



00343
7

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS

CONTENIDO CALORICO Y COMPOSICION DE ACIDOS
GRASOS EN LA DERMIS DE LA BALLENA JOROBADA,
MEGAPTERA NOVAEANGLIAE, EN LA ISLA
SOCORRO, REVILLAGIGEDO, MEXICO

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS
(BIOLOGIA ANIMAL)
P R E S E N T A
JANET NOLASCO SOTO

DIRECTOR DE TESIS: DR. LUIS MEDRANO GONZALEZ

MEXICO, D. F., OCTUBRE 2003

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

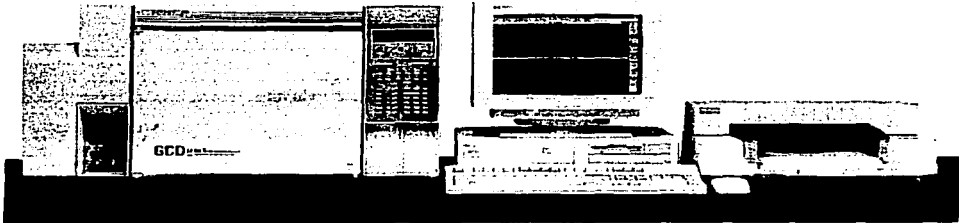
**TESIS
CON
FALLA DE
ORIGEN**

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico el contenido de este trabajo académico

NOMBRE: JANET Nolasco Soto

FECHA: 8-Diciembre-2003

FIRMA: JF



El presente trabajo se realizó con el soporte técnico de la Unidad de Servicios de Apoyo en Resolución Analítica (SARA) de la Universidad Veracruzana, Xalapa.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

CONTENIDO

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
ANTECEDENTES	5
ENERGÉTICA Y CICLOS DE VIDA EN LOS MAMÍFEROS	5
TASA METABÓLICA EN LOS CETÁCEOS	7
QUÍMICA DE LA GRASA DE LOS MISTICETOS	9
ENERGÉTICA DE LA REPRODUCCIÓN EN LOS MISTICETOS	11
LA BALLENA JOROBADA	14
REPRODUCCIÓN DE LA BALLENA JOROBADA EN MÉXICO	21
PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN	25
OBJETIVOS	27
ÁREA DE ESTUDIO	28
MÉTODOS	31
RECOLECTA DE TEJIDOS Y DATOS DE CAMPO	31
CALORIMETRÍA DE LA DERMIS	33
DETERMINACIÓN DE ÁCIDOS GRASOS	34
ANÁLISIS DE DATOS	44
RESULTADOS	47
CONTENIDO CALÓRICO Y COMPOSICIÓN DE ÁCIDOS GRASOS GLOBALES DE LA DERMIS	47
CONTENIDO CALÓRICO EN DERMIS DE HEMBRAS LACTANTES Y SUS CRÍAS	62
PERFILES TEMPORALES DE CONTENIDO CALÓRICO Y DE ÁCIDOS GRASOS EN LA DERMIS	63
PATRONES DE COMPOSICIÓN DE ÁCIDOS GRASOS DE LA DERMIS	71
DISCUSIÓN	77
CONCLUSIONES	84
AGRADECIMIENTOS	86
REFERENCIAS	88
APÉNDICES	96
1. ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS	96
2. PRINCIPIOS DE CALORIMETRÍA	100
3. PRINCIPIOS DE CROMATOGRAFÍA	102

RESUMEN

Cada invierno, el rorcual jorobado, *Megaptera novaeangliae*, realiza una de las migraciones más largas entre los misticetos hacia aguas templadas para aparearse y parir a sus crías. El Pacífico Mexicano se considera una de las zonas reproductivas más importantes para esta especie pues a él arriban poco más de 2000 animales cada invierno. Actualmente, se plantea la necesidad de una mejor caracterización de la conducta y hábitos para entender la estructura e historia poblacional reciente de esta especie y este conocimiento debe permitir el desarrollo de planes adecuados para su conservación. El presente estudio se realizó con el objetivo de inferir el modo en que los rorcuales jorobados, de distinto sexo y estado reproductivo, gastan sus reservas de energía durante su estancia invernal en la Isla Socorro, México.

Se analizó el contenido calórico de la dermis superficial de 39 muestras recolectadas en el invierno de 1998 y de 29 en 1999. De éstas, en 51 se analizó la composición de ácidos grasos por cromatografía de gases-espectrometría de masas (GC/MS) y se calculó el contenido calórico de ácidos grasos por peso de tejido. Se describen las variaciones en el tiempo de algunas variables de la composición y contenido calórico de ácidos grasos como son: el porcentaje de insaturación, el peso molecular promedio y la diversidad de ácidos grasos medida por el índice de Shannon. Los valores de cada variable se compararon mediante la prueba *t* de Student. La composición de ácidos grasos de los distintos individuos se comparó mediante análisis de máxima parsimonia y de diferenciación en la diversidad.

Los resultados se compararon con datos de ballenas jorobadas del Atlántico Norte analizados por Borobia *et al.* (1995) los cuales indican que la composición y el contenido calórico de ácidos grasos de la dermis más externa difieren entre inviernos y cuencas oceánicas. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas del peso molecular entre inviernos pero estas diferencias si existen para el contenido calórico total, el contenido y diversidad de ácidos grasos así como en el grado de insaturación. Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre inviernos en el contenido calórico total y el contenido de ácidos grasos en las hembras con crías (Hc), las crías (Cr) y los machos (Ma) así como también en el grado de insaturación en Ma y Hc. Se encontró una correlación negativa entre el contenido calórico total de hembras parturientas y sus crías en 1998. En las Hc de 1999 no se encontró esta correlación de decremento del contenido calórico de la madre y el incremento de este en su cría. Las diferencias entre inviernos entre clases de sexo y estado reproductivo indican que las hembras no parturientas son las más afectadas por eventos como El Niño de 1998. En los Ma no se observan cambios sistemáticos en el contenido energético durante el invierno.

Estos resultados sugieren una marcada heterogeneidad en la alimentación de las ballenas jorobadas así como una restricción en la asimilación de reservas de energía durante el verano y tal vez de transferencia de nutrientes a las crías durante la preñez. Los Ma tuvieron una diversidad y contenido de ácidos grasos similar al de Hc y mayor al de otras clases, indicando que pueden tener requerimientos energéticos para la reproducción relativamente menores a los de las hembras y/o que pueden asimilar reservas suficientes por una mayor habilidad para atrapar a sus presas. Los resultados de la investigación sugieren que el análisis fisicoquímico de la dermis superficial de las ballenas jorobadas puede dar información sobre variaciones en su alimentación y estado general de sus reservas de energía.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

ABSTRACT

Humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, travel every winter to temperate waters to mate and give birth to their calves making one of the largest migrations among mysticetes. The Mexican Pacific is quite an important breeding area as it is visited each year by a little more than 2000 animals. It is currently necessary more research on the behaviour and habits of this species in order to understand its population structure and history. This knowledge must allow the development of conservation strategies. This study was carried out in order to understand how humpback whales of different sex and reproductive status use their energy stores during the winter phase of their migratory cycle at Socorro Island, México.

The total caloric contents of the superficial dermis in 39 samples during the 1998 winter and in 29 samples of the 1999 winter was analyzed. In 51 of these samples the composition of fatty acids was analyzed by gas chromatography-mass spectrometry (GC/MS) and the caloric contents of fatty acids was calculated. The temporal variation of some variables related to composition and caloric contents of fatty acids such as insaturation percentage, mean molecular weight and diversity of fatty acids calculated by Shannon's index, were described. The values of each variable were, compared by a Student's *t* test. The fatty acids composition of different individuals was compared by means of maximum parsimony and diversity differentiation analyses.

The results were compared with data from North Atlantic humpback whales analyzed by Borobia *et al.* (1995) finding that the most external layer of dermis has a fatty acids composition and caloric contents with large variations between winters and between ocean basins. Statistically non significant differences were found in the mean molecular weight between winters but significant differences exist for the total caloric contents, fatty acids contents and diversity as well as insaturation percentage between winters. There were significant differences between winters in the total caloric contents and fatty acids contents among cows with calves (Hc), calves (Cr) and males (Ma) as well as in the insaturation percentage among Ma and Hc. A negative correlationship was found for the total caloric contents between cows and their newborns in 1998. Cows and their newborns in 1999 didn't show this kind of correlation. Differences between winters and among sex and reproductive status classes indicate that non-nursing females are the most affected by ENSO (El Niño South Oscillation) events such as that of 1998 summer. In males, no systematic changes of caloric contents are observed along the winter.

These results suggest a marked heterogeneity in feeding among humpback whales, as well as a constraint on the assimilation of energy stores during the summer and possibly on nutrients transference to the newborns during pregnancy. Males had a diversity and fatty acids content similar to Hc and larger than other classes suggesting that males can need relatively less energy than females and/or they can assimilate enough energy for theirs reproduction. The results of this investigation suggest that the physicochemical analysis of the humpback whales superficial dermis can give information of variations in feeding and general status of the energy stores.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

La relación entre el sol y la tierra es uno de los fenómenos astronómicos que más ha llamado la atención del hombre. En primer lugar, el sol se considera una fuente inicial de vida debido a que la energía radiante se aprovecha en primer instancia por los organismos autótrofos, por el proceso de fotosíntesis. Estos sintetizan compuestos de carbono que actúan como depósitos de energía química en los organismos que les permiten realizar todas sus funciones.

La energía proveniente del sol penetra algo más de 150 millones de kilómetros de espacio para llegar a la tierra. Durante su trayectoria una tercera parte se refleja al espacio, otra tercera parte se absorbe por partículas suspendidas en la atmósfera y una tercera parte final se absorbe por el suelo, agua y organismos (Wiegert 1970). Sólo el 1% o menos de este influjo de energía se aprovecha por los ecosistemas y el resto se disipa en forma de calor. La transferencia de energía solar y la eficiencia a la cual se transfiere a los seres vivos se determina por las interacciones entre éstos y factores físicos como el aire, agua y temperatura, entre otros. Estas interacciones permiten el intercambio de energía que involucran redes tróficas. La luz solar se asimila directamente sólo por los autótrofos quienes transforman la energía radiante en energía química que es utilizable para el resto de los organismos. Una parte de esta energía se pierde en la transición entre niveles tróficos disminuyendo su disponibilidad para los niveles superiores. Esto impone una serie de limitaciones a los productores, consumidores, degradadores de nutrientes, etc. que se refleja en un decremento en la abundancia y biomasa de organismos en cada nivel trófico (Phillipson 1966; Kato 1989).

Cerca de la base de la cadena trófica pelágica se encuentran algunos mamíferos marinos como las ballenas jorobadas. Estas aprovechan gran parte de la energía disponible en los primeros niveles tróficos al alimentarse de zooplancton y de peces pequeños. Una cantidad considerable de esta energía se almacena como lípidos en forma de triglicéridos principalmente. La asimilación de alimento ocurre esencialmente en el verano en altas latitudes y al almacenarse como grasas en distintas partes del cuerpo, les permite cubrir las demandas energéticas durante su reproducción en aguas templadas donde la alimentación es ocasional o nula. Una gran parte de las reservas de grasa se acumula en una capa subcutánea de tejido graso cuya composición, grosor y estructura pueden variar entre clases reproductivas e inviernos. La capa de grasa puede llegar a medir entre 14 a 19 cm de espesor en las hembras (Kanwisher y Ridgway 1983). Además de constituir un reservorio energético, la capa de grasa forma una especie de saco de aislamiento

para conservar calor corporal. Este cubre la superficie externa del cuerpo y en las ballenas, representa de un 15 a 43% de su peso total (Aguilar y Borrell 1990).

Las variaciones estacionales en la disponibilidad de alimento, además de la capacidad del animal para almacenar reservas de energía, imponen una serie de limitaciones a la reproducción de varias especies de mamíferos que se relacionan con su condición nutricional. Estas variaciones ejercen presión a la población entera y en particular a las hembras preñadas y lactantes debido a que los costos energéticos de estos animales son elevados. En varias especies de mysticetos migratorios, como los rorcuales jorobados, los requerimientos energéticos de la reproducción son muy variables dependiendo del sexo y edad del animal.

En esta tesis se describen las variaciones en el tiempo de distintas variables del contenido energético y composición de ácidos grasos de la dermis de ballenas jorobadas de distinto sexo y estado reproductivo durante los inviernos de 1998 y 1999 en la Isla Socorro, México. Se hace este análisis con relación al fenómeno de El Niño de 1998. Los resultados se comparan con datos de ballenas jorobadas del Atlántico Norte analizadas por Borobia *et al.* (1995). Se hipotetiza inicialmente que un uso diferencial y decadente de las reservas de energía de su capa de grasa a lo largo de su estancia invernal puede influir en el tiempo de permanencia de las diferentes clases reproductivas en su área de reproducción.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Energética y ciclos de vida en los mamíferos

Los estudios sobre el gasto energético en animales, principalmente en los mamíferos, han sido un elemento importante de la fisiología y ecología contemporáneas. El interés original por el estudio de la energética en los mamíferos pretendía determinar si el metabolismo de los animales era similar a la combustión que ocurre en el mundo físico o si era un proceso único del organismo. Los científicos franceses Antoine-Laurent Lavoisier y Pierre Laplace llevaron al cabo la primera medición de producción de calor de un animal. El primer calorímetro creado por estos científicos operaba bajo el principio de que el calor producido por el animal podía medirse con base en la cantidad de hielo que se fundía. No fue sino hasta mediados del siglo XIX en Alemania cuando se empezaron a construir varios aparatos para medir la producción de calor animal en forma directa o indirecta. En el siglo XIX, el descubrimiento de una correlación entre la tasa de producción de calor y el tamaño corporal fue la observación que más dio auge a los estudios en bioenergética comparada en los mamíferos. En estos estudios se discutió si: 1) La producción de calor es proporcional a la cantidad de oxígeno consumido y 2) La producción de calor iguala la pérdida de calor corporal. De estos puntos, el segundo ha recibido considerable atención por muchos biólogos, entre ellos Max Rubner quien demostró en 1883 la importancia del área de superficie para la producción de calor en los animales endotermos midiendo la producción de bióxido de carbono en perros domésticos.

Todos los animales gastan energía para realizar sus actividades como son el movimiento, la reproducción y el mantenimiento de un estado estable. La tasa de gasto de energía puede limitarse por la tasa de adquisición de la misma y por la capacidad del animal para almacenar reservas de energía. Por lo tanto, los animales deben hacer un uso eficiente de la energía disponible. Algunos de los factores que influyen en la tasa de gasto de energía en los mamíferos son el tamaño corporal, sus hábitos de alimentación, su estado reproductivo, la temperatura ambiente y su conducta (McNab 1980).

El tamaño corporal es uno de los factores más importantes para consideraciones de la historia de vida de un animal. Este factor recibió atención desde 1932 por el fisiólogo Max Kleiber, quien midió las tasas metabólicas para varios animales de diferentes tamaños y pesos. Este autor expresó la tasa metabólica basal como una función del peso corporal en la ecuación alométrica $P_{met} = 73.3 M_b^{0.74}$, donde P_{met} en kcal/día² se define como el calor disipado por unidad

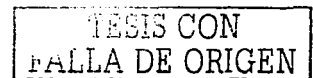
de tiempo y M_b , en kg, como el peso corporal del animal (Schmidt-Nielsen 1984). Western (1979 citado en Schmidt-Nielsen 1984) también analizó los datos de tamaño disponibles para una variedad de taxa y concluyó que la gestación, la tasa de desarrollo, la edad a la cual se alcanza la madurez sexual, la tasa de nacimiento y el grado de inversión parental están todas alométricamente relacionados con el tamaño del animal. Ralls (1976) analizó algunas taxa de mamíferos donde las hembras son más grandes que los machos y exploró algunas de las presiones selectivas que influyen en esta característica las cuales no son mutuamente excluyentes pues una o más de ellas pueden afectar a una sola especie. Una posible explicación del mayor tamaño de las hembras en especies de mamíferos, deriva al parecer de la selección sexual, que actúa más en las hembras que en los machos. Otra posible presión selectiva es que, con su mayor tamaño, las hembras adquieren ventaja sobre los machos reduciendo la competencia intersexual por los recursos disponibles tal como el alimento. Además, un tamaño grande en las hembras les confiere ventaja cuando tienen a sus crías, pues algunas veces son mejores madres. Una madre grande puede tener crías con buenas oportunidades de sobrevivencia y esto se logra canalizando gran parte de la energía en el desarrollo de la cría a través de proporcionar más leche, de mejorar la calidad de la misma y/o de proteger a sus crías contra depredadores. El tamaño de la camada declina paralelo al incremento en el tamaño corporal de la madre y esto parece estar relacionado con la proporción de energía disponible que puede canalizarse para la reproducción ya que ésta decrece con el tamaño del animal. Esto hace que en general, los animales grandes tengan pocas crías a las que dedican mucho cuidado (Fenchel 1974 citado en Clapham 1996).

Los hábitos de alimentación y la disponibilidad de alimento influyen asimismo en la tasa metabólica de los mamíferos. Un ejemplo de este efecto se ha demostrado en los murciélagos insectívoros que tienen una tasa metabólica basal baja que se ha interpretado como una adaptación a la variación estacional en la disponibilidad de insectos en tanto que éstos presentan una variabilidad estacional mucho mayor que frutos y flores y la mayoría de los murciélagos insectívoros no pueden cambiar de dieta durante un período de baja disponibilidad de insectos. El clima también afecta la tasa metabólica basal de los mamíferos. Por ejemplo, algunos mamíferos acuáticos generalmente presentan tasas metabólicas elevadas posiblemente como una forma de compensación ante la pérdida de calor en el agua (Scholander *et al.* 1950 citados en McNab 1980).

La reproducción en los mamíferos requiere de una inversión considerable de energía y en particular para las hembras esta demanda se incrementa durante la preñez y la lactancia de forma que éstas deben maximizar el uso de su energía disponible. Thompson (1992) comparó datos con

respecto al uso de la energía durante la gestación en pequeños mamíferos silvestres, particularmente roedores y sus datos sugieren que la gestación es relativamente económica para la mayoría de las especies estudiadas ya que el requerimiento promedio diario de energía es de un 18% a un 25% de los costos de mantenimiento. Para varias de las especies analizadas, gran parte de los costos de gestación son canalizados al almacenamiento de lípidos para usarlos posteriormente en la lactancia. En la rata de bosque (*Neotoma floridana*) el requerimiento promedio energético diario durante la gestación es 22% de los costos de mantenimiento, aproximadamente el 86% de la energía se almacena en forma de grasa y esto reduce el promedio de energía requerida para la gestación a un 3% de los costos de mantenimiento. La lactancia en los mamíferos pequeños requiere de dos a tres veces los costos energéticos de la gestación. Por ejemplo, en algunos mamíferos de un 65 a 85% de la energía total requerida para la reproducción se emplea en la lactancia (Thompson 1992).

Tasa metabólica en los cetáceos



Un problema que ha complicado el estudio de los requerimientos y gastos energéticos en los mamíferos marinos, es la medición precisa de la tasa metabólica basal. Esto generó que por décadas se aceptara que los requerimientos de energía de los mamíferos marinos eran considerablemente más elevados que los de los mamíferos terrestres de tamaño similar (Hennemann 1983). Las tasas metabólicas elevadas se relacionaron con la necesidad del animal para afrontar el estrés térmico en ambientes acuáticos fríos. El que las tasas metabólicas elevadas requieran de un suplemento elevado de alimento fue razón para considerar que los mamíferos marinos ejercen un fuerte impacto sobre poblaciones de peces comerciales (Lavigne *et al.* 1986; Worthy 1990).

Más recientemente, se ha planteado que los mamíferos marinos pueden tener tasas metabólicas que no difieren marcadamente de aquellas de mamíferos terrestres de peso comparable y cuando son medidas bajo condiciones similares, es decir, en animales maduros dentro de su zona termoneutral (intervalo de temperatura en la cual el metabolismo es más bajo), en ayuno y mientras está en reposo (Lavigne *et al.* 1986). Schmitz y Lavigne (1984) compararon las tasas metabólicas basales de algunos mamíferos terrestres con las tasas metabólicas basales de focas, morsas y ballenas de tamaño similar y observaron que las focas y las ballenas, como los mamíferos terrestres exhiben tasas metabólicas elevadas en relación con la tasa metabólica basal

cuando las determinaciones no satisfacen el criterio de Kleiber. Sin embargo, las determinaciones de las tasas metabólicas de focas y ballenas que cumplieron con el criterio de Kleiber no difirieron marcadamente de las tasas metabólicas basales de mamíferos terrestres de tamaño similar. Esto sugirió a los autores que la canalización de energía para su mantenimiento y reproducción pueden no ser muy diferente de la de mamíferos terrestres.

Los intentos por medir la tasa metabólica en los cetáceos se han hecho con métodos indirectos incluyendo los tamaños proporcionales, el peso de órganos internos, estimando la proporción superficie-volumen y tasas respiratorias (Worthy 1990). Perry (1949) intentó usar datos sobre los cambios estacionales en el grosor de la capa de grasa como un indicador del consumo de energía. Sin embargo, hay algunos inconvenientes con este tipo de análisis porque el contenido de lípidos de la capa de grasa en las ballenas puede variar hasta un 50% de una a otra parte del cuerpo, además de que no es el único sitio de almacenamiento de lípidos (Gaskin 1982). Slijper (1962) sostiene que el contenido de grasa varía entre un 34% y un 85% sobre toda la superficie corporal. El mismo autor, observó una secuencia en la deposición de lípidos en la capa subdérmica, en huesos y vísceras. Brodie (1975) estimó la cantidad de lípidos de los tejidos de las ballenas de aleta, *Balaenoptera physalus*. Utilizando la ganancia neta en forma de aceite durante el periodo de alimentación, Brodie pudo estimar la ración diaria de lípidos, su valor catabólico y una aproximación del metabolismo estándar.

El desarrollo de nuevos métodos y modelos matemáticos ha permitido un avance importante en el conocimiento de la bioenergética de los mamíferos marinos (Sumich 1982; Castellini 1987; Dolphin 1987; Kshatriya y Blake 1988; Øristland y Markussen 1990). La importancia que le han dado varios autores a los estudios en bioenergética radica en que esta información puede usarse en conjunto con datos de estimación de tamaño poblacional, composición de edad, sexo, distribución y estructura social para estimar la contribución de una especie al flujo de energía en el ecosistema. De esta manera, se espera obtener información con respecto a la forma en la cual una población interactúa con otros componentes biológicos del sistema y cómo la canalización de energía para el mantenimiento, crecimiento y reproducción determinan el potencial de incremento en abundancia para una población (Gaskin 1982; Hennemann 1983; Lavigne *et al.* 1986).

En años recientes, varios autores (Brodie 1975, 1977; Schmitz y Lavigne 1984; Lockyer *et al.* 1984, 1985; Lavigne *et al.* 1986; Lockyer 1987; Kshatriya y Blake 1988; Øristland y Markussen 1990; Grahl-Nielsen y Olav Mjaavatten 1995; Vikingsson 1995) se han interesado en estudios de bioenergética que se restringen a unas cuantas especies de mamíferos marinos debido

a que algunos cetáceos por su gran tamaño son difíciles de mantener en cautiverio. Además, algunas de las técnicas empleadas como cámaras de respirometría e inyección con radio-isótopos son de costo elevado. De esta forma, los primeros estudios en bioenergética con ballenas barbadas se restringieron en organismos muertos capturados por la industria ballenera o en organismos varados. Esto ha tenido algunas desventajas porque la edad, el tamaño y composición de sexo de cada captura es muy restringida. En cuanto a organismos varados el inconveniente se presenta cuando los animales no están en salud óptima y por ello los resultados no pueden ser representativos de condiciones normales (Lockyer 1987).

Química de la grasa de los mysticetos

Las ballenas almacenan grandes cantidades de lípidos en una capa subcutánea de grasa en forma de triglicéridos y ácidos grasos libres principalmente y de esteroides y monoacilglicéridos en menor proporción (Lockyer *et al.* 1984). La capa de grasa cubre la superficie externa del animal y representa entre un 15-43% de su peso total (Lockyer 1976 citada en Aguilar y Borrell 1990). Las reservas de grasa acumuladas y el grosor de la capa de grasa varían según el sexo, edad y estado reproductivo. Las hembras maduras y en particular las hembras preñadas, tienen el mayor diámetro y grosor de la capa de grasa seguidas por machos sexualmente maduros, hembras inmaduras y al final los machos inmaduros (Lockyer *et al.* 1985). La variación en el grosor de la capa de grasa se ha relacionado con el estado nutritivo de las ballenas. Los cambios en la condición nutritiva no únicamente afectan el grosor de la capa de grasa sino también su composición, en particular su riqueza lipídica (Aguilar y Borrell 1990).

La capa de grasa se constituye por células grasas y fibras de colágeno. Su estructura histológica, su composición y contenido de yodo no son homogéneos a lo largo del cuerpo del animal. Estas diferencias han permitido dividir la capa de grasa en tres estratos (interno, medio y externo). El contenido de aminoácidos de los tejidos de la grasa tiene más ácidos, pero no triptofano, cistina o cisteína. La tirosina se encuentra en cantidades muy bajas. En algunas especies de ballenas existe una considerable variación en la estructura y contenido de lípidos entre el estrato más interno y el más externo (Ackman *et al.* 1975; Lockyer *et al.* 1984). La cantidad de material fibroso (fibras de colágeno) incrementa desde la superficie más externa a la más interna. Las diferencias estructurales se deben al elevado contenido de proteínas del estrato basal tanto en la parte ventral de los surcos gulares como en la parte dorsal posterior (Lockyer *et*

al. 1984). El contenido de yodo es mayor en la capa más interna, seguida de la capa media y al final la externa. Las diferencias en el contenido de yodo varían según los cambios en la composición de ácidos grasos. Los ácidos grasos saturados de cadena larga ocurren en la capa más interna, aunque el 14:0 parece estar uniformemente distribuido. Los ácidos grasos polinsaturados son considerablemente más abundantes y son estos los que incrementan el contenido de yodo en la capa interna. Los ácidos grasos monoinsaturados de cadena larga tienden a concentrarse en la capa más externa (Ackman *et al.* 1965; Lockyer *et al.* 1984).

El contenido de lípidos de la capa de grasa varía de un estrato a otro dependiendo del estado reproductivo de la ballena. En las hembras sexualmente maduras el contenido de lípidos de la capa interna depende de si son hembras lactantes, preñadas o en anestro. El contenido de lípidos en los machos casi no varía con el estado reproductivo. En las hembras el estado reproductivo tiene gran influencia en el contenido de lípidos y en el patrón de estratificación de cada estrato en la capa de grasa. La relación entre estratos y su grosor en animales inmaduros es muy similar que la de machos maduros. Esto ha sugerido que las diferencias entre animales maduros de ambos sexos no están relacionadas propiamente al sexo, sino más bien a los cambios fisiológicos del estado reproductivo; lo cual produce una mayor variación en el almacenamiento de lípidos en las hembras que en los machos. El contenido de lípidos en machos, hembras maduras, lactantes y en anestro incrementa desde el estrato más interno al más externo. En cambio en las hembras preñadas de la ballena de aleta, *Balaenoptera physalus*, el contenido de lípidos tiende a decrecer desde la capa más interna a la más externa (Aguilar y Borrell 1990). Esto puede indicar que, a pesar de que la capa más externa tiene un contenido importante de lípidos puede tener un papel relativamente menor en el almacenamiento de reservas de energía en esta especie mientras que en el estrato más interno ocurre la deposición y movilización de lípidos.

El contenido de lípidos en la capa de grasa, músculo, hígado y víceras fue analizado por Lockyer (1986) en la ballena de aleta. Los resultados indican que el contenido de lípidos de la capa de grasa no parece variar significativamente entre clases reproductivas dentro de una misma estación, pero sí entre estaciones. El contenido de lípidos del músculo es más variable entre clases y entre estaciones. Las hembras preñadas y en anestro tienen el mayor contenido de lípidos. Los machos juveniles tienen menos lípidos seguidos por las hembras inmaduras. Las hembras lactantes tienen el menor contenido de lípidos en su capa de grasa en cada estación. El contenido de lípidos del hígado y vísceras no parece diferir entre clases. El contenido calórico por peso húmedo de tejido (cal/g) del estrato más externo de la capa de grasa de la región posterior tiene el mayor contenido calórico, seguido del estrato medio y al final el estrato más interno. La

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

grasa de la parte media del cuerpo tiene el mayor contenido calórico en la zona más externa y el menor en la zona interna. En la parte anterior del cuerpo también el estrato más externo de la capa de grasa tiene el mayor contenido calórico y el menor en el estrato interno.

Se ha sugerido que la composición de ácidos grasos de la dermis de las ballenas refleja su dieta, debido a que se han encontrado correlaciones entre algunos ácidos grasos de estas con los de sus presas (Ackman y Eaton 1966; Lockyer *et al.* 1984; Borobia *et al.* 1995). La composición de la grasa se modifica dependiendo de sus requerimientos metabólicos ya sea a través del catabolismo y resíntesis de ácidos grasos, o por una deposición selectiva local (Ackman *et al.* 1971). Borobia *et al.* (1995) sugieren que las diferencias en la composición de ácidos grasos, de la parte más externa de la capa de grasa de las ballenas jorobadas (*Megaptera novaeangliae*) y las de aleta (*Balaenoptera physalus*) son influidas por las variaciones en la dieta más que por diferencias metabólicas.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Energética de la reproducción en los misticetos

Los estudios energéticos en los misticetos se han enfocado en particular a organismos localizados en las zonas de alimentación durante el verano (Gaskin 1982; Lockyer *et al.* 1984, 1985; Lockyer 1987; Aguilar y Borrell 1990; Víkinsson 1995). En éste periodo, que dura de cuatro a seis meses y medio (Lockyer y Brown 1981), las ballenas deben acumular suficientes reservas de energía en forma de grasa para cubrir con las demandas energéticas para su reproducción en el invierno debido a que fuera de esta zona la alimentación de las ballenas es nula o apenas ocasional (Gendron y Urbán 1993).

Una de las reservas de energía más importantes en los misticetos es la capa subcutánea de grasa, la cual cambia considerablemente en grosor a lo largo del cuerpo de la ballena (Lockyer *et al.* 1985) y puede representar entre un 15% a un 45% de su peso total (Lockyer 1976 citada en Aguilar y Borrell 1990). Esta capa además varía en su contenido de lípidos, yodo y distribución de ácidos grasos (Ackman *et al.* 1965; Ackman *et al.* 1975; Lockyer *et al.* 1984; Lockyer *et al.* 1985). Algunos de estos estudios han sugerido que la composición de ácidos grasos de la capa de grasa puede reflejar los hábitos de alimentación debido a que la composición de algunos ácidos grasos de la capa de grasa es similar con la composición de ácidos grasos de sus presas.

En las ballenas jorobadas, la deposición de grasa y su composición de ácidos grasos ha sido previamente reportado por Ackman *et al.* (1975) y Borobia *et al.* (1995). Lockyer *et al.*

(1984, 1985) analizaron el grosor, la composición bioquímica y el contenido energético de la capa de grasa de la ballena Sei (*Balaenoptera borealis*) y de la ballena de aleta (*Balaenoptera physalus*) indicando que la parte posterior dorsal de la capa de grasa, músculo, huesos y cavidades viscerales representan un importante depósito de almacenamiento de energía. Las reservas de energía en huesos, músculo y cavidades viscerales se emplean por las hembras lactantes cuando lo requieren. El contenido de lípidos de los tejidos de todas las clases reproductivas es similar dentro de la misma especie pero el grosor de la capa de grasa varía entre especies, entre individuos e inclusive entre estaciones. Las hembras preñadas y en anestro tienen los valores más elevados en contenido de lípidos y grosor de la capa de grasa seguidas por machos maduros y hembras y machos inmaduros.

Aunque poco se sabe acerca del patrón detallado de crecimiento en los mysticetos, hay evidencia indirecta de que la disponibilidad de alimento afecta la tasa de crecimiento. El crecimiento de las crías recién nacidas depende en primera instancia de la leche que les proporciona la madre durante los primeros meses de vida. Cuando las crías son destetadas, normalmente en las zonas de alimentación, el crecimiento de las crías se refuerza por la alta disponibilidad de alimento en este periodo. Los costos de energía de la reproducción son relativamente elevados, entre un 25% a un 35% más que los requerimientos de mantenimiento y crecimiento normal (Lockyer 1978 citada en Lockyer y Brown 1981). Los requerimientos de energía son más elevados en individuos jóvenes y en crecimiento que en los adultos. La energía consumida por las hembras durante su ciclo reproductivo es muy elevada durante la lactancia y la preñez. Los costos de energía en la preñez son bajos durante los primeros cinco meses pero los costos incrementan después del quinto mes de concepción (Laws 1959 citado en Lockyer y Brown 1981) coincidiendo con la migración hacia las zonas de alimentación.

Las ballenas jorobadas tienen una secuencia migratoria que difiere según su edad y estado reproductivo. La secuencia más común, descrita por Dawbin (1966) y Lockyer y Brown (1981), consiste en que las hembras preñadas son las primeras en llegar a las zonas de alimentación, seguidas por hembras y machos inmaduros, animales maduros de ambos sexos y al final las hembras lactantes con sus crías. Estas últimas son las que en el siguiente año, migran primero a las zonas de reproducción seguidas por machos y hembras inmaduros, machos maduros, hembras en anestro y al final las hembras preñadas. Esta secuencia distintiva parece relacionarse con su capacidad para almacenar energía ya que se ha observado que las reservas de grasa acumuladas y el grosor de la capa de grasa varían para las diferentes clases de sexo, edad y estado reproductivo. Esto parece estar en relación con los tiempos de permanencia de distintas agrupaciones sociales

en la zona de alimentación, así como por la abundancia, calidad del alimento y la asimilación diferencial de nutrientes que se regula hormonalmente y por tanto, se asocia al estado reproductivo de los animales (Lockyer *et al.* 1984, 1985; Vikingsson 1995). Las hembras preñadas son notablemente más gordas y el grosor de su capa de grasa es siempre mayor que el de otras ballenas ya que estas hembras pasan un periodo más prolongado alimentándose para acumular reservas de energía para la lactancia (Lockyer y Brown 1981). El nacimiento de una cría viable depende de la alimentación de la madre y esto parece lograrse llegando antes que todas las demás clases de sexo y edad a las zonas de alimentación y dejándolas al final (Lockyer 1975 citada en Lockyer y Brown 1981).

Clapham y Mayo (1987) sugieren que la sobrevivencia de crías de las ballenas jorobadas nacidas en años sucesivos puede ser más baja que aquellas crías nacidas en intervalos de dos o más años debido a las elevadas demandas energéticas durante la preñez y lactancia. Sin embargo, Straley (1994) observó que cinco hembras de ballenas jorobadas, identificadas en Alaska, tuvieron un ciclo reproductivo de un año y que las tasas de sobrevivencia en este intervalo fueron exitosas. Esta autora sugiere que las diferencias observadas en los intervalos reproductivos y en las tasas de sobrevivencia pueden estar parcialmente relacionadas con el tamaño de las hembras. Un tamaño grande puede implicar una mayor habilidad en la captura de presas y una mayor capacidad para almacenar reservas de grasa que se transfieren al feto.

La migración de las ballenas hacia las zonas de reproducción implica el uso de una fracción de sus reservas de energía acumuladas durante su periodo de alimentación en verano. Sumich (1982) considera que antes de evaluar cualquier suposición concerniente a la utilización de lípidos durante la migración es necesario determinar el costo energético del transporte que implica ésta. Este mismo autor estimó los costos energéticos de la migración en la ballena gris, *Eschrichtius robustus*, suponiendo que las ballenas grises siguen el patrón de otros vertebrados nadadores. Si esto ocurre así, el uso eficiente de los lípidos almacenados requerirá de una velocidad de migración promedio similar a la velocidad de nado a su costo energético de transporte mínimo. El costo energético del transporte es definido como la energía requerida para mover un peso dado a una determinada velocidad. Sus resultados indicaron que el promedio de las velocidades de nado observadas en las ballenas grises es de 2 m s^{-1} . Existe un fuerte incentivo energético en la migración de las ballenas grises para nadar a profundidades de 6 m por varios minutos, saliendo a respirar únicamente conforme a las demandas de oxígeno. Los buceos prolongados parecen ser una estrategia adaptativa que permite un nado extenso a profundidades en donde no se presenta la mayor resistencia del agua superficial. Por otro lado, los buceos cortos

no permiten nadar distancias grandes y mantenerse a profundidades por debajo de los 6 m. Al parecer, estas respiraciones sólo optimizan la utilización del aire inhalado.

La energía requerida durante la migración proviene de la oxidación de los lípidos almacenados. En las ballenas que no se alimentan durante su estancia en las áreas de reproducción, los lípidos son la principal fuente de energía, no únicamente porque contienen más energía por gramo que las proteínas y los carbohidratos sino también porque producen más agua cuando se oxidan. La oxidación de cada gramo de lípidos requiere de 2 L de oxígeno, lo cual produce aproximadamente 9.5 kcal/g. De esta forma la utilización de 60×10^3 L de oxígeno por día de migración, en ayuno y en una ballena gris de 15 toneladas, equivaldría a oxidar 30 kg de lípidos diarios, liberándose 285×10^3 kcal de energía. Esta ración de energía es equivalente a 6.5×10^3 kcal \times m⁻² (Sumich 1982).

Los modelos energéticos de Kshatriya y Blake (1988) construidos para la ballena azul (*Balaenoptera musculus*) sugieren que la migración es energéticamente ventajosa cuando las temperaturas de las aguas del Antártico están por debajo del límite termoneutral de esta especie. Lockyer (1981 citada en Brown *et al.* 1995) calculó que aproximadamente un cuarto de la energía almacenada anualmente por una hembra de ballena azul y de aleta se utiliza durante la migración, asumiendo 15 días de nado continuo. Se cree que la migración de la ballena jorobada es considerablemente más larga que la de otras ballenas barbadas del Hemisferio Sur (Stone *et al.* 1990) por lo que es probable que la energía consumida durante su migración sea mayor que la calculada para las ballenas azules y de aleta.

La ballena jorobada

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

La ballena jorobada o rorcual jorobado, *Megaptera novaeangliae* (Borowski 1781), a diferencia de las demás especies de ballenas de su misma familia (Balaenopteridae), se caracteriza por presentar aletas pectorales de gran longitud, 5 m o 1/3 de su longitud total, su cuerpo es más robusto, presenta de 14–35 surcos gulares que se extienden desde el mentón hasta el ombligo. Su aleta dorsal está situada sobre una joroba o giba de la que deriva el nombre común de estos animales y la cual es muy variable en aspecto (Leatherwood *et al.* 1988; NMFS 1991; Figura 1). Sus barbas miden entre 65 y 70 cm de longitud y a cada lado de la mandíbula hay aproximadamente de 270 a 440. En general, el tamaño promedio que alcanza una ballena jorobada adulta es de aproximadamente 15.6 m pesando alrededor de 34 toneladas (Johnson y

Wolman 1984). Los machos alcanzan la madurez sexual a los 11-12 m de longitud. Los testículos se localizan en la parte posterior dorsal de la cavidad abdominal y el pene, que mide de 1.0 a 1.5 m en adultos, se localiza en la hendidura genital en la parte posterior del vientre, detrás del ombligo y adelante del ano (Chittleborough 1954; Tomilin 1967). Chittleborough (1954) describió un ciclo estacional en el peso de los testículos, diámetro de los tubos seminíferos y en la densidad de esperma dentro de estos. Las hembras alcanzan la madurez sexual a los 11.6-12.5 m (Chittleborough 1958; Clapham 1992). A diferencia de los machos, las hembras tienen la abertura genital a un tercio de la distancia entre el ano y el ombligo. El útero es bicorne y la placentación es epiteliocorial y difusa. Presentan dos ovarios de forma oval. El ciclo usual de ovulación es de una por año aunque se han registrado hasta cinco ovulaciones en un invierno. El periodo de gestación es de 11 a 11.5 meses. Las crías nacen en invierno en aguas cálidas midiendo de 4 m a 4.5 m y pesando de 1300 kg a 1400 kilogramos. La leche contiene grasas (41%), proteínas (13%), lactosa (1.7%) y agua (40-65%). La lactancia dura de seis a 11 meses y la cría se desteta en la zona de alimentación o al año en la zona de reproducción (Chittleborough 1958).

Su coloración es gris y generalmente más oscuro en el dorso, sus aletas pectorales, la parte ventral y lateral de su cuerpo y su caudal pueden presentar áreas con una pigmentación parcial o completamente blanca con algunas cicatrices blancas o negras (NMFS 1991). Aunque estas ballenas son por lo general reconocidas por su soplo que es en forma de pera y mide casi 2 m de altura, específicamente se identifica por sus acrobacias; que pueden ser saltos completos o parciales y golpes en el agua con su aleta caudal o pectorales. Las ballenas jorobadas tienen una gran variedad de vocalizaciones que son emitidas por los machos durante la reproducción. Estas varían ligeramente de un año a otro y de una región geográfica a otra (Johnson y Wolman 1984).

La ballena jorobada tiene una distribución mundial en todos los océanos y se reconoce la existencia de tres poblaciones correspondientes al Pacífico Norte, el Atlántico Norte y el Océano Austral. La población de ballenas jorobadas del Pacífico Norte se distribuye en tres subpoblaciones denominadas Asiática, Central o Hawaiana y Americana. Las ballenas jorobadas del grupo asiático se alimentan durante el verano en el Mar de Okhotsk y alrededor de la Península de Kamchatka. Durante el invierno estos animales se reproducen en el Pacífico Occidental alrededor de las Islas Marianas, Corea del sur, las Islas Ryukyu, Taiwan y las Islas Bonin. Las ballenas jorobadas del grupo central se alimentan frente a las costas de Alaska y se reproducen alrededor de Hawaii. Las ballenas jorobadas de la subpoblación americana se distribuyen durante el verano en las costas de California, algunas llegan frente a la Columbia

Británica y se reproducen en la costa mexicana del Pacífico desde Baja California Sur hasta Costa Rica (Urbán y Aguayo 1987; Steiger y Calambokidis 1991).

En el Atlántico Nororiental las ballenas jorobadas se distribuyen en verano desde Islandia, Escocia y Noruega hasta el Mar de Barents. En invierno se distribuyen hacia el sur de las Islas de Cabo Verde y hacia el oeste de África (Johnson y Wolman 1984). Estos stocks pasan el verano desde el norte de Nueva Inglaterra hasta el sureste de La Isla Baffin, a lo largo de la costa oeste de Groenlandia, norte de la Bahía Disko y alrededor de Islandia y desde Noruega hacia el norte (Leatherwood y Reeves 1983) en el Golfo de San Lorenzo y Golfo de Maine/Nueva Escocia (Johnson y Wolman 1984). Durante el invierno, habitan aguas relativamente bajas localizadas a lo largo de las Antillas.

Las ballenas jorobadas del Hemisferio Sur se concentran en invierno en seis áreas de reproducción distintas. Esta migración anual en invierno es hacia aguas de: 1) Brasil, 2) África Occidental, 3) Madagascar y África Oriental, 4) Australia Occidental, 5) Australia Oriental junto con el Mar de Coral y la Polinesia y 6) las costas de Ecuador, Colombia, Panamá e incluso Costa Rica (Leatherwood y Reeves 1983). Las concentraciones de verano se localizan alrededor de la Antártica (Dawbin 1966; Johnson y Wolman 1984).



Figura 1. La ballena jorobada o rorcual jorobado, *Megaptera novaeangliae*. La palabra *Megaptera* se forma por las raíces griegas *me-gas*, que significa grande y *pteron* que significa ala o aleta. El término, *novaeangliae*, deriva de la raíz latina *novus* que significa nuevo (a) y de la latinización *angliae* que se refiere a Inglaterra (Leatherwood y Reeves 1983). Dibujo de Jorge Blanco Fernández.

Al igual que otras especies de mysticetos, las ballenas jorobadas fueron diezgadas por la explotación comercial hasta casi provocar su extinción (Rice 1978). Las poblaciones del Atlántico Norte se protegieron en 1955 y en 1965 se extendió la protección a las poblaciones del Pacífico Norte y el Hemisferio Sur. La captura comercial de los rorcuales jorobados se detuvo completamente en 1966 por la Comisión Ballenera Internacional. Actualmente se le considera como una especie en recuperación. La caza comercial de las ballenas jorobadas redujo la población en el Atlántico Norte a unos 700 animales en 1932. Actualmente, se estima que en el Pacífico Norte de una población original de 15,000-25,000 individuos previo a su explotación (Rice 1974) existen aproximadamente 5000 animales de los cuales más de 1000 se localizan alrededor de Japón (Darling y Jurasz 1983) y 2000 - 4000 en Hawai (Darling y Morowitz 1987, Calambokidis *et al.* 2001, Cerchio 1998). La abundancia estimada en México es de aproximadamente 2700 animales (Rice 1978; Urbán y Aguayo 1987; Álvarez *et al.* 1990; Ladrón de Guevara Porras 1995; Urbán *et al.* 2000a).

Aunque la caza de ballenas fue uno de los principales factores que causaron una disminución en las poblaciones de ballenas jorobadas hasta antes de su protección en 1966, también han sido afectadas por las actividades humanas debido a que sus hábitos son costeros y adyacentes a zonas urbanizadas. Tanto su hábitat como las presas de las que se alimentan son afectados por las actividades del hombre que impiden su recuperación. Esto incluye la caza de subsistencia, la muerte incidental en redes de pesca, colisiones con embarcaciones, perturbaciones causadas por el ruido y por el creciente interés por la observación turística de mamíferos marinos (NMFS 1991). La introducción y persistencia de agentes contaminantes y patógenos ocasionado por los desechos de basura, aceite, exploración y producción de minerales, la competencia con las pesquerías por las especies presa pueden también impactar las poblaciones de ballenas (NMFS 1991, Harvell *et al.* 1999).

En invierno, las ballenas jorobadas se congregan en aguas templadas en el trópico y subtropical de ambos hemisferios para reproducirse (usualmente en latitudes entre los 10°-23°). Durante el verano permanecen en aguas frías en latitudes entre los 35°-65° alimentándose intensamente para almacenar suficiente energía en forma de grasa para reproducirse. La organización social de las ballenas jorobadas se ha caracterizado comúnmente por grupos sociales pequeños e inestables tanto en áreas de alimentación como en las de reproducción y usualmente consisten de 2-3 individuos pero asociaciones de 10 a 15 animales también se han observado en ambas áreas (Baker y Herman 1984 citados en Weinrich 1991). Weinrich y

Kuhlberg (1991) y Weinrich (1991) reportan asociaciones estables de ballenas jorobadas en sus zonas de alimentación las cuales varían en composición por sexo, edad, estado reproductivo y tamaño. La base más probable de estas asociaciones parece estar en el incremento de eficiencia del forrajeo en comparación a la que tendrían los individuos aislados.

Las demandas energéticas que implica la gestación pueden explicar porqué las hembras de las ballenas jorobadas son de naturaleza más social ya que se ha observado que las hembras adultas tienden a formar grupos más estables con adultos o juveniles de ambos sexos y las asociaciones entre hembras preñadas pueden incluso ocurrir a largo plazo. En los machos no hay una afinidad para formar grupos estables a pesar de que el almacenamiento de reservas energéticas también es importante para ellos ya que compiten por el acceso a hembras en las zonas de reproducción. Esta aversión entre machos probablemente derive del hecho de que en este tipo de asociaciones puede beneficiarse un individuo quien representará posteriormente un competidor potencial durante la estación de reproducción (Weinrich 1991; Weinrich y Kuhlberg 1991). Se ha sugerido que los machos de ballenas jorobadas no cooperan entre sí por el acceso a las hembras aunque pueden colaborar para desplazar a otro macho (Clapham 1996).

Las presas de las ballenas jorobadas no se han estudiado con detalle para la mayoría de las poblaciones. La literatura disponible indica que la dieta de las ballenas jorobadas en el Hemisferio Norte consiste de organismos bentónicos y pelágicos en las zonas costeras (Kazuhiro 1975; Piatt *et al.* 1989). Estos incluyen eufáusidos, copépodos, zooplancton y algunos cardúmenes de peces como arenques (*Clupeidae*), sand lance (*Ammodytes*), capelanes (*Mallotus villosus*), salmónidos juveniles (*Oncorhynchus*), bacalaos (*Boreogadus saida*), gados (*Pollachius virens*) y algunos cefalópodos. En el Antártico, la dieta está restringida casi exclusivamente a krill (Johnson y Wolman 1984, NMFS 1991, Kawamura 1994).

Las presas más importantes de las ballenas jorobadas en el Atlántico Norte incluyen arenques (*Clupea harengus*) sand lance (*Ammodytes americanus*) y capelanes (*Mallotus villosus*). Los cardúmenes de peces que son capturados a veces por las ballenas jorobadas son las caballas (*Scomber scombrus*), pollock (*Pollachius virens*) y abadejos (*Melanogrammus aeglefinus*). El krill también es una presa importante, principalmente la especie *Meganyctiphanes norvegica* (NMFS 1991).

Rice (1963), analizó el contenido estomacal de algunas ballenas jorobadas capturadas en las costas de California Central y observó que un 64% del alimento contenido en los estómagos de las ballenas jorobadas consistía de anchovetas (*Engraulis mordax*) y el 36% restante de krill (*Euphausia pacifica*). En el sureste de Alaska y la Sonda Prince William, Alaska se han reportado

como presas principales al arenque (*Clupea harengus pallas*) y al krill (*Euphausia pacifica*, *Thysanoessa spinifera*, *T. Raschii* y ocasionalmente *T. longipes*; Jurasz M.C. y Jurasz P.V. 1979; Baker *et al.* 1985; Perry *et al.* 1985 citados en NMFS 1991). Frost y Lowry (1981 citados en NMFS 1991) han reportado al menos 10 especies de peces presas de las ballenas jorobadas en el Pacífico Norte y éstas son: capelanes (*Mallotus villosus*), pollocks (*Theragra chalcogramma*, *Pollachius virens*), caballas (*Pleurogrammus monopterygius*), eulechones (*Thaleichthys pacificus*), sand lance (*Ammodytes hexapterus*), bacalaos (*Gadus macrocephalus*, *Eleginus gracilis* y *Boreogadus saida*), salmones (*Oncorhynchus*) robalos (*Sebastes*) y algunos invertebrados como eufáusidos (*Thysanoessa raschii*), mísidos (*Mysis oculata*), anfípodos pelágicos (*Parathemisto libellula*), camarones (*Eualus gaimardii* y *Pandalus goniurus*) y copépodos (*Calanus*). Alrededor de Australia y Nueva Zelanda, algunas especies de krill (*Euphausia spinifera*, *E. hemigibba* y *Nyctiphanes australis*), larvas de decápodos (*Munidia gregaria*) y arenques (*Clupea fimbriata*) han sido reportados por Kawamura (1980 citado en NMFS 1991) como alimento de ballenas jorobadas. Alrededor de la Antártica este mismo autor ha reportado como presa principal al krill (*E. superba*).

La evolución de los movimientos y migraciones de los cetáceos se asocia a la búsqueda de alimento para cubrir sus demandas energéticas de mantenimiento y reproducción. La pregunta de cómo las ballenas pueden obtener suficiente alimento para cubrir sus requerimientos energéticos en un ambiente altamente heterogéneo como es el océano y donde la distribución del alimento es estacional y discontinua formando parches con grandes distancias entre ellos ha sido de gran interés para ecólogos y oceanólogos (Gaskin 1982). Sin embargo, poco se sabe acerca del comportamiento y distribución de las presas principales de las ballenas barbadas y por tanto, se dispone de poca información sobre la ecología de alimentación de éstas.

Dolphin (1986, 1987) ha estimado los costos energéticos del forrajeo y los requerimientos de energía diarios de ballenas jorobadas con relación a la densidad de presas y la profundidad y/o duración de sus buceos. Empleando el promedio calórico de 2.72 kJ g^{-1} ($1 \text{ kcal} = 4.1868 \text{ kJ}$) para el eufáusido *T. Raschi* y el requerimiento de energía calculado por Lockyer de $30 \text{ g kg}^{-1} \text{ día}^{-1}$ (1981 citada en Dolphin 1987) la captación diaria de alimento por una ballena jorobada de $3.27 \times 10^4 \text{ kg}$ se estimó de modo grueso en $2.67 \times 10^6 \text{ kJ}$ durante el periodo de alimentación (junio a septiembre). En cambio Dolphin estimó, que en densidades entre 3.0×10^3 y $10.0 \times 10^3 \text{ m}^{-3}$ de eufáusidos se puede esperar que una ballena de 12 m ingiera aproximadamente 13 m^3 de eufáusidos en una sola bocanada. El tiempo promedio para completar un ciclo de forrajeo fue de 3.6 minutos correspondiendo a una profundidad de buceo de 21 a 40 m. De esta forma se observó

una tasa promedio total de buceo de 17 buceos $\times h^{-1}$. Asumiendo una sola bocanada por buceo y un 50% de tasa de escape de krill, Dolphin (1987) concluyó que a una tasa de ingestión por hora de $2.98 \times 10^3 \text{ kJ h}^{-1}$ cuando la alimentación se lleva a cabo en densidades de presas por debajo del límite de 50 eufáusidos $\times m^3$ se requerirán de 895 h de alimentación, por temporada, para adquirir el requerimiento energético calculado de $2.67 \times 10^6 \text{ kJ} \times \text{dia}^{-1}$. Sin embargo, a densidades superiores de 10×10^3 eufáusidos $\times m^3$, 4.5 h de alimentación serán necesarias para satisfacer sus requerimientos energéticos diarios.

Aunque, varias de las áreas de verano son áreas tradicionales de alimentación como resultado de la marcada filopatria de estos animales (Weinrich 1998), es posible que cambien su distribución en éstas debido a que factores oceanográficos físicos como la temperatura del mar y corrientes marinas ocasionan que la distribución local y productividad de las presas de las ballenas jorobadas varíen año con año, estacionalmente y diurnamente (Bryant *et al.* 1981; Dolphin 1987; NMFS 1991; Weinrich *et al.* 1997).

La disposición estacional de alimento parece ser el principal factor que influye en la migración de los mysticetos. Otros factores importantes que influyen en la migración de las ballenas son aquellos relacionados con el crecimiento, la reproducción (gestación, cuidado y lactancia), el clima y factores ambientales (Lockyer y Brown 1981). Ramírez (1986) observó cambios en la alimentación de la ballena Bryde, *Balaenoptera edeni*, en la zona norte de Perú durante el fenómeno El Niño 1982/83 el cual produjo cambios en las condiciones térmicas normales del mar ocasionando una disminución en la disponibilidad de especies presa principales. La variedad de especies presa aumentó y los eufáusidos estuvieron más disponibles.

El clima y los factores físicos tienen efectos considerable en la evolución de los movimientos y migraciones de las ballenas. El avance de hielos durante las glaciaciones puede físicamente excluir a las ballenas de un área, y sobretodo afectar el acceso a su alimento (Lockyer y Brown 1981). Medrano-González *et al.* (1995, 2001) así como Baker *et al.* (1998) y Baker y Medrano-González (2002) han hipotetizado que la última glaciación, hace unos 22,000-12,000 mil años, ha tenido efectos en los patrones migratorios de las ballenas jorobadas ocasionando un intercambio genético entre las tres poblaciones reconocidas para la especie (Atlántico Norte, Pacífico Norte y Océano Austral). Las variaciones en la longitud del día o fotoperiodo pueden también tener efecto en la migración de las ballenas jorobadas (Dawbin 1966). En el inicio del otoño, la longitud del día se acorta y esto puede estimular el inicio de la migración hacia las zonas de reproducción (Lockyer y Brown 1981).

Las ballenas jorobadas de la población del Pacífico Norte se distribuyen en tres áreas de reproducción durante su migración invernal: 1) Al oeste de Pacífico Norte alrededor de Ogasawara, Ryukyu y las Islas Marianas. Se cree que este stock pasa el verano alimentándose principalmente en el mar de Okhotsk alrededor de la Península de Kamchatka y las Islas Aleutianas (Nishiwaki 1966); 2) En el Pacífico Norte central, alrededor de las islas principales de Hawai, se reproduce en invierno un stock y pasa el verano alimentándose en las costas de Alaska (Baker *et al.* 1986); 3) Al este del Pacífico Norte cerca de las Islas Revillagigedo, en la parte sur de la Península de Baja California, la costa de México desde Mazatlán-Sinaloa hasta Costa Rica (Urbán *et al.* 2000a). El área de verano de este stock se concentra principalmente en las costas de California (Calambokidis *et al.* 2000) aunque estudios más recientes de Urbán *et al.* (2000a) han demostrado que los movimientos migratorios de estas ballenas no están restringidos a esta zona.

En México se reconocen tres zonas principales de agregación invernal de las ballenas jorobadas: 1) La región de los Cabos, BCS que comprende el área desde el sur de La Isla Cedros a Cabo San Lucas, 2) La costa occidental de México, desde Mazatlán-Sinaloa hasta el Istmo de Tehuantepec incluyendo la zona comprendida entre las Islas Marías y la Bahía de Banderas y 3) Las Islas Revillagigedo, Socorro, Clarión, San Benedicto y Roca Partida (Urbán y Aguayo 1987). Existe una zona de distribución de verano localizada en la región de las grandes Islas del Golfo de California pero su identidad, estacionalidad y migración no se han caracterizado. Estudios sobre fotoidentificación (Alvarez *et al.* 1990; Urbán *et al.* 1994; Ladrón de Guevara Porras 1995) y diversidad de los linajes de DNA mitocondrial (Medrano González 1993; Medrano-González *et al.* 1995) indican que la subpoblación de la costa americana está dividida en un stock costero y otro en las Islas Revillagigedo. El destino migratorio principal para Las Islas del Archipiélago de Revillagigedo no se ha detectado aunque se han encontrado algunas recapturas entre este archipiélago con algunas zonas de alimentación del Pacífico Norte como California, Columbia Británica, Sureste de Alaska, Sonda Prince William y oeste del Golfo de Alaska (Urbán *et al.* 2000a).

A pesar de la marcada filopatria de las ballenas jorobadas por sus zonas de alimentación, se han observado algunos intercambios entre éstas en el Pacífico Norte (Baker *et al.* 1986; Calambokidis *et al.* 1996; Waite *et al.* 1999). Estudios de fotoidentificación (Baker *et al.* 1987; Perry *et al.* 1990) y de la distribución de haplotipos mitocondriales (Baker *et al.* 1990) han demostrado que las ballenas jorobadas de las distintas áreas de verano pueden mezclarse en las

áreas de reproducción. A pesar de esta mezcla, hay una divergencia genética de linajes mitocondriales entre Hawai-México y entre Hawai-Alaska y México-California (Baker *et al.* 1993; Medrano González 1993; Baker *et al.* 1994, 1998). La similitud observada en los haplotipos mitocondriales (tipos A) entre Hawai y Alaska indican una fuerte conexión entre estas dos áreas. Los tipos E y F se observan exclusivamente en California (Baker *et al.* 1993). Sin embargo, la frecuencia de haplotipos mitocondriales observada en las áreas de reproducción en México es intermedia entre aquellas del sureste de Alaska y California (tipos A, E y F; Medrano-González *et al.* 1995; Baker *et al.* 1998). En México, los tipos A son los menos frecuentes; aunque también los tipos F se encuentran en menor frecuencia que California. Medrano-González *et al.* (1995), observaron que hay una diferencia genética significativa en México entre las áreas de reproducción cercanas a la costa (Baja California y Bahía de Banderas) y las Islas Revillagigedo pero no entre Baja California y la Bahía de Banderas.

Las estimaciones de la abundancia de ballenas jorobadas en aguas mexicanas indican que hay aproximadamente 590-1193 ballenas jorobadas en la Isla Socorro (Urbán *et al.* 1999). Jacobsen *et al.* (2000) identificaron 631 ballenas jorobadas entre 1996 y 1999 en la Isla Socorro. Álvarez Flores (1987) y Álvarez *et al.* (1990) estimaron 200 a 400 ballenas jorobadas en Isla Isabel y 600 a 700 en la costa continental, respectivamente. Urbán *et al.* (1999) estimaron para todo el Pacífico Mexicano más de 2000 ballenas jorobadas. Estimaciones más recientes de la abundancia de ballenas jorobadas para la costa continental en México, indican que hubo 1813 ballenas jorobadas en 1992 y 914 para el stock de Revillagigedo en 1991 (Urbán *et al.* 1999).

La información existente sobre la distribución y uso del hábitat de las ballenas jorobadas en México indica que éstas tiene patrones específicos de uso del hábitat en tiempo y en espacio en el que puede haber segregación por clases de sexo, edad y origen migratorio (Salinas *et al.* 1991; Salas Rodarte 1993; Medrano González 1993; Medrano *et al.* 1994; Medrano-González *et al.* 1995; Ladrón de Guevara Porras 1995). En la Bahía de Banderas las ballenas jorobadas se pueden observar desde la tercera semana de noviembre permaneciendo hasta la primera semana de abril, la mayor cantidad de ballenas jorobadas se presenta durante la segunda quincena de enero y la primera de febrero. En la Isla Socorro, la permanencia de las ballenas jorobadas es al parecer desde diciembre hasta el mes de mayo, observándose en mayor cantidad la segunda quincena de febrero a la primera de marzo (Salinas *et al.* 1991). Medrano-González *et al.* (2001) observaron que durante el invierno en el Pacífico Mexicano, la presencia y abundancia de las diferentes agrupaciones sociales de las ballenas jorobadas pueden variar sin un patrón definido entre años y regiones. En los inviernos de 1998/99 los machos fueron la clase reproductiva con

mayor abundancia mostrando cambios en forma paralela con la abundancia de las hembras no parturientas y de manera inversa con respecto a la abundancia de hembras parturientas. Lo anterior sugirió que los machos se desplazan entre las áreas de reproducción en el Pacífico Mexicano, y esto les permite encuentros con hembras receptivas. La abundancia de machos en las costas del Pacífico Mexicano fue más baja y con mayores variaciones en comparación con la Isla Socorro, lo que puede indicar que las áreas costeras de reproducción forman un área continua entre el sur de Baja California y las costas lo cual permite a las ballenas moverse y dispersarse a todo lo largo de las áreas de reproducción. En la Isla Socorro, que es pequeña y relativamente aislada, las ballenas tienen una abundancia relativa mayor y con movimientos menos frecuentes entre islas haciendo que las dispersiones sean raras.

Salas Rodarte (1993) determinó un intervalo de reproducción promedio para las ballenas jorobadas de la Isla Socorro de 2.1 años. En la Isla Socorro el 38.1 % de las ballenas identificadas en diferentes años presentaron estro-postparto con concepción, indicando que la población de esta localidad se encuentra en recuperación. La tasa promedio de nacimiento para la Isla Socorro se ha calculado en 9.9% y de 8.4% para la Bahía de Banderas. Juárez Salas (2001) reportó una tasa de nacimiento mayor que la informada por Salas Rodarte (1993) pero que es también similar a otras regiones de reproducción del mundo (Baker *et al.* 1987; Clapham y Mayo 1987; Glockner-Ferrari y Ferrari 1990). En Baja California se estimó una tasa de nacimiento máxima de 9.46% en 1992. Las historias reproductivas de un total de 51 hembras, 22 en la Bahía de Banderas y 29 en las Islas Revillagigedo, indican que los intervalos entre nacimientos promedian dos años (Juárez Salas 2001) lo cual corresponde al ciclo común de reproducción de las ballenas jorobadas (Chittlebrough 1958). También se observó en este estudio una frecuencia considerable de estro-postparto pero notándose un ligero incremento en los intervalos de nacimiento a partir de 1995.

Salinas *et al.* (1991) y Salas Rodarte (1993) calcularon los tiempos de estancia para hembras con cría en la Isla Socorro y la Bahía de Banderas observando que éstas permanecen un tiempo variable en cada una de las áreas que visitan. Salas Rodarte (1993) reportó un tiempo de estancia promedio para hembras con cría en la Isla Socorro de 20.5 días y consideró que es probable que el tiempo promedio de estancia observado se acerque al tiempo real, que sería similar en cualquier área de reproducción en México. Salinas *et al.* (1991) reportaron un tiempo promedio de estancia de 15 días para la Isla Socorro y de cuatro días para la Bahía de Banderas. El tiempo mayor de estancia observado en la Isla Socorro puede deberse a que en la zona continental existe un área mayor en la que las ballenas se pueden distribuir, desplazándose entre las diferentes zonas de la costa Occidental de México. En cambio en la Isla Socorro, la

plataforma continental es estrecha alcanzando los 100 m de profundidad a una distancia promedio de 1.8 km lo cual permite mantener a las crías alejadas de fuertes corrientes y del ataque de depredadores. Se ha observado que sólo unas cuantas ballenas jorobadas de la Isla Socorro se desplazan hacia otras Islas como San Benedicto y Clarión (Salinas *et al.* 1991). En la Bahía de Banderas las agrupaciones sin cría se encuentran más alejadas de la costa y en aguas de 10 a más de 100 m de profundidad. Los grupos de machos en competencia, parejas, solitarios y cantores se presentan alrededor de 10 km de la costa (Ladrón de Guevara Porras 1995). En la Isla Socorro las agrupaciones con cría se presentan en aguas poco profundas (50 m) y a una distancia promedio de 200 m de la costa y las que no tienen cría se ubican a los 1000 m retiradas de la costa (Salas Rodarte 1993).

Las preferencias de las ballenas jorobadas por sus zonas de reproducción implican factores ambientales como los cambios anuales de la temperatura superficial del mar (Dawbin 1966). La preferencia de las hembras para parir en aguas cercanas a los 25°C determina los hábitos de las demás clases de sexo y edad. En la costa Pacífica Mexicana durante el periodo de El Niño y La Niña en 1998 y 1999 respectivamente, se observaron cambios anuales de abundancia de ballenas jorobadas que son inversos entre Baja California y la Bahía de Banderas indicando desplazamientos anuales de las ballenas. En la Isla Socorro las variaciones anuales de abundancia son menores debido a que presenta condiciones oceanográficas más estables que en la Bahía de Banderas y Baja California donde los cambios en la abundancia son ocasionados por la influencia de las corrientes de California y costera de Costa Rica (Ladrón de Guevara Porras 2001).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

La distribución actual y la estructura poblacional de las ballenas jorobadas en el Pacífico Nororiental, indica que éstas tienen una distribución clinal de linajes mitocondriales y la divergencia entre una agregación que parece expandir su distribución invernal desde América Central hacia el norte en la costa continental y otra adyacente a las Islas Revillagigedo. Estas características poblacionales parecen derivar de ciclos de contracción y expansión asociados a las glaciaciones, las cuales también han favorecido el intercambio de ballenas entre hemisferios (Medrano González 1993; Medrano-González *et al.* 1995, 2001; Baker *et al.* 1998). Lo anterior indica que nuestro país ha sido importante en la historia reciente y en la evolución de muchas de las características actuales de las poblaciones de las ballenas jorobadas en el Océano Pacífico y es por esta razón que se requiere de una mejor caracterización de la conducta y hábitos de la especie en el Pacífico Mexicano. Ello deberá proporcionar la base para la explicación de su distribución espacial y temporal así como de los mecanismos de dispersión que han generado la estructura e historia de sus poblaciones. Las variaciones ambientales naturales a corto y largo plazo, ejemplo de este último el cambio climático, y la perturbación antropogénica pueden tener efectos en la recuperación de la especie. Conocer cómo sus hábitos y su reproducción son afectados por estos factores permitirá desarrollar estrategias de conservación a largo plazo de la especie para su recuperación en abundancia y su continuidad evolutiva.

Estudios recientes de la composición por sexo y estado reproductivo de distintas agrupaciones sociales de la ballena jorobada (Robles Saavedra en proceso) en combinación con datos de su ocurrencia en diferentes regiones en el Pacífico Mexicano (Ladrón de Guevara Porras 2001) han permitido observar que una mayor proporción de machos ocurre cuando hay más hembras no parturientas y menos cuando se presentan proporciones mayores de hembras con cría. Las ballenas jorobadas dependen de aguas cálidas durante el invierno debido a que las hembras prefieren parir en temperaturas cercanas a los 25°C (Dawbin 1966). Esto determina en gran medida los hábitos de las demás clases de sexo y edad debido a que las hembras lactantes pueden presentar ocasionalmente estro postparto (Chittleborough 1958; Clapham 1996; Medrano González *et al.* 2000, 2001). Esta característica hace que la temperatura superficial del mar afecte considerablemente los hábitos de las ballenas jorobadas como es la tasa de mezcla entre subpoblaciones diferentes, ya que las ballenas jorobadas parecen ser capaces de modificar sus destinos migratorios en respuesta a variaciones de la temperatura del mar (Ladrón de Guevara Porras 1995, 2001). Ello finalmente puede depender o determinar un cierto patrón de uso de sus

reservas de energía durante su reproducción, ya que su alimentación es ocasional o nula durante esta época (Gendron y Urbán 1993).

Una primera aproximación para tratar de inferir el gasto de las reservas de energía en la ballena jorobada durante su estancia invernal en el Pacífico Mexicano se ha hecho analizando los patrones de ventilación y conducta para distintas clases de sexo y estado reproductivo en la Bahía de Banderas, Nayarit-Jalisco y la Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo (Villavicencio Llamosas 2000). En este estudio se observaron diferencias en los patrones de ventilación por agrupación de las ballenas jorobadas. A pesar de estas diferencias y de que el perfil temporal de las agrupaciones también varió a lo largo del periodo invernal y entre años, el consumo de aire semanal fue similar y casi constante entre machos, hembras y hembras con cría en ambas regiones. Esto sugirió que las reservas de energía restringen las actividades invernales de las ballenas jorobadas. En los machos y en las hembras se observó un consumo ligeramente mayor en la Bahía de Banderas pero en las hembras con cría el consumo es mayor en la Isla Socorro. Las hembras con cría de la Bahía de Banderas presentan tasas de consumo de aire un poco menores y eso puede indicar un uso distinto de energía. Sin embargo, las apneas se encontraron dentro del límite de capacidad aeróbica, lo cual puede indicar que la menor tasa de consumo de aire en las hembras con cría de la Bahía de Banderas representa al menos un signo de estrés debido a la perturbación humana que se presenta en esta zona.

En este contexto se plantea inferir la manera en que las ballenas jorobadas de distinto sexo y estado reproductivo utilizan sus reservas de energía durante su estancia invernal en la Isla Socorro, Revillagigedo, México. Se hipotetiza que un uso diferencial y decadente de las reservas de energía de las ballenas jorobadas, a lo largo de su estancia invernal, puede dar información para tratar de entender los tiempos de llegada y/o partida de los diferentes animales a sus zonas de reproducción. Para analizar variaciones en el estado de las reservas de energía de las ballenas jorobadas, se examinó el contenido calórico por calorimetría, así como la composición de ácidos grasos de muestras de dermis obtenidas mediante un dardo de ballenas jorobadas de distinto sexo y estado reproductivo. Se entiende que una determinación formal del estado de las reservas de energía requiere de un examen de los animales completos pero aquí se exploran las inferencias que es posible hacer a través del análisis de pequeñas muestras.

OBJETIVOS

GENERAL - Describir las variaciones en el contenido calórico y la composición de ácidos grasos de la dermis de ballenas jorobadas que invernan en aguas adyacentes a la Isla Socorro.

PARTICULARES - Comparar las variaciones del contenido calórico total y de ácidos grasos en la dermis de ballenas jorobadas de los inviernos de 1998 y 1999 con relación al evento de El Niño de 1997/1998.

- Comparar la composición de ácidos grasos y su contenido calórico en la dermis de ballenas jorobadas durante su periodo de alimentación en el Atlántico Norte en el verano de 1991 (Borobia *et al.* 1995) y durante su estancia reproductiva en los inviernos de 1998 y 1999 en el Archipiélago de Revillagigedo.

- Analizar si tal análisis permite inferir algunos aspectos del estado general y uso de las reservas de energía en las ballenas jorobadas de distintas clases de sexo y estado reproductivo durante su estancia invernal.

ÁREA DE ESTUDIO

El Archipiélago de Revillagigedo se conforma por cuatro islas denominadas Clarión, San Benedicto, Roca Partida y Socorro que se localizan entre los paralelos 18° 20' y 19° 20' de latitud norte y entre los meridianos 110° 45' y 114° 50' de longitud oeste (Miranda 1978). Desde su descubrimiento en el siglo XVI, el archipiélago había estado deshabitado hasta que en 1957 se estableció un Sector Naval permanente en la Isla Socorro quedando desde entonces administrado por el Gobierno Federal y a cargo de la Secretaria de Marina. El clima en el archipiélago es cálido subhúmedo con lluvias en verano. La temperatura promedio anual es de 25°C (Blásquez 1960). Desde 1994 el archipiélago se declaró Reserva de la Biosfera.

El presente estudio se efectuó en la Isla Socorro localizada dentro de la zona económica exclusiva mexicana en el Pacífico Nororiental entre los 18° 20' N y 110° 57' W a 480 km al sur de Baja California y 716 km de Manzanillo-Colima (Figura 2). La Isla Socorro es la más grande de las cuatro islas que forman el archipiélago, tiene un diámetro máximo de 16 km en dirección NO-SE y una superficie de 167 km². Constituye la parte superior de un volcán que se levanta aproximadamente 4000 m desde el fondo del océano (Trovo-Diéguez y Pedrín 1994). Su diámetro en la base es de 48 km. Su rasgo geológico característico es el volcán Evermann que es su cima más alta de aproximadamente 1050 msnm. En las faldas del volcán existen numerosos conos volcánicos pequeños adventicios que son más abundantes en los lados sur y sureste de la isla. Su topografía es muy accidentada, con cerros y elevaciones medias donde hay algunas planicies, cañadas y corrientes de lava volcánica que descienden hasta el mar. En la línea costera de la isla predominan los acantilados y las playas rocosas (Ortega y Castellanos 1994).

El clima es árido con una temperatura media mensual que varía entre los 19°C y 28°C (Miranda 1978). Las lluvias son escasas presentándose principalmente entre agosto y octubre. La precipitación total anual es de 404.7 mm y varía por la influencia de ciclones que pasan por esa área. Sus cuencas hidrográficas son muy reducidas y en general el escurrimiento superficial es casi nulo. La vegetación de la isla es tropical y se caracteriza por matorral mixto, matorral deciduo, áreas de pastizal y pastizal inducido, áreas erosionadas y pradera inducida, vegetación costera y bosque. Parte de la superficie está desprovista de vegetación presentando diversos grados de erosión, siendo más erosionadas las zonas centro-este, centro-sur y centro-oeste de la isla. La fauna nativa de la isla es pobre en número de especies pero rica en endémicos.

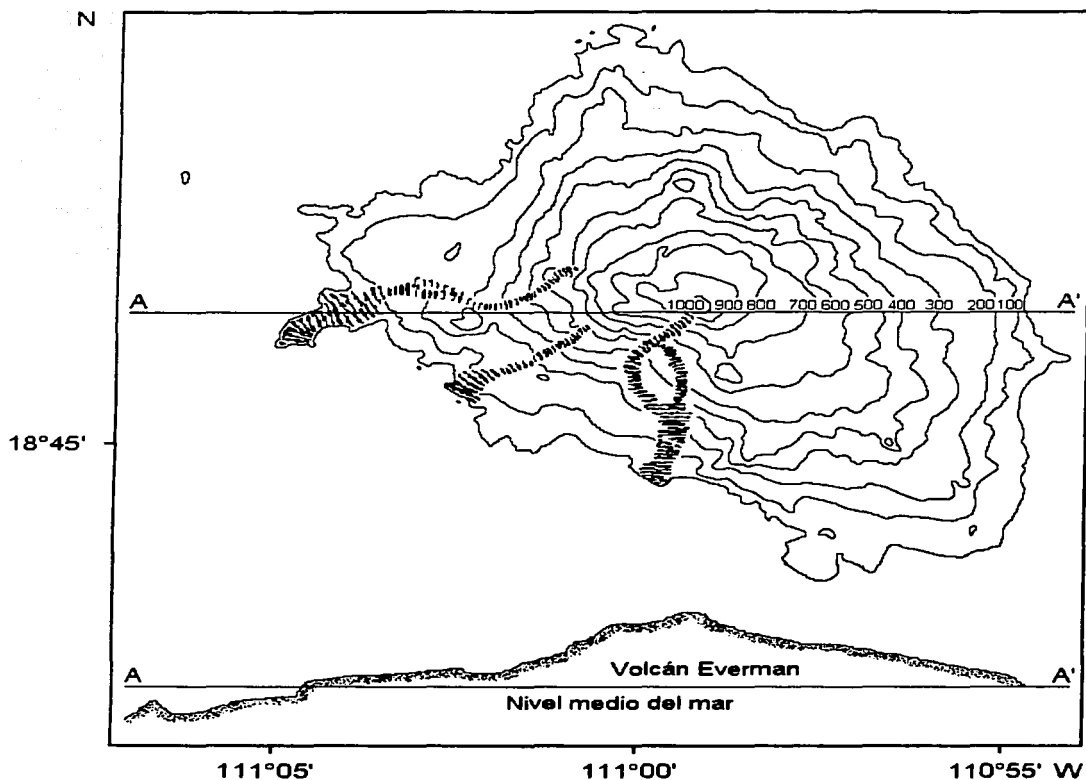


Figura 2. Mapa de Nivel de La Isla Socorro en el Pacífico Mexicano.

Las poblaciones de animales silvestres se han reducido hasta casi la extinción de algunas especies, debido fundamentalmente a la introducción de especies exóticas de mamíferos como el borrego (*Ovis aries*) y el gato doméstico (*Felis catus*) así como por el arribo de especies inmigrantes de avifauna (Castellanos y Rodríguez-Estrella 1992).

La Isla Socorro recibe la influencia de las corrientes del Pacífico Nororiental, el Pacífico tropical oriental, la corriente de California y la corriente norecuatorial. A partir de estas corrientes

se pueden identificar cuatro masas de agua superficiales principales. La primera se origina en la corriente de California que se caracteriza por su elevada salinidad y alta temperatura. La segunda masa de agua se forma por el agua tropical superficial y se caracteriza por temperaturas mayores a los 25°C y una baja salinidad. La tercera masa de agua se forma dentro del Golfo de California donde el agua presenta salinidades muy elevadas. Esta masa de agua tiene mayor influencia en las inmediaciones de la boca del Golfo, entre Cabo San Lucas y Cabo Corrientes. En el suroeste del Pacífico Mexicano se presenta otra masa de agua con salinidad elevada y temperatura variable.

Alrededor de la Isla Socorro, las masas de agua presentes son las de la corriente de California y la tropical superficial. En la porción norte de la corriente de California la temperatura superficial del mar y la salinidad son bajas pero, hacia el sur de esta el agua se torna más caliente y con mayor salinidad. El agua tropical superficial se caracteriza por valores bajos de temperatura. Como resultado de las masas de agua presentes, el área se caracteriza por bajos valores de salinidad superficial, una termoclina somera y una salinidad máxima entre los 50 y 150 m de profundidad. Los vientos dominantes durante todo el año provienen del noroeste. La plataforma continental es estrecha alcanzando los 100 m de profundidad a una distancia promedio de 1.8 km alrededor de la isla (Anónimo 1983).

MÉTODOS

Recolecta de tejidos y datos de campo

Como parte del equipo dirigido por Salvatore Cerchio de la Universidad de Michigan en colaboración con Jeffrey K. Jacobsen de la Universidad de Humboldt y el Laboratorio de Mamíferos Marinos en la Facultad de Ciencias UNAM, se visitó la Isla Socorro de enero a abril de 1998 y 1999 para realizar observaciones, fotoidentificación y recolecta de biopsias de piel de ballenas jorobadas. Este trabajo se hizo desde una embarcación menor registrándose datos de conducta en superficie, posición geográfica y condiciones ambientales, especialmente la temperatura superficial del mar. Se tomaron fotografías de las aletas dorsal y caudal con película blanco y negro de asa 400 para indentificar a las ballenas. Se obtuvieron biopsias de piel de la línea media lateral del cuerpo en la región abajo y posterior a la aleta dorsal utilizando una ballesta de 69 kg de empuje, que dispara una flecha con una punta modificada que penetra 2 cm en la piel y retiene un fragmento en su interior después de rebotar en el cuerpo del animal. Un flotador permite recuperar la flecha en la superficie del agua (Lambertsen 1987). Se trató de muestrear agrupaciones completas, sólo se obtuvo una biopsia por individuo y se usó la fotoidentificación para descartar el análisis de muestras repetidas.

Las biopsias se fraccionaron en dermis y epidermis en condiciones de la mayor asepsia posible limpiando el material con hipoclorito de sodio 10% y enjuagando con agua de mar antes y después de usarse. La epidermis se preservó en criotubos con etanol 75 – 95% y la dermis se congeló en seco. Ambas fracciones se conservaron en una hielera inmediatamente después de su recolecta y se mantuvieron en congelación. Se recolectaron 39 muestras de dermis en 1998 y 29 en 1999 para análisis por calorimetría y de composición de ácidos grasos (Cuadro 1). Las muestras se marcaron con una sola numeración para todo el invierno del modo que sigue: Abreviatura de la especie, año, zona y número serial. Por ejemplo la clave Mno99IS001h significa "*Megaptera novaeangliae*, invierno 1999, Isla Socorro, muestra 001". Después del número se usó una o dos letras minúsculas para indicar alguna característica de la muestra como h que significa hembra; m, hembra con cría; c, cría; ca, cantor; e, escolta; es, escolta secundaria; ep, escolta principal. Se identificó como hembras a aquellos animales que alguna vez estuvieron asociados a una cría, como machos a aquellos individuos cantores, escoltas de hembras con cría o que formaban parte de los grupos activos en superficie sin ser el animal nuclear (Medrano *et al.* 1994). Algunas identidades de sexo se determinaron por análisis moleculares (Datos de S. Cerchio).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Cuadro 1. Datos de recolecta de las muestras de dermis de ballenas jorobadas durante los inviernos de 1998 y 1999 en la Isla Socorro. Colectores en 1998: S. Cerchio, D. Cholewiak y J. Jacobsen; en 1999: S. Cerchio, D. Cholewiak, S. Corzo y J. Nolasco Soto.

Muestras 1998	Categoría	Fecha de recolecta	Muestras 1999	Categoría	Fecha de recolecta
MR018	Cría	17-feb-98	Mno99IS022c	Cría	9-feb-99
MRO22	Cría	21-feb-98	Mno99IS039c	Cría	18-feb-99
MR034	Cría	2-mar-98	Mno99IS050c	Cría	22-feb-99
MR071	Cría	31-mar-98	Mno99IS078c	Cría	2-mar-99
MR081	Cría	6-abr-98	Mno99IS089c	Cría	7-mar-99
MR084	Cría	11-abr-98	Mno99IS144c	Cría	29-mar-99
MR086	Cría	12-abr-98	Mno99IS157c	Cría	5-abr-99
MRO89	Cría	14-abr-98			
MR021	Hembra c/cría	21-feb-98	Mno99IS014m	Hembra c/cría	7-feb-99
MR025	Hembra c/cría	26-feb-98	Mno99IS023m	Hembra c/cría	9-feb-99
MR036	Hembra c/cría	6-mar-98	Mno99IS043m	Hembra c/cría	20-feb-99
MR041	Hembra c/cría	19-mar-98	Mno99IS054m	Hembra c/cría	24-feb-99
MR072	Hembra c/cría	31-mar-98	Mno99IS090m	Hembra c/cría	7-mar-99
MR085	Hembra c/cría	11-abr-98	Mno99IS143m	Hembra c/cría	29-mar-99
MR087	Hembra c/cría	12-abr-98	Mno99IS158m	Hembra c/cría	5-abr-99
MR090	Hembra c/cría	14-abr-98			
MR030	Macho	28-feb-98	Mno99IS007e	Macho	31-ene-99
MR031	Macho	28-feb-98	Mno99IS031e	Macho	12-feb-99
MR044	Macho	19-mar-98	Mno99IS033e	Macho	14-feb-99
MR045	Macho	19-mar-98	Mno99IS047co	Macho	22-feb-99
MR048	Macho	21-mar-98	Mno99IS053e	Macho	23-feb-99
MR056	Macho	23-mar-98	Mno99IS075ep	Macho	1-mar-99
MR058	Macho	24-mar-98	Mno99IS074e	Macho	1-mar-99
MR057	Macho	24-mar-98	Mno99IS134e	Macho	22-mar-99
MR059	Macho	24-mar-98	Mno99IS132ep	Macho	22-mar-99
MR060	Macho	24-mar-98	Mno99IS156e	Macho	1-abr-99
MR063	Macho	25-mar-98			
MR064	Macho	25-mar-98			
MR066	Macho	26-mar-98			
MR069	Macho	26-mar-98			
MR070	Macho	26-mar-98			
MR077	Macho	2-abr-98			
MR078	Macho	3-abr-98			
MR083	Macho	9-abr-98			
MR088	Macho	12-abr-98			
MR029	Hembra	28-feb-98	Mno99IS046h	Hembra	22-feb-99
MR054	Hembra	23-mar-98	Mno99IS076h	Hembra	1-mar-99
MR067	Hembra	26-mar-98	Mno99IS119h	Hembra	16-mar-99
MR082	Hembra	6-abr-98	Mno99IS129h	Hembra	21-mar-99
			Mno99IS133h	Hembra	22-mar-99

Calorimetría de la dermis

Se analizó el contenido calórico total de todas las muestras de dermis utilizando aproximadamente 0.2 g (peso húmedo) en una bomba calorimétrica adiabática Parr 1341, calibrada con cuatro pastillas de ácido benzoico (6318 cal/g). Las muestras se secaron en 0.2 g de papel filtro a 60°C hasta alcanzar un peso estable. Previo al secado de las muestras, se analizó el contenido calórico de cinco muestras de papel filtro de 0.18 g siguiendo el método convencional de análisis para las muestras de dermis de ballenas jorobadas. Antes de realizar la combustión se registró el peso seco de la dermis con el papel filtro. Para obtener el peso seco de la dermis, al peso total de la muestra de dermis y papel filtro se le restó el peso seco del papel filtro. Asimismo, se pesó el alambre de ignición antes y después de la combustión. El contenido calórico total en la bomba calorimétrica se calculó con el incremento de temperatura ocasionado por la combustión y la capacidad calorífica del sistema calibrada con ácido benzoico (2273 cal/°C ± 183 DE.). El contenido de gases combustibles se determinó agregando 5 mL de agua destilada en el interior de la bomba. El contenido de la bomba se vació a un vaso de precipitado al que se le agregaron de dos a tres gotas de naranja de metilo hasta que adquiriera una coloración salmón. Posteriormente se agregó gota a gota y agitando el vaso de precipitado, una solución de carbonato de sodio anhidro (0.197 mol/L) con una pipeta de 1 mL hasta que la solución virara a una coloración amarilla.

Para calcular el contenido calórico de la muestra de dermis, al contenido calórico total de la bomba se le restó el calor del papel filtro empleado (3771 cal/g ± 98.5 DE), el calor del alambre de ignición consumido (1400 cal/g) y el contenido de gases combustibles determinados por titulación con solución carbonatada (1 cal/mL). El contenido calórico de la muestra se expresa como la cantidad de calorías determinadas por gramo de peso seco.

Con la finalidad de determinar el uso de muestras de dermis de ballenas jorobadas almacenadas en alcohol de otros años, se hizo un análisis del contenido calórico en cinco muestras de dermis de cerdo mantenidas en congelación y cinco muestras conservadas en etanol 70% y congelación durante dos años. Las muestras de dermis de cerdo conservadas en alcohol se enjuagaron con agua durante cinco días aproximadamente o hasta que se dejara de percibir olor a alcohol. Posteriormente, se siguió el método ya descrito.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Se analizó la composición de ácidos grasos de muestras de dermis de ballenas jorobadas. Se usaron de 29 a 62 mg de dermis en un tubo para cultivo de bacterias a los que se agregó 50 mg de sulfato de sodio anhídrido y 2 mL de una solución ácida 3% de ácido sulfúrico concentrado en alcohol metílico de grado HPLC. El tubo se selló para evitar la evaporación del solvente y se incubó a 70°C durante 24 horas. Posteriormente se empleó un sistema de reflujo para la esterificación de los ácidos grasos, colocándolos en un matraz de bola de 25 mL con un agitador y calentando a 60-90°C o hasta que se disolviera completamente el tejido (5-10 min). Una vez disuelto el tejido, se le agregó por la parte superior del refrigerante 1 mL de trifluoruro de boro/metanol 14% dejándole durante 2 min. Finalmente, se adicionaron 2 mL de hexano de grado HPLC continuando la ebullición por 1 minuto. La solución se pasó a un embudo de separación de 30 mL para separar el sobrenadante, el cual se pasó a un matraz volumétrico de 2 mL que se llenó con hexano de grado HPLC.

Se identificó y cuantificó a los ácidos grasos esterificados en un cromatógrafo de gases equipado con un detector de masas (GC/MS, por sus siglas en inglés), helio como gas transportador y una columna Carbowax de 25 m x 0.32 mm (HP-20M, 0.3 µm de grosor de película). Se inyectaron 2 µL de la muestra en el cromatógrafo programado a una temperatura inicial de 100°C durante 3 minutos, seguido de una rampa de temperatura de 4°C/min hasta alcanzar una temperatura final de 180°C y con un flujo de 0.4 mL/min. El tiempo total de elución por muestra fue de 62 minutos. La temperatura del detector fue de 280°C y del inyector de 250°C. La identificación de los ácidos grasos se hizo correlacionando los picos de las muestras de dermis de ballenas jorobadas con una base de datos con 75,000 espectros de masa. Sólo se eligieron para el análisis de datos los ácidos grasos cuyo porcentaje de correlación con la base de datos fuese igual o mayor a un 80% lo que representa al menos el 82% de la masa detectada como picos eluidos (Figura 3).

La cuantificación se hizo empleando una mezcla de estándares externos con los ácidos hexadecanoico, heptadecanoico y octadecanoico. Se pesaron 50 mg de cada estándar y se le agregó 5 mL de hexano de grado HPLC. Se mezclaron 50 µL de cada estándar y de esta mezcla se inyectó 2 µL al cromatógrafo siguiendo el método descrito. Para evaluar la reproducibilidad del método se analizaron dos muestras de dermis de ballenas jorobadas que corresponden a la agrupación de hembra con cría. De cada muestra se hicieron tres extracciones distintas que se analizaron por cromatografía siguiendo el método descrito. La reproducibilidad sólo se examinó

considerando los ácidos grasos 14:0, 16:0, 18:0 y el Cis 9-18:1 por ser los más representativos en las muestras analizadas. La reproducibilidad de la determinación, $R(x)$, se calculó como sigue a partir del promedio, $E(x)$ y desviación estándar, $\sigma(x)$, en el contenido, x , de cada ácido graso en cada muestra:

$$R(x) = 1 - [\sigma(x) / E(x)]$$

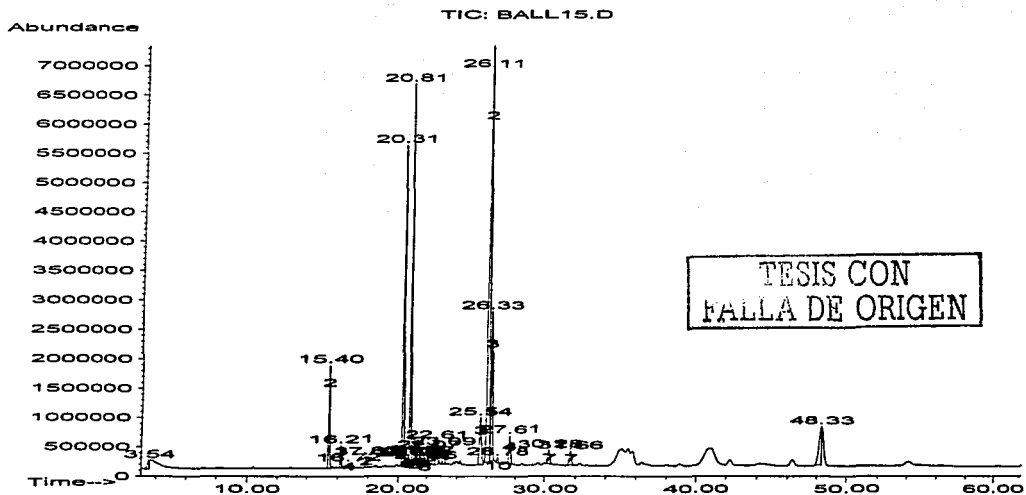
Se obtuvo un factor de reproducibilidad global de 90% (Cuadro 2).

Cuadro 2. Reproducibilidad del procedimiento de cromatografía de gases.

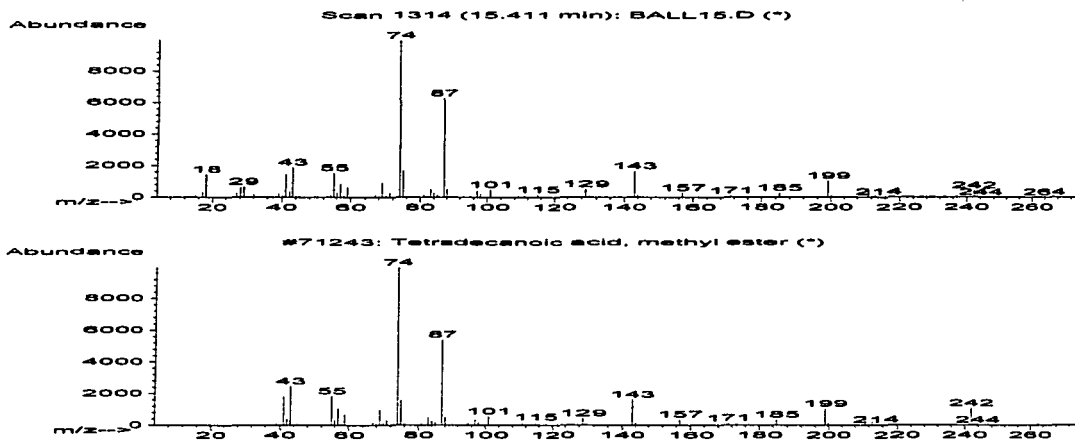
Muestra	Ácido graso	Área	Promedio ± DE	Reproducibilidad (%)
Mno99IS043m	14:0	781753	659664 ± 96486.98	85.37
Mno99IS043m	14:0	469198		
Mno99IS043m	14:0	728041	1092311 ± 148704.59	86.38
Mno99IS043m	16:0	1373965		
Mno99IS043m	16:0	868765	215752.33 ± 33478.25	84.48
Mno99IS043m	16:0	1034203		
Mno99IS043m	18:0	282524	3231487.67 ± 544839.82	83.13
Mno99IS043m	18:0	186672		
Mno99IS043m	18:0	178061	447366 ± 36071.41	91.93
Mno99IS043m	Cis 9-18:1	4319340		
Mno99IS043m	Cis 9-18:1	2742190	1407265.67 ± 8802.65	94.40
Mno99IS043m	Cis 9-18:1	2632933		
Mno99IS143m	14:0	517571	291918 ± 16181.3	94.45
Mno99IS143m	14:0	397880		
Mno99IS143m	14:0	426647	3140915 ± 16181.3	95.97
Mno99IS143m	16:0	1561325		
Mno99IS143m	16:0	1301446	3079544	Global: 89.51
Mno99IS143m	16:0	1359026		
Mno99IS143m	18:0	324025		
Mno99IS143m	18:0	272349		
Mno99IS143m	18:0	279380		
Mno99IS143m	Cis 9-18:1	3384256		
Mno99IS143m	Cis 9-18:1	2958945		
Mno99IS143m	Cis 9-18:1	3079544		

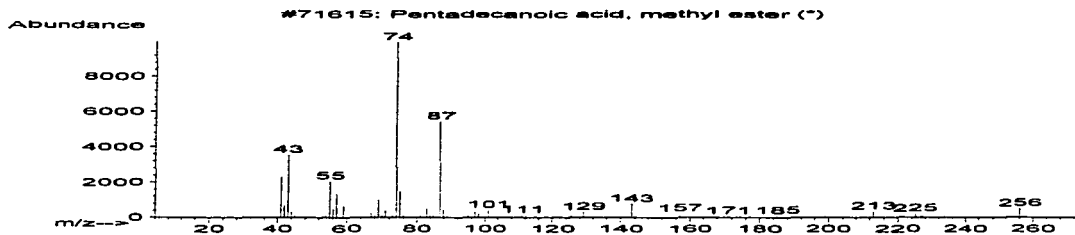
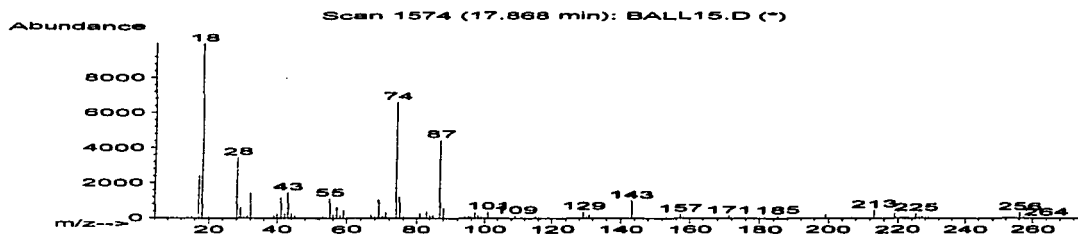
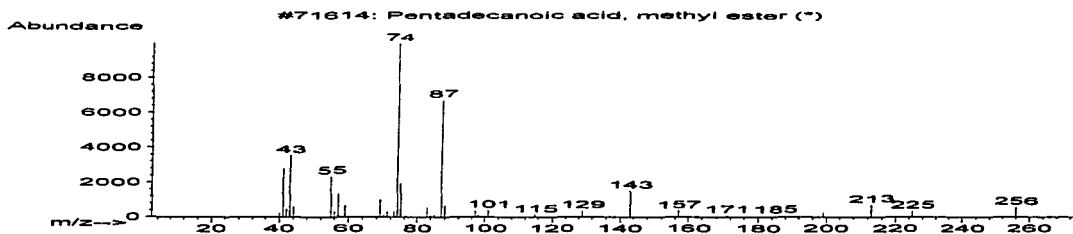
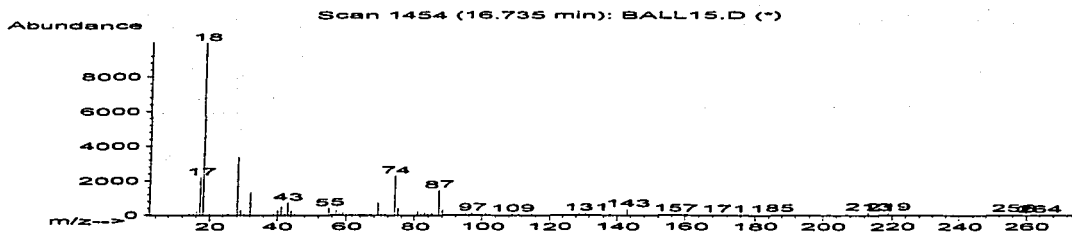
Figura 3. (Páginas siguientes). A) Cromatograma de ácidos grasos identificados en la dermis de una hembra con cría de ballena jorobada en la Isla Socorro durante el invierno de 1998 (MR021). B) Espectros de masa que componen la base de referencia con 75,000 compuestos identificados.

A)

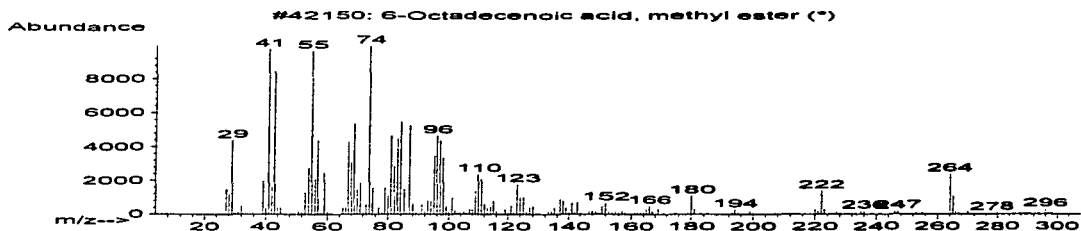
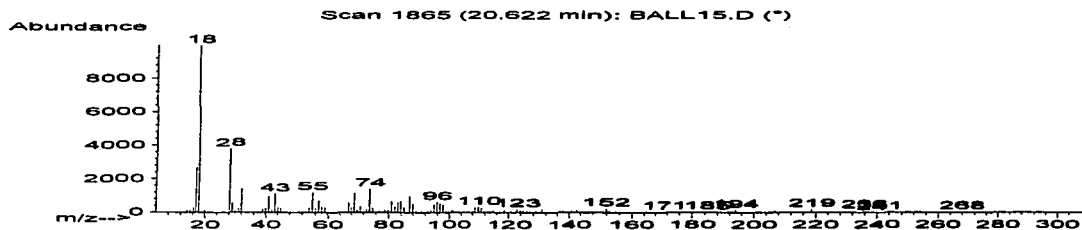
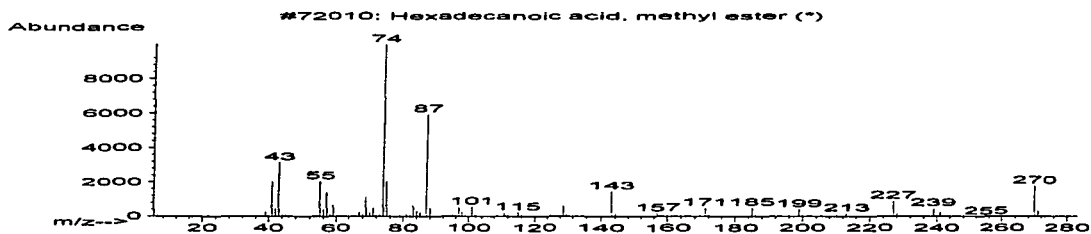
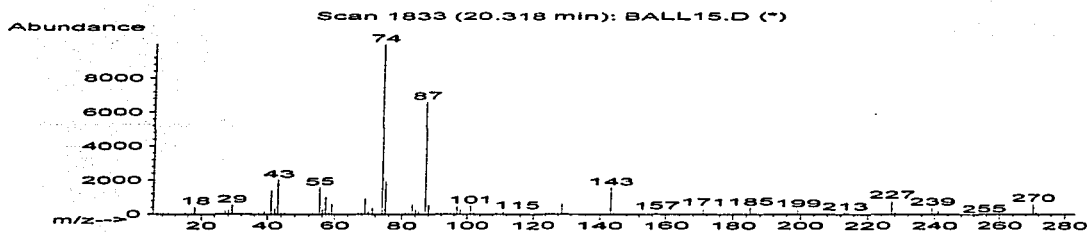


B)

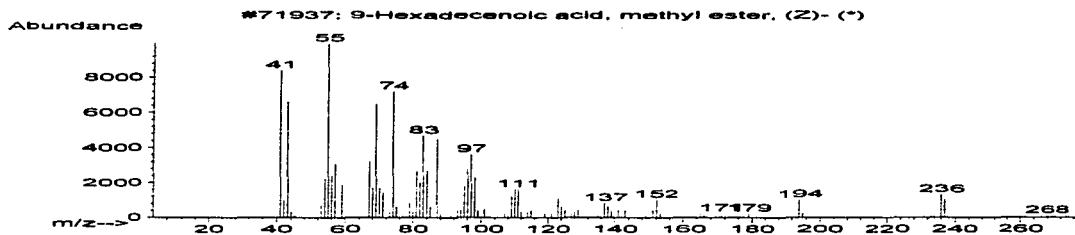
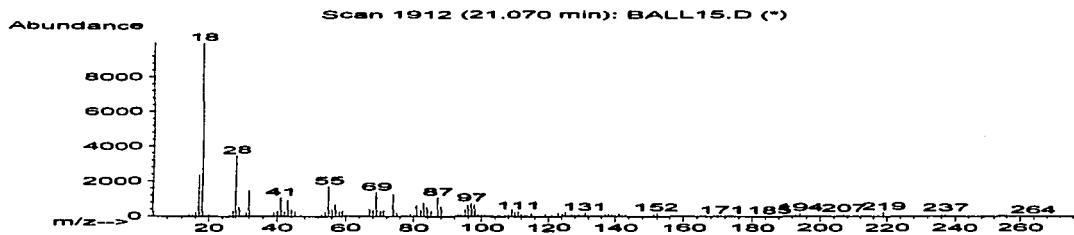
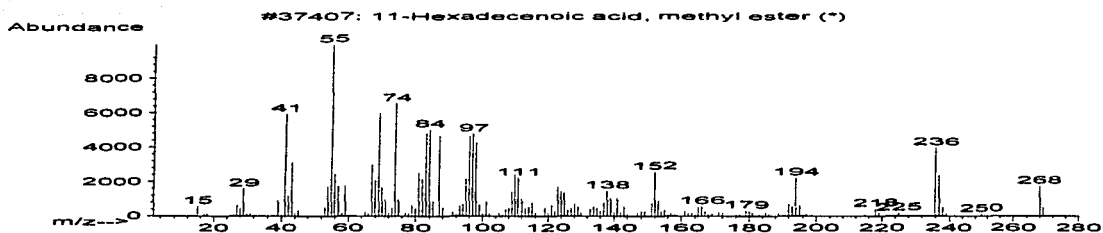
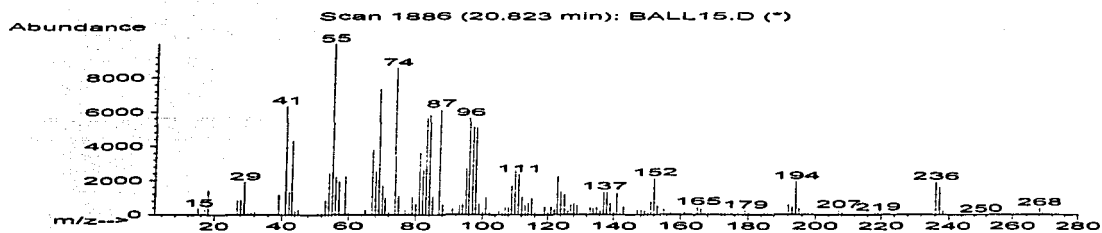




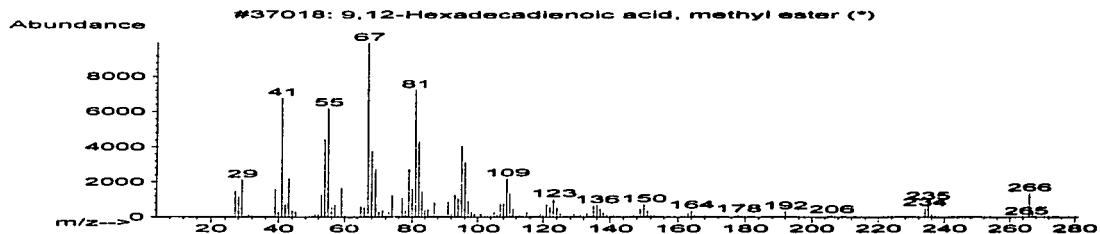
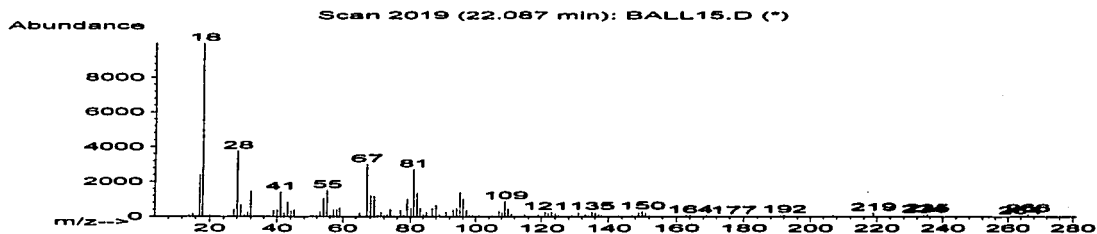
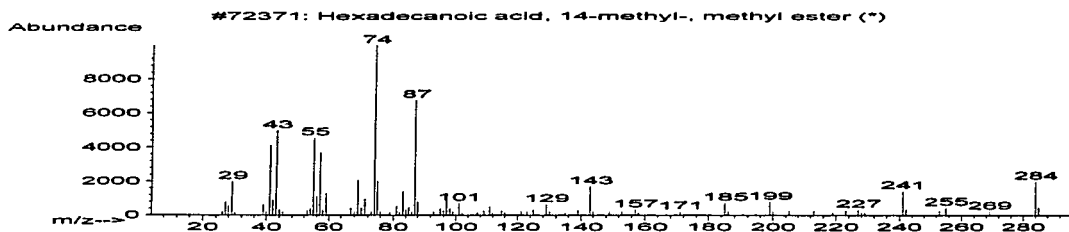
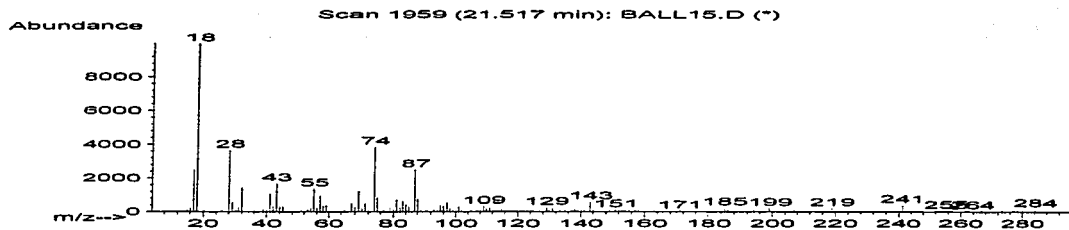
TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



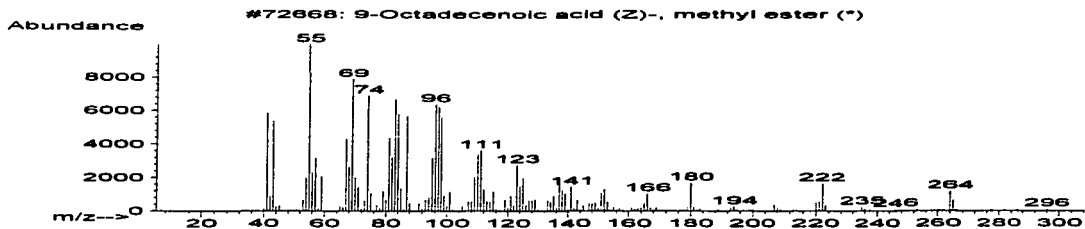
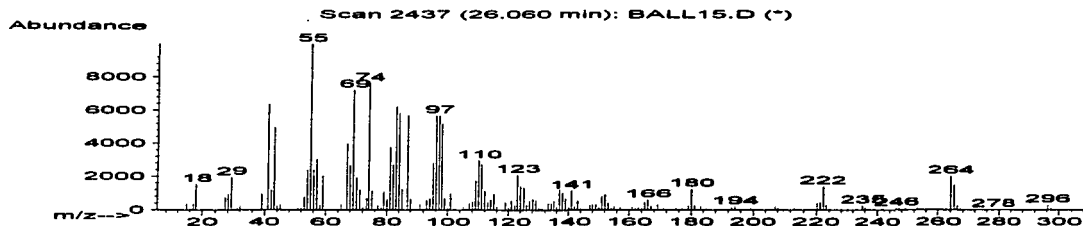
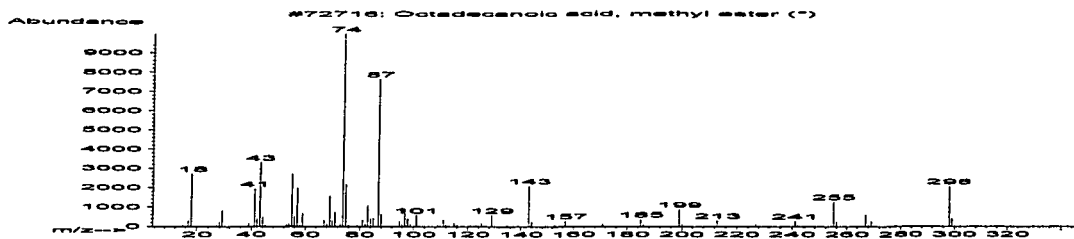
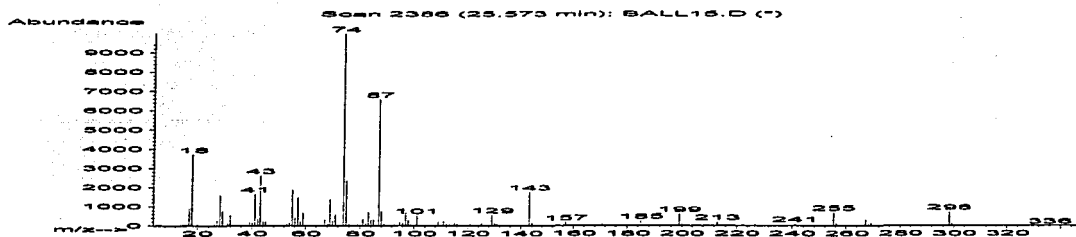
TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

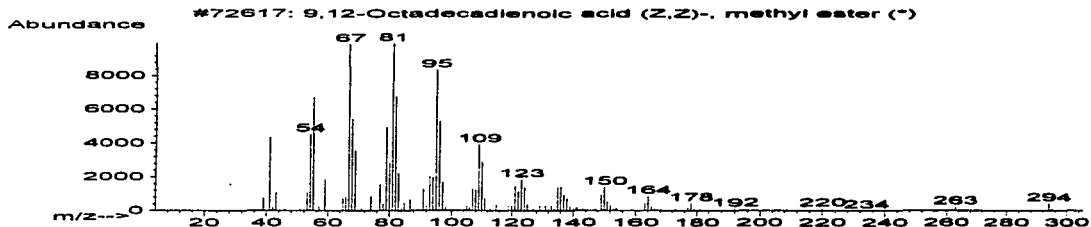
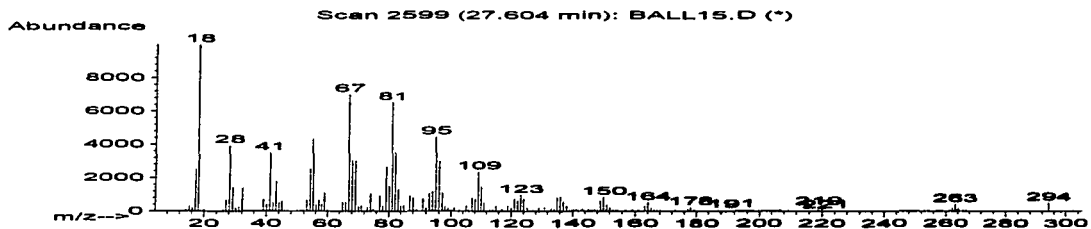
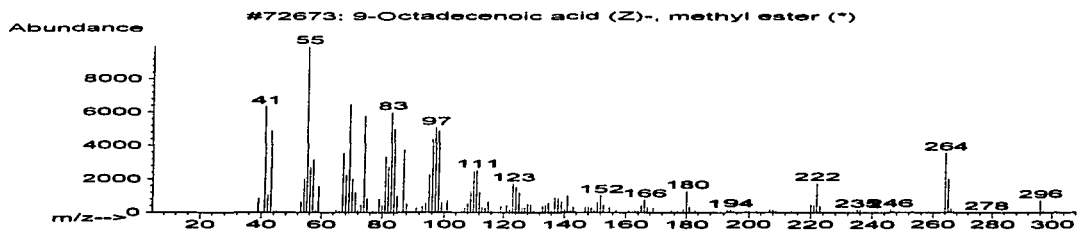
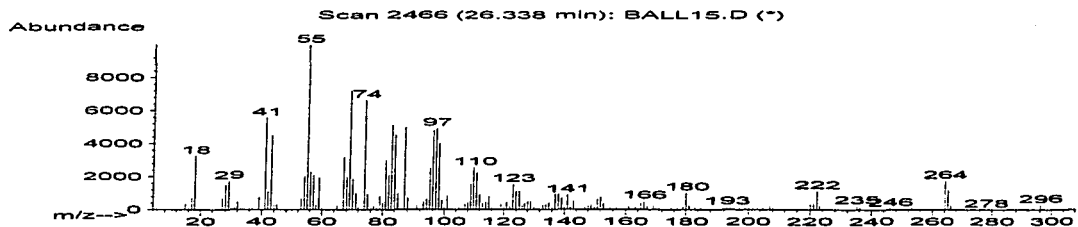


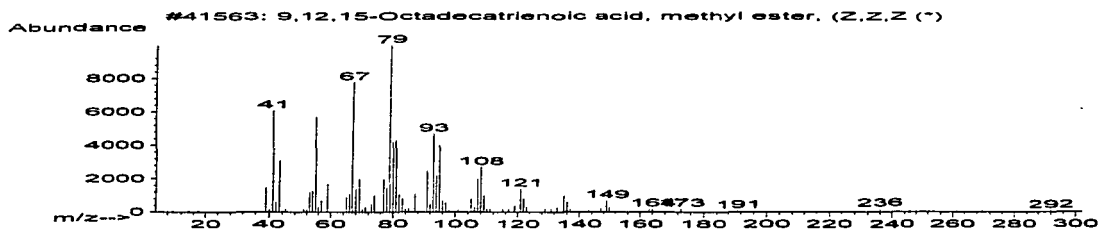
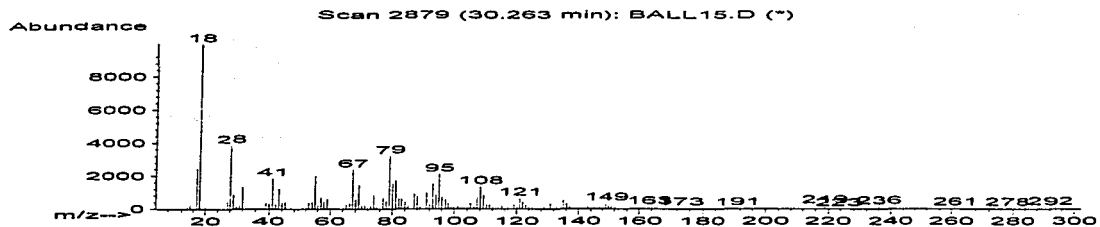
TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN







TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Análisis de datos

El calor de combustión de los ácidos grasos se determinó en fase líquida empleando el cálculo de Cardozo (1986). Este método se basa en examinar la estructura de un compuesto orgánico en la que se determina el número de carbonos equivalentes de un alcano para el cual el calor de combustión es proporcional al número de carbonos. Algunos de los valores de calor de combustión calculados por el método de Cardozo se compararon con los determinados experimentalmente en la base del National Institute of Standard Technologist (NIST 1999) encontrándose que los valores calculados son, comparados a los valores medidos experimentalmente, en promedio menores en un 5% y con la misma relación de proporcionalidad con respecto al tamaño molecular (Figura 4).

En forma individual así como por clase de sexo/estado reproductivo y por año se determinó el contenido de ácidos grasos, el porcentaje de enlaces dobles, el peso molecular promedio, la diversidad de ácidos grasos medida por el índice de Shannon, el contenido calórico de ácidos grasos, calculado con el método de Cardozo (1986) y el contenido calórico total determinado por calorimetría. Los valores de estas variables se compararon mediante la prueba *t* de Student.

Se construyeron perfiles temporales dentro de un invierno de las variables mencionadas arriba. El tiempo se indicó como el número de semanas transcurridas a partir del arribo inicial promedio de las ballenas jorobadas en el Pacífico Mexicano considerando como primera semana la tercera de noviembre (Villavicencio Llamosas 2000; Ladrón de Guevara Porras 2001).

La composición de ácidos grasos de los distintos individuos se comparó mediante un análisis de máxima parsimonia (Swofford 1998). Para ello, el contenido de cada ácido graso, x , en cada muestra i (p_{ix}), se normalizó con respecto al promedio, $E(p_x)$ y a la desviación estándar, $\sigma(p_x)$ del contenido de todas las muestras de ambos años como sigue:

$$np_{ix} = (p_{ix} - E(p_x)) / \sigma(p_x)$$

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

donde np_{ix} es el valor normalizado de p_{ix} . Con esta normalización, la unidad es el alejamiento del promedio en una desviación estándar. Los datos se redondearon a la unidad más cercana para discretizarlos y se codificaron como ordenados para un análisis de máxima parsimonia utilizando el perfil promedio de composición en las ballenas jorobadas del Atlántico

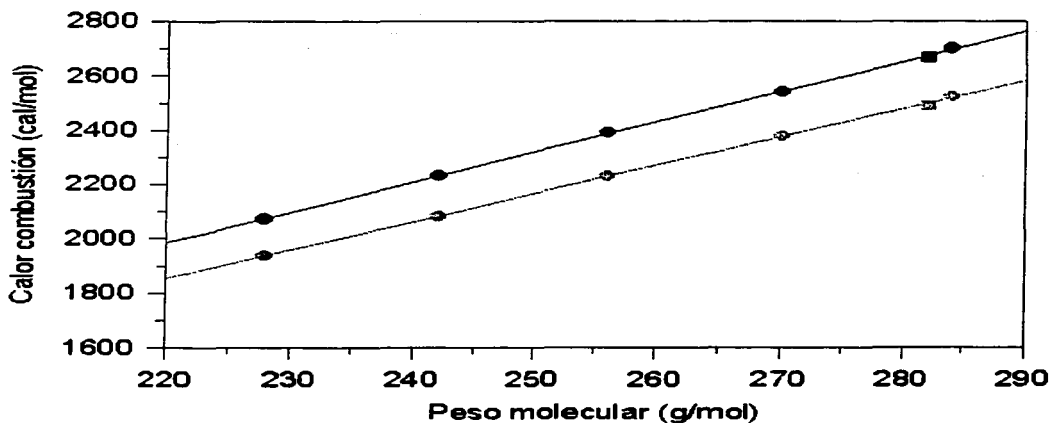


Figura 4. Correlación entre el peso molecular de los ácidos 14:0, 15:0, 16:0, 17:0, 18:0 y Cis 9-18:1, el calor de combustión en fase líquida calculado por el método de Cardozo (1986, gris) y el calor de combustión medido experimentalmente en fase líquida (NIST 1999, negro). El cuadrado indica el ácido graso Cis 9-18:1.

Norte analizadas por Borobia *et al.* (1995) como grupo externo. Se obtuvieron 3248 árboles igualmente parsimoniosos con los cuales se calculó un árbol consenso.

La composición de ácidos grasos también se comparó entre distintas clases de sexo y estado reproductivo en distintos años mediante un análisis por el método WPGMA. La composición de ácidos grasos promedio de cada clase de sexo y estado reproductivo se comparó como sigue:

$$D_{ij} = \sqrt{\frac{\sum_{x=1}^k \left(\frac{p_{ix} - p_{jx}}{p_{ix} + p_{jx}} \right)^2}{k}}$$

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

Donde D_{ij} es la distancia entre las clases i y j , p_{ix} y p_{jx} son el contenido molar promedio del ácido graso x en las clases i y j respectivamente y k es el número total de ácidos grasos presentes en todas las muestras. Cuando el contenido de un cierto ácido graso es cero en ambas clases, el término de diferencia para la sumatoria se definió como cero. El cociente $(p_{ix}-p_{jx})/(p_{ix}+p_{jx})$

normaliza la variación en el contenido de ácidos grasos con respecto al contenido absoluto. Cuando la diferencia en el contenido de un ácido graso es fija, esto es, que un ácido graso está presente en una clase pero no en otra, el cociente $(p_{ix}-p_{jx})/(p_{ix}+p_{jx})$ es igual a uno. La normalización con respecto a k por tanto hace que D_{ij} varíe entre cero y uno siendo éste último valor indicativo de diferencias fijas en la composición de ácidos grasos.

Se examinó la diversidad de ácidos grasos en las clases de sexo y estado reproductivo de cada año mediante el índice de Shannon. Esta diversidad se comparó con la riqueza de ácidos grasos (k) con la cual se calculó la diversidad máxima posible. La diversidad de Shannon se calculó como:

$$S = -\sum_{x=1}^k p_x \log_2(p_x)$$

La diversidad de Shannon máxima posible (S_{max}), dada k , se calculó como la diversidad con una distribución homogénea de los k ácidos grasos, esto es:

$$S_{max} = -\log_2(1/k)$$

La homogeneidad en la composición de ácidos grasos se define entonces como S/S_{max} . Con la suposición de que la diversidad de ácidos grasos deriva linealmente de la diversidad de presas, se calculó entonces un índice de preferencia por presas particulares (Prf) como:

$$Prf = 1 - (S/S_{max})$$

Se emplearon los programas EXCEL 97 para cálculos y estadística básicos así como para organizar bases de datos, MVSP Plus 2.1i (Kovach 1993) para el análisis de cúmulos, PAUP 4.0b6 y MacClade 3.04 para el análisis de parsimonia, SIGMAPLOT 1.02 (Jandel) para graficar, hacer análisis de regresión y pruebas de t así como EUCLIJAN y SHANJAN (desarrollados *ex profeso* por Luis Medrano González) para los análisis de distancias entre clases y de diversidad de ácidos grasos respectivamente.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

RESULTADOS

Contenido calórico y composición de ácidos grasos globales de la dermis

Con la finalidad de analizar muestras de dermis de ballenas jorobadas almacenadas en alcohol, se hizo un análisis preliminar del contenido calórico total en muestras de dermis de cerdo almacenadas en seco y etanol comparándolas con las de dermis de ballenas jorobadas del presente trabajo. Las muestras de dermis de cerdo ($n= 5$) conservadas en seco contuvieron un promedio de 8767 cal/g de peso seco \pm 1239 DE y las muestras almacenadas en alcohol ($n= 5$) tuvieron un promedio de 9811 cal/g de peso seco \pm 404 DE. El contenido calórico de la dermis de cerdo almacenada en seco no difiere mucho del promedio global de las muestras de ballenas jorobadas de 1998 (8621 ± 833 cal/g de peso seco) y es un poco mayor a las muestras de ballenas de 1999 (7669.52 ± 571.69 cal/g de peso seco). La mayor variación en las muestras de cerdo conservadas en seco se debe a una muestra, que tiene un contenido calórico menor que el promedio y que el resto de las muestras (6614 cal/g). En las muestras de dermis de ballenas la mayor variabilidad se observa en las muestras de 1998 con algunos datos extremos por abajo y arriba de la media. En las muestras de 1999 la variabilidad es menor que en las muestras de 1998 aunque también se observan algunos datos extremos por abajo y arriba de la media (Cuadro 3, Figura 5).

Se hizo una prueba de t de Student para muestras independientes para el contenido calórico total entre la dermis de cerdos almacenadas en seco y etanol al 70% y la dermis de ballenas jorobadas para ambos inviernos. Entre las muestras de dermis de cerdos almacenadas en seco y en etanol al 70% no se encontraron diferencias significativas en su contenido calórico. Se encontraron diferencias significativas entre las muestras de dermis de cerdo almacenadas en etanol y las de ballenas jorobadas de ambos inviernos 1998/99. Este resultado puede estar afectado por una de las muestras de dermis de cerdo cuyo contenido calórico es mayor en aproximadamente 1000 calorías con respecto al promedio. Entre las muestras de dermis de cerdos conservadas en seco y en el total de muestras de cerdos comparadas a las muestras de ballenas del invierno de 1998 no hubo diferencias significativas pero estas muestras de dermis de cerdo si fueron estadísticamente distintas a las muestras de dermis de ballenas del invierno de 1999. Entre años, sí hubo diferencias significativas del contenido calórico en la dermis de ballenas jorobadas (Cuadro 3).

Para el invierno de 1998 se observa que, en promedio, las hembras con cría tienen un contenido calórico total ligeramente menor que los machos pero mayor que al de crías y hembras.

SEBIS CON
FALLA DE ORIGEN

Las hembras con cría y crías tienen la menor variación, seguidas de machos y hembras. Esto es indicativo de que en las hembras con cría las reservas de energía son más abundantes que en otros animales (Cuadro 4, Figura 6). Se hizo una prueba de *t* de Student para el contenido calórico total de la dermis de ballenas entre agrupaciones de 1998/99 y entre inviernos (Cuadros 4 y 5). No se encontraron diferencias significativas entre las crías de 1998 y 1999. Esto sugiere que, a pesar de que las hembras parturientas del invierno de 1999 acumularon menos reservas de energía durante el periodo de alimentación en que se presentó el fenómeno de El Niño, éstas reservas pudieron ser suficientes para amamantar a sus crías. Para estas hembras proporcionar un contenido energético a sus crías poco afectado por condiciones de baja disponibilidad de presas también puede implicar el uso de otras fuentes de reservas de grasa como los son de músculos, huesos y vísceras (Lockyer *et al.* 1985). Se encontraron diferencias significativas entre hembras con cría, entre hembras no se encontraron diferencias significativas y entre machos sí hubo diferencias significativas. Entre inviernos sí hubo diferencias significativas (Cuadros 4 y 5).

En las muestras de 1999 las crías tuvieron el mayor promedio de contenido calórico total, seguidas por machos, hembras con cría y hembras no parturientas. El menor promedio observado, en particular en las hembras no parturientas así como su menor variación, puede indicar que en éstas las reservas de energía fueron considerablemente más afectadas en este año y con una mínima modificación durante su estancia invernal. En las hembras con cría en 1999 el promedio del contenido calórico total disminuyó considerablemente con relación a las hembras con cría de 1998, pero este es mayor que el de hembras no parturientas de 1999. Esto concuerda con las observaciones de Lockyer (1986) en las que los costos energéticos de la lactancia son más elevados que los costos de preñez, por lo cual las reservas de grasa acumuladas son mayores durante este periodo. En ambos inviernos, el promedio del contenido calórico para los machos es ligeramente mayor que en las hembras con cría y que en hembras no parturientas. Ello puede indicar que a pesar de que en los machos las demandas energéticas de la reproducción no son tan elevadas, son las que menos se afectan bajo condiciones de baja disponibilidad de presas y/o modifican durante su estancia invernal. Esta variación en los machos podría obedecer más a los diferentes tiempos de arribo a la zona de reproducción y/o a reemplazos de machos entre zonas de reproducción así como a una mayor variación en la dieta. En las crías, el mayor promedio del contenido calórico resulta de tener un balance energético positivo así como una tasa metabólica relativa superior (Cuadro 4, Figura 6).

En el diagrama de cajas de la figura 7 se observa que el contenido calórico promedio de los ácidos grasos por peso húmedo, en el invierno de 1998, es mayor para las hembras con cría lo

LIBRO CON
FALLA DE ORIGEN

cual indica que éstas almacenan más energía que las demás clases de sexo y estado reproductivo. Las crías tienen en promedio el contenido calórico de ácidos grasos menor que hembras con cría y machos pero ligeramente mayor que las hembras no parturientas debido a que durante su estancia invernal la única fuente de alimento es la proporcionada por la madre a través de la leche. La mayor variación se observa en hembras no parturientas y machos sugiriendo que el contenido calórico de ácidos grasos se modifica más en estas clases durante su estancia invernal. En las muestras de 1999 se observa nuevamente que las hembras con cría tienen en promedio el mayor contenido calórico de ácidos grasos pero seguidas por crías, hembras no parturientas y machos. La prueba de t de Student del contenido calórico de ácidos grasos entre las agrupaciones de 1998/99 indica diferencias significativas entre las crías de 1998 y 1999 (Cuadro 6). Entre machos, hembras con cría y hembras de 1998/99 también hubo diferencias significativas. Entre inviernos también hubo diferencias significativas.

Se comparó la composición de ácidos grasos y su contenido calórico (peso húmedo de tejido) con los datos de nueve muestras de ballenas jorobadas del Atlántico Norte analizadas por Borobia *et al.* (1995). A reserva de que se necesita validar esta comparación contrastando las técnicas de laboratorio, se puede decir lo siguiente. En el diagrama de cajas de la figura 8 se observa que, en promedio, las muestras del Atlántico Norte tienen un contenido calórico de ácidos grasos mayor que el de las ballenas jorobadas de la Isla Socorro en ambos años de muestreo. Además, las muestras atlánticas son las que tienen la menor variación probablemente como resultado de provenir de una sola zona de alimentación y/o de ser de ballenas adultas. La composición de ácidos grasos es más diversa en el Atlántico Norte (Figura 21) sugiriendo que la diversidad de presas es mayor.

En las muestras de 1998 se observa la mayor variación en contenido calórico de ácidos grasos y con algunos datos alejados del promedio. Esta mayor variación con respecto a las muestras de 1999 y del Atlántico Norte parece obedecer más a diferencias entre regiones y años que a un efecto de diferencias entre clases reproductivas (Figura 8). Por ejemplo, las muestras de 1999 tienen en promedio el menor contenido calórico de ácidos grasos y la menor variación pero en las muestras del Atlántico Norte, donde no se analizan categorías, también se observa una variabilidad mínima pero con un contenido calórico de ácidos grasos mayor. La prueba de t para muestras independientes indica diferencias significativas entre el contenido calórico de ácidos grasos de la dermis de ballenas jorobadas de los inviernos 1998/99 en la Isla Socorro y las del verano en el Atlántico Norte. Entre los inviernos de 1998 y 1999 también hubo diferencias significativas (Cuadro 7).

En la figura 9 se observa que el contenido de ácidos grasos por peso húmedo (mmol/mg) es en promedio mayor para las hembras con cría de 1998 seguidas de machos, crías y hembras no parturientas, siendo los machos con la mayor variación. En las muestras de 1999 las hembras con cría, al igual que en 1998, tienen el mayor promedio de contenido de ácidos grasos seguidas por crías, hembras y machos. Asimismo, los machos son los que presentan la mayor variación seguidos por las crías y hembras con cría. En las hembras esta variable presenta una mínima variación comparada con las demás clases. La prueba de *t* indica que hay diferencias significativas entre inviernos y clases de sexo y estado reproductivo (Cuadro 8).

El promedio del porcentaje de insaturación es en general muy similar entre las clases reproductivas dentro de un mismo invierno (Cuadro 4, Figura 10). Sin embargo, sí se observan diferencias significativas entre inviernos. Entre crías y hembras no parturientas de 1998/99 no se observan diferencias significativas. Entre hembras con cría 1998/99 la diferencia es moderadamente significativa pero entre machos sí es significativa. Los machos y las hembras con cría de 1998 tienen en promedio el mayor porcentaje de insaturación, lo cual puede indicar que estos se alimentan de especies diferentes con mayor contenido de ácidos grasos insaturados y/o a diferencias metabólicas aunadas al sexo. En las hembras con cría y crías el promedio del porcentaje de insaturación dentro de cada invierno es muy similar. Las hembras de 1999 parecen ser la clase con el menor contenido de ácidos grasos polinsaturados (Cuadro 4, Cuadro 9 y Figura 10).

El peso molecular promedio tiene la mayor variación en las crías y machos de 1998 y en las hembras con cría de 1999. Sin embargo, esta variable no presenta diferencias significativas entre clases 1998/99 y/o entre inviernos (Figura 11, Cuadro 10).

En el índice de diversidad Shannon no se observan diferencias significativas entre clases reproductivas 1998/99. Entre inviernos la diferencia es apenas significativa (Figura 12, Cuadro 11). En esta figura llama la atención que el índice de diversidad de las muestras de 1999 sea mayor al de las muestras de 1998 lo cual sugiere fuertemente diferencias en la alimentación entre inviernos.

En la figura 13 se observa que la fracción calórica de los ácidos grasos tiene una relación directa con el contenido de ellos. En las muestras del invierno de 1998 el contenido de ácidos grasos es elevado y estos compuestos representan la mayor parte del contenido calórico total. En las muestras de 1999 se observa la misma correlación pero en un intervalo de bajo contenido de ácidos grasos y por tanto, con una pequeña fracción calórica de estos compuestos. Los intervalos de variación de contenido y fracción calórica de ácidos grasos no se sobrelapan en ambos años

sugiriendo un fuerte efecto ambiental entre ambos años. Las variaciones de contenido de ácidos grasos en ambos años son similares en el sentido de que comprenden aproximadamente un orden de magnitud.

Cuadro 3. Prueba de *t* de Student para el contenido calórico total por gramo de peso seco entre la dermis de cerdos y de ballenas jorobadas en los inviernos de 1998/99.

	GL	T	P
Entre CS y CE	7	-1.3707	0.2128
Entre CS y BJ IS1998	42	0.2754	0.7843
Entre CE y BJ IS1998	41	2.3268	0.0250
Entre CS y BJ IS1999	32	3.1867	0.0032
Entre CE y BJ IS1999	31	6.6393	< 0.001
Entre CS + CE y 1998	46	1.5668	0.1240
Entre CS + CE y 1999	36	5.5302	< 0.001
Entre inviernos 1998/99	66	5.2881	< 0.001

*CS: Dermis de cerdo almacenada en seco, CE: dermis de cerdo almacenada en etanol 70%, BJ: Ballena jorobada, IS: Isla Socorro.

TRABAJO CON
FALLA DE ORIGEN

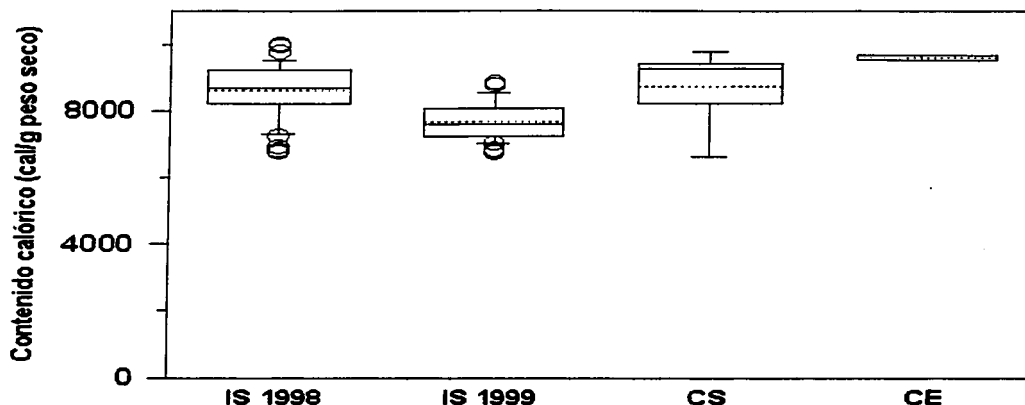


Figura 5. Contenido calórico total en la dermis de cerdo y de ballenas jorobadas en la Isla Socorro. IS 1998: Isla Socorro 1998, IS 1999: Isla Socorro 1999, CS: Dermis de cerdo conservada en seco y CE: Dermis de cerdo conservada en etanol 70%. El promedio se indica con la línea punteada.

Cuadro 4. Contenido de ácidos grasos (cont AG), fracción de enlaces dobles (Insat), tamaño promedio (PM), contenido calórico de ácidos grasos por peso húmedo (cal AG) y contenido calórico total por peso seco (cal total) e índice de diversidad Shannon (S) en dermis de ballenas jorobadas de la Isla Socorro. Se indica la desviación estándar (DE).

Año/Cat	N	cont AG ± DE (%)		Insat ± DE (%)		PM (g/mol) ± DE (%)		cal AG ± DE (cal/g)		cal total ± DE (cal/g)		S
1998												
Cr	5 (8)	33.283	10.371	4.3815	0.2183	264.70	6.3529	2945.1	932.45	8362.5	826.32	2.41
Ma	11 (19)	41.077	24.513	4.6502	0.3084	269.176	5.7964	3582.1	2155.8	8841.8	757.29	2.45
H	3 (4)	29.434	19.817	4.3760	0.3441	264.929	1.9661	2573.9	1734.0	7739.5	1075.9	2.49
Hc	3 (8)	46.549	16.923	4.6661	0.1350	266.80	0.4883	4075.9	1484.5	8794.6	652.90	2.42
Global	22 (39)	38.464	20.056	4.5540	0.2926	267.26	5.3260	3367.2	1761.6	8620.8	833.02	2.47
1999												
Cr	7	2.3666	1.0372	4.1099	0.3212	264.92	2.7539	205.88	90.375	7987.5	517.4	2.50
Ma	10	1.3866	0.7124	4.0746	0.2837	265.46	1.2333	121.18	62.155	7713.2	571.2	2.65
H	5	1.4592	0.1478	3.9209	0.4426	263.34	2.7266	127.34	12.810	7186.6	341.1	2.80
Hc	7	2.6804	0.5699	4.1838	0.3373	270.03	7.6515	232.26	51.930	7557.4	547.7	2.72
Global	29	1.9480	0.8942	4.0830	0.3283	266.07	4.6304	169.50	77.848	7669.5	571.7	2.78

* Los números entre paréntesis indican las muestras de dermis analizadas por calorimetría.

**Cr: Cría, Ma: Macho, H: Hembra y Hc: Hembra con cría.

Cuadro 5. Prueba de *t* de Student para el contenido calórico total por gramo de peso seco de tejido de la dermis de ballenas jorobadas entre las agrupaciones de 1998/99.

	GL	T	P
Entre crías 1998/99	13	0.8231	0.4251
Entre hembras con cría 1998/99	13	3.0917	< 0.0086
Entre hembras 1998/99	7	0.8037	0.4481
Entre machos 1998/99	27	5.0625	< 0.001
Entre años	66	5.2882	< 0.001

Cuadro 6. Prueba de *t* de Student para el contenido calórico de ácidos grasos por peso húmedo de tejido de la dermis de ballenas jorobadas entre las agrupaciones de 1998/99.

	GL	T	P
Entre crías 1998/99	10	-7.8774	< 0.001
Entre hembras con cría 1998/99	8	-7.4905	< 0.001
Entre hembras 1998/99	6	3.3462	0.0155
Entre machos 1998/99	19	5.0626	< 0.001
Entre años	49	9.7944	< 0.001



 INSTITUTO DE RECURSOS ACUÁTICOS DE CUBA

 FALTA DE ORIGEN

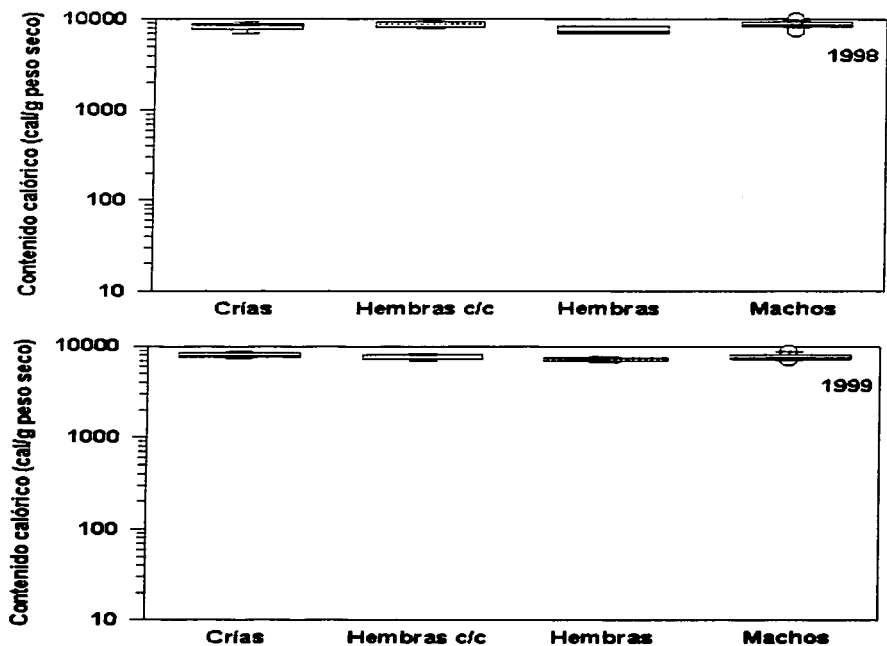


Figura 6. Diagramas de cajas del contenido calórico total por peso seco de la dermis de ballenas jorobadas de la Isla Socorro durante 1998 y 1999 en distintas clases de sexo/estado reproductivo. El promedio se indica con la línea punteada.

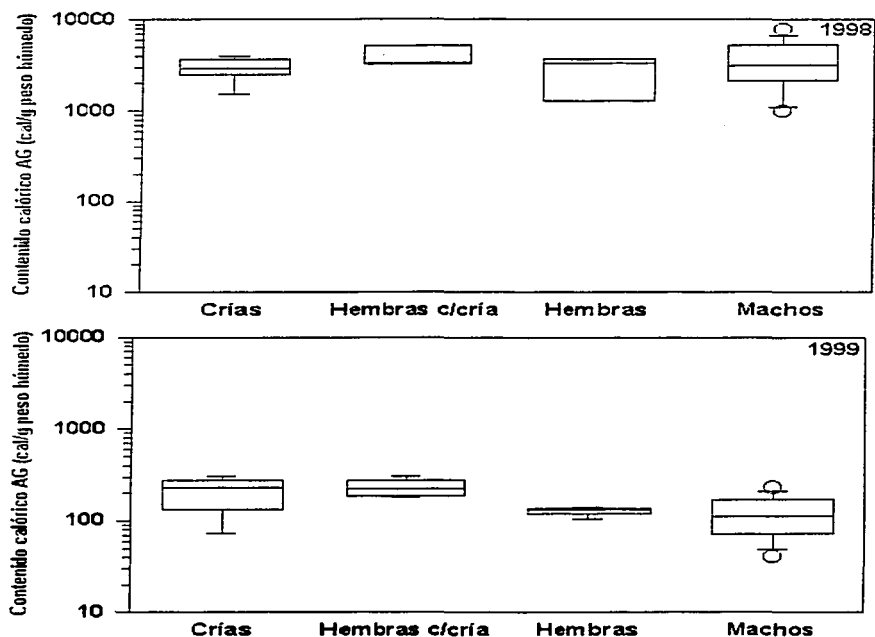


Figura 7. Diagramas de cajas del contenido calórico de ácidos grasos por peso húmedo en la dermis de ballenas jorobadas de la Isla Socorro durante 1998 y 1999 en distintas clases de sexo/estado reproductivo. El promedio se indica con la línea punteada.

Cuadro 7. Prueba de *t* de Student para el contenido calórico de ácidos grasos por peso húmedo de tejido de la dermis de ballenas jorobadas del Atlántico Norte (AN) durante el verano de 1991 (Borobia *et al.* 1995) y de la Isla Socorro en los inviernos de 1998/99.

	GL	T	P
Entre inviernos 1998/99	49	9.7944	< 0.001
Entre invierno 1998 y verano AN	30	9.6062	< 0.001
Entre invierno 1999 y verano AN	37	343.7596	< 0.001

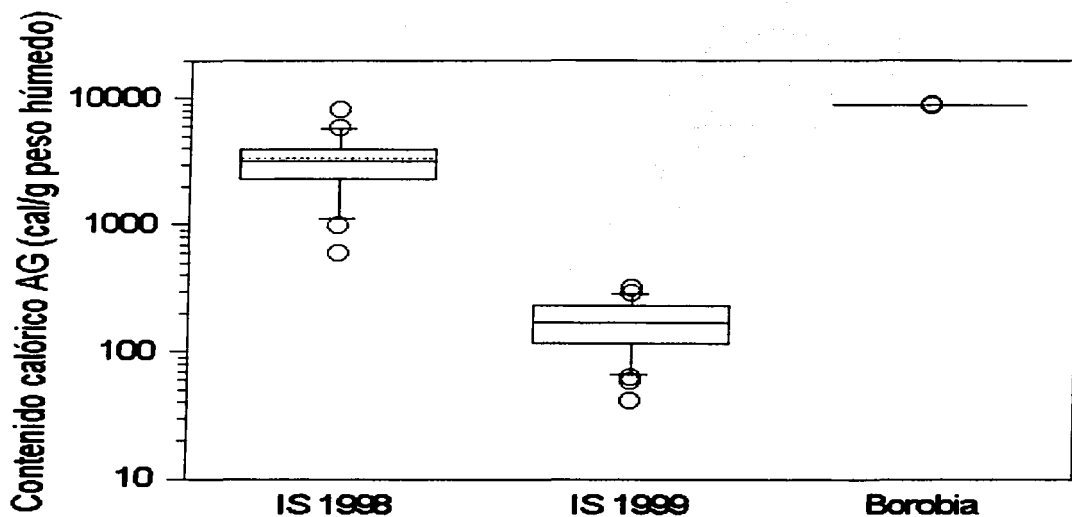


Figura 8. Diagramas de cajas del contenido calórico de ácidos grasos por peso húmedo en las muestras de dermis de ballenas jorobadas analizadas por Borobia *et al.* (1995) durante el verano de 1991 en el Atlántico Norte y en la Isla Socorro (IS) durante 1998 y 1999. El promedio se indica con la línea punteada.

Cuadro 8. Prueba de *t* de Student para el contenido de ácidos grasos por peso húmedo de tejido (mmol/mg) de la dermis de ballenas jorobadas de la Isla Socorro 1998/99.

	GL	T	P
Entre crías 1998/99	10	7.8181	< 0.001
Entre hembras con cría 1998/99	8	7.5368	< 0.001
Entre hembras 1998/99	6	3.3603	0.0152
Entre machos 1998/99	19	5.0522	< 0.001
Entre años	49	9.7927	< 0.001

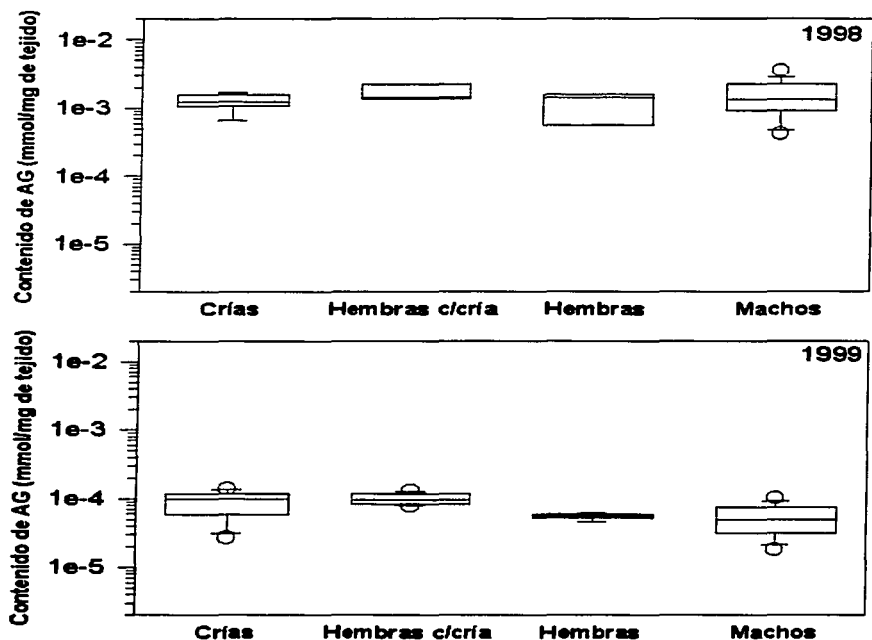


Figura 9. Diagramas de cajas del contenido de ácidos grasos por peso húmedo en la dermis de las ballenas jorobadas de la Isla Socorro durante 1998 y 1999 en distintas clases de sexo/estado reproductivo. El promedio se indica con la línea punteada.

Cuadro 9. Prueba de *t* de Student para el porcentaje de insaturación de los ácidos grasos de la dermis de ballenas jorobadas de la Isla Socorro 1998/99.

	GL	T	P
Entre crías 1998/99	10	1.6301	0.1342
Entre hembras con cría 1998/99	8	2.3315	0.0481
Entre hembras 1998/99	6	1.5101	0.1819
Entre machos 1998/99	19	4.4378	< 0.001
Entre años	49	5.3133	< 0.001

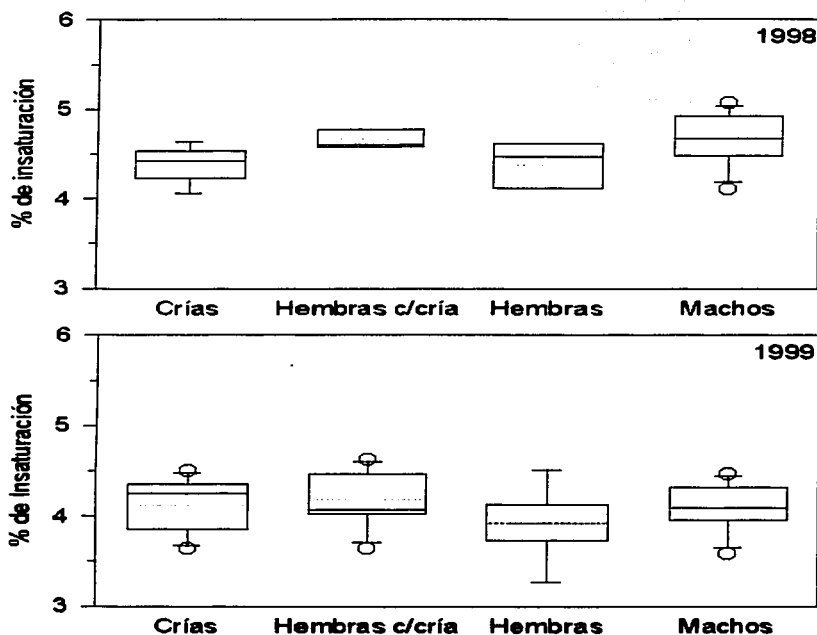


Figura 10. Diagramas de cajas del porcentaje de insaturación de los ácidos grasos en la dermis de las ballenas jorobadas de la Isla Socorro durante 1998 y 1999 en distintas clases de sexo/estado reproductivo. El promedio se indica con la línea punteada.

Cuadro 10. Prueba de *t* de Student para el peso molecular promedio de los ácidos grasos de la dermis de ballenas jorobadas de la Isla Socorro 1998/99.

	GL	T	P
Entre crías 1998/99	10	-0.0828	0.9356
Entre hembras con cría 1998/99	8	0.7071	0.4996
Entre hembras 1998/99	6	0.8733	0.4160
Entre machos 1998/99	19	1.9824	0.0620
Entre años	49	0.8506	0.3991

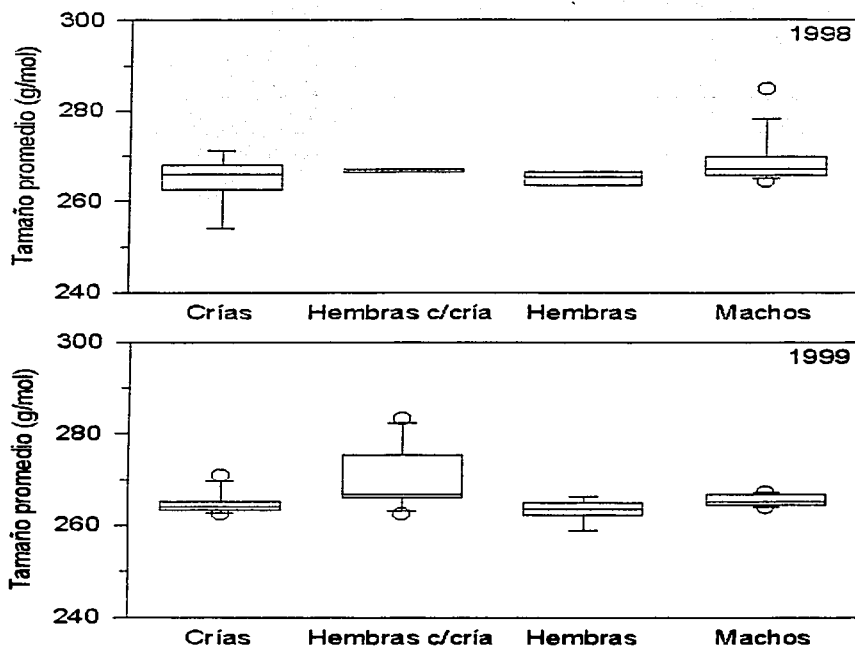


Figura 11. Diagramas de cajas del peso molecular promedio de los ácidos grasos en la dermis de las ballenas jorobadas de la Isla Socorro durante 1998 y 1999 en distintas clases de sexo/estado reproductivo. El promedio se indica con la línea punteada.

Cuadro 11. Prueba de t de Student para la diversidad (Shannon) de los ácidos grasos de la dermis de ballenas jorobadas de la Isla Socorro 1998/99.

	GL	T	P
Entre crías 1998/99	10	0.7433	0.4744
Entre hembras con cría 1998/99	8	0.8752	0.4070
Entre hembras	6	0.9737	0.3678
Entre machos 1998/99	19	1.5255	0.1436
Entre años	49	2.0339	0.0474

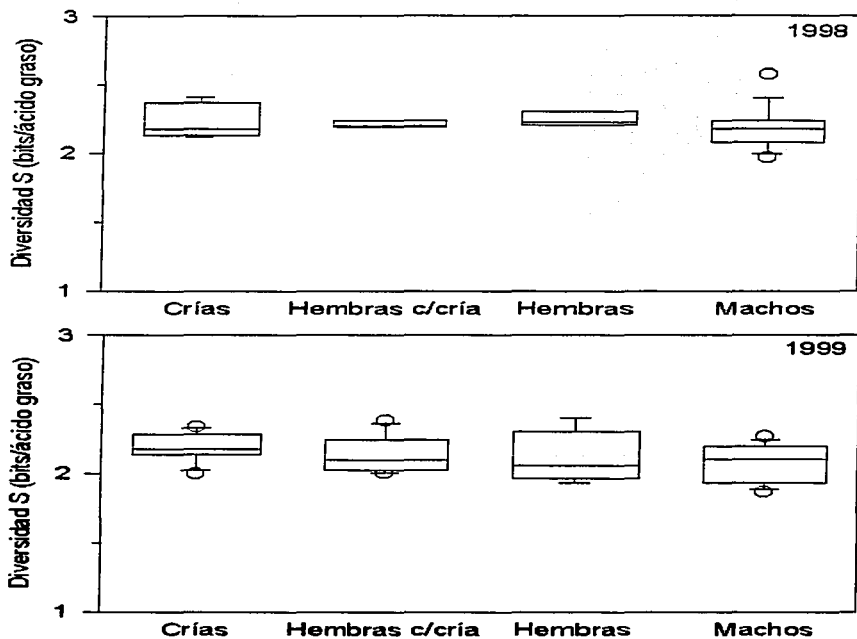


Figura 12. Diagramas de cajas de la diversidad (Shannon) de los ácidos grasos en la dermis de las ballenas jorobadas de la Isla Socorro durante 1998 y 1999 en distintas clases de sexo/estado reproductivo. El promedio se indica con la línea punteada.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

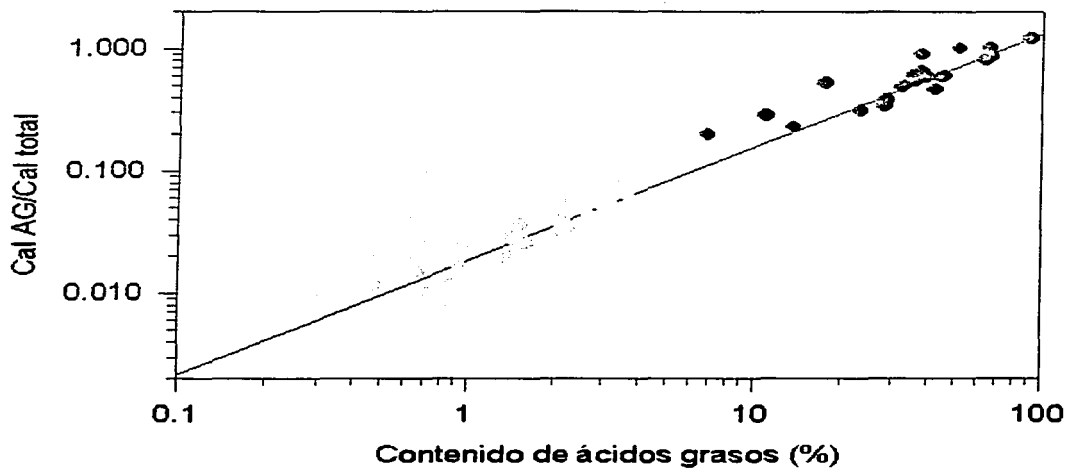


Figura 13. Contenido calórico por peso seco con respecto al contenido de ácidos grasos (%) durante los inviernos de 1998 (negro) y 1999 (gris) en la Isla Socorro. Se indica la línea de regresión común para ambos años.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Contenido calórico en dermis de hembras lactantes y sus crías

En la figura 14 se observa que el contenido calórico total entre las hembras y sus crías en el invierno de 1998 tiene una correlación inversa, es decir, mientras el contenido calórico de las hembras decrece el de sus crías incrementa ($\beta_0 = 17340.08$, $\beta_1 = -1.042$, $R^2 = 0.578$). El contenido calórico de las hembras y sus crías en el invierno de 1999 no muestra correlación alguna ($\beta_0 = 7712.72$, $\beta_1 = 0.045$, $R^2 = 0.003$). La correlación parcial para las muestras de 1998 y la falta de relación aparente en las muestras de 1999 pueden resultar de que el nivel de ácidos grasos en la parte superior de la dermis no refleja por completo el estado de las reservas de energía y que la transferencia de ácidos grasos a los crías durante la lactancia no es por completo eficiente. La falta de asociación entre madres y crías fue mayor en 1999 como resultado de la menor acumulación de grasas en la dermis externa durante el evento de El Niño 1998.

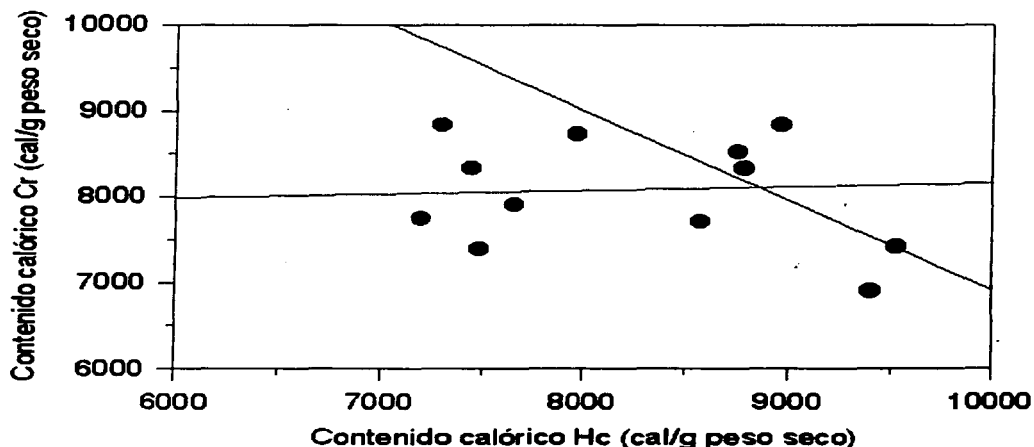


Figura 14. Contenido calórico total de hembras lactantes y sus crías. Círculos: negros (1998) y grises (1999). Se indican las líneas de regresión.

Perfiles temporales de contenido calórico y de ácidos grasos en la dermis

Se analizó el contenido calórico total por peso seco en 39 muestras de dermis de ballenas jorobadas del invierno de 1998 y de 22 muestras del invierno de 1999. En el perfil de tiempo del contenido calórico total por peso seco del invierno de 1998 se observa que las crías tienen un contenido calórico variable, aunque en promedio en incremento conforme transcurre este (Figura 15). En las hembras con cría se observa que hay dos fases de disminución del contenido calórico que pueden derivar del reemplazamiento de hembras de distintos lugares, con distintos tiempos de migración y/o con distintos tiempos de parto. En el caso de los machos no se observa ningún patrón fácilmente interpretable. Si esto se debe al distinto origen en zonas de alimentación, la identificación de haplotipos mitocondriales será útil en la partición de estos datos. En las hembras tampoco hay una tendencia clara. En el perfil temporal del contenido calórico total de las muestras de 1999, las crías muestran una ligera tendencia de incremento en su contenido durante el invierno. En las hembras con cría se observa una tendencia a disminuir su contenido calórico al igual que en las hembras no parturientas pero en los machos no se observa ninguna tendencia. En general se observa mayor variación en los perfiles temporales de contenidos calóricos de las muestras de 1998.

En los perfiles de tiempo del contenido calórico de los ácidos grasos se observa que en las crías de 1998 esta variable tiende a incrementar conforme transcurre el invierno aunque se observan dos datos hacia finales del invierno que son menores con relación a las otras crías. Esto probablemente se debe a diferentes tiempos de parto ya que éstas crías no se habían observado sino hacia finales de la última semana de marzo y primera semana de abril (Figura 16). En las hembras con cría se observa una disminución en el contenido calórico hacia finales del invierno. En las hembras no parturientas se observa cierta tendencia en la disminución del contenido calórico de ácidos grasos. En el caso de los machos no se observa ningún patrón fácilmente interpretable. En el perfil de tiempo de 1999, el contenido calórico de los ácidos grasos de las crías tiende a incrementar conforme transcurre el invierno. En las hembras con cría se observa ligeramente una tendencia de disminución del contenido calórico en el transcurso del invierno. En las hembras no parturientas el contenido calórico no muestra algún cambio notable durante el invierno sino más bien parece mantenerse constante. En los machos, al igual que en el invierno de 1998, no se observa un patrón definido. En la figura 17 no es muy evidente algún incremento o decremento del contenido de ácidos grasos en ambos inviernos pero en las hembras el contenido de ácidos grasos parece disminuir conforme transcurre la temporada lo cual se refleja

en la disminución del contenido calórico de ácidos grasos observada en el perfil temporal de la figura 16. En las crías de 1999 un incremento a lo largo del invierno sí es evidente.

En el perfil de tiempo del porcentaje de insaturación de 1998 no se observa alguna tendencia en la disminución del grado de insaturación para las hembras con cría y las crías (Figura 18). En las hembras no parturientas la insaturación parece disminuir. En los machos tampoco se observa alguna tendencia clara. En 1999 se observa una tendencia general al aumento en la insaturación en todas las clases que puede deberse a la llegada de animales provenientes de zonas donde el alimento contiene más grasas insaturadas o bien a que las grasas saturadas tienden a degradarse primero. La inconsistencia entre años no permite resolver este problema.

En la figura 19 no se observa ningún patrón en el tamaño promedio de los ácidos grasos entre clases reproductivas y entre inviernos. En el perfil temporal del índice de diversidad de Sahnnon tampoco se observa un patrón interpretable entre clases e inviernos pero, si consideramos en conjunto las muestras de 1999 se observa una tendencia en la disminución de la diversidad de ácidos grasos a lo largo del invierno. En las hembras no parturientas de 1998 hay un incremento en la diversidad de ácidos grasos que pueden deberse a diferencias metabólicas y/o diferencias en la alimentación (Figura 20).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

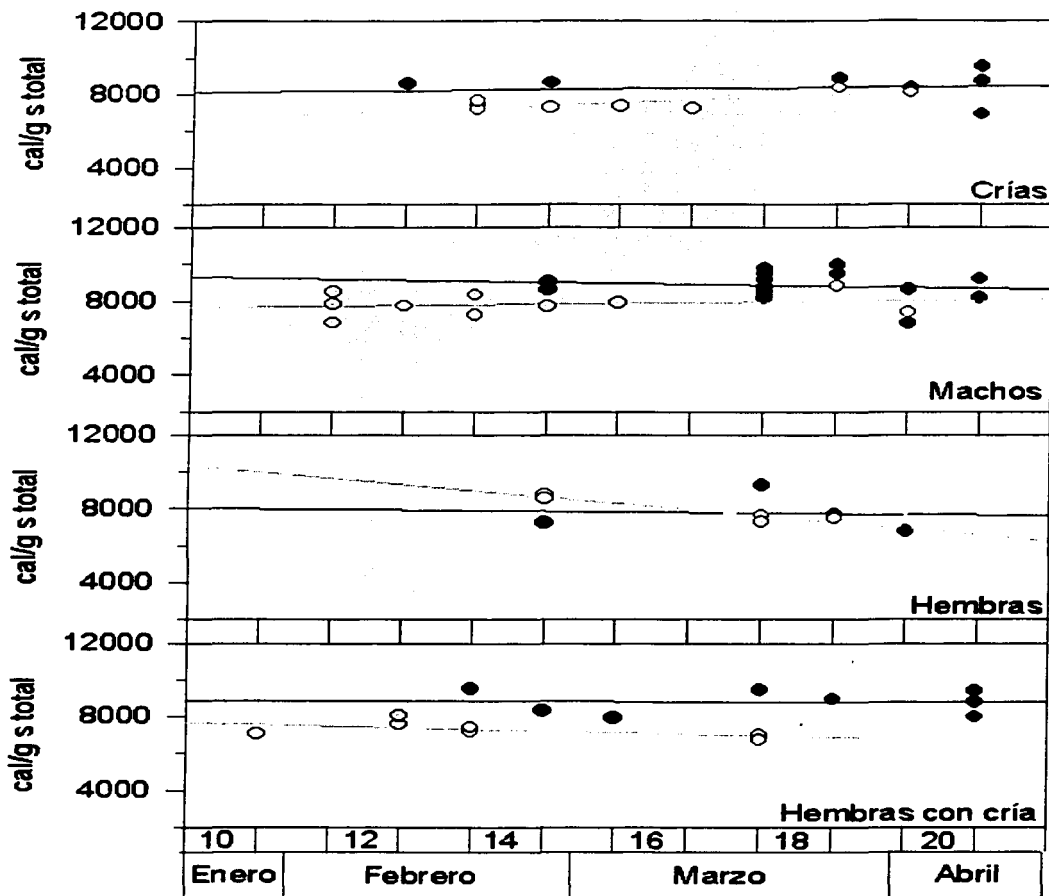


Figura 15. Perfiles temporales del contenido calórico total por gramo de peso seco en muestras de dermis de ballenas jorobadas de la Isla Socorro durante los inviernos de 1998 (círculos negros) y 1999 (círculos grises). Se indican las líneas de regresión simple.

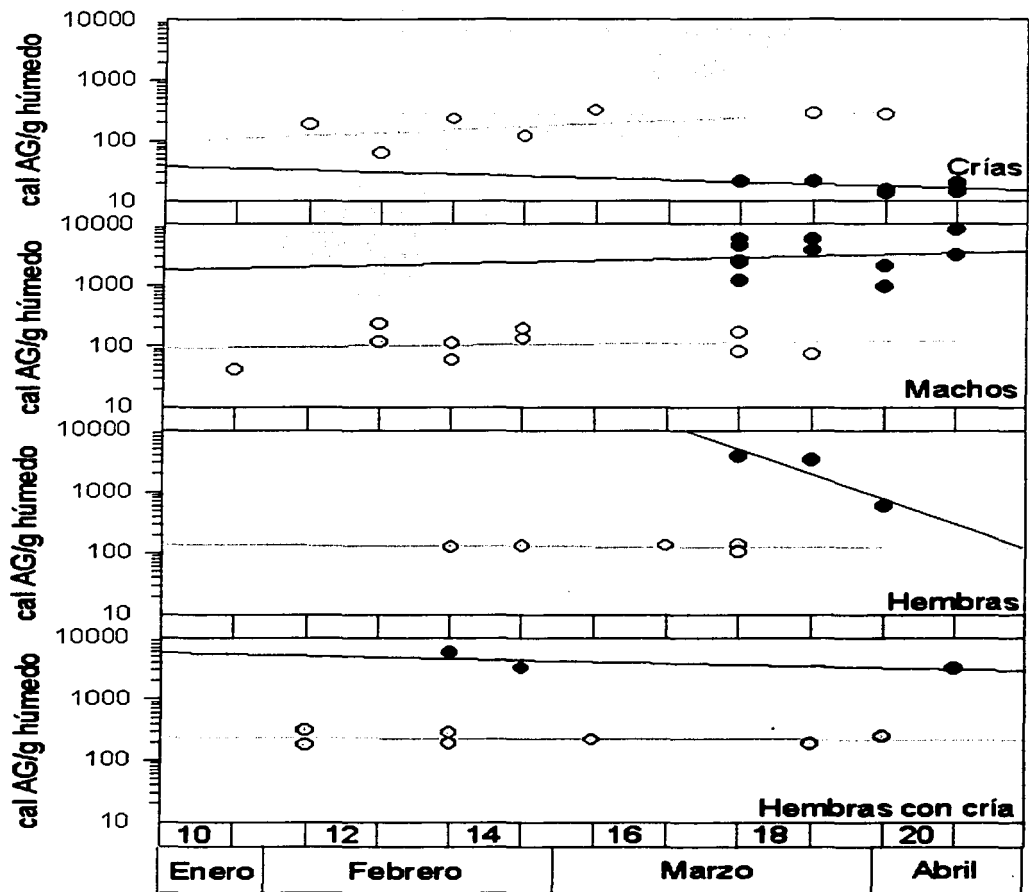


Figura 16. Perfiles temporales del contenido calórico de ácidos grasos por peso húmedo en la dermis de las ballenas jorobadas durante los inviernos de 1998 (círculos negros) y 1999 (círculos grises). Se indican las líneas de regresión simple.

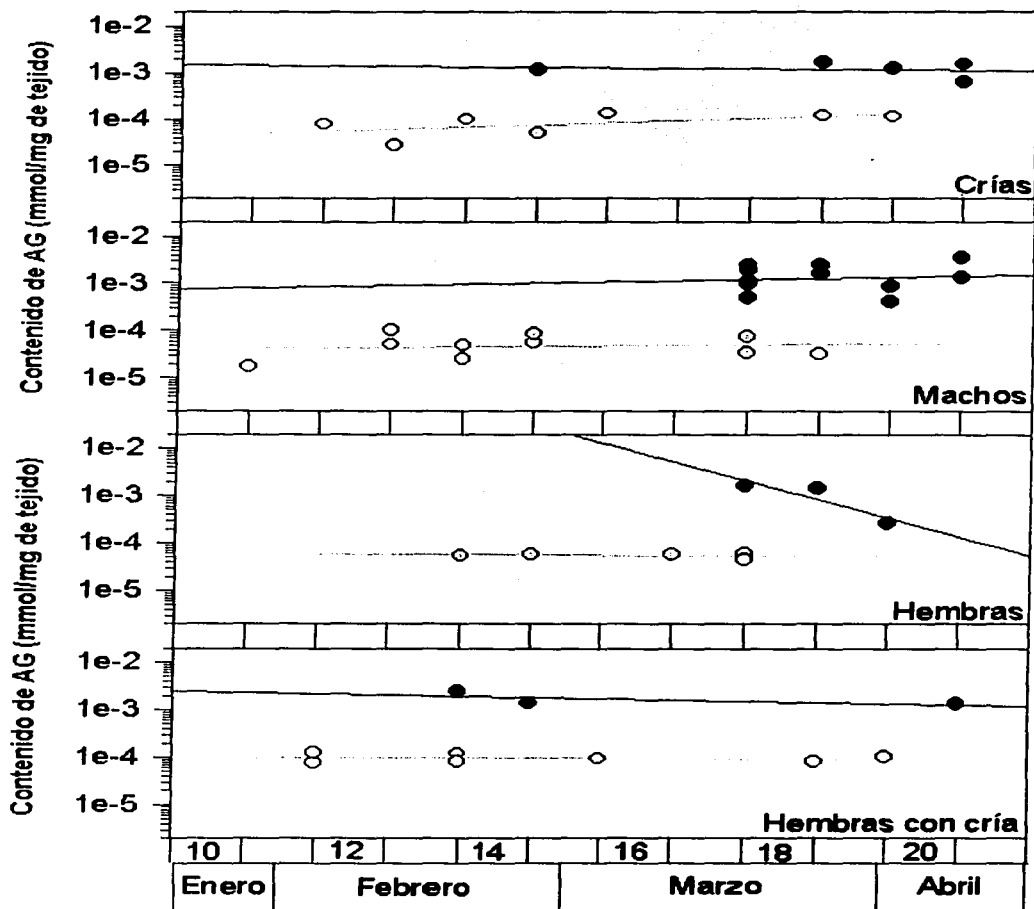


Figura 17. Perfiles temporales del contenido de ácidos grasos en la dermis de las ballenas jorobadas durante los inviernos de 1998 (círculos negros) y 1999 (círculos grises). Se indican las líneas de regresión simple.

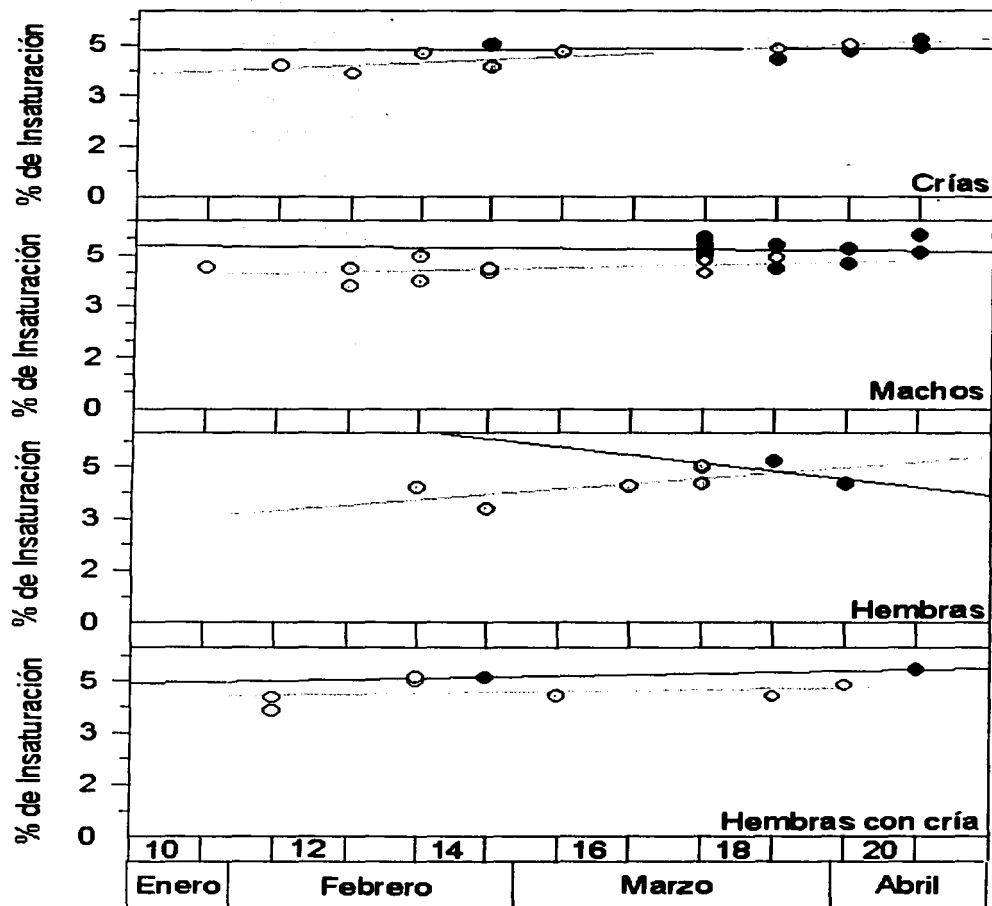


Figura 18. Perfiles temporales del grado de insaturación de los ácidos grasos en la dermis de las ballenas jorobadas durante los inviernos de 1998 (círculos negros) y 1999 (círculos grises). Se indican las líneas de regresión simple.

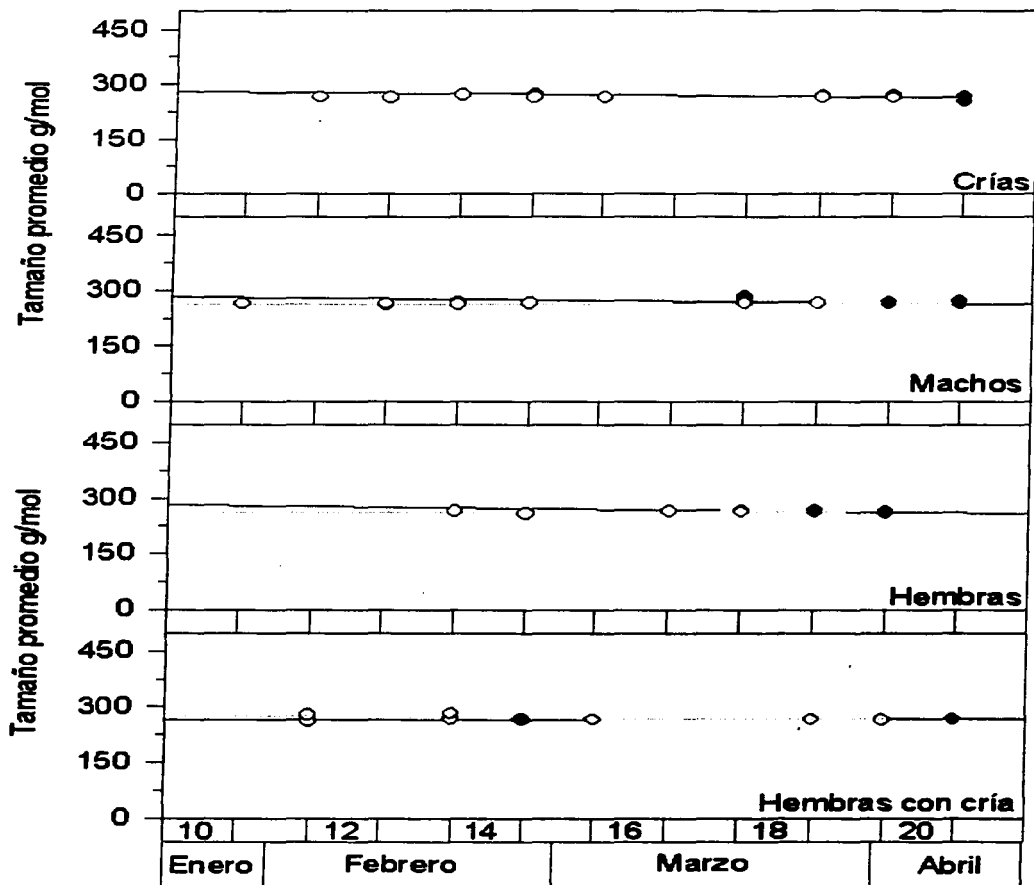


Figura 19. Perfiles temporales del peso molecular promedio de los ácidos grasos en la dermis de las ballenas jorobadas durante los inviernos de 1998 (círculos negros) y 1999 (círculos grises). Se indican las líneas de regresión simple.

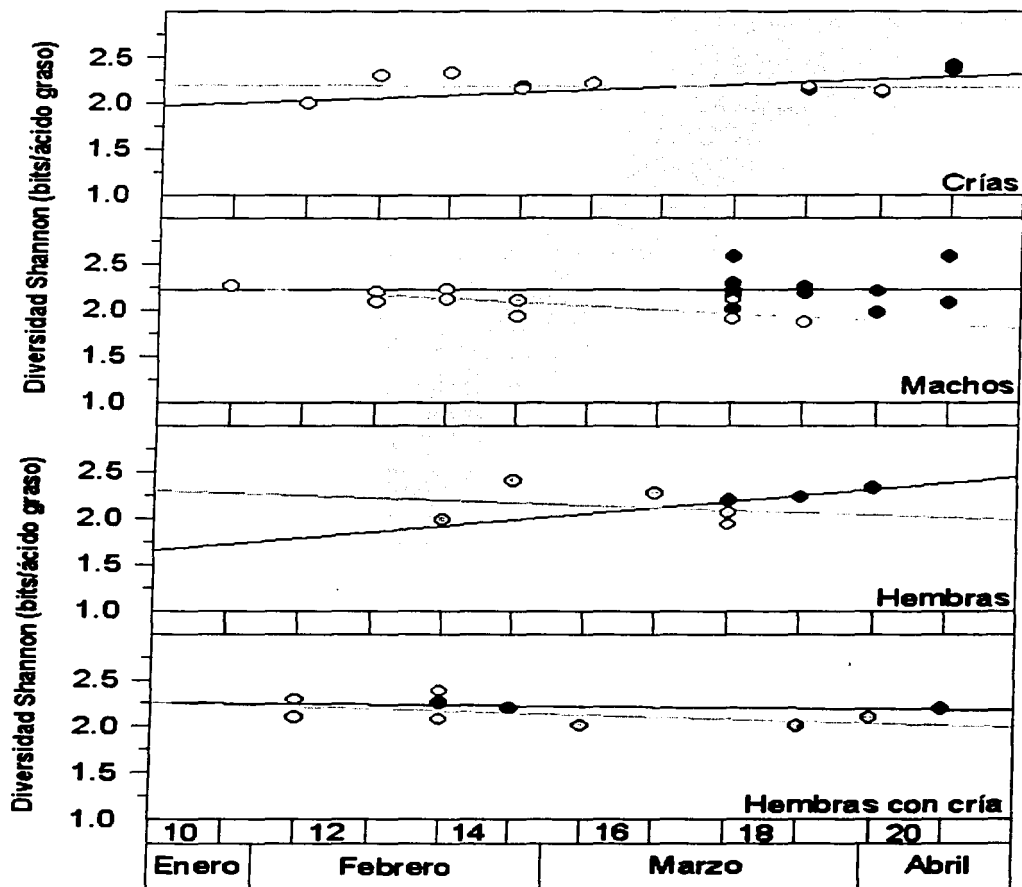


Figura 20. Perfiles temporales de la diversidad de los ácidos grasos en la dermis de las ballenas jorobadas durante los inviernos de 1998 (círculos negros) y 1999 (círculos grises). Se indican las líneas de regresión simple.

Patrones de composición de ácidos grasos de la dermis

Se identificaron 30 ácidos grasos con 10 a 20 átomos de carbono en ambos años de muestreo, de estos 15 fueron comunes. Entre los ácidos grasos comunes están los saturados 14:0, 15:0, 16:0, 18:0. Entre los monoinsaturados están el 7-16:1, 9-16:1 y 11-16:1; el 8-18:1, Cis 9-18:1 y 16-18:1. Entre los polinsaturados están el 9,12-16:2, Cis 9, Cis 12-18:2, 9,12,15-18:3, 11,14,17-20:3 y el saturado con ramificación $(\text{CH}_3)_4$ -16:0. En las 22 muestras de dermis analizadas en el invierno de 1998 se identificaron 25 ácidos grasos observándose en general un porcentaje mayor de monoinsaturados (68.7%) seguidos de saturados (27.5%) polinsaturados (3.2%) y en menor proporción saturados y monoinsaturados ramificados (0.6%). Entre los monoinsaturados, los ácidos 9-16:1 y Cis 9-18:1 fueron los más abundantes con 14.4% y 46%, respectivamente. De los ácidos grasos saturados el 14:0 (5.7%) 16:0 (17.7%) y 18:0 (3.5%) fueron los más abundantes. De los ácidos grasos polinsaturados los más abundantes fueron el Cis 9, Cis 12-18:2 (1.4%) y el 9, 12, 15-18:3 (0.7%). La alta concentración de estos ácidos es similar a otros mysticetos como la ballena de aleta, *Balaenoptera physalus*, (Ackman *et al.* 1965; Lockyer *et al.* 1984; Borobia *et al.* 1995) y la ballena franca, *Eubalaena glacialis*, (Tsuyuki e Itoh 1970).

En las 29 muestras analizadas de 1999 se identificaron 20 ácidos grasos, observándose un decremento en la proporción de cada clase de ácidos grasos pero mostrando la misma tendencia que la observada en 1998, es decir, más ácidos grasos monoinsaturados (65.4%) seguidos de saturados (32.5%), polinsaturados (1.2%) y en menor proporción saturados ramificados (0.8%). Entre los ácidos monoinsaturados el 9-16:1, 11-16:1 y el Cis 9-18:1 fueron los más abundantes con el 10.6%, 6% y 36.6% respectivamente. De los saturados el 14:0 (7.4%) y el 16:0 (21.4%) fueron los más abundantes, y el polinsaturado Cis 9, Cis 12-18:2 (0.8%). En ambos inviernos se observa una gran similitud en la presencia de estos ácidos grasos a excepción del ácido graso 11-16:1 que está ausente en las muestras de 1998. Los ácidos 18:0 y 9, 12, 15-18:3 están en menor proporción y en pocas muestras de 1999 pero son abundantes en las muestras de 1998.

En las muestras de dermis de ballenas jorobadas de la Isla Socorro en 1998 se observa mayor diversidad de ácidos grasos y en mayor concentración que en las muestras de dermis de 1999. Asimismo, se observa que la ausencia de algunos ácidos grasos en las muestras de 1999 y presentes sólo en las muestras de 1998 se corresponde con la presencia de diferentes ácidos grasos en 1999. Esto indica cambios en la alimentación de las ballenas jorobadas que pudieron deberse a los efectos ocasionados por el fenómeno de El Niño en el verano de 1998. La composición de ácidos grasos observada en las muestras de dermis de ballenas jorobadas

analizadas por Borobia *et al.* (1995) en el verano de 1991 en el Golfo de San Lorenzo muestra la presencia de más ácidos grasos (33) en gran parte de las muestras así como de una elevada concentración para varias de ellas. Los ácidos grasos similares en las muestras de Borobia *et al.* (1995) y los del trabajo presente son sólo 10 (13:0, 14:0, 15:0, 16:0, 17:0, 18:0, 16:1 n7, 16:1 n5, 18:1 n9, 18:2 n6). De estos, el 14:0, 16:1 n 7, 16:0, 17:0, Cis, Cis 18:2 n 6, Cis 18:1 n 9 y 18:0 son comparables en concentración con las muestras de 1998. Esto indica que las ballenas jorobadas durante el verano de alimentación anterior a El Niño tuvieron una buena disponibilidad de presas pero con una diversidad menor a la del Golfo de San Lorenzo durante 1991 (Figura 21).

La composición de ácidos grasos de los distintos individuos se comparó mediante un análisis de máxima parsimonia, utilizando el promedio de composición de las muestras de Borobia *et al.* (1995) como grupo externo. El cladograma generado por este análisis muestra politomías muy cercanas a la base del cladograma en donde las ramas principales son muy cortas. Las distintas clases de sexo y estado reproductivo no se localizan en alguna parte del cladograma. Esta falta de regularidad refuerza la noción de una gran variación en la composición de ácidos grasos. Lo segundo que se observa es que las muestras de 1999 forman un clado interno unido a un subgrupo de las muestras de 1998. Esto indica que las muestras de 1999 son una parte de la variación total contenida en las muestras de 1998 (Figura 22).

El dendrograma por clases de sexo y estado reproductivo muestra una separación casi fija entre 1998 y 1999. La diversidad de ácidos grasos de 1999 es mayor en todas las clases pero la riqueza es menor para las hembras y los machos. Esto indica que en el verano de 1998 la variedad de presas fue menor y diferente a la de 1997. La mayor diversidad de Shannon en 1999 entonces se debe a una alimentación con menos preferencias por presas particulares. La subdivisión dentro de cada año es similar con una diferencia importante; en 1998 las crías se agrupan junto con las hembras y las hembras con cría mientras que en 1999, las crías son la clase más divergente. Las crías asimismo, tienen la menor diversidad de ácidos grasos en ambos años. Este resultado refuerza la falta de correlación entre el contenido calórico de madres y sus crías en 1999 (Figura 14) en la dermis y con ello la interpretación de que no hay una alta eficiencia de transferencia de ácidos grasos de madres a sus crías. La mayor riqueza de ácidos grasos en las crías del invierno 1999 podría indicar que la transferencia de sus madres es más eficiente cuando hay menor acúmulo de grasas y/o de cambios químicos por el metabolismo particular de las crías en la deposición de grasas (Figura 23).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Cuadro 12. Promedio del contenido de ácidos grasos (mol/g peso húmedo) de las distintas agrupaciones de ballenas jorobadas de la Isla Socorro en los inviernos de 1998/99.

Ácido graso	Cr		Ma		H		Hc	
	1998	1999	1998	1999	1998	1999	1998	1999
10:0	0	1.31e-07	0	0	0	0	0	0
(CH ₃) 3,7,11-12:0	0	0	0	0	0	1.35e-07	0	2.44e-07
13:0	0	1.15e-07	0	7.79e-08	0	0	0	1.53e-07
14:0	7.52e-05	7.06e-06	1.07e-04	4.47e-06	7.50e-05	5.61e-06	0.0001	8.14e-06
15:0	9.66e-06	2.20e-07	1.13e-05	4.27e-08	7.66e-06	8.40e-08	1.47e-05	8.75e-08
16:3 n3	0	0	0	0	0	0	7.26e-06	0
16:2 n4	7.95e-06	1.67e-07	8.01e-06	0	7.04e-06	0	1.06e-05	0
16:1 n9	0	7.63e-07	2.18e-06	3.20e-06	0	4.75e-06	5.15e-06	2.36e-06
16:1 n7	0.0002	7.36e-06	2.43e-04	8.39e-06	1.51e-04	6.66e-06	0.0003	1.07e-05
16:1 n5	4.50e-05	1.66e-05	7.70e-05	0	1.29e-04	2.72e-06	9.43e-05	6.74e-06
16:0	0.0002	2.01e-05	2.66e-04	1.20e-05	2.08e-04	1.31e-05	0.0003	1.98e-05
(CH ₃) 7-16:1	0	0	0	0	7.17e-07	0	0	0
(CH ₃) 3-16:0	0	0	1.71e-06	0	4.09e-06	0	0	0
(CH ₃) 14-16:0	2.95e-06	0	4.20e-06	0	2.53e-06	0	5.64e-06	0
(CH ₃) 15:0	0	0	4.03e-07	0	0	0	0	0
(CH ₃) 3,7,11,15-16:0	0	0	5.01e-06	7.38e-08	6.77e-07	1.41e-07	2.56e-06	2.98e-06
17:0	7.10e-06	0	1.55e-06	0	4.69e-06	0	4.56e-06	0
(CH ₃) 3-17:0	0	0	0	0	0	0	0	1.65e-07
(CH ₃) 16-17:0	0	0	3.00e-07	0	0	0	9.71e-07	0
18:3 n3	9.29e-06	3.88e-07	1.36e-05	9.28e-08	6.44e-06	0	1.61e-05	6.34e-07
Cis, Cis 18:2 n6	1.97e-05	7.05e-07	1.88e-05	2.42e-07	1.58e-05	5.17e-07	3.67e-05	1.64e-06
18:2 n5	0	0	9.78e-06	0	2.48e-06	0	0	0
18:2 n7	0	0	2.67e-07	0	0	0	0	0
18:1 n12	0	0	5.85e-06	0	0	0	0	0
18:1 n11	0	0	0	3.37e-06	0	4.61e-06	0	4.03e-06
18:2 n10	0	1.89e-07	1.03e-05	1.16e-06	0	0	0	0
Cis 18:1 n9	0.0005	3.20e-05	7.05e-04	1.72e-05	4.60e-04	1.53e-05	0.0008	3.87e-05
18:1 n2	1.48e-05	3.35e-07	0	1.71e-07	0	0	0	0
18:0	4.95e-05	3.05e-06	3.84e-05	1.79e-06	3.21e-05	1.81e-06	4.66e-05	2.85e-06
20:3 n3	0	2.39e-07	4.93e-07	0	0	0	0	0

• Cr: Cría, Ma: Macho, H: Hembra y Hc: Hembra c/cría.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

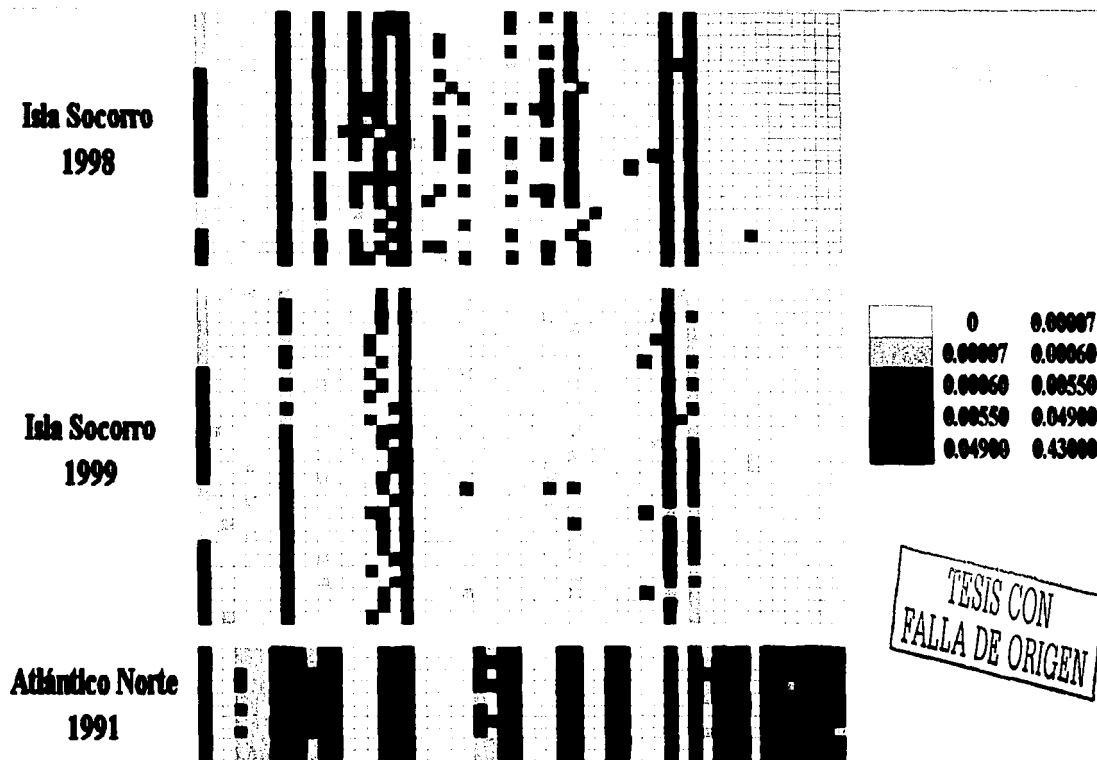


Figura 21. Composición de ácidos grasos de la dermis de ballenas jorobadas durante el verano de 1991 en el Atlántico Norte (Borobia *et al.* 1995) y de la Isla Socorro en los inviernos de 1998 y 1999. Cada columna indica un ácido graso en el orden en que aparecen en el cuadro 12. Los colores de la primera columna indican a las crías (azul claro), machos (azul oscuro), hembras en descanso (amarillo) y hembras con cría (rojo). La concentración de ácidos grasos en mg/mg de tejido húmedo se indica en tonos de grises de acuerdo a la escala anexa que se basa en la desviación estándar de los logaritmos de las concentraciones de los ácidos en el conjunto de todas las muestras.

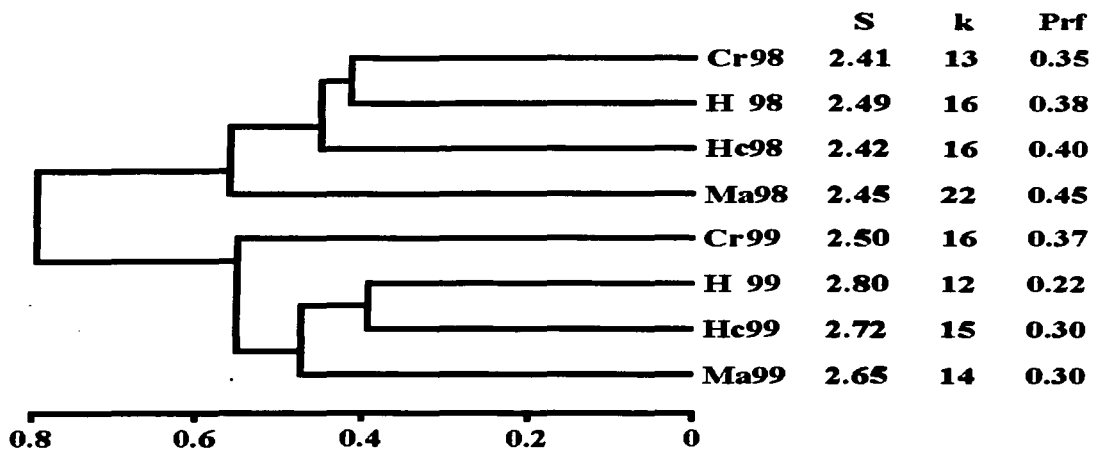


Figura 23. Dendrograma de las agrupaciones de ballenas jorobadas en la Isla Socorro durante los inviernos de 1998/99 de acuerdo a la desviación estándar euclidiana. Se indica la diversidad grupal de Shannon calculada con el promedio de composición de ácidos grasos (S, bits/ácido graso), la riqueza de ácidos grasos (k) y el índice de preferencia (Prf).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

DISCUSIÓN

De los 30 ácidos grasos identificados en ambos inviernos se observó en general un mayor porcentaje de ácidos grasos monoinsaturados, seguidos de saturados, polinsaturados y en menor proporción ácidos grasos ramificados. Borobia *et al.* (1995) observaron esta misma tendencia en la dermis superficial de las ballenas jorobadas durante su alimentación en el Atlántico Norte. Ello puede indicar que la composición de ácidos grasos de la dermis más externa no es afectada por la temperatura del mar y/o que el punto de fusión requerido para movilizar éstos ácidos grasos (si es que ocurre una movilización en ésta) es adecuado tanto en aguas frías como cálidas. Ackman *et al.* (1971) sugieren que en las ballenas las propiedades térmicas de los ácidos grasos no constituyen un factor importante que determine su composición por lo que su asimilación puede ser directa y las propiedades de la grasa pueden ser modificadas por una deposición selectiva local más que por el catabolismo y la resíntesis. En la ballena de aleta, *Balaenoptera physalus* (Ackman *et al.* 1965, 1971; Lockyer *et al.* 1984; Borobia *et al.* 1995), la ballena franca, *Eubalaena glacialis* (Tsuyuki e Itoh 1970) y el delfín de río, *Platanista gangetica* (Tsuyuki e Itoh 1971) también se ha observado una mayor abundancia de ácidos grasos monoinsaturados, seguidos de saturados y polinsaturados.

En el rorcual jorobado el bajo índice de insaturación sugiere que aunque la capa de grasa más externa es una región de almacenamiento de energía importante, puede tener un papel relativamente menor en la movilización de lípidos igual que en la ballena de aleta. Ackman *et al.* (1975), Lockyer *et al.* (1984), Lockyer (1987) así como Aguilar y Borrell (1990) diferenciaron la capa de grasa de la ballena de aleta en tres estratos (interno, medio y externo) los cuales varían en el contenido de ácidos grasos saturados, monoinsaturados y polinsaturados. Estos autores observan en el estrato más interno de la grasa y adyacente al músculo una deposición elevada de ácidos grasos polinsaturados. Esto les sugirió que en esta zona ocurre la movilización de reservas almacenadas debido a que es catabólicamente más activa que el estrato más externo en relación con la necesidad de cambios metabólicos ocasionados por el estado reproductivo del animal y por inanición entre otros. El estrato más externo, bioquímicamente más estable, se relaciona más con el aislamiento y la termorregulación aunque también puede variar en el contenido de lípidos y todo a lo largo del cuerpo del animal. En forma similar Lockyer *et al.* (1985) observaron en la ballena de aleta que el contenido de lípidos de la capa de grasa es estable en el estrato más externo y no muestra aparente variación con la edad, estado reproductivo o tiempo de recolecta

de la muestra en ambos sexos. De esta especie no se tiene información de las variaciones en el contenido de lípidos durante el ciclo anual.

Las diferencias en la composición de ácidos grasos entre los inviernos de 1998 y 1999, indican que las ballenas jorobadas modificaron su dieta lo cual es evidente por la ausencia de los ácidos grasos 17:0, 6-18:1, 7,10,13-16:3, 10, 13-18:2, 11, 4-18:2, (CH₃)₃-16:0, (CH₃)₄-16:0, (CH₃)₁₅-16:0, (CH₃)₇-16:1 y el (CH₃)₁₆-17:0 en las muestras de 1999. Los ácidos grasos 13:0, 7-18:1 y (CH₃)_{3,7,11}-12:0, presentes en 1999, están ausentes en las muestras de 1998. Es posible que estas diferencias hayan sido determinadas por la disponibilidad y variabilidad de sus presas durante el verano de 1998, año en que se presentó un evento de El Niño. Esta disponibilidad asimismo es variable en función de los sitios en que las ballenas se alimentaron lo cual puede tratarse con la identificación del sexo y el haplotipo mitocondrial que es indicativo de la zona de alimentación en el Pacífico Norte (Baker *et al.* 1998). La comparación de composición de ácidos grasos y de identidad genética mitocondrial entre ballenas jorobadas de las Revillagigedo y las ballenas de otras regiones en el Pacífico Norte puede ser muy informativa sobre las aún no caracterizadas zonas de alimentación de las ballenas de Revillagigedo. Se ha sugerido que en varios grupos de mamíferos las hembras tienden a ser más filopátricas mientras que los machos tienden a dispersarse (Greenwood 1986). Las ballenas jorobadas son altamente filopátricas a sus zonas de verano pero se han observado algunos intercambios entre éstas en el Pacífico Norte (Baker *et al.* 1986; Calambokidis *et al.* 1996; Waite *et al.* 1999). La determinación de los haplotipos mitocondriales permitirá entender más de los movimientos migratorios de machos y hembras en relación con su energética y sus consecuencias en la estructura genética poblacional. Walton *et al.* (2000) diferenciaron en Escocia dos poblaciones de la foca gris, *Halichoerus grypus* según la composición de ácidos grasos de la grasa subcutánea y propusieron que esta investigación, aunada a estudios de genética, permite diferenciar entre poblaciones de foca gris y relacionar eventualmente ciertos perfiles de la composición de ácidos grasos con áreas de forrajeo específicas para conocer los patrones de dispersión. Las dietas de los mamíferos marinos pueden contener ácidos grasos que dependen de sus presas y de su localización geográfica (Iverson 1993). Por ejemplo, los altos niveles de ácidos grasos de cadena larga como el 20:1 y 22:1 permiten diferenciar el aceite de la grasa de las ballenas de aleta del Atlántico Norte de las de la Antártica (Ackman *et al.* 1966).

Las diferencias en la composición de ácidos grasos entre las ballenas jorobadas de la Isla Socorro y las del Atlántico Norte analizadas por Borobia *et al.* (1995) indican que hay una mayor variabilidad y disponibilidad de presas en el Atlántico Norte, al menos en el Golfo de San

Lorenzo durante 1991. Esto se refleja en la mayor variación de ácidos grasos y de su contenido energético en la dermis de las ballenas jorobadas del Atlántico Norte (Cuadro 7, Figura 8 y 21). La población del Atlántico Norte se ha recuperado en abundancia más que la población del Pacífico Norte y es posible que esto se deba a la disponibilidad de alimento como sugiere la comparación de contenido de ácidos grasos hecha aquí. Lockyer (1986) observó que las hembras preñadas de la ballena de aleta adquieren el mayor grosor de la capa de grasa durante la alimentación, comparadas a otras clases de animales. Esta autora sugiere que si la reproducción de ballenas hembras depende con cierto grado del almacenamiento de grasas, la disminución de presas puede ocasionar una baja de las tasas de ovulación y preñez, de la viabilidad del feto y/o la de la probabilidad de sobrevivencia de la cría. Ello podría disminuir la tasa de nacimiento y prolongar los intervalos de reproducción de las hembras (una cría cada 2-3 años) mientras almacenan grasas en cantidad suficiente.

En forma similar a la ballena de aleta, las hembras con cría de la ballena jorobada parecen almacenar más energía que las hembras no parturientas debido a que tuvieron en promedio el mayor contenido calórico en ambos años. En los machos maduros los costos de la reproducción no son aparentemente tan elevados como en las hembras con cría pero los machos tuvieron en promedio un contenido calórico relativamente alto en ambos inviernos. Esto puede indicar que los machos pueden tener más habilidad para atrapar a sus presas, tal vez como resultado de una mayor dispersión y/o a que tienen una mayor capacidad metabólica para asimilar reservas de energía. En las ballenas jorobadas no existe un cuidado parental por parte de los machos por lo que podrían incrementar su éxito reproductivo copulando a las hembras durante la migración y en el área de reproducción. Esto puede implicar que una mayor proporción de machos complete la migración, que inviertan más tiempo de estancia en las zonas de reproducción y/o que se desplacen entre áreas de reproducción como ha sido observado por Brown *et al.* (1995) Brown y Corkeron (1995) y Craig y Herman (1997) y como se observa en diversos estudios de genética en los que se contrasta la variación genética mitocondrial y nuclear (Baker *et al.* 1998, Medrano-González *et al.* 2001). En cualquiera de los casos, los machos deben asegurar un almacenamiento de energía que depende de su habilidad de forrajeo y/o de dispersarse en diferentes zonas de alimentación haciendo así un forrajeo más eficiente que el resto de las clases cuya asociación social es más estable en áreas de alimentación que lo que es entre machos maduros (Weinrich 1991).

Las diferencias observadas en las variables del contenido calórico y de la composición de ácidos grasos entre inviernos pudieron afectarse por el evento El Niño de 1997/98 que ha sido

uno de los eventos ENSO (El Niño Southern Oscillation) que más ha afectado los ecosistemas marinos desde El Niño de 1982/83 (Magaña 1999). Bailey *et al.* (1995) estudiaron el efecto de El Niño de 1991/93 sobre algunas especies pelágicas en el Golfo de Alaska. Estos autores observaron que el arenque y otras especies de peces pequeños fueron las más susceptibles al incremento en la temperatura del mar ocasionando una disminución de éstas y de su posterior recuperación. Estos autores también observaron en 1992/93 periodos prolongados de anomalías en la abundancia de zooplancton. Las ballenas jorobadas se alimentan casi exclusivamente de zooplancton y peces pequeños por lo que es posible que durante el evento de El Niño 1997/98 se haya afectado no sólo la disponibilidad y/o distribución de sus presas sino también la de otras formas pelágicas que pudieran ser recursos adicionales.

La mayor diversidad de ácidos grasos se observa en las hembras, la diversidad de ácidos grasos de los machos es en ambos años intermedia entre la diversidad de las hembras y la de las hembras con cría y al mismo tiempo esta es la clase más divergente (sin considerar a las crías de 1999). Con la suposición de que la diversidad de ácidos grasos depende linealmente de la variedad de presas, lo anterior indica que la variedad de presas de los machos es mayor a la de las hembras pero con preferencia por algunas. Las diferencias entre hembras en descanso y hembras parturientas es más bien el resultado de que las hembras con cría tienen una distribución de ácidos menos homogénea que deriva también de una preferencia por cierto tipo de alimento. Se puede hacer así el siguiente esquema en donde los términos mayor y menor son relativos entre las clases. Alternativamente puede interpretarse que el metabolismo de los machos permite sintetizar un número menor de ácidos grasos pero esto es difícil de aceptar dada la herencia biparental de la mayor parte de los genes relacionados con el metabolismo de manutención (housekeeping).

	Variedad de presas	Preferencia de algunas presas
Machos	Mayor	Mayor
Hembras	Menor	Menor
Hembras con cría	Menor	Mayor

La mayor variedad y preferencia de presas en los machos y con ello su distintividad en el contenido de ácidos grasos, puede derivar de una mayor dispersión en las zonas de alimentación y/o mejor habilidad para capturar presas. Si se dispersan menos, las hembras en general presentan

menor variedad de alimentos pero las hembras con cría pueden mostrar una preferencia aparente y con ello una menor diversidad de ácidos grasos, como resultado de una mayor habilidad para atrapar a ciertos alimentos (Straley *et al.* 1994) o de una dispersión menor a la de las hembras en descanso.

Los resultados de composición y de diversidad de ácidos grasos entre clases de sexo/estado reproductivo indican que en años normales de abundancia y diversidad de presas las hembras con cría son capaces de almacenar y transferir los ácidos grasos de su dieta a sus crías y/o que sus crías asimilan gran parte de estos. En el verano de 1998, con una alimentación aparentemente menor y distinta a la de 1997, las hembras con cría enfrentan problemas de transferencia y/o asimilación grasas por las crías durante la lactancia y esto, en conjunto con el muestreo parcial que representa el examen de la dermis superficial, hace perder la correlación en el contenido calórico total de las madres y sus crías. De forma similar, Ramírez (1986) observó que durante el evento de El Niño 1982/83 en la región de Paita, Perú, la alimentación de la ballena de Bryde, *Balaenoptera edeni*, se afectó por el incremento en la temperatura del mar. Durante este periodo la disponibilidad de alimento disminuyó considerablemente pues el 16.8% de los especímenes analizados tuvieron el estómago lleno y 38.6% lo tuvieron vacío. En condiciones térmicas normales en 1981/82 estos porcentajes fueron de 80.1% y 7.5%, respectivamente. Bajo condiciones térmicas anormales la cantidad de presas disminuyó pero la variedad encontrada en los contenidos estomacales aumentó siendo los eufáusidos más disponibles. Este autor no hace distinción de sus resultados por categoría de sexo y estado reproductivo.

Se reconoce que los eventos ENSO reducen significativamente los pigmentos fotosintéticos totales en la mayor parte de las regiones costeras del Pacífico Oriental, desde Perú hasta Alaska (Gaxiola y Nájera 1996 en Magaña 1999). En el Pacífico Norte se observó que en 1998 se redujo la franja de pigmentos fotosintéticos desde Alaska hasta California con respecto a 1997 (Magaña 1999). Esta reducción se presenta por el debilitamiento de los sistemas de surgencias y el hundimiento de la termoclina; ocasionando una reducción en el aporte de nutrientes a la zona eufótica y causando entonces una disminución en la productividad biológica del océano (Barber *et al.* 1985 citado en Magaña 1999). La distribución estacional de los pigmentos fotosintéticos desde el invierno 1997/98 hasta el otoño de 1998 mostró una fuerte disminución en varias regiones a lo largo del Pacífico Mexicano (Magaña 1999).

Un aspecto importante de los efectos ENSO en los mamíferos marinos es que, ante cambios de temperatura y disponibilidad de presas, estos animales pueden modificar sus rutas de

migración y/o su distribución hacia áreas de mayor productividad. En la Isla Socorro en el invierno de 1998 se observó un menor número de avistamientos de ballenas jorobadas así como una disminución en sus tiempos de permanencia con respecto a los años de 1996 y 1997 debido probablemente al efecto de cambios en la temperatura superficial del mar que se correspondieron con el evento de El Niño en este año (Jacobsen *et al.* 2000). Ladrón de Guevara (2001) reportó que los rorcuales jorobados de la Isla Socorro parecen más sensibles a pequeños cambios en la temperatura superficial del mar pues cuando la temperatura es menor a 24.5°C ó mayor a 25.3°C la abundancia de estos animales disminuye considerablemente. Estos cambios en la temperatura asociados a El Niño pudieron ocasionar que las ballenas jorobadas migraran hacia otras áreas de reproducción en el Pacífico Nororiental. Una comparación de los catálogos de fotoidentificación de Revillagigedo con los de otras áreas de reproducción será útil para observar si hubo algún intercambio de ballenas jorobadas entre la Isla Socorro y otras áreas de reproducción durante el evento El Niño de 1997/98 (Jacobsen *et al.* 1998).

En la Bahía Magdalena en Baja California Sur se observaron fuertes variaciones en la abundancia, distribución y mortalidad de la ballena gris, *Eschrichtius robustus*, durante el evento de El Niño 1997/98 (Pérez Cortés *et al.* 2000). La mortalidad de adultos fue mayor cuando se presentó el evento La Niña 1998/99 (Urbán *et al.* 2000b). Chávez Rosales y Gardner (2000) observaron cambios en la abundancia relativa y fidelidad al área de reproducción de la ballena gris en Bahía Magdalena asociados a los cambios oceanográficos durante los eventos de El Niño y La Niña 1998/99. Samaniego Herrera y Auriolos Gamboa (2000) observaron que la población del lobo marino, *Zalophus californianus*, en La Bahía de La Paz, BCS no se afecta tanto por los eventos El Niño como las poblaciones fuera de esta región. Tershy *et al.* (1991) observaron que la ballena de Bryde, *Balaenoptera edeni*, la ballena de aleta, *B. physalus* y el delfín común, *Delphinus delphis*, dejaron áreas de baja productividad en el sur del Golfo de California y de aguas adyacentes del Pacífico para desplazarse hacia el Canal de Ballenas donde se mantienen concentraciones suficientes de nutrientes.

No todas las ballenas migran con el mismo patrón hacia las zonas de reproducción. La migración de las ballenas jorobadas se caracteriza por una segregación con respecto a su estado reproductivo (Dawbin 1966). Ladrón de Guevara (2001) observó en la Bahía de Banderas y la Isla Socorro, México, un número mayor de machos que de hembras durante los inviernos de 1989-1996, así como variaciones en la estancia de las agrupaciones sociales entre regiones siendo casi constante en la Bahía de Banderas. En la Isla Socorro los rorcuales arriban de forma paulatina y constante permaneciendo la mayor parte del invierno en las inmediaciones de la isla.

El arribo y partida por sexo/estado reproductivo de la ballena jorobada coincidió en general con el esquema planteado por Dawbin (1966) aunque, se observan algunas diferencias entre regiones. En la Bahía de Banderas arriban primero machos y hembras juveniles y adultos sexualmente maduros, seguidos de hembras no receptivas. Las últimas en arribar son las hembras con preñez avanzada acompañadas por machos. En su retorno a las zonas de alimentación, las hembras recién preñadas son las primeras en partir seguidas de animales juveniles de ambos sexos después por hembras no receptivas y machos maduros. Las últimas en dejar la Bahía de Banderas son las hembras con cría. Para la Isla Socorro parece que no hay segregación temporal en el arribo de machos y hembras pero aparentemente las hembras parturientas arriban y se retiran posteriormente a la mayoría de los animales. En la Isla Socorro asimismo parece que una proporción considerable de machos maduros permanece en la zona ya muy avanzada la primavera probablemente esperando que alguna hembra con cría tenga estro postparto (Ladrón de Guevara Porras 2001). En forma similar, Brown *et al.* (1995) Brown y Corkeron (1995) y Craig y Herman (1997) en Australia y Hawai han observado una segregación espacial y temporal por sexo en las zonas de reproducción donde la proporción de machos es mayor que la de hembras lo cual puede indicar que una fracción importante de hembras permanece alimentándose en verano en latitudes altas. Swingle *et al.* (1993) también observaron que algunas ballenas jorobadas juveniles en el Atlántico Norte no migran a las áreas de reproducción sino que permanecen en áreas cercanas a la costa alimentándose. Muchas ballenas jorobadas se mueven entre diferentes zonas de invierno en diferentes años y otras ballenas regresan a las áreas de alimentación antes de completar la migración (Craig y Herman 1997; Straley 2000).

Es posible que la permanencia de ballenas jorobadas en sus áreas de alimentación obedezca a restricciones para asimilar reservas de energía debido a las demandas energéticas de la migración y reproducción. Craig y Herman (1997) sugieren que las diferencias en la migración de las hembras pueden influir dos factores: 1) Los costos energéticos de la migración y la reproducción pueden ocasionar que algunas hembras no inicien o completen la migración cada año; 2) La concepción puede ocurrir antes de llegar a la zona de reproducción por lo que las hembras que logran quedar preñadas regresan a las zonas de alimentación mientras que otras pueden llegar a las áreas de reproducción, quedar preñadas y dejar el área poco tiempo después. En los machos, un incremento en el peso de sus testículos ha sugerido un ciclo anual en su actividad reproductora. (Chittleborough 1954). Clapham (1996) sugiere que los machos de las ballenas jorobadas pueden copular con varias hembras durante una estación de reproducción por lo que los machos que logran aparearse con éxito durante la migración pueden probablemente

continuar la migración hacia las áreas de invierno para aparearse con más hembras. Como interpretó Dawbin (1966), los patrones de migración por sexo y estado reproductivo de las ballenas jorobadas parecen estrategias que optimizan el éxito reproductivo y así las hembras maximizan su estancia en las zonas de alimentación, para asegurar la sobrevivencia de sus crías, mientras que los machos maximizan su estancia en las zonas de reproducción y con ello sus oportunidades de apareamiento.

En el presente trabajo, la composición de ácidos grasos y el contenido calórico de la dermis superficial de las ballenas jorobadas permite inferir algunos aspectos del uso de sus reservas de energía en las diferentes categorías reproductivas entre inviernos pero no dentro de un mismo invierno. Se observó que las crías y hembras con cría muestran cierta tendencia hacia un incremento y disminución, respectivamente, en el contenido calórico total y de los ácidos grasos de su dermis a lo largo de su estancia invernal.

CONCLUSIONES

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Se identificó un total de 30 ácidos grasos en ambos inviernos, observándose en general un mayor porcentaje de ácidos monoinsaturados, seguidos de saturados, polinsaturados y en menor proporción ácidos grasos ramificados. Esto es similar a otras especies de mamíferos marinos.

La composición de ácidos grasos y el contenido calórico de la capa más externa de grasa tiene variaciones marcadas entre los inviernos 1998/99 en la Isla Socorro y las del verano en 1991 en el Atlántico Norte. Esto no permite observar cambios sistemáticos en el contenido energético durante el invierno, en particular en los machos. La composición de ácidos grasos y su contenido calórico en las muestras del Atlántico Norte indica que hay una mayor variabilidad y disponibilidad de presas en esta zona. Es posible que estas diferencias influyan en la tasa de recuperación de las poblaciones en distintas cuencas oceánicas.

La cantidad de ácidos grasos en la dermis superficial de la ballena jorobada no refleja el estado global de las reservas de energía porque la composición y concentración de grasas varían en el grosor del tejido subcutáneo y entre distintas partes del cuerpo. Además, la parte más externa de la grasa parece tener un papel relativamente menor en la movilización de lípidos como se ha observado en la ballena de aleta. El análisis de la dermis superficial, no obstante, puede dar

información sobre variaciones en la alimentación y estado general de las reservas de energía de las ballenas jorobadas. Las variaciones en el contenido calórico total sugieren que esta variable refleja mejor el estado global de las reservas de energía del animal.

El evento El Niño 1997/98 tuvo efecto en la abundancia de ballenas jorobadas en el invierno de 1999; se registraron menos avistamientos de estos rorcuales así como una disminución en sus tiempos de permanencia con respecto a los años de 1996 y 1997 (Jacobsen *et al.* 2000). Asimismo, El Niño afectó también la composición de ácidos grasos y el contenido energético de la dermis superficial en estos animales. La variaciones en variables de contenido energético y composición de grasas entre un invierno normal y otro posterior a un evento ENSO, sugieren una restricción en la asimilación de reservas de grasa en las hembras y en su transferencia a sus crías. Las hembras no parturientas fueron la clase reproductiva que más se afectó por el evento El Niño de 1997/1998. La composición de ácidos grasos sugiere que los machos capturan una mayor variedad de presas aunque tienen preferencia por algunas. Las hembras preñadas también parecen tener cierta preferencia por algunas presas pero con diversidad menor. Comparadas a machos y hembras parturientas, las hembras en descanso parecen tener una menor variedad y menor preferencia por presas específicas. Tanto la variedad de presas y la preferencia por algunas de ellas resulta de una combinación de dispersión de las ballenas, habilidad para capturar distintas presas y disponibilidad de éstas por región.

No se observan patrones estacionales definidos de cambio en el contenido calórico y composición de ácidos grasos de la dermis superficial. Las diferencias observadas en la secuencia migratoria de las distintas clases de sexo y estado reproductivo de las ballenas jorobadas indican que ésta depende de la condición nutricional de los animales por lo que se esperaría que esta secuencia presentara algunas variaciones, entre regiones e inviernos, en el Pacífico Mexicano con relación a las variaciones en el contenido energético y composición de ácidos grasos, según haya sido la alimentación el verano anterior. La investigación presentada aquí, extendida a diferentes años y regiones y con identificación de linajes mitocondriales, por tanto puede en principio determinar algunos aspectos de la energética de la alimentación y reproducción con relación a la migración, dispersión y estructura genética poblacional como ha sido hipotetizado por Medrano-González *et al.* (2001).

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo se realizó en la Facultad de Ciencias, UNAM como parte del proyecto "Hábitos reproductivos e historia poblacional reciente de las ballenas jorobadas en el Pacífico mexicano". Gracias a CONACYT por el financiamiento de esta investigación (3725P-N9608) así como por otorgarme la beca de tesis de maestría con número 124640.

Agradezco al Laboratorio de Mamíferos Marinos de la Facultad de Ciencias, en particular al Dr. Luis Medrano González por haberme recibido en el laboratorio, dirigir este trabajo... y porque al final las cosas valieron mucho más que la pena. Agradezco...

A mis sinodales René de Jesús Cárdenas Vázquez, Manuel Miranda Anaya, Oscar García Barradas y Jorge Urbán Ramírez por sus importantes comentarios y sugerencias en la revisión del texto. Agradezco también al Dr. Pedro Nicolás Velásquez quien formó parte de mi comité tutorial y aportó ideas constructivas para la realización de esta investigación.

A los Químicos Samuel Sánchez Cruz, Oscar García Barradas y Rafael Ramos de la Unidad de Servicios de Apoyo en Resolución Analítica (SARA) de la Universidad Veracruzana, por compartir conmigo sus conocimientos sobre cromatografía de gases que hicieron posible sacar adelante el presente trabajo.

A cada uno de los estudiantes de la Unidad SARA por su amistad, apoyo y atención durante el análisis de las muestras de dermis de ballenas jorobadas. En particular le doy gracias a Maidaly por enseñarme y ayudarme con la esterificación de los ácidos grasos.

Al Laboratorio de Acuicultura de la Facultad de Ciencias, en particular al Dr. José Latournerie quien tan amablemente me prestó el equipo de calorimetría y me sacó de aprietos durante el análisis de las muestras. Agradezco también a Lourdes Barbosa por enseñarme a usar la bomba calorimétrica.

A la Armada de México y a todos los miembros del Sector Naval de La Isla Socorro por todas sus atenciones.

A Salvatore Cerchio y a Jeff Jacobsen por enseñarme el trabajo en el mar con las ballenas jorobadas y por las muestras de dermis analizadas para esta investigación. Agradezco también a Danielle Cholewiak y Steve Corso por hacer ameno y divertido el trabajo en el mar con las ballenas jorobadas en la Isla Socorro y por las clases y charlas Español-Inglés e Inglés-Español.

A Paloma Ladrón de Guevara por la información prestada, por compartirme sus conocimientos y experiencias del mar y de las jorobadas... por ser como dice Karla "mamá Paloma".

A Sherman Hernández y Aurelio quienes me condujeron a mi primer encuentro con las ballenas, por compartir desinteresadamente sus experiencias y conocimientos del mar y de las jorobadas.

A Rosalba Robles y a su mamá, la Sra. Refugio Saavedra, por abrirme las puertas de su casa cuando llegué a estudiar a México.

A Karla Villavicencio por su amistad, compañía y palabras, por todos los guuuu!! que hemos compartido en el mar cuando vemos a las gordas y prietas ballenas. Le doy gracias también por su gran ayuda en los trámites relacionados con mis estudios.

A Ricardo Axayacatl Juárez por su amistad sincera y por todas sus atenciones cuando he dicho sabes dónde está?...dónde es?...sabes cómo se hace?...cómo llevo?.

A María de Jesús, Gloria, Ricardo, Iván, Juan Ángel, Arturo, Sergio e Hiram por su amistad, compañerismo y entusiasmo para emprender el trabajo cada año con las jorobadas.

A Rosalba y Luis por su constante apoyo y ánimo desde el inicio de este trabajo, por su amabilidad y consejos... MIL GRACIAS!.

A un grupo de estudiantes, de la Facultad de Biología de la Universidad Veracruzana de Xalapa por despertar en mi el interés y entusiasmo por el estudio de los mamíferos marinos. En particular, le doy gracias a Clara, Clarissa, Blanca, Ibiza, Alejandro, Omar, Giberth, Samuel, Daniel y Juan Marín por lo que hicieron y siguen haciendo con los mamíferos marinos.

A cada uno de mis amigos por su amistad y por ser un constante aliento en mi vida, ellos saben quienes son.

A Grelsvia, Norma, Clara y Armando Chacón por su amistad, apoyo y ánimo brindado desde VERDEAZUL hasta hoy.

A Vianey, Ileana, Clarissa, Herman, Edwalt, Vicente, Pancho, Arturo y Miguel por todos sus consejos y ánimos durante la carrera por los momentos que hemos compartido en todo este tiempo y que han hecho que nuestra amistad perdure.

A Mirna Ambrosio por su compañía y amistad sincera a lo largo de este trabajo, por todas las pérdidas y desorientadas que pasamos y seguimos pasando juntas en México.

A mi familia, en particular a mis padres por ser mis dos grandes pilares, por ser un apoyo constante en mi vida y de quienes he aprendido que los contratiempos deben ser más estímulo que adversidad.

A mis abuelitas, Nayita (☩) y Pina, por ser un ejemplo claro de lucha constante en la vida.

A Dios ...

REFERENCIAS

- Ackman R.G., Hingley J.H., Eaton C.A. y Sipos J.C. 1975. Blubber fat deposition in mysticeti whales. *Can. J. Zool.* **53**: 1332-1339.
- Ackman R.G., Epstein S. y Eaton C. 1971. Differences in the fatty acid compositions of blubber fats from Northwestern Atlantic finwhales (*Balaenoptera physalus*) and harp seals (*Pagophilus groenlandica*). *Comp. Biochem. Physiol.* **40 B**: 683-697.
- Ackman R.G. y Eaton C.A. 1966. Lipids of the fin whale (*Balaenoptera physalus*) from North Atlantic waters III. Occurrence of eicosenoic and docosenoic fatty acids in the zooplankton *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars) and their effect on the whale oil composition. *Can. J. Biochem.* **44**: 1561-1566.
- Ackman R.G., Eaton C.A. y Jangaard P.M. 1965. Lipids of the fin whale (*Balaenoptera physalus*) from North Atlantic waters. I. *Can. J. Biochem.* **43**: 1513-1520.
- Aguilar A. y Borrell A. 1990. Patterns of lipid content and stratification in the blubber of fin whales (*Balaenoptera physalus*). *J. Mammalogy.* **71**: 544-554.
- Alberty R.A. y Silbey R.J. 1996. *Physical Chemistry*. 2da. Edición. John W. & Sons. E.U.A. 950 pp.
- Álvarez C., Aguayo A., Rueda R. y Urbán J. 1990. A note on the stock size of humpback whales along the Pacific Coast of Mexico. Reports of the International Whaling Commission (special issue). **12**: 191-193.
- Álvarez Flores C.M. 1987. Fotoidentificación del rorcual jorobado, *Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1981), en las aguas adyacentes a Isla Isabel, Nayarit. (Cetacea: Balaenopteridae). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. 107 pp.
- Anónimo. 1983. Islas Revillagigedo. Secretaría de Programación y Presupuesto. Dirección General de Geografía. Carta Batimétrica C.B.-006.
- Bailey K.M., Piatt J.F., Royer T.C., Macklin S.A., Reed R.K., Shima M., Francis R.T., Hollowed A.B., Somerton D.A., Brodeur R.D., Ingraham W.J., Anderson P.J. y Wooster W.S. 1995. ENSO events in the Northern Gulf of Alaska, and effects on selected marine fisheries. *CalCOFI Rep.* Vol. **36**.
- Baker C.S. y Medrano-González L. 2002. World-wide distribution and diversity of humpback whale mitochondrial DNA lineages. Pp. 84-99. En: C.J. Pfeiffer (ed). *Molecular and cell biology of marine mammals*. Krieger Publishing Co. Melbourne, Fl.
- Baker C.S., Slade R.B., Bannister J.L., Abernethy R.B., Weinrich M.T., Lien J., Urbán R.J., Corkeron P., Calambokidis J., Vasquez O. y Palumbi S.R. 1994. Hierarchical structure of mitochondrial DNA gene flow among humpback whales, world-wide. *Mol. Ecol.* **3**: 313-327.
- Baker C.S., Perry A., Bannister M.T., Weinrich M.T., Abernethy R.B., Calambokidis J., Lien J., Lambertsen R.H., Urbán Ramírez J., Vasquez O., Clapham P.J., Alling A., O'Brien S.J. y Palumbi S.R. 1993. Abundant mitochondrial DNA variation and world-wide population structure in humpback whales. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **90**: 8239-8243.
- Baker C.S., Palumbi S.R., Lambertsen M.T., Calambokidis J. y O'Brien S.J. 1990. Influence of seasonal migration on geographic distribution of mitochondrial DNA haplotypes in humpback whales. *Nature.* **344**: 238-240.
- Baker C.S., Medrano G.L., Calambokidis J., Perry A., Pichles H., Rosenbaum S.J., Straley M., Urbán R.J. y Von Ziegler O. 1998. Population structure of nuclear and mitochondrial DNA variation among humpback whales in the North Pacific. *Mol. Ecol.* **7**: 695-707.

- Baker C.S., Perry A. y Herman L.M. 1987. Reproductive histories of female humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, in the north Pacific. Mar. Col. Prog. Ser. **41**: 103-114.
- Baker C.S., Herman L.M., Perry A., Lawton W.S., Straley J.M., Wolman A.A., Kaufman G.D., Winn H.E., Hall J.D., Reinke J.M. y Ostman J. 1986. Migratory movement and population structure of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the central and eastern North Pacific. Mar. Ecol. Prog. Ser. **31**: 105-119.
- Baker C.S., Herman L.M., Perry A., Lawton W.S., Straley J.M. y Straley J.H. 1985. Population characteristics and migration of summer and late-season humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in southeastern Alaska. Mar. Mamm. Sci. **1**: 304-323.
- Bartle K.D. 1993. Introduction to the theory of chromatographic separations with reference to gas chromatography. Pp. 1-19. En: Rickwood D. y Hames B.D. (ed). Gas Chromatography A practical Approach. Oxford University Press.
- Blásquez L. 1960. Hidrogeología. Capítulo IV: 67-100. En: Monografías del Instituto de Geofísica 12 UNAM. La Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo. 234 pp.
- Borobia M., Gearing P.G., Simard Y., Gearing J.N y Béland P. 1995. Blubber fatty acids of finback and humpback whales from the Gulf of San Lorenzo. Mar. Biol. **122**: 341-353.
- Bryant P.J., Nichols G., Bryant T.B. y Miller K. 1981. Krill availability and the distribution of humpback whales in southeastern Alaska. J. Mamm. **62(2)**: 427-430.
- Brodie P.F. 1977. Form, function and energetics of Cetacea: A discussion. Pp.45-58. En: Harrison R.J. (ed). Functional anatomy of marine mammals. Vol. 3. Academic Press. Nueva York.
- Brodie P.F. 1975. Cetacean energetics, an overview of intraespecific size variation. Ecology. **56**: 152-161.
- Brown M. R., Corkeron P.J., Hale P.T., Schultz K.W. y Bryden M.M. 1995. Evidence for a sex-segregated migration in the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*). Proc. R. Soc. Lond. **259 B**: 229-234.
- Brown M.R. y Corkeron P.J. 1995. Pod characteristics of migrating humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) off the east Australian coast. Behav. **132(3-4)**: 163-179.
- Calambokidis J., Steiger G.H., Straley J.M., Herman L.M., Cerchio S., Salden D.R., Urbán R. J., Ellis G., Miyamura Y., Ladrón de Guevara P.P., Yamaguchi M., Sato F., Mizroch S.A., Schlender L., Rasmussen K., Barlow J. y Quinn II T.J. 2001. Movements and population structure of humpback whales in the North Pacific. Marine Mammal Science. **17(4)**: 769-794.
- Calambokidis J., Steiger G.H., Rasmussen K., Urbán J., Balcomb K.C., Ladrón de Guevara P., Salinas M., Jacobsen J., Baker C.S., Herman L., Cerchio S. y Darling J.D. 2000. Migratory destinations of humpback whales that feed off California, Oregon and Washington. Mar. Ecol. Prog. Ser. **192**: 295-304.
- Calambokidis J., Steiger G.H., Evenson J.R., Flynn K.R., Balcomb K.C., Claridge D.E., Bloedel P., Straley J.M., Baker C.S., Ziegesar O., Dahlheim M.E., Darling J.D., Ellis G. y Green G.A. 1996. Interchange and isolation of humpback whales off California and North Pacific feeding grounds. Mar. Mamm. Sci. **12(2)**: 215-226.
- Cardozo R.L. 1986. Prediction of enthalpy of combustion of organic compounds. AIChE J. **32(5)**: 844-847.
- Castellanos A. y Rodríguez-Estrella. 1992. La situación del zenzontle de Socorro (*Mimodes graysoni*). Ciencia y Desarrollo. **64**: 64-65.
- Castellini M.A. 1987. Fuel homeostasis and organ function using single injection tracer techniques in marine mammals. Pp. 1-12. En: Huntley A.C., Costa D.P., Worthy G.A.J. y Castellini M.A. (ed). Marine Mammals Energetics. M.A. Society for Marine Mammalogy Special Publication No. 1.

- Cerchio S. 1998. Estimates of humpback whale abundance off Kauai, 1989-1993: evaluating biases associated with sampling the Hawaiian Islands breeding assemblage. *Marine Ecology Progress Series* 175: 23-24.
- Chávez Rosales S. y Gardner S.C. 2000. Cambios en la abundancia relativa de ballena gris (*Eschrichtius robustus*) en Bahía Magdalena, B.C.S., México, durante los eventos de El Niño y La Niña de 1998/1999. *Memorias de la XXV Reunión Internacional para el estudio de los Mamíferos Marinos*.
- Chittleborough R.G. 1958. The breeding cycle of the female humpback whale, *Megaptera nodosa* (Bonnaterre). *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* 9: 1-18.
- Chittleborough R.G. 1954. The breeding cycle of the male humpback whale, *Megaptera nodosa* (Bonnaterre). *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* 1-29.
- Christian G.D. 1981. Principios de cromatografía de gases. Pp. 160-174. En: *Química analítica*. Editorial Limusa. México, D.F.
- Clapham P.J. 1996. The social and reproductive biology of humpback whales: An ecological perspective. *Mamm. Rev.* 26: 27-49.
- Clapham P.J. 1992. Age at attainment of sexual maturity in humpback whales, *Megaptera novaeangliae*. *Can. J. Zool.* 70: 1470-1472.
- Clapham P.J. y Mayo C.A. 1987. Reproduction and recruitment of individually identified humpback whales *Megaptera novaeangliae* observed in Massachusetts Bay 1979-1985. *Can. J. Zool.* 65: 2853-2863.
- Craig A.S. y Herman L.M. 1997. Sex differences in the site fidelity and migration of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) to the Hawaiian islands. *Can. J. Zool.* 75: 1923-1933.
- Darling J.D. y Jurasz C.M. 1983. Migratory destinations of North Pacific humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). Pp. 359-368. En: Payne R. (ed). *Communication and Behaviour of whales*. Boulder, Westview Press.
- Darling J.D. y Morowitz H. 1987. Census of "Hawaiian" humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) by individual identification. *Can. J. Zool.* 64: 105-111.
- Dawbin W.H. 1966. The seasonal migratory cycle of the humpback whales. Pp. 145-170. En: Norris K.S (ed). *Whales, dolphins and porpoises*. University of California Press. Berkeley, CA.
- Dolphin W.F. 1987. Dive behavior and estimated energy expenditure of foraging humpback whales in southeast Alaska. *Can. J. Zool.* 65: 354-362.
- Dolphin W.F. 1986. Prey densities and foraging of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*. *Experientia.* 43: 468-471.
- Eckert R. 1990. *Fisiología animal: Mecanismos y adaptaciones*. 3ª. Edición. Interamericana McGraw-Hill. Madrid, España. 683 pp.
- Evershed R.P. 1993. Combined gas chromatography-mass spectrometry. Pp. 359-391. En: Rickwood D. y Hames B.D. (ed). *Gas Chromatography A practical Approach*. Oxford University Press.
- Gaskin D.E. 1982. Metabolic rate and energy budget in Cetaceans. Pp. 79-111. En: Heinemann Educational Books (ed). *The Ecology of Whales and Dolphins*. Gran Bretaña.
- Gendron D. y Urbán J.R. 1993. Evidence of feeding by humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, in the Baja California breeding ground, México. *Mar. Mamm. Sci.* 9: 76-81.
- Glockner-Ferrari D.A. y Ferrari J.M. 1990. Reproduction in the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) in Hawaiian waters, 1975-1988: the history, reproductive rates and behavior of known individuals identified through surface and underwater photography. *Rep. Int. Commn. Special Issue* 12, 161-169.

- Grahl-Nielsen O. y Mjæavatten O. 1995. Marine mammalian fatty acids: a source of information. Pp. 141-152. En: Blix A.S., Walløe L. y Ulltang Ø. (ed). Whales, seals, fish and man.
- Greenwood P.J. 1986. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*. **28**: 1140-1162.
- Harvell C.D., Kim K., Burkholder J.M., Colwell R.R., Epstein P.R., Grimes D.J., Hofmann E.E., Lipp E.K., Osterhaus A.D.M.E., Overstreet R.M. Porter J.W., Smith G.W. y Vasta G.R. 1999. Emerging Marine Diseases-Climate Links and Anthropogenic Factors. *Science*. **285**: 1505-1510.
- Hennemann W. 1983. Relationship among body mass, metabolic rate and the intrinsic rate of natural increase in mammals. *Oecologia*. **56**:104-108.
- Iverson S.J. 1993. Milk secretion in marine mammals in relation to foraging: Can milk fatty acids predict diet?. *Symp. Zool. Soc. Lond.* **66**: 263-291.
- Jacobsen J., Falcone E. y Cerchio S. 1998. Humpback Whale Research at Isla Socorro and Isla Clarión, Archipiélago de Revillagigedo Biosphere Reserve, México, January 16-April 26 1998, with observations on Townsend's Shearwaters, Manta Rays, and Feral Mammals. Reporte a la SEMARNAP, Octubre 1, 1998.
- Jacobsen J., Falcone E., Gómez R. y Cerchio S. 2000. Los rorcuales jorobados (*Megaptera novaeangliae*) del Archipiélago de Revillagigedo 1996-2000: Características poblacionales generales. Memorias de la XXV Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos.
- Johnson J.H. y Wolman A.A. 1984. The Humpback Whale, *Megaptera novaeangliae*. *Mar. Fish. Rev.* **46**(4): 30-36.
- Juárez Salas R.A. 2001. Tasas de nacimiento e intervalos entre partos del rorcual jorobado (*Megaptera novaeangliae*) en el Pacífico mexicano. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Jurasz M.C. y Jurasz P.V. 1979. Feeding modes of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, in southeast Alaska. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.* **31**: 69-83.
- Kanwisher J.W. y Ridway S.H. 1983. The physiological ecology of whales and porpoises. *Scientific American*. **248**: 102-111.
- Kato M.E. 1989. Energética de los ecosistemas. Cuadernos de Biología 4. UNAM, ENEP e IZTACALA. México, D.F. 27 pp.
- Kawamura A. 1994. A review of baleen whale feeding in the southern ocean. *Rep. Int. Whal. Commn.* **44**: 261-271.
- Kazuhiro M. 1975. Food of whales. *Whales Res. Inst. Tokyo.* **4**(12): 81-90.
- Kovach W.L. 1993. MVSP. A multivariate statistics package for the IBM PC and compatibles. *Ver Plus 2/i*.
- Kshatriya M. y Blake R.W. 1988. Theoretical model of migration energetics in the blue whale, *Balaenoptera musculus*. *J. theor. Biol.* **133**: 479-498.
- Ku Vera J.C. 1993. Calorimetría animal. *Ciencia y desarrollo*, No. **112**, septiembre/octubre. pp 55-59.
- Ladrón de Guevara Porras P. 2001. Distribución temporal y estructura de las agrupaciones de los rorcuales jorobados, *Megaptera novaeangliae*, en dos áreas de reproducción del Pacífico Mexicano. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Ladrón de Guevara Porras P. 1995. La ballena jorobada, *Megaptera novaeangliae* (Borowski 1781) en la Bahía de Banderas. Nayarit-Jalisco, México (Cetacea: Balenopteridae). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F. 155 pp.
- Lambertsen R.H. 1987. Biopsy system for large whales and its use for cytogenetics. *J. Mammal.* **68**: 443-445.

- Lavigne D.M., Iness S., Worthy G.A.J., Kovacs K.M., Schmitz O.J. y Hickie J.P. 1986. Metabolic rates of seals and whales. *Can. J. Zool.* **64**: 279-284.
- Leatherwood S., Randall R.R., William F.P. y William E.E. 1988. Comisión Ballenera Interamericana del atún tropical. Pp. 39-50. En: Ballenas, delfines y marsopas del Pacífico norienta y de las aguas árticas adyacentes: Una guía para su identificación. Informe especial No. 6.
- Leatherwood S. y Reeves R.R. 1983. *The Sierra Club Handbook of Whales and Dolphins*. Sierra Club Books. San Francisco, Cal. 302 pp.
- Lockyer C. H. 1987. Evaluation of the role of fat reserves in relation to the ecology of north Atlantic fin and sei whales. Pp. 183-203. En: Huntley A.C., Costa D.P., Worthy G.A.J. y Castellini M.A. (ed). *Approaches to the marine mammal energetics*. Special Publication No. 1. Lawrence: Society for Marine Mammalogy.
- Lockyer C.H. 1986. Body fat condition in Northeast Atlantic fin whales, *Balaenoptera physalus*, and its relationship with Reproduction and food resource. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **43**: 142-147.
- Lockyer C. H., McConnell L.C. y Waters T.D. 1985. Body condition in terms of anatomical and assessment of body fat in North Atlantic fin and sei whales. *Can. J. Zool.* **63**: 2328-2338.
- Lockyer C. H., McConnell L.C. y Waters T.D. 1984. The biochemical composition of fin whale blubber. *Can. J. Zool.* **62**: 2553-2562.
- Lockyer C.H. y Brown S.G. 1981. The migration of whales. Pp. 105-137. En: Aidley D.J. (ed). *Animal migration*. Society for Experimental Biology, Seminar Series **13**. Cambridge University Press. Yugoslavia.
- Magaña R.V.O. 1999. Los impactos de El Niño en México. Magaña R.V.O. (ed). México, D.F. 228 pp.
- McNab K.B. 1980. Food habits, energetics, and the population biology of mammals. *Am. Nat.* **116**: 106-124.
- Medrano-González L., Baker C.S., Robles-Saavedra M.R., Murell J., Vásquez-Cuevas M.J., Congdon B.C., Straley J.M., Calambokidis J., Urbán-Ramírez J., Flórez-González L., Olavarría-Barrera C., Aguayo-Lobo A., Nolasco-Soto J., Juárez-Salas RA. y Villavicencio-Llamosas K. 2001. Trans-oceanic population genetic structure of humpback whales in the North and South Pacific. *Memoirs of the Queensland Museum.* **47(2)**: 465-479.
- Medrano-González L., Urbán-Ramírez J., Vásquez-Cuevas M.J., Robles-Saavedra M.R., Ladrón de Guevara-Porras P., Nolasco-Soto J., Gómez Lozano F.R., Villavicencio-Llamosas K., Juárez-Salas A.R., Jacobsen J.K., Cerchio S. y Baker C.S. 2000. Hábitos reproductivos e historia poblacional reciente de las ballenas jorobadas en el Pacífico mexicano. Primer Congreso Nacional de Ciencias Naturales, CONACYT.
- Medrano-González L., Aguayo-Lobo A., Urbán-Ramírez R.J. y Baker C.S. 1995. Diversity and distribution of mitochondrial DNA lineages among humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, in the Mexican Pacific Ocean. *Can. J. Zool.* **73**: 1735-1743.
- Medrano L., Salinas M., Salas I., Ladrón de Guevara P., Aguayo A., Jacobsen J. y Baker C.S. 1994. Sex identification of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, in their breeding grounds of the Mexican Pacific Ocean. *Can. J. Zool.* **70**: 2166-2171.
- Medrano González L. 1993. Estudio genético del rorcual jorobado en el Pacífico mexicano. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 95 pp.
- Miranda M.G. 1978. Memorias de la expedición científica a las Islas Revillagigedo, abril de 1954. Univ. de Guadalajara. Guadalajara, Jal.
- Morris R.J. y Culkin F. 1976. Marine Lipids: Analytical Techniques and Fatty Acid Ester Analyses. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **14**: 391-433.

- National Marine Fisheries Service. 1991. Recovery plan for the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*). Silver Spring, MD.
- National Institute of Standard Technologist. 1999. Tomado de <http://webbook.nist.gov/chemistry/>
- Nathan P.J. 1975. Separaciones cromatográficas. Editorial Edicol. México, D.F. 61 pp.
- Nishiwaki M. 1966. Distribution and migration of the larger cetaceans in the North Pacific as shown by Japanese whale marking results. Pp 171-191. En: Norris K.S. (ed). Whales, dolphins and porpoises. University of California Press. Berkeley, CA.
- Øritsland N.A. y Markussen N.H. 1990. Outline of physiologically based model for population energetics. Ecological Modelling. **52**: 267-288.
- Ortega R.A. y Castellanos V.A. 1994. La Isla Socorro, Reserva de la Biosfera Archipiélago de Revillagigedo, México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. 359 pp.
- Pérez C.M.H., Maravilla O.C. y Loreto P.C. 2000. Variaciones en la abundancia de la ballena gris *Eschrichtius robustus* en la parte norte de Bahía Magdalena, B.C.S., México. Memorias de la XXV Reunión Internacional para el estudio de los Mamíferos Marinos.
- Perry D.A., Baker C.S. y Herman L.M. 1990. Populations characteristics of individually identified humpback whales in the central and eastern North Pacific: a summary and critique. Rep. Int. Whal. Commn (Special issue). **12**: 307-317.
- Perry D.A. 1949. The structure of whale blubber and its thermal properties. Q.J. Microsc. Sci. **90**: 13-26.
- Piatt J.F., Methven D.A., Burger A.E., McLagan R.L., Mercer V. y Creelman E. 1989. Baleen whales and their prey in a coastal environment. Can. J. Zool. **67**: 1523-1530.
- Phillipson J. 1966. Ecological energetics. Edward Arnold Publishers. Gran Bretaña. 57 pp.
- Ramírez A. P. 1986. Distribución y alimentación de la ballena Bryde durante el fenómeno "El Niño" 1982-1983. CPPS, Boletín ERFEN, No. 17.
- Ralls K. 1976. Mammals in which females are larger than males. Qt. Rev. Biol. **51**: 245-276.
- Rice D.W. 1978. The humpback whale in the North Pacific: Distribution, Exploitation and numbers. Pp. 29-74. En Norris K.S y Reeves R. (ed). Report on a workshop on problems related to humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in Hawaii. US Marine Mammal. Comission Whashington D.C.
- Rice D.W. 1974. Whales and whale research in the eastern North Pacific. Pp 170-195. En: Schevill W.E. (ed). The whale problem. Harvard University Press. Cambridge, M.A.
- Rice D.W. 1963. Progress report on biological studies of the larger cetaceans in the waters off California. Norsk Hvalfangst-Tid. **52**: 181-187.
- Robles Saveedra M.R. En proceso. Variación genética de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en el Pacífico mexicano. Tesis de Maestría. Escuela nacional de Ciencias Biológicas. IPN. México, D.F.
- Salas Rodarte I.V.R. 1993. Intervalos de reproducción y tasas de nacimiento de las ballenas jorobadas (*Megaptera novaeangliae*) identificadas en dos áreas de reproducción del Pacífico mexicano, 1986-1991. Tesis profesional. Facultad de Ciencias UNAM. México. D.F.
- Salinas Z.M., Ladrón de Guevara P.P. y Aguayo L.A. 1991. Distribución y tiempo de estancia de las hembras con cría del rorcual jorobado, *Megaptera novaeangliae*, en el Pacífico mexicano. VI Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar. Coquimbo-Chile.
- Samaniego Herrera H.A. y Auriolos Gamboa D. 2000. Efecto de El Niño 1997-98 en la población de lobo marino (*Zalophus californianus*) en Bahía de La Paz, Baja California Sur. Memorias de la XXV Reunión Internacional para el estudio de los Mamíferos Marinos.
- Schmidt-Nielsen, K. 1984. Scaling: Why animal size is so important?. Cambridge University Press. 241 pp.

- Schmitz O.J. y Lavigne D.M. 1984. Intrinsic rate of increase, body size, and specific metabolic rate in marine mammals. *Oecologia*. **62**: 305-309.
- Slijper E.J. 1962. Whales. Richard J. Harrison FRS (ed). Cornell University Press. Nueva York. 511 pp.
- Steiger H.G. y Calambokidis J. 1991. Movement of humpback whales between California and Costa Rica. *Mar. Mamm. Sci.* **7**: 306-310.
- Stone G., González L. y Katona S. 1990. Whale migration record. *Nature*. **346**: 705.
- Straley J.M. Overwintering North Pacific humpback whales in Alaskan waters. Humpback whale conference 2000. Brisbane, Qld. p 25.
- Straley J.M. Gabriele C.M. y Baker C.S. 1994. Annual reproduction by individually identified humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in Alaskan waters. *Mar. Mam. Sci.* **10(1)**: 87-92.
- Sumich J.L. 1982. Swimming velocities, breathing patterns, and estimated costs of locomotion in migrating gray whales, *Eschrichtius robustus*. *Can. J. Zool.* **61**: 647-652.
- Swingle W.M., Barco S.G., Pitchford T.D. y McLellan W.A. 1993. Appearance of juvenile humpback whales feeding in the nearshore waters of Virginia. *Mar. Mamm. Sci.* **9**: 309-315.
- Swofford D.L. 1998. PAUP. Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods) Versión 4. Sinauer Associates Sunderland, Massachusetts.
- Tershy B.R., Breese D. y Álvarez-Borrego S. 1991. Increase in cetacean and seabird numbers in the Canal de Ballenas during an El Niño-Southern Oscillation event. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **69**: 299-302.
- Thompson S.D. 1992. Gestation and lactation in small mammals: Basal metabolic rate and the limits of energy use. Pp. 213-259. En: Tomasi E.T. y Horton H.T. (ed). *Mammalian energetics, interdisciplinary views of metabolism and reproduction*. Cornell University Press Ithaca y London.
- Tomilin A.G. 1967. Mammals of the USSR and adjacent countries. Vol. **9**, Cetacea. Israel Program Sci. Transl. No. 1124, Natl. Tech. Inf. Serv. 717 pp.
- Troyo-Diéguez E. y Pedrín S. Aspectos hidrofisiográficos y geológicos. Pp. 43-53. En: A. Ortega-Rubio y A. Castellanos (ed). *La Isla Socorro, reserva de la biosfera Archipiélago de Revillagigedo, México*. Centro de Investigaciones Biológicas del noroeste, S.C. La Paz B.C.S.
- Tsuyuki H. e Itoh S. 1971. Fatty acid components of ganges river dolphin oil. *Sci. Rep. Whales. Res. Inst.* **23**: 141-147.
- Tsuyuki H. e Itoh S. 1970. Fatty acid components of black right whale oil by gas chromatography. *Sci. Rep. Whales. Res. Inst.* **22**: 165-170.
- Urbán J., Jaramillo A., Aguayo A., Ladrón de Guevara P., Salinas M., Álvarez C., Medrano L., Jacobsen J.K., Balcomb K.C., Claridge D.E., Calambokidis J., Steiger G.H., Straley J.M., von Ziegler O., Waite J.M., Miszroch S., Dahlheim M.E., Darling J.D. y Baker C.S. 2000a. Migratory destinations of humpback whales wintering in the Mexican Pacific. *J. Cetacean Res. Manage.* **2(2)**: 1-10.
- Urbán R.J., Gómez Gallardo G.A., Flores de Sahagún V., Palmeros M. y Ludwig S. 2000b. Cambios en la abundancia, distribución y mortalidad de las ballenas grises en la Laguna de San Ignacio, B.C.S., durante El Niño 1997/98 y La Niña 1998/99. *Memorias de la XXV Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos*.
- Urbán R.J., Álvarez C., Salinas M., Jacobsen J., Balcomb III K., Jaramillo A., Ladrón de Guevara P. y Aguayo A. 1999. Population size of humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, in waters off the Pacific coast of Mexico. *Fish. Bull.* **97**: 1017-1024.

- Urbán R.J., Jaramillo L.A., Salinas Z.M., Jacobsen K.J., Balcomb K., Ladrón de Guevara P.P. y Aguayo L.A. 1994. Estimación de la abundancia de los rorcuales jorobados que habitan en el Pacífico mexicano durante el período invernal. En: Programa y Resúmenes XIX Reunión Internacional para el estudio de los mamíferos marinos. La Paz, B.C.S.
- Urbán R. y Aguayo L.A. 1987. Spatial and seasonal distribution of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, in the Mexican Pacific. *Mar. Mamm. Sci.* **3**: 333-334.
- Vikingsson G.A. 1995. Body condition of fin whales during summer off Iceland. Pp. 361-369. En: Blix A.S., Walloe L. y Ulltang Ø. (ed). *Whales, seals, fish and man*.
- Villavicencio Llamas K. 2000. Patrones de ventilación y hábitos del rorcual jorobado, *Megaptera novaeangliae*, durante su estancia invernal en el Pacífico mexicano. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias UNAM. México, D.F. 111 pp.
- Waite J.M., Dahlheim M.E., Hobbs R.C., Mizroch S.A., NOAA., Alaska Fisheries Science Center y The National Marine Mammal Laboratory. 1999. Evidence of a feeding aggregation of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) around Kodiak Island, Alaska. *Mar. Mamm. Sci.* **15**(1): 210-220.
- Walton M.J., Henderson R.J. y Pomeroy P.P. 2000. Use of blubber fatty acid profiles to distinguish dietary differences between grey seals *Halichoerus grypus* from two UK breeding colonies. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **193**: 201-208.
- Weinrich M. 1998. Early experience in habitat choice by humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). *J. Mamm.* **79**(1): 163-170.
- Weinrich M., Martin M., Griffiths R., Bove J. y Schilling M. 1997. A shift in distribution of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, in response to prey in the southern Gulf of Maine. *Fish. Bull.* **95**: 826-836.
- Weinrich M. y Kuhlberg A. 1991. Short-term association patterns of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) groups on their feeding grounds in the southern Gulf of Maine. *Can. J. Zool.* **69**: 3005-3011.
- Weinrich M. 1991. Stable social associations among humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the southern Gulf of Maine. *Can. J. Zool.* **69**: 3012-3018.
- Wiegert R.G. 1970. Energy transfer in ecological systems. Rand McNally & Company. Chicago, E.U. 36 pp.
- Worthy G.A.J. 1990. Nutritional energetics of marine mammals. Pp: 489-520. En: Leslie A. Dierauf V.M.D. (ed). *CRC Handbook of marine mammal medicine: Health, disease and rehabilitation*. American veterinary medical association congressional science, Capital Hill, Washington D.C.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

APÉNDICES

1. Índice de cuadros y figuras

Cuadro		Página
1.	Datos de recolecta de las muestras de dermis de ballenas jorobadas durante los inviernos de 1998 y 1999 en la Isla Socorro. Colectores en 1998: S. Cerchio, D. Cholewiak y J. Jacobsen; en 1999: S. Cerchio, D. Cholewiak, S. Corzo y J. Nolasco Soto.	32
2.	Reproducibilidad del procedimiento de cromatografía de gases.	35
3.	Prueba de <i>t</i> de Student para el contenido calórico total por gramo de peso seco entre la dermis de cerdos y de ballenas jorobadas en los inviernos de 1998/99.	51
4.	Contenido de ácidos grasos (cont AG), fracción de enlaces dobles (Insat), tamaño promedio (PM), contenido calórico de ácidos grasos por peso húmedo (cal AG) y contenido calórico total por peso seco (cal total) e índice de diversidad Shannon (S) en dermis de ballenas jorobadas de la Isla Socorro. Se indica la desviación estándar (DE).	52
5.	Prueba de <i>t</i> de Student para el contenido calórico total por gramo de peso seco de tejido de la dermis de ballenas jorobadas entre las agrupaciones de 1998/99.	53
6.	Prueba de <i>t</i> de Student para el contenido calórico de ácidos grasos por peso húmedo de tejido de la dermis de ballenas jorobadas entre las agrupaciones de 1998/99.	53
7.	Prueba de <i>t</i> de Student para el contenido calórico de ácidos grasos por peso húmedo de tejido de la dermis de ballenas jorobadas del Atlántico Norte (AN) durante el verano de 1991 (Borobia <i>et al.</i> 1995) y de la Isla Socorro en los inviernos de 1998/99.	55
8.	Prueba de <i>t</i> de Student para el contenido de ácidos grasos por peso húmedo de tejido (mmol/mg) de la dermis de ballenas jorobadas de la Isla Socorro 1998/99.	56
9.	Prueba de <i>t</i> de Student para el porcentaje de insaturación de los ácidos grasos de la dermis de ballenas jorobadas de la Isla Socorro 1998/99.	57
10.	Prueba de <i>t</i> de Student para el peso molecular promedio de los ácidos grasos de la dermis de ballenas jorobadas de la Isla Socorro 1998/99.	58
11.	Prueba de <i>t</i> de Student para la diversidad (Shannon) de los ácidos grasos de la dermis de ballenas jorobadas de la Isla Socorro 1998/99.	59

12. Promedio del contenido de ácidos grasos (mol/g peso húmedo) de las distintas agrupaciones de ballenas jorobadas de la Isla Socorro en los inviernos de 1998/99. 73

Figura

1. La ballena jorobada o rorcual jorobado, *Megaptera novaeangliae*. La palabra *Megaptera* se forma por las raíces griegas *me-gas*, que significa grande y *pteron* que significa ala o aleta. El término, *novaeangliae*, deriva de la raíz latina *novus* que significa nuevo (a) y de la latinización *angliae* que se refiere a Inglaterra (Leatherwood y Reeves 1983). Dibujo de Jorge Blanco Fernández. 16
2. Mapa de Nivel de La Isla Socorro en el Pacífico Mexicano. 29
3. A) Cromatograma de ácidos grasos identificados en la dermis de una hembra con cría de ballena jorobada en la Isla Socorro durante el invierno de 1998 (MR021). B) Espectros de masa que componen la base de referencia con 75,000 compuestos identificados. 35-43
4. Correlación entre el peso molecular de los ácidos 14:0, 15:0, 16:0, 17:0, 18:0 y Cis 9-18:1, el calor de combustión en fase líquida calculado por el método de Cardozo (1986, gris) y el calor de combustión medido experimentalmente en fase líquida (NIST 1999, negro). El cuadrado indica el ácido graso Cis 9-18:1. 45
5. Contenido calórico total en la dermis de cerdo y de ballenas jorobadas en la Isla Socorro. IS 1998: Isla Socorro 1998, IS 1999: Isla Socorro 1999, CS: Dermis de cerdo conservada en seco y CE: Dermis de cerdo conservada en etanol 70%. El promedio se indica con la línea punteada. 52
6. Diagramas de cajas del contenido calórico total por peso seco de la dermis de ballenas jorobadas de la Isla Socorro durante 1998 y 1999 en distintas clases de sexo/estado reproductivo. El promedio se indica con la línea punteada. 54
7. Diagramas de cajas del contenido calórico de ácidos grasos por peso húmedo en la dermis de ballenas jorobadas de la Isla Socorro durante 1998 y 1999 en distintas clases de sexo/estado reproductivo. El promedio se indica con la línea punteada. 55
8. Diagramas de cajas del contenido calórico de ácidos grasos por peso húmedo en las muestras de dermis de ballenas jorobadas analizadas por Borobia *et al.* (1995) durante el verano de 1991 en el Atlántico Norte y en la Isla Socorro (IS) durante 1998 y 1999. El promedio se indica con la línea punteada. 56
9. Diagramas de cajas del contenido de ácidos grasos por peso húmedo en la dermis de las ballenas jorobadas de la Isla Socorro durante 1998 y 1999 en distintas clases de sexo/estado reproductivo. El promedio se indica con la línea punteada. 57

10. Diagramas de cajas del porcentaje de insaturación de los ácidos grasos en la dermis de las ballenas jorobadas de la Isla Socorro durante 1998 y 1999 en distintas clases de sexo/estado reproductivo. El promedio se indica con la línea punteada. **58**
11. Diagramas de cajas del peso molecular promedio de los ácidos grasos en la dermis de las ballenas jorobadas de la Isla Socorro durante 1998 y 1999 en distintas clases de sexo/estado reproductivo. El promedio se indica con la línea punteada. **59**
12. Diagramas de cajas de la diversidad (Shannon) de los ácidos grasos en la dermis de las ballenas jorobadas de la Isla Socorro durante 1998 y 1999 en distintas clases de sexo/estado reproductivo. El promedio se indica con la línea punteada. **60**
13. Contenido calórico por peso seco con respecto al contenido de ácidos grasos (%) durante los inviernos de 1998 (negro) y 1999 (gris) en la Isla Socorro. Se indica la línea de regresión común para ambos años. **61**
14. Contenido calórico total de hembras lactantes y sus crías. Círculos: negros (1998) y grises (1999). Se indican las líneas de regresión. **62**
15. Perfiles temporales del contenido calórico total por gramo de peso seco en muestras de dermis de ballenas jorobadas de la Isla Socorro durante los inviernos de 1998 (círculos negros) y 1999 (círculos grises). Se indican las líneas de regresión simple. **65**
16. Perfiles temporales del contenido calórico de ácidos grasos por peso húmedo en la dermis de las ballenas jorobadas durante los inviernos de 1998 (círculos negros) y 1999 (círculos grises). Se indican las líneas de regresión simple. **66**
17. Perfiles temporales del contenido de ácidos grasos en la dermis de las ballenas jorobadas durante los inviernos de 1998 (círculos negros) y 1999 (círculos grises). Se indican las líneas de regresión simple. **67**
18. Perfiles temporales del grado de insaturación de los ácidos grasos en la dermis de las ballenas jorobadas durante los inviernos de 1998 (círculos negros) y 1999 (círculos grises). Se indican las líneas de regresión simple. **68**
19. Perfiles temporales del peso molecular promedio de los ácidos grasos en la dermis de las ballenas jorobadas durante los inviernos de 1998 (círculos negros) y 1999 (círculos grises). Se indican las líneas de regresión simple. **69**
20. Perfiles temporales de la diversidad de los ácidos grasos en la dermis de las ballenas jorobadas durante los inviernos de 1998 (círculos negros) y 1999 (círculos grises). Se indican las líneas de regresión simple. **70**

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

21. Composición de ácidos grasos de la dermis de ballenas jorobadas durante el verano de 1991 en el Atlántico Norte (Borobia *et al.* 1995) y de la Isla Socorro en los inviernos de 1998 y 1999. Cada columna indica un ácido graso en el orden en que aparecen en el cuadro 12. Los colores de la primera columna indican a las crías (azul claro), machos (azul oscuro), hembras en descanso (amarillo) y hembras con cría (rojo). La concentración de ácidos grasos en mg/mg de tejido húmedo se indica en tonos de grises de acuerdo a la escala anexa que se basa en la desviación estándar de los logaritmos de las concentraciones de los ácidos en el conjunto de todas las muestras. 74
22. Cladograma de la composición individual de ácidos grasos en la dermis de la ballena jorobada en los inviernos de 1998 y 1999 en la Isla Socorro. Círculos: 1998 (negros) y 1999 (grises). Hprom- NA= Grupo externo formado por la composición de nueve muestras de dermis de ballena jorobada del Atlántico Norte analizadas por Borobia *et al.* (1995). 75
23. Dendrograma de las agrupaciones de ballenas jorobadas en la Isla Socorro durante los inviernos de 1998/99 de acuerdo a la desviación estándar euclidiana. Se indica la diversidad grupal de Shannon calculada con el promedio de composición de ácidos grasos (S, bits/ácido graso), la riqueza de ácidos grasos (k) y el índice de preferencia (Prf). 76

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

2. Principios de calorimetría

Todo organismo vivo, por presentar un conjunto de procesos químicos al que se denomina metabolismo, produce calor. De acuerdo con la ley de Hess, la cantidad total de calor liberada al degradar un combustible a un determinado grupo de productos finales es independiente del tipo y número de las etapas intermedias utilizadas, es decir; el balance energético global de una misma reacción será siempre el mismo independientemente del camino seguido para obtener los productos. En la bomba calorimétrica es posible medir el contenido calórico o el calor liberado por una sustancia orgánica como alimento, heces, grasa, etc., asumiendo que la energía liberada por estos es la misma que resulta de su combustión dentro del organismo (Eckert 1990).

En la bomba calorimétrica la sustancia orgánica se quema con oxígeno a presión de modo que la reacción sea rápida y completa. La bomba consiste de una vasija cilíndrica de acero inoxidable de 0,5 L de capacidad que se cierra a presión. En un crisol de platino se coloca la muestra. El platino está suspendido de dos soportes que sirven como conexión eléctrica y se unen mediante un alambre de hierro en contacto con la muestra. La bomba se llena con oxígeno a 30 atmósferas de presión y se coloca en el calorímetro dentro de un recipiente que contiene aproximadamente 2 L de agua que es agitada por una hélice para uniformizar la distribución de calor. Cuando se alcanza una temperatura estable, se hace pasar una corriente a través del alambre de hierro que arde con el oxígeno haciendo entrar en ignición al compuesto orgánico. El calor de combustión o contenido energético de la sustancia se determina por la elevación de la temperatura del agua que rodea la bomba. Se deben efectuar una serie de correcciones debidas al calor producido por la ignición del alambre y por la formación de óxidos gaseosos que son absorbidos por el agua destilada que se encuentra en la base de la bomba. La capacidad calorífica del calorímetro es la relación entre las cantidades de calor absorbidas y los ascensos de temperatura por ellas ocasionados. La capacidad calorífica de cada bomba se determina, de acuerdo a las recomendaciones del Comité Internacional de Termoquímica, quemando una sustancia cuyo contenido calórico se conozca con precisión. La capacidad calorífica se calcula con la fórmula:

$$C = \Delta Q / \Delta T$$

donde ΔQ es la cantidad de calor que debe suministrarse para efectuar un cambio en la temperatura (ΔT) y C son las calorías por grado centígrado. El ácido benzoico se usa comúnmente en la calibración de los calorímetros (1g desprende 6318 cal/g a 20°C cuando arde

completamente; Instructivo No. 16 Laboratorio de Biofísica; Alberty y Silbey 1996). El calor de combustión de la muestra se expresa generalmente en cal/g de peso seco de la muestra ya que esta debe deshidratarse para arder.

La unidad más común de energía empleada como medida de calor es la *caloría* (cal), que es la cantidad de calor requerida para elevar 1°C la temperatura de 1g de agua. De acuerdo con el Sistema Internacional de Unidades (SI), el calor se define en función de trabajo y la unidad de medida es el *julio* (J), siendo más práctica la unidad de *kilojulio* (1 kJ= 1000 J) habiendo la equivalencia 1 cal= 4.184 J y 1 Kcal= 4.184 kJ. Por cada 4.184 J que desaparecen, se obtiene una caloría, por eso tal cifra se denomina equivalente mecánico del calor. Mecánicamente una caloría equivale al trabajo que se realiza para desplazar un peso de aproximadamente medio kilo a lo largo de un metro.

La producción de calor de un animal puede medirse en forma directa o indirecta. En la calorimetría directa el animal se coloca en una cámara bien aislada determinándose la pérdida de calor por el incremento de la temperatura de una masa conocida de agua más el calor latente presente en el vapor de agua del aire expirado y de la humedad evaporada por la piel. Los resultados se expresan generalmente en calorías o kilocalorías por hora. La calorimetría directa se ha empleado con aves y pequeños mamíferos que tienen tasas metabólicas elevadas. Esta forma de calorimetría no es adecuada para animales grandes o para los pequeños que tengan tasas metabólicas bajas. Otra desventaja de la calorimetría directa radica en la alteración del comportamiento del animal y con ello de su metabolismo.

La calorimetría indirecta se basa en la medición de otros factores relacionados con la producción de energía que no sea la producción de calor. Dos de los métodos de calorimetría indirecta más empleados son el de circuito abierto y el de circuito cerrado. La calorimetría respiratoria indirecta de circuito abierto se basa en que el consumo de oxígeno y la producción de CO₂ de un animal están estrechamente correlacionadas con la producción de calor. Este método requiere de la medición de la excreción de nitrógeno en la orina y de la producción de metano en animales rumiantes. En la respirometría de sistema cerrado, el aire inicial dentro de la cámara animal recircula constantemente a la cámara una vez que se encuentra libre de CO₂ y de vapor de agua. Las limitaciones de estos sistemas ha hecho que algunos científicos de la bioenergética animal busquen técnicas alternativas con las cuales no sea necesario confinar a los animales a una cámara de respiración. Una de estas técnicas es la del agua doblemente marcada (²H₂ ¹⁸O), con la cual es posible medir la cantidad de CO₂ producido diariamente por el animal y a partir de este valor se estima la producción de calor diario (Eckert 1990; Ku Vera 1993).

3. Principios de cromatografía

La palabra cromatografía fue empleada por primera vez en 1906 por el Botánico ruso Miguel Tswett para describir la separación de pigmentos vegetales. La palabra cromatografía se deriva de las palabras griegas: *khromatos*, que significa color y *graphos*, que significa escrito. Las principales aplicaciones de las separaciones cromatográficas son la preparación de compuestos puros, el análisis cualitativo de mezclas y el análisis cuantitativo de los compuestos presentes en ellas (Nathan 1975).

Entre los métodos de separación cromatográfica más comunes se encuentran: La cromatografía de capa fina (TLC), cromatografía gas-líquida (GLC), cromatografía líquido-líquido (LLC), cromatografía de gases-espectrometría de masas (GC/MS) y la cromatografía de líquidos de alta resolución (HPLC). El método de cromatografía de gases ofrece una alta resolución en las separaciones de mezclas de compuestos complejos y por eso se aplica en diversos campos como el análisis de combustibles fósiles, alimentos, cosméticos, geoquímica orgánica, material biológico y ciencia forense (Bartle 1993). En años recientes, la GC/MS se ha considerado como una de las técnicas más valiosas para la identificación de ácidos grasos y sus derivados. La teoría y los principios generales de operación de la cromatografía de gases son aplicables a GC/MS. Los espectrómetros de masas operan a presión reducida ($<10^{-6}$ Torr) para permitir la detección de pequeñas cantidades de material desde nanogramos a microgramos (Evershed 1993).

Antes de la separación e identificación de los ácidos grasos es conveniente convertirlos en derivados más volátiles como sus metil ésteres y esto involucra la saponificación, transesterificación o esterificación de la grasa. La hidrólisis enzimática también puede emplearse. La muestra se inyecta con rapidez empleando una jeringa hipodérmica, a través de una membrana de hule, para introducirla a la columna. Las columnas capilares se emplean comúnmente en GC/MS debido a que son más permeables al flujo de gas, más largas, con mayor eficiencia y por tanto, de mejor resolución en la separación de compuestos complejos (Evershed 1993). El inyector, la columna y el detector deben tener una temperatura determinada. En la columna la muestra se convierte en vapor y se transporta a través de la columna por un gas de alta pureza como el helio, argón, nitrógeno o bióxido de carbono el cual se elige de acuerdo al tipo de detector. La muestra se monitorea automáticamente al salir de ella mediante un detector de masas. La señal del detector alimenta a un registrador en el cual se grafican los picos cromatográficos en función del tiempo. Midiendo el tiempo de retención (minutos que

transcurren desde que se inyecta la muestra hasta que aparece el pico cromatográfico) y comparándolo con un estándar de sustancia pura, se puede identificar el compuesto. El área bajo el pico es proporcional a la concentración y por ello puede determinarse con buena precisión la cantidad de sustancia (Christian 1981).

La cromatografía de capa fina (TLC) también ha sido una herramienta útil en la química de lípidos para la separación de mezclas de lípidos debido a que proporciona un medio de separación cualitativa y de estimación cuantitativa de los tipos de lípidos presentes. La cromatografía gas-líquida (GLC) se ha aplicado en el análisis de una sola clase de lípidos como glicerol, triglicéridos, ceras, esteroides, productos hidrocarbonados, ácidos grasos de cadena corta y ácidos grasos con más de 10 átomos de carbono. Un suplemento a los diversos métodos cromatográficos en el análisis de lípidos son la resonancia magnética nuclear (NMR) la cual se emplea para la confirmación estructural final después de un análisis por GLC o GC/MS y la espectrofotometría infrarroja que se usa en el análisis de hidrocarburos naturales y también en la confirmación estructural de esteroides y de ácidos grasos (Morris y Culkin 1976).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN