrupamentos, entre a longitude 1.2°O e 7.3°L e entre a latitude 63°S e 64.8°S (Fig. 4).

Figura 3. (a) Mapa mostrando a distribuição geográfica das manchas de fragmentos de Pesquisa Restrita de Área (ARS), identificadas por meio de análises de agrupamento com base nas trajetórias de baleia jubartes instrumentadas com transmissores satelitais na costa do Brasil. (b) Boxplot mostrando duração, tamanho e a batimetria (profundidade) dos agrupamentos contento fragmentos ARS de acordo com o sexo dos animais.



Dentre os agrupamentos compartilhados por ambos os sexos, o agrupamento 8 apresentou registros de uma baleia fêmea (172002.17) em janeiro e fevereiro de 2018, e posições de um indivíduo macho (121189.12) entre dezembro e fevereiro de 2013. As posições dos animais, nesse agrupamento, ficaram contidas entre as latitudes 53°S e 55.7°S e entre as longitudes 32.7°O e 35.7°O (Fig. 3a). A média batimétrica das áreas com posições do macho no agrupamento 8 foi de  $2.162 \pm 1.872$  m, enquanto a média batimétrica das regiões com posições da baleia fêmea foi de  $1.468 \pm 1.331$  m (Fig. 4). Entre março e maio de 2004, uma baleia fêmea (24642.03) apresentou localizações no agrupamento 10, enquanto que o indivíduo do sexo masculino (121189.12) utilizou a área, com registros em março e abril de 2013. As posições no agrupamento 10 localizaram-se entre as latitudes 57.8°S e 60.2°S e entre as longitudes 25.8°O e 30.7°O (Fig. 3a). A profundidade média das regiões com localizações do macho foi de  $2780 \pm 341$  m, enquanto que, para as fêmeas, a média foi de  $1904 \pm 649$  m (Fig. 4).

Por fim, o agrupamento 14 teve registros, em 2006, de uma fêmea (24641.05) no mês de janeiro, e, em 2017, no mês de dezembro, uma baleia macho (121203.17) utilizou a mesma região. As posições dos animais nesse agrupamento localizaram-se entre as latitudes 54.4°S e 57°S e entre as longitudes 23.9°O e 25.7°O (Fig. 3a). A média batimétrica das áreas com posições do macho no agrupamento 14 foi de  $6378 \pm 1100$  m, enquanto a média batimétrica das regiões com posições da baleia fêmea foi de  $4517 \pm 65$  m (Fig. 3a). Analisando a batimetria das regiões dos agrupamentos compartilhados, machos utilizaram áreas com maior profundidade quando comparado as baleias fêmeas (Teste de Permutação Fisher-Pitman Aproximado de Duas Amostras  $Z = 10.9$ ,  $p < 0.05$ ) (Fig. 4).

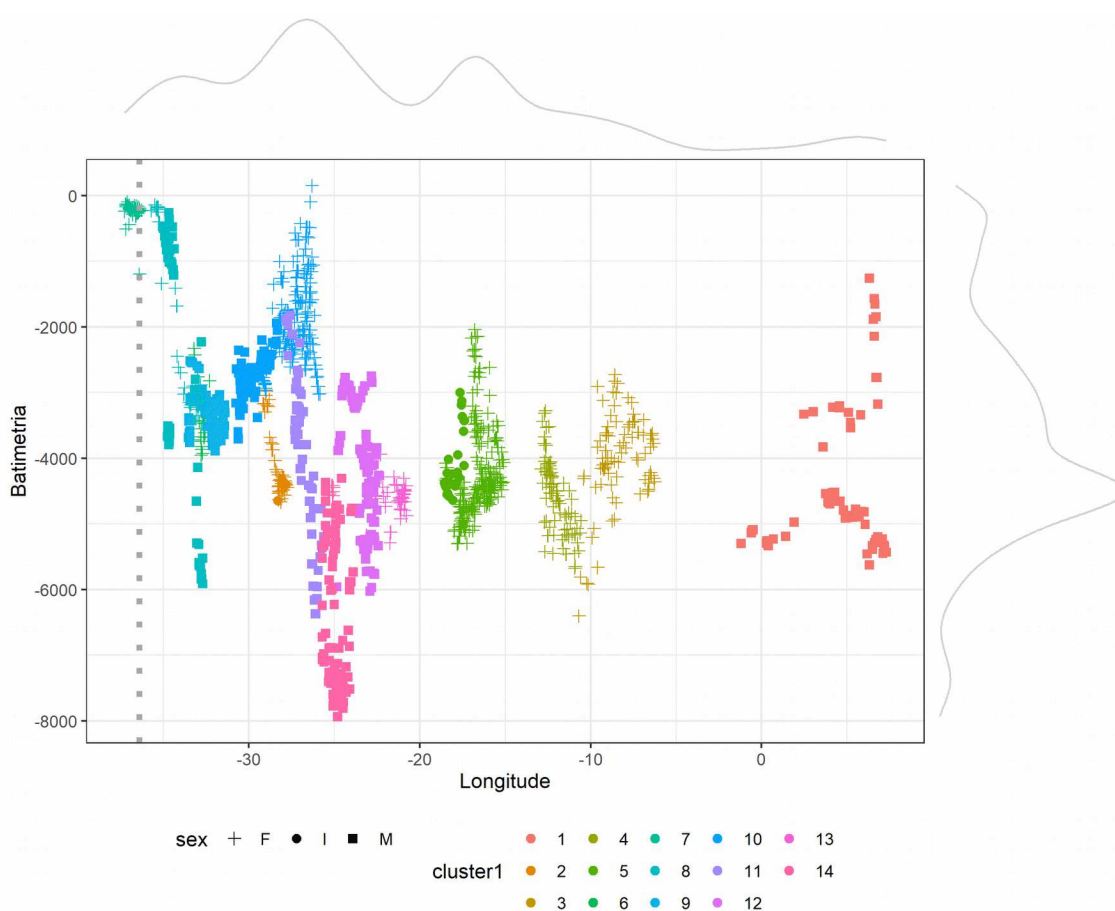
#### **4.4 DISCUSSÃO**

Neste estudo, são apresentadas novas informações sobre movimentos e uso de habitat das baleias jubarte na AA da população do ASO. Utilizando dados de monitoramento de longo prazo, foram elucidadas as estratégias de uso do habitat e comportamento das jubartes em águas polares de alta latitude durante o verão e o

outono. As baleias foram instrumentadas com transmissores satelitais, no Brasil, na estação reprodutiva, e, dentre os indivíduos rastreados até a AA, a maioria atingiu a região sub-Antártica em dezembro. Porém, uma parcela dos machos chegou na região um mês antes, ou seja, em novembro, e uma parcela das fêmeas atingiu a AA no mês de janeiro. A segregação migratória dependente do sexo, idade e status reprodutivo nas baleias jubarte possivelmente explica a pequena disparidade temporal observada na chegada na AA entre os sexos, já que fêmeas acompanhadas por filhotes são as últimas baleias a saírem da região de invernada e iniciar a migração (Dawbin, 1997).

A maior parte do tempo as baleias mantiveram-se em comportamento ARS, que apesar de representar diversos comportamentos, incluindo repouso (Bailey et al., 2009), é razoável supor que, nas áreas de alimentação, o estado ARS seja indicativo de forrageamento (Andrews-Goff et al., 2018; Chittleborough, 1965; Weinstein et al., 2017). Esse comportamento não ficou restrito apenas às áreas próximas as ilhas GS e SS (Área Antártica II), locais já descritos como importantes para a população do estoque reprodutivo A na Antártica (Zerbini et al., 2006; 2011), pois foram observados entre as longitudes 41,7°O e 7,3° L. Essa observação revela que as baleias estão realizando movimentos mais extensos na AA, o que pode ser devido à ampliação da área de distribuição, conforme as baleias retomam áreas históricas de alimentação (Zerbini et al., 2010), e ao aumento do tamanho populacional da espécie (Zerbini et al., 2019). Esses achados confirmam a sugestão de que a AA da população do estoque reprodutivo A estende-se para o leste (Engel et al., 2009) e fornecem mais evidências de uma possível sobreposição espacial e temporal dos estoques reprodutivos A e B durante a estação de alimentação no verão (IWC, 1998; (Darling & Sousa-Lima 2005).

Figura 4. Gráfico de dispersão mostrando a relação entre a batimetria e a longitude das localizações das manchas de fragmentos de Pesquisa Restrita de Área (ARS), identificadas por meio de análises de agrupamento com base nas trajetórias de baleia jubartes instrumentadas com transmissores satelitais na costa do Brasil. A linha tracejada indica a localização das ilhas Geórgia do Sul e Sandwich do Sul.



Dentre as baleias marcadas, sete não apresentaram nenhuma posição com modo comportamental ARS. Dois animais foram rastreados por um período mais longo (>20 dias) e permaneceram próximos à SS, observados no mês de dezembro, com algumas poucas posições em janeiro. É provável que essas duas baleias, por terem sido rastreadas no início da temporada de alimentação, se mantiveram em deslocamento à procura de áreas favoráveis para o forrageamento. Um apoio adicional está na evidência do aumento da probabilidade de adotar o comportamento



de forrageamento no decorrer dos meses da estação de alimentação, onde a maior frequência de estado ARS e maior tempo no comportamento relativo ao forrageamento aconteceram nos meses de março, abril e maio. A produtividade do Oceano Austral é altamente variável, tanto temporal quanto espacialmente, com intensas florações de fitoplâncton se desenvolvendo ocasionalmente, e o aumento dessa produtividade está relacionado com o derretimento do gelo na primavera/verão (Arrigo et al., 2008; Dalpadado et al., 2014; Riekolla et al., 2019). Dessa forma, é provável que os animais tenham apresentado uma plasticidade comportamental, mudando seus padrões de comportamento ao longo da temporada de alimentação, devido às alterações temporais e espaciais de produtividade.

Em média, cada baleia teve suas posições registradas por aproximadamente um mês, e o número de fragmentos ARS nas trajetórias individuais foi relativamente baixo, cerca de 3 fragmentos por trajetória. Em contrapartida, as baleias permaneceram em comportamento ARS por vários dias e cobriram grandes áreas durante sua estadia nos fragmentos. Isso demonstra que, uma vez que os animais atingem um local adequado e lucrativo, eles permanecem lá por um período prolongado, e que os fragmentos de grande escala podem representar áreas com vários eventos de alimentação, indicando densas agregações de presas (Bailey et al., 2009). Os padrões regionais e temporais de movimento refletem amplamente a distribuição e a previsibilidade das presas, já que as baleias jubarte devem localizar e explorar concentrações pontuais e muitas vezes efêmeras de alta densidade de presas (Brodie et al., 1978; Stevick et al., 2006).

Enquanto realizavam comportamento ARS, as baleias marcadas se localizaram em regiões profundas, além da plataforma continental, chegando a atingir locais com mais de 7.000m de profundidade. Por serem animais móveis e com altas demandas energéticas, supõe-se que as jubartes irão se deslocar para áreas com maior abundância de presas. Sabe-se que, nos meses de verão, o krill antártico é abundante tanto na zona de borda de gelo marginal, conforme o gelo marinho do inverno recua, e nas águas abertas da plataforma continental (Nicol, 2006). Porém uma parte da população adulta de krill também pode ser encontrada no mar aberto, longe da plataforma continental, em regiões mais profundas, onde depositam seus ovos em águas profundas (Nicol, 2006). Dessa forma, o krill está

amplamente distribuído durante os meses de verão, desde a costa até além da plataforma continental, indicando que as regiões mais profundas, nas quais as jubartes apresentaram comportamento indicativo de forrageamento, aparentam ser importantes áreas de alimentação com alta densidade de presas.

Dado as diferenças nas necessidades energéticas de machos e fêmeas de baleias jubarte, era esperado encontrar discrepâncias no tamanho e no tempo gasto nos fragmentos entre os sexos. Pode-se observar uma variação nos tamanhos e na duração em estado ARS, em média os machos cobriram áreas relativamente maiores do que fêmeas em comportamento indicativo de forrageamento. Além disso, os machos percorreram maiores distâncias e apresentaram frequências mais altas de estado TRANS. Já as fêmeas permaneceram mais tempo nos fragmentos. Essas evidências constataam que machos exploram a região mais amplamente, enquanto que fêmeas, por terem um investimento energético maior no cuidado bem-sucedido da prole, com grandes porções de energia empregadas na gestação e lactação, apresentam distribuição e movimento restritos à áreas onde há recursos suficientes disponíveis (Gowans et al., 2007).

Um indivíduo macho foi o que apresentou fragmentos mais a sudeste das ilhas GS e SS, entre as longitudes 1,2° O e 7,3° O, ao sul da ilha de Bouvet, onde baleias jubarte marcadas em Gabão, no continente africano, se deslocaram no verão (Rosenbaum et al., 2014). Embora haja lacunas em nosso conhecimento sobre quais estoques de baleias jubarte utilizam áreas específicas para alimentação no Hemisfério Sul (IWC 2011; 2016), é importante mencionar que estudos anteriores, como os de Marcondes et al. (2021) e Schall et al. (2021), destacaram a ocupação comum da área de alimentação por múltiplas populações. O maior deslocamento de indivíduos machos parece estar de acordo com o que é esperado para o sistema social das baleias jubarte, onde machos geralmente se dispersam mais amplamente do que as fêmeas, apesar da fidelidade a áreas específicas (Rosembaum et al. 2009).

Nas agregações de comportamento ARS observou-se uma segregação sexual, onde machos e fêmeas apresentaram agregações de comportamento ARS em áreas distintas, apenas três agrupamentos exibiram posições de ambos os sexos. Porém, o tempo de permanência nas agregações e seus respectivos

tamanhos não demonstraram serem estatisticamente diferentes entre os sexos. A segregação sexual ocorre em uma ampla gama de espécies animais e em uma grande variedade de escalas espaço-temporais (Alves *et al.*, 2013; Levin *et al.*, 2013; Lewis *et al.*, 2002; Ruckstuhl, 2007; Ruckstuhl & Neuhaus, 2005). Devido às diferentes necessidades morfológicas, reprodutivas e energéticas, machos e fêmeas podem usar diferentes habitats, recursos de presas e estratégias de forrageamento (Galezo *et al.* 2017; Hawkins *et al.* 2019; Heide-jorsesen 2010, Passadore *et al.* 2017), o que é evidenciado pelos resultados encontrados de agregações em potenciais regiões de forrageamento. Investigações futuras a respeito das características ambientais dessas localidades são de grande importância para melhor compreender a razão dessa segregação. É possível que fêmeas ocupem regiões com recursos mais abundantes do que machos, visto que fêmeas lactantes possuem uma alta demanda energética da lactação (Christiansen *et al.*, 2018; Lockyer, 1981; Miller *et al.*, 2011) e que fêmeas maiores são capazes de melhor prover seus filhotes (Christiansen *et al.*, 2018).

Os agrupamentos de comportamento ARS compartilhados por ambos os sexos apresentaram localizações de machos e fêmeas em anos distintos, porém, mesmo não utilizando as áreas no mesmo período, as regiões onde as fêmeas ocorreram foram caracterizadas por profundidades menores em comparação com as regiões utilizadas pelos machos nesses agrupamentos. A exibição de segregação sexual em outros vertebrados tem sido explicada pelo risco de predação, seleção de presas ou orçamentos das atividades (Ruckstuhl, 2007). Um estudo com baleias da groenlândia constatou uma segregação espacial para a espécie no estoque de Baffin Bay, que pode ocorrer devido às oportunidades de forrageamento oferecidas pelas águas altamente produtivas das regiões onde as baleias, em sua grande maioria fêmeas, foram encontradas (Heide-Jørgensen *et al.*, 2010). Portanto, mesmo nas áreas utilizadas por ambos os sexos, houve uma segregação sexual, que possivelmente ocorre para evitar a competição interespecífica pelas manchas de presas.

As regiões onde os comportamentos de forrageamento estiveram agrupados, em sua maioria, foram utilizadas em mais de um ano, evidenciando a importância desses locais na AA da população de baleias jubarte do ASO. As baleias jubarte

requerem áreas com alta densidade de presas para construir e manter suas reservas substanciais de energia, e retornar para áreas familiares pode oferecer vantagens de sobrevivência e/ou reprodutivas para os indivíduos (Stevick et al., 2006). Em paisagens marinhas, onde habitats de alta qualidade estão disponíveis e os recursos podem ser espacialmente previsíveis, os indivíduos podem desenvolver uma alta fidelidade ao local e em áreas relativamente pequenas (Knip et al., 2012). A preferência por essas áreas também é demonstrada no tempo de permanência nesses locais, onde os animais chegaram a permanecer por até 84 dias num mesmo agrupamento. Cinco baleias transitaram entre os agrupamentos ARS, o que era esperado, já que os oceanos carecem de barreiras físicas ao movimento. Dessa forma, as baleias provavelmente se deslocaram entre um agrupamento e outro em busca de locais com manchas transitórias de presas.

#### **4.5 CONCLUSÕES**

No presente trabalho técnicas de modelagem espacial foram utilizadas para identificar estados comportamentais a partir de dados de movimento de baleias jubarte do estoque reprodutivo A, contribuindo para um aumento na compreensão do comportamento da espécie na AA do Hemisfério Sul. Foi constatado que as baleias jubarte estão realizando extensas movimentações na AA, ao leste das ilhas SS e GS. Regiões importantes de agregações de comportamentos indicativo de forrageamento foram identificadas, e foi observado que esses agrupamentos apresentam uma segregação sexual no uso do espaço. Investigar se existe segregação sexual dentro de uma população pode fornecer informações sobre as diferentes necessidades biológicas e ecológicas. Assim, o comportamento de movimento estimado, aqui apresentado, melhora o conhecimento sobre o uso do habitat e as estratégias de forrageamento das baleias jubarte no ASO.

## REFERÊNCIAS

- Alves, J. A., Gunnarsson, T. G., Potts, P. M., Sutherland, W. J., & Gill, J. A. (2013). Sex-biases in distribution and resource use at different spatial scales in a migratory shorebird. *Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1002/ece3.503>
- Andrews-Goff, V., Bestley, S., Gales, N. J., Laverick, S. M., Paton, D., Polanowski, A. M., ... Double, M. C. (2018). Humpback whale migrations to Antarctic summer foraging grounds through the southwest Pacific Ocean. *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-30748-4>
- Andrews, R. D., Baird, R. W., Calambokidis, J., Goertz, C. E. C., Gulland, F. M. D., Heide-Jørgensen, M. P., ... Zerbini, A. N. (2019). Best practice guidelines for cetacean tagging. *Journal of Cetacean Research and Management*, 20(1), 27–66. <https://doi.org/10.47536/JCRM.V20I1.237>
- Andriolo, A., Kinas, P. G., Engel, M. H., Martins, C. C. A., & Rufino, A. M. (2010). Humpback whales within the Brazilian breeding ground: Distribution and population size estimate. *Endangered Species Research*, 11(3), 233–243. <https://doi.org/10.3354/esr00282>
- Andriolo, A., Zerbini, A. N., Moreira, S., Pizzorno, J. L., Danilewicz, D., Maia, Y. G., ... Clapham, P. (2014). What do humpback whales *Megaptera novaeangliae* (Cetartiodactyla: Balaenopteridae) pairs do after tagging? *Zoologia (Curitiba)*, 31(2), 105–113. <https://doi.org/10.1590/s1984-46702014000200001>
- Argos (1990) User's manual. Landover, Service Argos.
- Argos. Argos User's Manual. CLS (2016) <http://www.argos-system.org/manual>. Accessed 07 June 2021.
- Arrigo, K. R., van Dijken, G. L., & Bushinsky, S. (2008). Primary production in the Southern Ocean, 1997-2006. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 113(8), 1997–2006. <https://doi.org/10.1029/2007JC004551>
- Bailey, H., Mate, B. R., Palacios, D. M., Irvine, L., Bograd, S. J., & Costa, D. P. (2009). Behavioural estimation of blue whale movements in the Northeast Pacific from state-space model analysis of satellite tracks. *Endangered Species Research*, 10(1), 93–106. <https://doi.org/10.3354/esr00239>
- Berube, M., & Palsbøll, P. (1996). Identification of sex in Cetaceans by multiplexing with three ZFX and ZFY specific primers. *Molecular Ecology*, 5(2), 283–287. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1996.00072.x>
- Breed, G. A., Bowen, W. D., McMillan, J. I., & Leonard, M. L. (2006). Sexual segregation of seasonal foraging habitats in a non-migratory marine mammal. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1599), 2319–2326. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3581>
- Brodie, P. F., Sameoto, D. D., & Sheldon, R. W. (1978). Population densities of euphausiids off Nova Scotia as indicated by net samples, whale stomach contents, and sonar. *Limnology and Oceanography*. <https://doi.org/10.4319/lo.1978.23.6.1264>

- Bruford, M. W., Hanotte, O., Brookfield, J. F. Y., & Burke, T. (1992). Single-Locus and DNA fingerprinting. In *Molecular genetic analyses of populations. A Practical Approach*.
- Chittleborough, R. G. (1964). Dynamics of two populations of the humpback whale. *Megaptera no vaeangliae* (borowski). *Marine and Freshwater Research*, 16(1), 33–128. <https://doi.org/10.1071/MF9650033>
- Christiansen, F., Vivier, F., Charlton, C., Ward, R., Amerson, A., Burnell, S., & Bejder, L. (2018). Maternal body size and condition determine calf growth rates in southern right whales. *Marine Ecology Progress Series*. <https://doi.org/10.3354/meps12522>
- Clapham, B. P. J., Mead, J. G., & Gray, M. (1999). *Megaptera novaeangliae*. (604), 1–9.
- Dall, S. R. X., Giraldeau, L. A., Olsson, O., McNamara, J. M., & Stephens, D. W. (2005). Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.010>
- Dalpadado, P., Arrigo, K. R., Hjøllø, S. S., Rey, F., Ingvaldsen, R. B., Sperfeld, E., ... Ottersen, G. (2014). Productivity in the Barents Sea - Response to recent climate variability. *PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095273>
- Darling, J. D., & Sousa-Lima, R. S. (2005). Songs indicate interaction between humpback whale. *Marine Mammal Science*, 21(3), 557–566. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2005.tb01249.x>
- Dawbin, W. H. (1997). Temporal segregation of humpback whales during migration in southern hemisphere waters. *Memoirs of the Queensland Museum*.
- Dawbin, William H. (2021). 9. The Seasonal Migratory Cycle of Humpback Whales. In *Whales, Dolphins, and Porpoises*. <https://doi.org/10.1525/9780520321373-011>
- de Castro, F. R., Mamede, N., Danilewicz, D., Geyer, Y., Pizzorno, J. L. A., Zerbini, A. N., & Andriolo, A. (2014). Are marine protected areas and priority areas for conservation representative of humpback whale breeding habitats in the western South Atlantic? *Biological Conservation*, 179, 106–114. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.09.013>
- Dingle, H. (1996). *Migration: the biology of life on the move Oxford University Press*.
- Dingle, H., & Holyoak, M. (2001). The Evolutionary Ecology of Movement. In *Evolutionary Ecology*. <https://doi.org/10.1093/oso/9780195131543.003.0025>
- Engel, M. H., & Martin, A. R. (2009). Feeding grounds of the western South Atlantic humpback whale population. *Marine Mammal Science*, 25(4), 964–969. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2009.00301.x>
- Fauchald, P., & Tveraa, T. (2006). Hierarchical patch dynamics and animal movement pattern. *Oecologia*, 149(3), 383–395. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0463-7>
- Fisher, R. A. (1935). *The Design of Experiments*. Edinburgh: Oliver & Boyd.

- Freitas, C., Lydersen, C., Fedak, M. A., & Kovacs, K. M. (2008). A simple new algorithm to filter marine mammal Argos locations. *Marine Mammal Science*, 24(2), 315–325. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2007.00180.x>
- Gaillard, J. M., Hebblewhite, M., Loison, A., Fuller, M., Powell, R., Basille, M., & Van Moorter, B. (2010). Habitat-performance relationships: Finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0085>
- Galezo, A. A., Krzyszczyk, E., & Mann, J. (2018). Sexual segregation in Indo-Pacific bottlenose dolphins is driven by female avoidance of males. *Behavioral Ecology*. <https://doi.org/10.1093/beheco/ax177>
- Gowans, S., Würsig, B., & Karczmarski, L. (2007). The Social Structure and Strategies of Delphinids: Predictions Based on an Ecological Framework. *Advances in Marine Biology*. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(07\)53003-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(07)53003-8)
- Griffiths, H. J. (2010). Antarctic marine biodiversity - what do we know about the distribution of life in the southern ocean? *PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011683>
- Hahsler, M., Piekenbrock, M., & Doran, D. (2019). Dbscan: Fast density-based clustering with R. *Journal of Statistical Software*, 91(1). <https://doi.org/10.18637/jss.v091.i01>
- Haury, L. R., McGowan, J. A., & Wiebe, P. H. (1978). Patterns and Processes in the Time-Space Scales of Plankton Distributions. In *Spatial Pattern in Plankton Communities*. [https://doi.org/10.1007/978-1-4899-2195-6\\_12](https://doi.org/10.1007/978-1-4899-2195-6_12)
- Hawkins, E. R., Pogson-Manning, L., Jaehnichen, C., & Meager, J. J. (2020). Social dynamics and sexual segregation of Australian humpback dolphins (*Sousa sahalensis*) in Moreton Bay, Queensland. *Marine Mammal Science*, 36(2), 500–521. <https://doi.org/10.1111/mms.12657>
- Heide-Jørgensen, M. P., Laidre, K. L., Jensen, M. V., Dueck, L., & Postma, L. D. (2006). Dissolving stock discreteness with satellite tracking: Bowhead whales in Baffin Bay. *Marine Mammal Science*. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2006.00004.x>
- Heide-Jørgensen, M., Laidre, K., Wiig, Ø., Postma, L., Dueck, L., & Bachmann, L. (2010). Large-scale sexual segregation of bowhead whales. *Endangered Species Research*, 13(1), 73–78. <https://doi.org/10.3354/esr00315>
- Heide-Jørgensen, Mads Peter, Kleivane, L., Øien, N., Laidre, K. L., & Jensen, M. V. (2001). A new technique for deploying satellite transmitters on baleen whales: Tracking a blue whale (*Balaenoptera musculus*) in the North Atlantic. *Marine Mammal Science*, 17(4), 949–954. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2001.tb01309.x>
- Hothorn, T., Hornik, K., van de Wiel, M. A., & Zeileis, A. (2008). Implementing a Class of Permutation Tests: The coin Package. *Journal of Statistical Software*, 28(8), 1–23. <https://doi.org/10.18637/jss.v028.i08>

- International Whaling Commission (1998). Annex G. Report of the sub-committee on comprehensive assessment of Southern Hemisphere humpback whales. Report of the International Whaling Commission, 48, 170–182.
- International Whaling Commission (2005). Journal of Cetacean Research and Management (Supplement), 7, 235–246.
- International Whaling Commission (2011). Report on the workshop on the comprehensive assessment of Southern Hemisphere humpback whales. Journal of Cetacean Research and Management. 3, 1–50.
- International Whaling Commission (2016). Annex H: Report of the Sub-Committee on Other Southern Hemisphere Whale Stocks.
- Jonsen, I. D., Basson, M., Bestley, S., Bravington, M. V., Patterson, T. A., Pedersen, M. W., ... Wotherspoon, S. J. (2013). State-space models for bio-loggers: A methodological road map. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 88–89, 34–46. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.07.008>
- Jonsen, Ian D., Flemming, J. M., & Myers, R. A. (2005). Robust state-space modeling of animal movement data. *Ecology*, 86(11), 2874–2880. <https://doi.org/10.1890/04-1852>
- Jonsen, Ian D., Myers, R. A., & James, M. C. (2006). Robust hierarchical state-space models reveal diel variation in travel rates of migrating leatherback turtles. *Journal of Animal Ecology*, 75(5), 1046–1057. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01129.x>
- Kawamura, A. (1994). A review of baleen whales feeding in the Southern Ocean. *Forty-fourth report of the International Whaling Commission*.
- Kirchner, T., Wiley, D. N., Hazen, E. L., Parks, S. E., Torres, L. G., & Friedlaender, A. S. (2018). *Hierarchical foraging movement of humpback whales relative to the structure of their prey*. (December). <https://doi.org/10.3354/meps12789>
- Knip, D. M., Heupel, M. R., & Simpfendorfer, C. A. (2012). To roam or to home: Site fidelity in a tropical coastal shark. *Marine Biology*. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-1950-5>
- Lesage, V., Gavrilchuk, K., Andrews, R. D., & Sears, R. (2017). Foraging areas, migratory movements and winter destinations of blue whales from the western North Atlantic. *Endangered Species Research*, 34, 27–43. <https://doi.org/10.3354/esr00838>
- Levin, E., Roll, U., Dolev, A., Yom-Tov, Y., & Kronfeld-Shcor, N. (2013). Bats of a Gender Flock Together: Sexual Segregation in a Subtropical Bat. *PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054987>
- Lewis, S., Benvenuti, S., Dall'Antonia, L., Griffiths, R., Money, L., Sherratt, T. N., ... Hamer, K. C. (2002). Sex-specific foraging behaviour in a monomorphic seabird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1501), 1687–1693. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2083>



- Lockyer, C. (1981). Growth and energy budgets of large baleen whales from the Southern Hemisphere. *Mammals in the seas, vol. 3, (FAO Fisheries Series no. 5)*, (October), 379–487.
- Louis, M., Skovrind, M., Garde, E., Heide-Jørgensen, M. P., Szpak, P., & Lorenzen, E. D. (2021). Population-specific sex and size variation in long-term foraging ecology of belugas and narwhals. *Royal Society Open Science*, 8(2). <https://doi.org/10.1098/rsos.202226>
- Lunn, D. J., Thomas, A., Best, N., & Spiegelhalter, D. (2000). WinBUGS – A Bayesian modelling framework: Concepts, structure, and extensibility. *Statistics and Computing*, 10, 325–337. <https://doi.org/10.1093/ohr/oht039>
- Lydersen, C., Vacquié-Garcia, J., Heide-Jørgensen, M. P., Øien, N., Guinet, C., & Kovacs, K. M. (2020). Autumn movements of fin whales (*Balaenoptera physalus*) from Svalbard, Norway, revealed by satellite tracking. *Scientific Reports*, 10(1), 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-73996-z>
- MacArthur, R. H., & Pianka, E. R. (1966). On Optimal Use of a Patchy Environment. *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/282454>
- Marcondes, M. C. C., Cheeseman, T., Jackson, J. A., Friedlaender, A. S., Pallin, L., Olio, M., ... Sousa-Lima, R. S. (2021). The Southern Ocean Exchange: porous boundaries between humpback whale breeding populations in southern polar waters. *Scientific Reports*, 11(1), 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-02612-5>
- Martins, C. C. A., Morete, M. E., Engel, M. H., Freitas, A. C., Secchi, E. R., & Kinas, P. G. (2001). Aspects of habitat use patterns of humpback whales in the Abrolhos Bank, Brazil, breeding ground. *Memoirs of the Queensland Museum*, 47(2), 563–570.
- McFarland, D. J. (1977). Decision making in animals. *Nature*. <https://doi.org/10.1038/269015a0>
- McInnes, L., & Healy, J. (2017). Accelerated Hierarchical Density Based Clustering. *IEEE International Conference on Data Mining Workshops, ICDMW, 2017-Novem*, 33–42. <https://doi.org/10.1109/ICDMW.2017.12>
- McNamara, J. M., & Houston, A. I. (1987). Starvation and predation as factors limiting population size. *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1939235>
- Miller, C. A., Reeb, D., Best, P. B., Knowlton, A. R., Brown, M. W., & Moore, M. J. (2011). Blubber thickness in right whales *Eubalaena glacialis* and *Eubalaena australis* related with reproduction, life history status and prey abundance. *Marine Ecology Progress Series*, 438, 267–283. <https://doi.org/10.3354/meps09174>
- Morales, J. M., Moorcroft, P. R., Matthiopoulos, J., Frair, J. L., Kie, J. G., Powell, R. A., ... Haydon, D. T. (2010). Building the bridge between animal movement and population dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1550), 2289–2301. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0082>

- Murase, H., Matsuoka, K., Ichii, T., & Nishiwaki, S. (2002). Relationship between the distribution of euphausiids and baleen whales in the Antarctic (35°E - 145°W). *Polar Biology*. <https://doi.org/10.1007/s003000100321>
- Nathan, R., Getz, W. M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D., & Smouse, P. E. (2008). A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(49), 19052–19059. <https://doi.org/10.1073/pnas.0800375105>
- Nicol, S. (2006). Krill, currents, and sea ice: *Euphausia superba* and its changing environment. *BioScience*. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)056\[0111:KCASIE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)056[0111:KCASIE]2.0.CO;2)
- Palsbøll, P. J., Allen, J., Bérubé, M., Clapham, P. J., Feddersen, T. P., Hammond, P. S., ... Øien, N. (1997). Genetic tagging of humpback whales. *Nature*, 388, 767–769. <https://doi.org/10.1038/42005>
- Passadore, C., Möller, L., Diaz-Aguirre, F., & Parra, G. J. (2018). High site fidelity and restricted ranging patterns in southern Australian bottlenose dolphins. *Ecology and Evolution*, 8(1), 242–256. <https://doi.org/10.1002/ece3.3674>
- Perry, G., & Pianka, E. R. (1997). Animal foraging: Past, present and future. *Trends in Ecology and Evolution*. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01097-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01097-5)
- Pitman, E. J. G. (1937). Significance tests which may be applied to samples from any populations. Supplement to the *Journal of the Royal Statistical Society*, 4, 119–130.
- R Development Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <http://www.r-project.org/>
- Ramírez, I., Paiva, V. H., Fagundes, I., Menezes, D., Silva, I., Ceia, F. R., ... Garthe, S. (2016). Conservation implications of consistent foraging and trophic ecology in a rare petrel species. *Animal Conservation*. <https://doi.org/10.1111/acv.12227>
- Riekkola, L., Andrews-Goff, V., Friedlaender, A., Constantine, R., & Zerbini, A. N. (2019). Environmental drivers of humpback whale foraging behavior in the remote Southern Ocean. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 517(May), 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2019.05.008>
- Robbins, J., Rosa, L. D., Allen, J. M., Mattila, D. K., Secchi, E. R., Friedlaender, A. S., ... Steel, D. (2011). Return movement of a humpback whale between the Antarctic Peninsula and American Samoa: A seasonal migration record. *Endangered Species Research*, 13(2), 117–121. <https://doi.org/10.3354/esr00328>
- Rosenbaum, H. C., Maxwell, S. M., Kershaw, F., & Mate, B. (2014). Long-range movement of humpback whales and their overlap with anthropogenic activity in the South Atlantic Ocean. *Conservation Biology*, 28(2), 604–615. <https://doi.org/10.1111/cobi.12225>
- Ruckstuhl, K. E. (2007). Sexual segregation in vertebrates: Proximate and ultimate causes. *Integrative and Comparative Biology*. <https://doi.org/10.1093/icb/icm030>

- Ruckstuhl, Kathreen E., & Neuhaus, P. (2006). Sexual segregation in vertebrates: Ecology of the two sexes. In *Sexual Segregation in Vertebrates: Ecology of the Two Sexes*. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511525629>
- Salton, M., Kirkwood, R., Slip, D., & Harcourt, R. (2019). Mechanisms for sex-based segregation in foraging behaviour by a polygynous marine carnivore. *Marine Ecology Progress Series*. <https://doi.org/10.3354/meps13036>
- Salvidio, S., Antonio, R., Fabrizio, O., Dario, O., & Roberta, M. (2012). Different season, different strategies: Feeding ecology of two syntopic forest-dwelling salamanders. *Acta Oecologica*. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2012.05.001>
- Schall, E., Thomisch, K., Boebel, O., Gerlach, G., Mangia Woods, S., T. Roca, I., & Van Opzeeland, I. (2021). Humpback whale song recordings suggest common feeding ground occupation by multiple populations. *Scientific Reports*, 11(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-021-98295-z>
- Sinclair, A. R., & Arcese, P. (1995). Population consequences of predation-sensitive foraging: The Serengeti wildebeest. *Ecology*. <https://doi.org/10.2307/1939353>
- Stephens D. W. & Krebs J. R. (1986) Foraging theory. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Stevick, P. T., Allen, J., Clapham, P. J., Katona, S. K., Larsen, F., Lien, J., ... Hammond, P. S. (2006). Population spatial structuring on the feeding grounds in North Atlantic humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). *Journal of Zoology*. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00128.x>
- Sturtz, S., Ligges, U., & Gelman, A. (2005). R2WinBUGS: A Package for Running WinBUGS from R. *Journal of Statistical Software*, 12(3), 1-16.
- Wakefield, E. D., Cleasby, I. R., Bearhop, S., Bodey, T. W., Davies, R. D., Miller, P. I., ... Hamer, K. C. (2015). Long-term individual foraging site fidelity-why some gannets don't change their spots. *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/14-1300.1>
- Wearmouth, V. J., & Sims, D. W. (2008). Chapter 2 Sexual Segregation in Marine Fish, Reptiles, Birds and Mammals. Behaviour Patterns, Mechanisms and Conservation Implications. *Advances in Marine Biology*, 54(08), 107–170. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)00002-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)00002-3)
- Weimerskirch, H. (2007). Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.11.013>
- Weinstein, B. G., Double, M., Gales, N., Johnston, D. W., & Friedlaender, A. S. (2017). Identifying overlap between humpback whale foraging grounds and the Antarctic krill fishery. *Biological Conservation*, 210(March), 184–191. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.04.014>
- Zerbini, A N, Andriolo, A., Heide-Jørgensen, M. P., Moreira, S., Pizzorno, J. L., Maia, Y. G., ... DeMaster, D. P. (2011). Migration and summer destinations of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the western South Atlantic Ocean Migration and summer destinations of humpback whales ( *Megaptera*

- novaeangliae ) in the western South Atlantic Ocean. *Journal of Cetacean Research and Management*, 3(Special issue), 113–118.
- Zerbini, A., Andriolo, A., da Mata, J., Simões, P., Siciliano, S., Pizzorno, J., ... VanBlaricom, G. (2004). Winter distribution and abundance of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) off northeastern Brazil. *Journal of Cetacean Research and Management*, 6(1), 101–107.
- Zerbini, Alexandre N, Clapham, P. J., Marine, N., & Fisheries, A. (2010). Migration , wintering destinations and habitat use of North Pacific right whales ( *Eubalaena japonica* ). *North*, 4511(July), 1–23.
- Zerbini, Alexandre N., Adams, G., Best, J., Clapham, P. J., Jackson, J. A., & Punt, A. E. (2019). Assessing the recovery of an Antarctic predator from historical exploitation. *Royal Society Open Science*, 6(10).  
<https://doi.org/10.1098/rsos.190368>
- Zerbini, Alexandre N., Andriolo, A., Heide-Jørgensen, M. P., Pizzorno, J. L., Maia, Y. G., VanBlaricom, G. R., ... Bethlem, C. (2006). Satellite-monitored movements of humpback whales *Megaptera novaeangliae* in the Southwest Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 313(June), 295–304.  
<https://doi.org/10.3354/meps313295>
- Zerbini, Alexandre N., Baumgartner, M. F., Kennedy, A. S., Rone, B. K., Wade, P. R., & Clapham, P. J. (2015). Space use patterns of the endangered North Pacific right whale *Eubalaena japonica* in the Bering Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 532(July), 269–281. <https://doi.org/10.3354/meps11366>