



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ACTIVIDAD EN SUPERFICIE Y DINÁMICA DEL CONSUMO DE AIRE
DE LA BALLENA JOROBADA (*Megaptera novaeangliae*)
EN EL PACÍFICO MEXICANO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGA

PRESENTA

Talina Ruíz Rodríguez

Director de tesis: Dr. Luis Medrano González

México, DF

2004



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



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.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente


Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: "Actividad en superficie y dinámica del consumo de aire de la ballena jorobada (Megaptera novaeangliae) en el Pacífico mexicano" realizado por Talina Ruiz Rodríguez


con número de cuenta 9414759-1 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología.

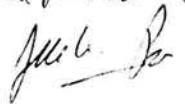
Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente


Director de Tesis

Propietario Dr. Luis Medrano González 

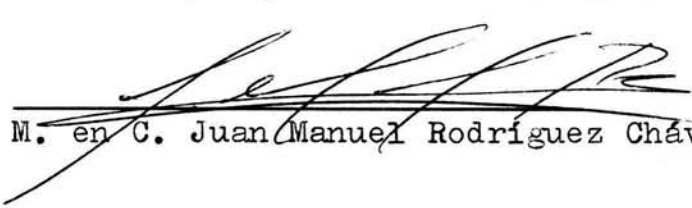
Propietario Dr. René de Jesús Cárdenas Vázquez 

Propietario M. en C. Julio Alejandro Prieto Sagredo 

Suplente Dr. Manuel Miranda Anaya 

Suplente Biol. Rita Virginia Arenas Rosas 

Consejo Departamental de Biología.


M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez.

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA

CONTENIDO

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
ANTECEDENTES	5
Morfología	5
Migración y distribución	6
Reproducción	8
Conducta y organización social	9
La ballena jorobada en México	10
Tasas ventilatorias y patrones de buceo	14
Metabolismo	17
Sistemas dinámicos	20
Regulación	22
Ruidos y leyes de potencias	29
PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN	32
ÁREA DE ESTUDIO	35
Bahía de Banderas	35
Bahía de Jaltemba	35
Isla Socorro	36
MÉTODOS	38
Observaciones de campo	38
Análisis de datos	42
RESULTADOS	48
Patrones de conducta en superficie	50
Patrones de conducta en superficie con embarcaciones	53
Patrones de ventilación de las distintas agrupaciones de la ballena jorobada	58
Patrones de ventilación con embarcaciones	59
Dinámica del consumo de aire de las ballenas jorobadas	64

DISCUSIÓN	78
CONCLUSIONES	83
AGRADECIMIENTOS	85
REFERENCIAS	87
APÉNDICES	97
1. Estrés	98
2. Gráficas representativas de la duración de apnea acumulada (Dap), desviación estándar acumulada y frecuencia acumulada de la duración de apnea (FAC _D), de las distintas agrupaciones de la ballena jorobada durante tres temporadas invernales. (Bahía de Banderas 1999 y 2002 e Isla Socorro 1997)	99
3. Abreviaturas y formularios	108

RESUMEN

El Pacífico mexicano es un área de agregación invernal importante de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) y actualmente se necesita investigar más acerca de los hábitos de esta especie para explicar su estructura e historia poblacional y con ello contribuir a su conservación. Villavicencio Llamosas (2000) realizó algunas inferencias que vinculan la conducta de las ballenas en superficie y su tasa de ventilación con su reproducción en dos zonas del Pacífico mexicano. En este trabajo se amplió el análisis de esta autora sobre los efectos del tránsito de embarcaciones en la conducta en superficie y los patrones de buceo de las ballenas y se profundizó en el análisis de un aparente control de la tasa ventilatoria relacionado hipotéticamente con la regulación del uso de reservas de energía de estos animales durante el invierno. Se visitó la Bahía de Banderas, Nayarit-Jalisco durante el año 2002, para observar ballenas jorobadas desde embarcaciones menores y desde sitios altos en tierra y se recopilaron datos del Grupo de Mastozoología Marina de la Facultad de Ciencias UNAM de esta misma bahía obtenidos durante los años 1999, 2000 y 2001, de la Bahía de Jaltemba, Nayarit durante el año 2000 y de la Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo durante los años 1997 y 1999. Estas regiones tienen distinto grado de perturbación por embarcaciones. Se realizaron observaciones individuales de la mayor duración posible registrando eventos discretos de conducta en superficie y de respiración. Se consideraron registros analizables sólo aquellos con una distribución estadística estable de la duración de apnea, esto es, en donde el acúmulo de datos no modifica ni el promedio ni la varianza de esta variable en más del 5%. Con esta información se obtuvieron los patrones de conducta y de apnea en presencia y ausencia de embarcaciones. El registro de la ocurrencia de las distintas agrupaciones de ballenas y el conocimiento de su composición de sexos en combinación con registros de conducta y ventilación prolongados permitieron estimar el consumo de aire de los machos, hembras y hembras con cría como una estimación hipotética del consumo de energía relativo a su masa corporal.

En la ballena jorobada se observa una estructura conductual aparente en la que, en un estado indiferenciado (en las crías y los animales solitarios), la diversidad de conductas es máxima y ésta disminuye conforme las ballenas interactúan con otros animales o se involucran en actividades específicas como al canto. Se encontraron diferencias regionales en los patrones de ventilación siendo las duraciones de apnea mayores en la Bahía de Banderas, especialmente en los cantores y las hembras con cría y escolta. Esto puede deberse al mayor grado de perturbación humana de esta zona. En dependencia del tipo de agrupación, con la presencia de embarcaciones cercanas o en persecución de las ballenas, se presentaron incrementos en los despliegues conductuales así como interrupciones de conductas que mostraron variaciones regionales. En los patrones de ventilación, la presencia de embarcaciones ocasionó huidas verticales (aumento de la duración de apnea) y horizontales (disminución de la duración de apnea) siendo la primera más común en la Bahía de Banderas que es la zona donde el tránsito de embarcaciones es mayor.

La distribución de la duración de las apneas de adultos y crías en la Bahía de Banderas e Isla Socorro es del tipo 1/f para registros con una distribución estadística estable de la duración de apnea. Esto es indicativo de que la tasa de ventilación forma parte de un sistema dinámico caótico y que, por tanto, la tasa ventilatoria promedio de registros largos es proporcional a la tasa metabólica promedio en el periodo de registro. La variación en la tasa de ventilación de machos, hembras y hembras con cría durante el invierno se ajusta a un proceso de reostasis reactiva *sensu* Mrosovsky (1990) en el cual existen cambios en el consumo de aire como respuesta ante perturbaciones impredecibles en el ambiente físico y/o social. Las hembras con o sin cría muestran una mayor reactividad ante tales perturbaciones reforzando la idea de una restricción energética en el uso de sus reservas de energía durante el invierno. La tasa de ventilación correlaciona con el cociente de intensidad de la competencia entre los machos y la abundancia de hembras sugiriendo que el consumo de

energía de las ballenas jorobadas durante el invierno se regula ante variaciones impredecibles provocadas por el régimen de competencia entre los machos.

ABSTRACT

The Mexican Pacific is an important wintering area for the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) and more research on their habits is currently needed to explain its population structure and history and thereby, to improve the conservation of this species. Villavicencio Llamosas (2000) made some inferences which relate the whales behavior on the water surface and the breathing rate with their reproduction in two areas of the Mexican Pacific. In this work, I extend the analyses of the mentioned author about the effects of vessels transit on the whales surface behavior and diving patterns as well as on the apparent control of breathing rate which is hypotetically related with the regulation of the whales energy stores usage along the winter. The Banderas Bay, Nayarit-Jalisco was visited during the year 2002 to observe humpback whales from outboard boats and high sites at land. Also, data were recopilated from the Marine Mammalogy Group at Facultad de Ciencias UNAM obtained in this bay during the years 1999, 2000 and 2001, in Bahía de Jaltemba, Nayarit during year 2000 and in Socorro Island, Revillagigedo Archipelago, during the years 1997 and 1999. These regions have a different degree of perturbation by vessels transit. Individual observations were made with the longest possible duration registering discrete events of surface behavior and respiration. Only those recordings with an stable statistical distribution of apnea duration were considered as analyzable, this is, those in which the accumulation of data did not modify in more than 5% neither the average nor the variance of this variable. The patterns of surface behavior and diving were obtained in the presence and absence of vessels. The occurrence of the different whale pods and the knowledge of its composition by sexes in combination with long recordings of behavior and ventilation allowed to estimate the air consumption in males, females and cows as an hypothetical estimation of energy consumption relative to their body mass.

An apparent behavioral structure is observed in the humpback whales in which, in an undifferentiated condition (occurring in calves and solos), the diversity of surface behavior is maximum. From this condition, the surface behavior diversity decreases as the animals interact with others or engage in specific activities such as singing. Regional differences on breathing patterns were found being diving time longer in Banderas Bay, especially in singers and cows accompanied by an escort. This may be due to the larger degree of human-bound perturbation in this area. In dependence of the pod type, increments on displays as well as interruptions of behavior were observed associated to vessels near or pursuing the whales. These effects were regionally variable. For the ventilation patterns, the presence of vessels elicited vertical (increase of dive duration) and horizontal (decrease of dive duration) escape responses being the first type more common in Banderas Bay which is the area where vessels transit is higher.

The distribution of dive duration of adults and calves in Banderas Bay and Socorro Island is of the type 1/f for recordings with an stable statistical distribution of dive duration. This suggests that the breathing rate is part of a chaotic dynamical system and therefore, that the average breathing rate of long recordings is proportional to the average metabolic rate during the registration period. Variations in the breathing rate of males, females and cows along the winter fit a process of reactive rheostasis *sensu* Mrosovsky (1990) in which changes of the air consumption occur as a response to unpredictable perturbations in the physical and/or social environment. The females, with or without a calf, show a larger reactivity to such perturbations enforcing the idea of an energetic constraint in the usage of energy stores during the winter. The breathing rate correlates with the quotient of the intensity of competition among males and the abundance of females suggesting that the energy consumption of humpback whales during the winter is regulated in response to unpredictable variations provoked by the regime of competition between males.

INTRODUCCIÓN

Los seres vivos son sistemas con una estructura interna dinámicamente estable, esto es asimilan energía libre, o entropía negativa, en un conjunto de procesos físicoquímicos al que denominamos metabolismo. Esta energía mantiene una estructura morfológica y funcional del organismo en forma autorregulada y al conjunto de procesos que mantienen esta estabilidad dinámica se le llama homeostasis. Mrosovsky (1990) argumentó, que mantener una constancia en el medio interno (el líquido que rodea a las células) de los organismos no es siempre imperativo e introdujo el término reostasis para describir la regulación de variables fisiológicas en cambio continuo el cual puede ser periódico o incluso impredecible. En el plazo de la vida de un organismo o en el de una larga serie de ancestría y descendencia, la adaptación depende en general no tanto de la capacidad de amortiguamiento sino de la capacidad de respuesta fisiológica, esto es, de un dinamismo físicoquímico cuya base morfológica es relativamente simple pero cuyo comportamiento es complejo. Los mamíferos representan un caso algo extremo de adaptación evolutiva restringida por variables fisiológicas. El medio interno de todos los mamíferos en general tiene una temperatura cercana a 37 °C, pH entre 7.2 y 7.4, presión osmótica alrededor de 0.3 Osmoles y una composición química característica. Esto sugiere que la evolución de los mamíferos ha estado restringida por el metabolismo celular y que ha consistido mucho en la evolución de mecanismos que mantienen condiciones extracelulares determinadas. Así, la evolución de los mamíferos de regiones frías trata mucho con la evolución de estructuras y funciones relacionadas con la termoregulación como el pelaje de doble capa, un grueso estrato de grasa subcutánea y/o una tasa metabólica elevada. Esto contrasta con la evolución de algunos peces de aguas frías en donde el metabolismo se adapta a operar en bajas temperaturas habiendo incluso síntesis de compuestos anticongelantes (Medrano González, 2002).

Los cetáceos son un grupo de mamíferos que, desde hace 55 millones de años, se ha adaptado a la vida acuática a partir de ancestros terrestres y los estudios de su fisiología y su evolución han sido muy prometedores de información sobre los procesos de adaptación en escala ontogénica y evolutiva. Sin embargo, la investigación sobre estos animales es técnicamente muy difícil y requiere de muchos recursos e infraestructura. Asimismo, la mayor parte de los estudios sobre fisiología de estos animales se hacen con especímenes en cautiverio y la aplicabilidad de estos conocimientos al ámbito de la vida de los cetáceos en la naturaleza es muy reducida. Como una aproximación para superar estas restricciones, en este trabajo analicé la variación en la conducta de superficie y la tasa ventilatoria de las ballenas jorobadas (*Megaptera novaeangliae*) que invernan en el Pacífico mexicano observadas desde embarcaciones y sitios altos en tierra para hacer algunas inferencias sobre la regulación del uso de reservas de energía y la conducta que tienen los

animales en relación con su reproducción. Este trabajo contribuye a un programa de investigación en la Facultad de Ciencias UNAM en el que se pretende explicar la evolución de la ballena jorobada como resultado de la interacción entre distintos niveles fenomenológicos.

La ballena jorobada es un misticeto que presenta un ciclo migratorio anual. Durante el verano se encuentra en latitudes altas donde se alimenta y en el invierno migra hacia zonas subtropicales donde se reproduce (Dawbin, 1966). Durante el invierno, esta especie no se alimenta o sólo lo hace ocasionalmente (Gendrón y Urbán, 1993) y la energía necesaria para llevar al cabo sus actividades la obtiene de la grasa que almacena en varios sitios del cuerpo pero sobre todo bajo la piel. Esta capa de grasa es de las más gruesas entre la familia de los balenopteridos pero no es ilimitada y puede no ser suficiente para que las ballenas se reproduzcan con éxito. La ballena jorobada durante el invierno hace muchos despliegues conductuales en superficie ligados estrechamente a la interacción entre individuos (Whitehead, 1989) y el uso de las reservas de energía de estos animales debe responder a las variaciones del medio físico y también a las de su ambiente social.

Villavicencio Llamosas (2000) observó que aún cuando la tasa ventilatoria, como medida del consumo de reservas de energía, es variable entre individuos y actividades, el consumo de aire en el plazo de una semana se mantiene casi constante entre ballenas de ambos sexos y de diferentes estados reproductivos. Esto sugiere que existen limitaciones en el consumo de las reservas de energía que son dependientes de la conducta de los animales (a juzgar por la actividad que se observa en superficie) y de la interacción entre éstos. Sin embargo, es posible que esta aparente constancia en el consumo de aire sea solamente el efecto del promedio de datos en un periodo prolongado y por ello en este trabajo analicé las variaciones en la tasa ventilatoria tratando de determinar primero si esta variable refleja el consumo de reservas de energía, segundo si las variaciones temporales de la variable corresponden a un sistema regulado y tercero si la tasa ventilatoria tiene relación con variables que describen el entorno social de los animales. Como complemento, analicé el efecto de la presencia cercana de embarcaciones turísticas en la conducta en superficie y la tasa ventilatoria de las ballenas con el fin de determinar el efecto de este tipo de perturbación humana en los hábitos y el uso de las reservas de energía de las ballenas jorobadas en sus zonas de reproducción en el Pacífico mexicano.

ANTECEDENTES

Morfología

La ballena jorobada, *Megaptera novaeangliae*, se conoce también como rorcual jorobado o yubarta. Esta especie se caracteriza entre la familia de los rorcuales por tener un cuerpo robusto, por realizar un ciclo migratorio regular y por una amplia diversidad de despliegues en la superficie del agua. Las hembras alcanzan una longitud promedio de 15 m hasta un máximo de 19 m y los machos de 14 m con un máximo de 17.38 m. Las hembras sexualmente maduras son de 40 a 70 cm más grandes que los machos. Su peso varía entre 30 y 40 toneladas aunque pueden llegar a pesar hasta 53 toneladas. Al nacer, las ballenas jorobadas pesan poco menos de 700 kg y miden poco más de 4 m de longitud. Estos animales tienen una longevidad de entre 50 y 60 años.

Estas ballenas presentan una coloración negra en la cabeza, dorso, costados y pedúnculo caudal, mientras que en la zona de la garganta, tórax y abdomen, hasta la línea media ventral y hasta el ano, pueden presentar una extensión variable de color blanco. La cabeza es ancha y redondeada en el lado dorsal. A cada lado de la maxila se encuentran de 270 a 400 barbas cuya coloración va desde negro cenizo hasta café y miden aproximadamente 75 cm de largo (con un máximo de 85 cm) y 30 cm de ancho. Esta especie posee en la cabeza unas protuberancias tegumentarias denominadas nódulos pilosos, que las distinguen morfológicamente de otras ballenas. Las jorobadas poseen de 12 a 36 surcos guloventrales que se extienden paralelamente desde la base de la mandíbula hasta el ombligo o detrás de éste. Existe una variación considerable en el ancho y número de surcos que es independiente del sexo y la edad.

Las aletas pectorales miden cerca de cinco metros y representan de un cuarto a un tercio de la longitud total del cuerpo. La aleta dorsal es corta y gruesa con una altura que no excede los 30 cm. Esta aleta está situada en el comienzo del tercio posterior del cuerpo y posee una pequeña depresión en la parte media que la divide en dos. La aleta caudal presenta una envergadura relativamente grande, en su margen posterior está dividida por una muesca más o menos cóncava y el borde posterior es generalmente aserrado (Tomilin 1967; Watson 1985).

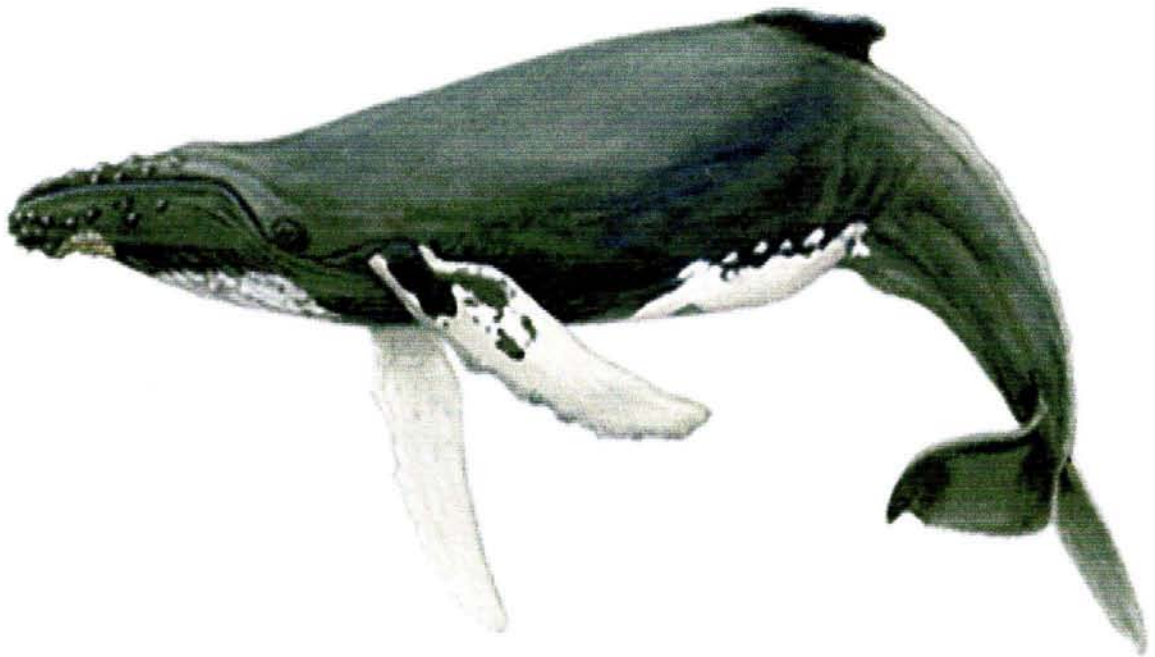


Figura 1. *Megaptera novaeangliae*, ballena jorobada o rorcual jorobado. La palabra rorcual deriva del término noruego "rorhval", que significa pliegue o arruga y se refiere a los dobleces o surcos de la piel que se encuentran bajo la garganta y cuyo número es variable (de 12 a 100 surcos) dependiendo de la especie (Carwardine, 1998).

Migración y distribución

La ballena jorobada presenta un ciclo migratorio anual regular en el que hay fidelidad a sus destinos migratorios y asociación con zonas someras. Durante el verano las jorobadas se encuentran en zonas subpolares altamente productivas donde se alimentan. Hacia finales del otoño, las ballenas jorobadas migran hacia regiones tropicales y subtropicales en donde realizan el parto, la crianza y el apareamiento en aguas someras con una temperatura cercana a 25 °C (Dawbin 1966; Lockyer y Brown 1981). La preferencia hacia zonas cálidas en la época de reproducción se debe quizá a que la capacidad de termorregulación de las crías no está desarrollada (Dawbin, 1966) y a que en estas zonas las crías pueden ser protegidas de sus depredadores (Brodie, 1977; Lockyer y Brown, 1981).

Se ha descrito que la migración ocurre como una procesión de clases de edades y sexo. Las hembras lactantes son las primeras en dejar las áreas de alimentación seguidas por animales jóvenes, machos maduros, hembras en descanso y por último hembras preñadas. Al final del invierno este orden se invierte siendo las hembras

recién preñadas las que comienzan el regreso hacia latitudes altas y las hembras con cría las que lo hacen al final (Dawbin 1966; Lockyer y Brown 1981). En general, la mayoría de las ballenas migran estacionalmente pero se ha observado en Australia oriental que existe una proporción sexual dirigida hacia los machos, lo cual sugiere que muchas hembras no migran. Algunas observaciones realizadas en el Sur de Alaska (Straley, 1990), el Golfo de Maine (Clapham *et al.*, 1993), en la costa atlántica de Estados Unidos (Swingle *et al.*, 1993) y en la costa este de Australia (Brown y Corkeron, 1995) muestran que algunos individuos pueden permanecer durante el invierno en las zonas de alimentación y que estos individuos son mayoritariamente hembras (Lockyer, 1984; Brown y Corkeron, 1995; Craig y Herman, 1997). La distancia que las jorobadas recorren durante su migración varía considerablemente dentro y entre las poblaciones oceánicas (Clapham y Matila, 1988; Stone *et al.*, 1990; Flórez-González *et al.*, 1998).

La ballena jorobada es una especie cosmopolita que puede encontrarse en todos los océanos, exceptuando el Ártico ya que no se asocia a zonas de hielo. El ciclo reproductivo de las jorobadas del Hemisferio Norte y del Sur está desfasado por seis meses determinando así tres poblaciones en todo el mundo: Océano Austral, Atlántico Norte y Pacífico Norte. La relación filopátrica de destinos migratorios en costas continentales o islas cercanas hace que las poblaciones se fragmenten en subpoblaciones discretas o stocks. Un stock, en la terminología de la Comisión Ballenera Internacional (CBI), se refiere a grupos de ballenas usando áreas invernales geográficamente diferentes para la reproducción y diferentes zonas de alimentación en verano que no se sobrelapan. En términos del manejo comercial, cada stock ocupa distintas áreas geográficas, son relativamente discretos genéticamente y son unidades demográficas (Baker *et al.* 2002). La fidelidad hacia las zonas de alimentación parece ser determinada matrilinealmente ya que durante la lactancia las crías aprenden el trayecto seguido por la madre en su migración (Baker *et al.*, 1987; Clapham y Mayo 1987).

La población del Pacífico Norte se subdivide así en las subpoblaciones asiática, central o hawaiana americana. La subpoblación asiática se alimenta en el Mar de Okhost y alrededor de la Península de Kamchatka y se reproduce en Corea del Sur, las Islas Marianas, las Islas Ryukyu, las Islas Bonin y Taiwan. Las ballenas de la subpoblación central se alimentan frente a las costas de Alaska y se reproducen en las aguas de las Islas de Hawai. Las ballenas de la subpoblación americana se encuentran en verano frente a la costa de California, aunque algunas aparecen frente a la Columbia Británica y Alaska, y se reproducen en costas mexicanas y de América Central, desde Baja California Sur hasta Costa Rica incluyendo el Archipiélago de Revillagigedo (Rice 1974; Darling y McSweeney 1985). En el Pacífico norte se investiga si las ballenas jorobadas de las Islas

Revillagigedo son una subpoblación aparte. La población del Atlántico Norte se subdivide en un stock oriental y uno occidental y la del Océano Austral en seis subpoblaciones que corresponden a rutas migratorias en la cercanía de las costas occidentales y orientales de América, África y Australia.

Aunque los grupos de reproducción están geográficamente separados, algunas jorobadas se dispersan lo suficientemente lejos de las áreas de agregación para que exista mezcla entre las poblaciones (Dawbin 1966). A través de la fotoidentificación individual, se ha encontrado que muchos individuos pueden visitar un área de agregación invernal por varios años y se han encontrado algunos individuos que visitan dos regiones invernales (Darling y Jurasz, 1983; Darling y McSweeney, 1985; Baker *et al.*, 1986; Calambokidis *et al.*, 1997; Salden *et al.*, 1999). En general, las ballenas jorobadas son más fieles a sus destinos de alimentación que a los de reproducción.

Reproducción

Como muchos rorcuales, la ballena jorobada se reproduce estacionalmente y su ciclo reproductivo está estrechamente ligado a su migración (Baker *et al.*, 1986). Las hembras y los machos de esta especie alcanzan su madurez sexual aproximadamente a los seis años de edad (Chittleborough, 1965; Clapham *et al.*, 1992). Las hembras dan a luz a las crías en intervalos de dos o tres años (Clapham y Mayo, 1990) aunque esto puede variar dependiendo de la región. En el caso de México, el intervalo promedio de reproducción para Revillagigedo es de 2.1 años (Salas Rodarte, 1993, Juárez Salas 2001). Para la Bahía de Banderas, Juárez Salas (2001) encontró intervalos de reproducción de dos a tres años con un promedio de 2.2 años. Estos datos son similares a los reportados para Hawai que es de 2.2 años (Glockner -Ferrari y Ferrari, 1990).

Esta ballena puede presentar ovulaciones post-parto disminuyendo de esta forma el intervalo de nacimiento a un año (Glockner-Ferrari y Ferrari, 1984, Barlow y Clapham, 1997; Straley y Gabriel, 1994). Esto puede ocurrir a una edad mínima de nueve a 14 años y después de haber tenido una cría lo cual sugiere que las hembras mayores pueden reproducirse anualmente más comúnmente que las hembras más jóvenes (Straley y Gabriel 1994).

La gestación dura de 11 a 12 meses y las crías nacen en aguas tropicales. Las crías permanecen con su madre alrededor de 10 meses durante la lactancia (Chittleborough, 1958) y comienzan el proceso de destete alrededor

de los seis meses, obteniendo su independencia al final de su primer año (Clapham y Mayo, 1990, Clapham *et al.* 1993), teniendo un promedio 9 m de largo (Glockner y Venus 1983). Al adquirir su independencia, las crías exhiben una pérdida de la fidelidad por regiones específicas de alimentación en años subsecuentes (Clapham y Mayo 1990; Clapham *et al.*, 1993).

Conducta y organización social.

La organización social de las ballenas jorobadas se caracteriza por la formación de grupos pequeños e inestables (a excepción de las hembras con cría) tanto en zonas de alimentación como de reproducción siendo la inestabilidad mayor en grupos más grandes (Whitehead, 1983).

Se ha reportado la existencia de parejas estables (Clapham *et al.*, 1993) y aún de grupos grandes (Perry, *et al.*, 1990). Los animales juveniles de esta especie tienden a ser solitarios pero cuando alcanzan la madurez sexual exhiben diversos patrones de asociación (Clapham, 1996).

Algunos estudios realizados en el Hemisferio Norte (Tyack, 1981; Whitehead, 1983) muestran que esta especie exhibe cambios estacionales en la conducta, relacionados a su ciclo migratorio. Durante la época de alimentación pueden llegar a formar grandes grupos (Clapham, 1993) que presentan una conducta de cooperación entre los individuos de ambos sexos (D'Vincent, 1985; Perry *et al.* 1990; Weinrich, 1991). Durante la época de reproducción, los individuos de esta especie pueden encontrarse solos o asociarse entre sí formando diferentes tipos de agrupaciones que muestran conductas más o menos estereotipadas con muchos despliegues en superficie asociados a la competencia entre machos por el apareamiento. Los tipos de agrupación y actividad que se observan en las zonas de reproducción son: Solitarios; Machos solitarios que emiten cantos; Parejas formadas por adultos y/o individuos jóvenes; Hembras con cría; Hembras con cría y una escolta que normalmente es un macho y Grupos de competencia, que pueden estar compuestos sólo por machos o pueden incluir una hembra o una hembra con cría (Baker y Herman, 1984) (Cuadro 2). Los grupos de competencia (Baker y Herman, 1984; Clapham, *et al.*, 1993) contienen un animal nuclear localizado en el centro de la agrupación, el cual es seguido por un macho o escolta principal y por un número de machos o escoltas secundarias. Clapham *et al.* (1992) confirmaron que las agrupaciones que presentan una conducta agonística son machos pero no todos los grupos contienen una hembra. Clapham *et al.* (1993) describieron a esta

organización social como una sociedad típica de fusión-fisión, debido a que el tamaño del grupo y el número de individuos es variable y a que todos los miembros de estas sociedades nunca están juntos en un mismo grupo.

Mientras se encuentran en las zonas invernales, los machos de esta especie emiten cantos complejos (Darling *et al.*, 2001; Glockner, 1983) y se ha hipotetizado que estos cantos juegan un papel importante en el éxito reproductivo de los machos (Darling, 1986; Herman y Tavorga, 1980; Tyack, 1981). Se ha sugerido que los cantos pueden fungir como una señal intersexual (Clapham, 1996), que pueden ser un despliegue acústico a través del cual se determinan relaciones jerárquicas entre machos y puede indicar de alguna manera la decuación del cantor (Darling, 1986; Chu, 1988; Darling y Berubé, 2001) y que puede sincronizar el estro en la hembras en la época de reproducción (Baker y Herman, 1984). Además de estas funciones, se ha sugerido que el canto es un despliegue de atracción a las hembras (Herman y Tavorga, 1980; Clapham, 1996). La única evidencia directa de esta última función proviene de un estudio realizado en el Pacífico mexicano (Medrano-González *et al.*, 1994). En este estudio se reportó la asociación de tres hembras con cantores los cuales dejaron de emitir el canto una vez que se asociaron con estas hembras. Estas observaciones soportan la hipótesis de que el canto puede comunicar a las hembras la posición de los machos durante la época de reproducción. Todos los machos dentro de una misma región emiten cantos muy similares en un tiempo dado (Winn y Winn, 1978). Sin embargo, las canciones cambian progresivamente durante el invierno y todos los machos de esa área incorporan los mismos cambios en sus cantos (Payne y Guinee, 1983). Estos cambios son graduales pero se acumulan en varias estaciones de manera que en años subsecuentes los cantos son diferentes. Durante el verano, cuando el canto es poco común, los cambios no se presentan (Mattila *et al.*, 1987; McSweeney *et al.*, 1989). A pesar de este cambio progresivo, las canciones llegan a mostrar un cierto grado de similitud entre stocks de reproducción distantes y aún cambiar en forma paralela durante un mismo invierno (Noad *et al.*, 2000; Cerchio *et al.*, 2001). Se ha hipotetizado que esta continuidad entre stocks a través del canto se mantiene por transmisión cultural por la migración de los machos o bien por la presencia de un templado de cambio innato, totalmente independiente de la transmisión cultural. (Cerchio *et al.*, 2001).

La ballena jorobada en México.

Desde 1983 el Laboratorio de Mamíferos Marinos de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México ha conducido estudios sobre la ballena jorobada principalmente en las costas de los estados de Nayarit y Jalisco y desde 1985 estos estudios se extendieron al Archipiélago de Revillagigedo. En

1988 estos estudios se iniciaron en Baja California por el Laboratorio de Mamíferos Marinos de la Universidad Autónoma de Baja California Sur.

La distribución de las ballenas jorobadas en el Pacífico mexicano incluye 1) El sur de la Península de Baja California, 2) La costa occidental de México, desde Sinaloa hasta el Istmo de Tehuantepec incluyendo a las Islas Mariás y la Bahía de Banderas así como 3) El Archipiélago de Revillagigedo. Se han observado ballenas jorobadas en el alto Golfo de California en distintos meses del año pero la identidad y relación demográfica de estas ballenas con las demás regiones del Pacífico Norte no se conocen (Rice, 1974; Urbán y Aguayo, 1987; Urbán *et al.*, 1989).

A partir de la identificación fotográfica de rorcuales jorobados y de estudios con DNA mitocondrial, se considera a las regiones de Baja California y costa occidental de México como una agregación separada de las ballenas de las Islas del Archipiélago de Revillagigedo (Urbán y Aguayo, 1987; Medrano-González *et al.*, 1995, 2001, Urbán *et al.*, 2000). Algunos análisis genéticos sugieren el origen de las ballenas de Revillagigedo hace 4000 a 9,000 años (Medrano- González *et al.*, 2001). Salinas Zacarías (2000), no encontró diferencias entre dichas agregaciones al realizar un estudio de los cantos de las ballenas jorobadas en la Bahía de Banderas y el área de Revillagigedo.

Las ballenas de la costa occidental se alimentan durante el verano en aguas de la costa de California, Washington y Oregon así como en Aguas de la Columbia Británica. También existen algunas recapturas fotográficas en otras zonas de alimentación del Pacífico Norte como el sureste de Alaska y el Golfo de Alaska (Urbán *et al.*, 2000). Para las ballenas jorobadas de las Islas de Revillagigedo no se conoce un destino de alimentación principal aún cuando existen algunas recapturas fotográficas en zonas de alimentación como la Columbia Británica, Prince William Sound, California, la Isla Vancouver, las Islas Aleutianas y la Isla Kodiak (Gabriele *et al.*, 1996; Urbán *et al.*, 2000; Calambokidis *et al.*, 2000), siendo las aguas del golfo de Alaska y las Aleutianas los destinos principales de estas ballenas (Calambokidis *et al.*, 2001).

Se han realizado diversas estimaciones del tamaño de la población del Pacífico mexicano. Urbán *et al.* (2000) calculan 1,813 ballenas para Baja California y la Costa de México y 914 para el Archipiélago de Revillagigedo. Así, el número de ballenas jorobadas que llegan al Pacífico mexicano puede ser cercano a 3,000 individuos. En las zonas de reproducción del Pacífico mexicano, esta especie se mantiene en zonas donde la temperatura

superficial del agua es cercana a los 25 °C (Dawbin 1966; Ladrón de Guevara Porras 2001) aunque puede haber preferencias diferentes dependiendo del estado reproductivo de estos animales. Las hembras con cría se distribuyen en un intervalo de temperatura más estrecho en comparación al de los machos adultos y juveniles. Las hembras no parturientas pueden encontrarse entre los 22 y 23 °C y tienen menor tolerancia a temperaturas mayores a los 25°C. Esta tendencia puede deberse a las necesidades de termorregulación de las crías (Juárez Salas, 2001). En la Isla Socorro, la temperatura del agua muestra menor variación por lo cual en esta región no se observa mucha dispersión de la abundancia alrededor de los 25 °C (Ladrón de Guevara, 2001).

Las ballenas jorobadas comienzan a llegar a la Bahía de Banderas desde la primera semana de octubre y a mediados de abril su presencia es muy rara. El pico de abundancia de estos animales se presenta entre la primera semana de enero y la segunda semana de febrero (Ladrón de Guevara, 1995).

Los diferentes tipos de agrupación de las jorobadas muestran una distribución espacial diferencial y compleja dentro de la Bahía de Banderas. En un estudio realizado en esta zona se observó que en general las agrupaciones de esta especie pueden ser encontradas desde los 200 m hasta los 4.6 km de la costa (Salas Rodarte, 1993). Ladrón de Guevara Porras (1995) encontró que las agrupaciones con cría se distribuyen a profundidades menores a los 100 metros y muy cerca de la costa (de 1 a 4 km). Las agrupaciones sin cría se encuentran de 2 a 10 km de la costa a profundidades de 500 a 1000 metros y los animales solitarios son los únicos que se distribuyen a más de 1000 metros de profundidad.

La llegada de las ballenas a la Isla Socorro, Revillagigedo, puede ser tal vez desde Diciembre pero se han observado desde mediados de enero hasta mayo encontrándose la mayor abundancia entre la segunda quincena de febrero y la primera de marzo. En esta zona, las jorobadas presentan una distribución homogénea alrededor de la isla aunque pueden existir preferencias por ciertas zonas. La distribución de los cantores parece estar relacionada con las condiciones necesarias para la propagación y emisión del canto. En esta isla existe una tendencia de los cantores por permanecer en localidades específicas hasta por siete semanas durante la temporada de reproducción. Existe un patrón con más cantores durante la noche y menos durante el día. Esto sugiere que las ballenas cantan en ciertas localidades no fijas y que a lo largo del día los machos pueden modificar su táctica reproductiva (Jacobsen y Cerchio, 2002).

En la Isla Socorro, las ballenas se encuentran muy cerca de la costa (Campos Ramos, 1989, Salinas *et al.*, 1991) donde la pendiente es pronunciada y el fondo rocoso (Ortega *et al.*, 1992). Las agrupaciones que

presentan crías se localizan en promedio a 200 m de distancia de la costa y en aguas con profundidades de 50 m mientras que las que no tienen crías se encuentran en promedio a 1000 m de la costa (Campos Ramos, 1989; Salas Rodarte, 1993). La distribución de grupos de competencia, parejas y solitarios observada en México y en Hawai presenta intervalos más amplios con respecto a la costa y profundidad. Esta distribución puede afectarse por las actividades humanas (Glockner-Ferrari y Ferrari, 1990, Ladrón de Guevara Porras, 1995).

En la región de Los Cabos, Baja California Sur las primeras ballenas jorobadas, se observan desde enero hasta abril teniendo la mayor abundancia en el mes de marzo. La tasa de nacimiento para esta zona hasta 1992 es cercana al 9% anual (Juárez Salas, 2001).

Villavicencio Llamosas (2000), realizó un estudio comparativo de patrones de ventilación y conducta de la ballena jorobada en la Bahía de Banderas, una zona con alta actividad humana y en la Isla Socorro (Archipiélago de Revillagigedo) una zona con actividad humana casi nula. Esta autora encontró que existen diferencias entre ambas regiones ocasionadas probablemente por las embarcaciones y factores naturales como la depredación y segregación espacial de actividades. Las diferencias regionales se reflejaron en la diversidad de conductas (que fue menor en la Bahía de Banderas) y la duración de las apneas, que se afectan ante perturbaciones antropogénicas dependiendo del tipo de agrupación. Además, en este estudio se encontró que el consumo de aire de las ballenas jorobadas es constante en el plazo de una semana aún cuando las tasas de ventilación por agrupación y el perfil temporal de éstas son variables. Esto sugiere que las reservas de energía restringen las actividades invernales de las ballenas jorobadas y que las tasas de consumo de aire de las ballenas no dependen mucho de las variaciones ambientales en sus zonas de invierno sino de una dinámica de interacción entre animales. Esto sugirió que los patrones de ventilación de las ballenas pueden dar noción de la forma en que estos animales gastan su energía durante su estancia invernal.

Nolasco Soto (2003), analizó el contenido de ácidos grasos y el contenido calórico total de la dermis superficial de 68 individuos de distinto sexo y estado reproductivo durante los inviernos de 1998 y 1999 en la Isla Socorro para tener una noción sobre el modo en que las ballenas gastan sus reservas de energía durante la etapa invernal de su ciclo migratorio. Los resultados de este estudio indican que la capa más externa de grasa tiene una composición de ácidos grasos y contenido calórico con variaciones marcadas de un invierno a otro. Las diferencias entre inviernos y clases de sexo y estado reproductivo muestran que las hembras no parturientas

son las más afectadas por los eventos El Niño como el de 1998. Se observaron diferencias en la composición de ácidos grasos entre las hembras y sus crías que pueden asociarse al consumo de reservas de energía pero en los machos no se observan cambios sistemáticos en el contenido de ácidos grasos durante el invierno probablemente como resultado de una marcada heterogeneidad en la alimentación de las ballenas jorobadas. Los resultados de esta autora sugieren la existencia de restricciones en las ballenas para la asimilación de reservas de energía durante el verano y tal vez de transferencia de nutrientes a los recién nacidos durante el amamantamiento.

Tasa ventilatoria y patrones de buceo

La respiración de muchos cetáceos, se observa a través de los soplos o exhalaciones cuya longitud, forma y densidad varían en cada especie. La capacidad pulmonar de los cetáceos es un factor que influye en el número de respiraciones en superficie de los mamíferos marinos. Se ha visto que la capacidad pulmonar de las marsopas y delfines con respecto a su peso corporal es 1.5 veces la capacidad de mamíferos terrestres de tamaño comparable. En los rorcuales y cachalotes, la capacidad pulmonar es sólo la mitad de mamíferos terrestres grandes. La capacidad pulmonar de una ballena de aleta de 20 m de longitud es de 2 L de aire mientras que la de un delfín de 3.5 m de longitud es de 1.4 L. Los rorcuales y los cachalotes no respiran más frecuentemente que los mamíferos terrestres en virtud de que su ventilación tiene una alta eficiencia en el recambio de aire que resulta en parte de su menor capacidad pulmonar. Debe recordarse que en los mamíferos marinos, la capacidad de almacenamiento de oxígeno depende de la sangre y otros tejidos más que de la capacidad pulmonar como ocurre en los mamíferos terrestres. Los cetáceos, cuando bucean regularmente llenan sus pulmones a su máxima capacidad y existe un recambio del 80-90% del aire con cada respiración mientras que los mamíferos terrestres solamente recambian del 10 a 15 % del aire que respiran.

Es posible que las ballenas y los delfines que nadan rápidamente en la superficie no respiren con tanto recambio. Por su alta eficiencia en el recambio de aire durante la ventilación, los cetáceos pueden asimilar más oxígeno solamente incrementando la frecuencia de su respiración o tasa ventilatoria (Slijper, 1979).

La mayoría de las ballenas jorobadas tienen una tasa de respiración promedio alta (1.15 ± 0.97 ventilaciones/minuto en Alaska) en comparación con las ballenas de bonete (*Balaena mysticetus*) (0.70 ± 0.47 ventilaciones/minuto). La tasa de respiración de las jorobadas es similar a aquella registrada para las ballenas

francas (*Eubalaena gracialis* y *australis*) y las ballenas de aleta (*Balaenoptera physalus*) con un promedio de 68 ventilaciones por hora. En las jorobadas, los animales solitarios tienen un promedio de 63 ventilaciones por hora; los grupos de dos o tres individuos muestran 68 ventilaciones por hora; las hembras con cría 81 ventilaciones por hora y las crías 83 ventilaciones por hora (CETAP, 1982 citado en Winn y Reichley, 1985).

A la distribución de tiempos de apnea que hace algún organismo se le denomina patrón de buceo. Cortéz Aguilar (1997) describió cuatro patrones de buceo de ballenas grises (*Eschrichtius robustus*) con crías en la Laguna San Ignacio, Baja California Sur que también muestran las ballenas jorobadas (Villavicencio Llamosas, 2000). En el primer caso, la distribución de las frecuencias de cada duración de apnea es más o menos uniforme y no se observa una cierta preferencia por apneas de cierta duración (Figura 2, A). El segundo caso es el llamado de trenes. En éste, el animal bucea siguiendo una secuencia de apneas cortas alternadas con una apnea larga (Figura 2, B). El tercer patrón es denominado tren de trenes y es muy similar al anterior (Figura 2, C). La diferencia en este caso estriba en que el patrón de buceo se vuelve más complejo ya que cada serie de apneas cortas y largas se repite con cierta periodicidad pero sin regularidad constituyendo una serie parecida a la de trenes pero de mayores dimensiones. El último patrón describe la presencia de ciertas frecuencias de apneas, mostrando varios puntos de inflexión (Figura 2, D). De estos cuatro patrones este autor encontró que el de trenes aislados es el que mayoritariamente muestran las hembras y crías de las ballenas grises. En las ballenas jorobadas, este patrón es también muy común, especialmente en animales solitarios que navegan y que están en actividad de canto.

Los patrones de buceo de las ballenas jorobadas están correlacionados con la profundidad a la cual bucean durante períodos de alimentación. Los buceos de 100 a 120 m de profundidad son seis veces más costosos energéticamente que los buceos a profundidad de 20 m y por eso el tiempo total de buceo y el tiempo que invierten estas ballenas en superficie aumenta conforme la profundidad es mayor (Dolphin, 1987). Este patrón parece mantenerse también en las áreas de reproducción de estas ballenas. En la República Dominicana, Chu (1988) encontró que para los animales que muestran una conducta de canto existe una tendencia individual hacia el aumento de la frecuencia de respiración cuando la profundidad y los ciclos de buceo aumentan. Este autor encontró que para algunos individuos, cuyas apneas eran muy largas, no necesariamente respiraban más que aquellos que realizaban buceos cortos lo cual sugiere que algunos cantores se encuentran en mejores condiciones físicas que otros. La forma particular de patrones de buceo-superficie de cada cantor y de su condición física puede reflejarse en la intensidad, frecuencia y composición del canto que los machos de esta

especie emiten. Algunos estudios (Baker y Herman, 1989; Villavicencio Llamosas, 2000); muestran que las ballenas jorobadas, bajo condiciones de estrés (Apéndice 1), pueden modificar sus patrones de ventilación y de buceo ante estímulos como la presencia de embarcaciones de caza y actualmente para observación turística (CRC, 1990). El efecto de las perturbaciones en las ballenas jorobadas causadas por la presencia de embarcaciones turísticas en sus áreas de reproducción y aún de alimentación se ha visto reflejado en la conducta, respiración y distribución de estos animales. En un estudio realizado en Alaska, Baker y Herman (1989) sugirieron que las ballenas jorobadas presentan dos tipos principales de evasión ante las embarcaciones que se mantienen cerca de las ballenas en un periodo corto. El primer tipo se denomina huida vertical en la cual la duración de las apneas se incrementa y el intervalo entre ventilaciones y la velocidad de nado de las ballenas jorobadas decrece. El segundo tipo es la huida horizontal, en donde se observa una disminución en la duración de las apneas que las jorobadas realizan y el intervalo entre ventilaciones y la velocidad de nado aumenta.

Algunos estudios muestran que los patrones de respiración de otras especies de ballenas pueden modificarse por la perturbación de embarcaciones en sus zonas de agregación invernal en México. Estudios sobre las ballenas grises en la Laguna de San Ignacio demuestran que existe una relación directa entre el número de embarcaciones y la duración de las apneas. En presencia de un alto número de embarcaciones, las apneas que realizan las hembras son más largas mientras que al haber un menor número, las apneas son más cortas. Asimismo, se encontró una relación inversa entre la distancia a la que se encuentran las embarcaciones y el tiempo de apnea (Mosig Reidl, 1997). Ante la presencia de embarcaciones, la ballena gris presenta asimismo alteraciones conductuales, ya que las hembras con cría se mostraron evasivas y el promedio de la duración de apnea aumentó (de 70 a 74.4 segundos) (Cortéz Aguilar, 1997). Zamora Vilchis (2002) encontró que ante el aumento en el tráfico de embarcaciones, la ballena gris mostró una disminución en la ocupación de la zona de observación, una reducción en el número de conductas en la superficie y una evasión vertical observada en el aumento del tiempo de apneas ante la presencia de embarcaciones y a una distancia menor de 30 m. Esto se observó sobre todo en las hembras con cría de esta especie mientras que los individuos solitarios mostraron un cambio en el patrón de apneas en presencia de las embarcaciones.

Villavicencio Llamosas (2000), al realizar un estudio acerca de los patrones de ventilación de la ballena jorobada en la Bahía de Banderas, Nayarit y la Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo, encontró que el acercamiento de las embarcaciones afecta a las ballenas jorobadas dependiendo del sexo y estado reproductivo así como de las actividades que los animales estén realizando al momento de la interacción. Esta autora encontró que las duraciones de apnea de esta especie fueron más cortas (a excepción de las escoltas,

las hembras con cría y los grupos) en la Bahía de Banderas, donde existe una mayor interacción con las embarcaciones. Se observó que las hembras con cría en la Bahía de Banderas en presencia de embarcaciones tienen un consumo de aire particularmente pequeño en comparación al de otras clases de ballenas jorobadas de la Bahía de Banderas y otras regiones. La mayor duración de las apneas de las hembras con cría en la Bahía de Banderas está dentro del límite de buceo aerobio de estos animales así que no se considera que esta diferencia tenga repercusiones en el uso de las reservas de energía sino que al menos refleja un efecto de estrés sostenido en periodos de varias semanas. Este efecto prolongado se distingue del efecto breve que las embarcaciones tienen habitualmente en el patrón de buceo de las ballenas.

Metabolismo

El término metabolismo engloba la suma total de las reacciones químicas que ocurren en un organismo, es decir, todos los cambios de materia y energía. Estos intercambios, a nivel intracelular, se producen por secuencias de reacciones denominadas vías metabólicas. Las vías metabólicas pueden agruparse en dos categorías: 1) El anabolismo, en el cual de sustancias simples se forman moléculas más complejas con utilización de energía y 2) El catabolismo, en el que se rompen las moléculas complejas, en otras más simples habiendo liberación de energía. Las reacciones químicas en las vías metabólicas no se producen al azar sino en secuencias ordenadas y reguladas por una variedad de mecanismos de control genéticos y químicos.

En ausencia de un trabajo externo o de almacenamiento de energía, toda la energía que se libera durante el proceso metabólico aparece como calor. Este hecho permite utilizar la producción de calor como un índice del grado de actividad metabólica (energía liberada como calor por unidad de tiempo). La tasa metabólica basal (TMB) es la tasa estable del metabolismo energético medida en mamíferos y aves en condiciones de mínimo estrés ambiental y fisiológico y después de que el ayuno detenga temporalmente los procesos absorptivos y digestivos. Dado que la tasa metabólica varía con la temperatura corporal, es necesario que el equivalente de la TMB se mida a una temperatura controlada. Por esta razón, la tasa metabólica estándar (TME) se define como el metabolismo de un animal en reposo y en ayunas a una temperatura corporal dada. La TMB y la TME se determinan en un estado controlado y quieto y por ello no refleja el metabolismo de los animales en su medio natural. La cantidad que mejor describe el comportamiento metabólico de un animal en su estado silvestre se conoce como *tasa metabólica activa* (TMA) y representa la tasa promedio de utilización de energía cuando el animal realiza sus actividades normales. La tasa metabólica también se puede medir a partir de la ingestión de alimentos y de la eliminación de residuos (tasa metabólica = tasa de captación de energía – tasa de pérdida de

energía por unidad de tiempo) y de la calorimetría directa (calorímetro) o indirecta (captación de oxígeno o producción de dióxido de carbono).

Aunque la producción de calor es una forma común de medir la tasa metabólica, se puede utilizar la resonancia magnética nuclear (RMN) para caracterizar directamente el metabolismo de grupos de fosfato de alta energía tal como ocurre dentro del cuerpo del animal. De forma indirecta, la tasa metabólica se puede medir a través del consumo de oxígeno o el gasto cardíaco que son factores relacionados con la utilización de la energía.

El consumo de aire puede medirse a través de la tasa ventilatoria que en el caso de los mamíferos se puede llevar al cabo en condiciones extremas de reposo en donde el volumen de oxígeno asimilado por ventilación es constante (Eckert *et al.* 1987; Schmidt y Nielsen 1984). La estimación de la tasa metabólica a través del consumo de oxígeno en la naturaleza no se cumple bajo estas condiciones en tanto que los animales normalmente presentan variaciones continuas en el grado de actividad así como en su temperatura corporal haciendo que la cantidad de oxígeno asimilado en cada ventilación sea variable. Entre las actividades de los animales en la naturaleza se incluyen el crecimiento y regeneración tisular; el trabajo químico, osmótico, eléctrico y mecánico interno, el trabajo externo de locomoción y comunicación y las pérdidas por secreciones, orina y heces. Otros de los factores que influyen en la tasa metabólica son la temperatura ambiental, la hora del día, la época del año, la edad, sexo, peso, talla, estrés, tipo de alimento que se metaboliza y estado reproductivo como la preñez. Esto ocasiona que la cantidad de oxígeno consumido en cada una de estas actividades no sea la misma (Eckert *et al.* 1987).

La tasa ventilatoria de las ballenas varía en relación a factores tales como la duración del día, estación del año, área geográfica, condiciones ambientales, número de individuos presentes, jerarquía dentro del grupo y composición de edades dentro del grupo (Leatherwood, 1982). Evidencia fisiológica y conductual de varios mamíferos marinos (Hindell, *et al.*, 1992) indica que la mayoría de las apneas que realizan estos animales son aeróbicas. Sin embargo, durante buceos prolongados que exceden el llamado Límite de Buceo Aeróbico, se presenta la acumulación de altos niveles de lactato y estos animales pueden estar exhaustos con lo que la frecuencia de ventilación aumenta, a veces con jadeo como en la foca de Weddell, los cachalotes (Slijper, 1979) y las ballenas jorobadas (Dolphin 1987). Ya que los mamíferos marinos pasan más del 90 % del tiempo bajo el agua teniendo breves intervalos de superficie, durante buceos prolongados la tasa metabólica decrece (Kooyman *et al.* 1980) haciendo problemático medirla a través de la tasa ventilatoria. En general, la tasa

metabólica medida a través de la tasa ventilatoria depende del número, duración y secuencia de las apneas que se presentan durante la medición. Como antes de cada medición existe una secuencia de eventos no registrada, no puede determinarse con certeza cuál es la tasa metabólica durante la secuencia de eventos observada (Villavicencio Llamosas, 2000).

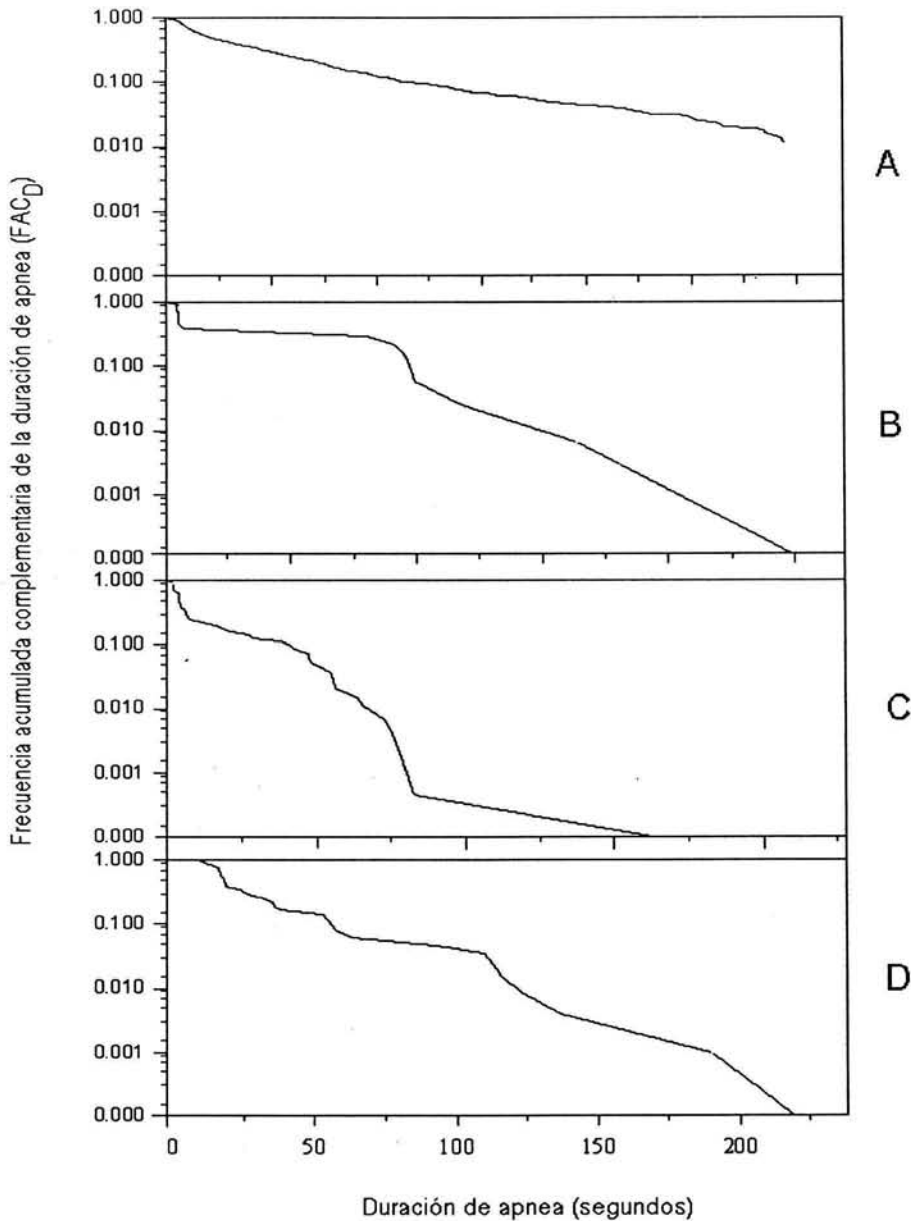


Figura 2. Patrones de buceo de la ballena gris (Cortez Aguilar, 1997), que se presentan también en las ballenas jorobadas (Villavicencio Llamosas, 2000). A) Curva FAC_D con caída monótonica (tipo Poisson); B) Trenes, C) Trenes de trenes y D) Patrón de buceo complejo, curva FAC_D con varios puntos de inflexión. Estas gráficas se construyeron con datos de este trabajo.

Existen algunos estudios que reportan valores aproximados de la tasa metabólica de los mamíferos marinos. Lockyer (1975,1976) intentó estimar la tasa metabólica de algunos cetáceos mediante la relación superficie/volumen y otros datos morfométricos como el peso de los órganos internos y la capacidad pulmonar. Se sabe que la capacidad pulmonar, de una ballena de aleta podría ser de alrededor de 2.5 a 2.8% de su volumen corporal (Scholander, 1940). Wahrenbrock *et al.*, (1974) reportaron los volúmenes pulmonares de una cría de ballena gris a distintas edades estando en cautiverio por un año, encontrando que a los 14 meses de edad con un peso de 6.5 toneladas su volumen pulmonar promedio era de 220 litros lo que correspondía al 3.5% de su volumen corporal. Otros estudios, sugieren que la tasa metabólica de los mamíferos marinos es más alta que la de mamíferos terrestres de su misma talla. Kanwisher y Ridgway (1983), demostraron que las marsopas tenían una tasa metabólica dos o tres veces superior a la de mamíferos terrestres de su misma talla. Sin embargo algunos estudios actuales reportaron que la tasa metabólica de los mamíferos marinos es similar a la de los mamíferos terrestres cuando ésta es medida en condiciones similares (Smith y Lavigne, 1984, Lavigne *et al.*, 1986; Sims, 2000).

Sistemas dinámicos

Un sistema se define como cualquier conjunto de elementos interrelacionados por alguna forma de interacción entre ellos. Un sistema puede estar aislado en el recambio de energía y materia con su entorno y en este caso se denomina sistema termodinámicamente aislado. Un sistema puede intercambiar energía, masa o información con su medio ambiente y se llama entonces sistema termodinámicamente abierto. Un sistema completamente aislado es una abstracción pero por convención se hace esta distinción. Un sistema abierto es por lo tanto un conjunto de elementos donde es posible identificar, una entrada y una salida relacionadas una a la otra por una regla o ley. Los sistemas donde la ley puede describirse por una ley matemática continua y monótona son llamados sistemas lineales y a la ley del sistema se le llama función de transferencia. Los sistemas lineales tienen las siguientes características: 1) Cuando la entrada es sinusoidal, la salida es también una función sinusoidal de la misma frecuencia pero la amplitud y/o el ángulo de fase pueden ser diferentes. 2) Cuando la entrada es una función de escalón, la salida refleja la función de transferencia. A los sistemas que no tienen esas dos propiedades se les llama no lineales o dinámicos. Los sistemas dinámicos no presentan una función de transferencia simple que pueda definir su ley y muchos sistemas biológicos pertenecen a esta categoría. Los sistemas dinámicos surgen de manera natural al tratar de explicar casi cualquier movimiento y se pueden aplicar a una gran variedad de sistemas, físicos, químicos, biológicos, sociales, etc. Los sistemas dinámicos no se circunscriben a disciplinas específicas sino que aparecen siempre que matemáticamente se

describa algún cambio. Para ello, es necesario especificar qué es lo que cambia, en dónde cambia y cómo cambia. Dependiendo de las particularidades del sistema, las herramientas matemáticas utilizadas pueden ser muy diversas. Un sistema dinámico está determinado por:

- a) Una variable de estado. Si tenemos una variable que en un instante definido conocemos, se dice que el estado del sistema está bien determinado. Por ejemplo, si tratamos de describir el crecimiento de una población, la variable de estado es el número conocido de individuos de dicha población en un instante conocido.
- b) Un espacio fase. El espacio fase son los valores que la variable de estado puede tomar, es decir en donde se mueve nuestro sistema. En el caso de la población el valor puede ser cualquier número entero no negativo (0, 1, 2...)
- c) Ley de evolución. Dados la variable de estado y el espacio fase el desarrollo del sistema queda determinado por una ley de evolución. En una población, la tasa neta de crecimiento determina cómo se incrementará la población en el tiempo (Padilla Longoria, 2002).

Para determinar el tipo de sistema dinámico (caótico o periódico), se determinan los cambios de la variable de estado a través del tiempo en diferentes condiciones iniciales y para esto se utilizan las series de Fourier y los mapas de espacio-fase. En un mapa de espacio-fase, se busca lo que se denomina un atractor, es decir, una región de valores de la variable de estado en la cual se circunscriben sus trayectorias. La clase más simple de atractor es el puntual que describe un sistema que siempre se desarrolla hacia un solo estado, es decir, todas las trayectorias convergen a un solo punto. El siguiente atractor es el círculo límite, que corresponde a sistemas que son periódicos, esto es, las trayectorias siguen una forma circular o elíptica que se repite igual a través del tiempo. Otros atractores son llamados simplemente extraños, pues describen sistemas que no son estáticos ni periódicos. En el espacio fase, dos trayectorias que comenzaron casi con las mismas condiciones divergen a corto plazo y se convierten en diferentes trayectorias a largo plazo. El sistema que es descrito por un atractor extraño es caótico, esto es, el comportamiento de la variable en el tiempo no puede predecirse (Golderberg, *et al.*, 1990) (Figura 3).

Regulación

Cualquier sistema termodinámicamente aislado contiene una cantidad fija de energía y materia. La energía contenida en un sistema que no puede ser transformada en otros tipos de energía y usarse para producir un trabajo se llama entropía y la energía que sí puede producir trabajo se llama energía libre. Se puede decir que la energía libre implica organización e información (también llamada neguentropía), mientras que la entropía es equivalente a homogeneidad. Los sistemas aislados tienen una tendencia inherente a moverse hacia el equilibrio y son procesos en los que la energía libre y la información pueden disminuir, mientras que la entropía aumenta. Para los sistemas termodinámicamente abiertos, una disminución local de entropía es un hecho inevitable pero así como los sistemas termodinámicamente aislados tienden al equilibrio, los sistemas termodinámicamente abiertos pueden tender hacia un estado estacionario o dinámicamente estable cuando la transformación de la energía libre en entropía por unidad de tiempo (la energía que fluye a través del sistema) alcanza un valor constante. Esto conlleva cierta organización interna, esto es, una disminución local de entropía. El mantenimiento del estado estacionario sólo es posible por la continua asimilación de energía al sistema desde el ambiente. Ejemplos de estados estacionarios pueden observarse en sistemas tan disímiles como las estrellas y los seres vivos. En los seres vivos, hay un constante gasto de energía con una producción regularmente constante de entropía pero al mismo tiempo hay una acumulación de información (energía libre) en la producción de moléculas complejas y la construcción de estructuras morfológicas complejas.

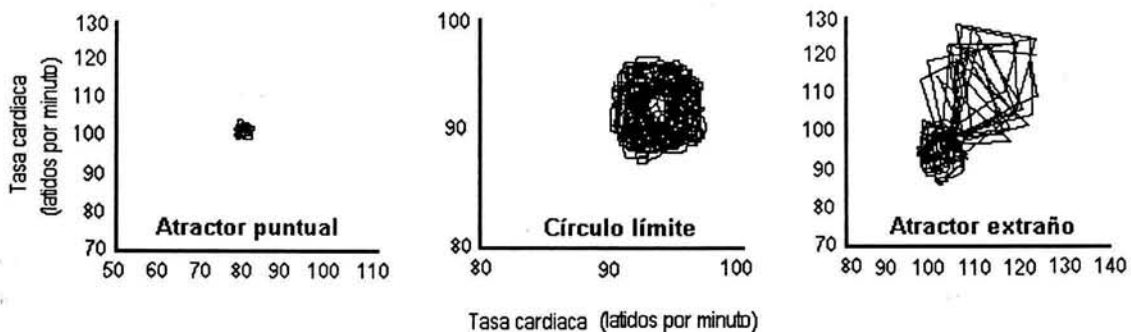


Figura 3. Mapas de espacio-fase donde se muestran los distintos tipos de atractores para determinar la trayectoria del pulso cardíaco en los humanos (Tomado de Golderberg *et al.*, 1990).

Por lo tanto, los sistemas con mayor estabilidad a largo término son aquellos que han reducido la producción de entropía por unidad de masa y unidad de tiempo a un mínimo constante, esto es, con tendencia a alcanzar un gasto constante de energía libre con el mínimo de producción de entropía compatible con esa constancia y la tendencia a almacenar información. Si de esta información resulta un proceso de regulación, el estado estacionario del sistema se hace más estable, es decir, aumenta su resistencia a perturbaciones externas. El principio de la regulación se basa en la presencia de un asa de información en la variable regulada que es añadida al sistema pasivo para producir acciones correctivas y lograr la estabilidad de esa variable. Una variable regulada conserva su valor dentro de un cierto límite o punto de regulación, ya que es medida por un receptor que se encuentra en las asas de regulación. El punto de regulación en los seres vivos puede ser una propiedad de un receptor o estar contenido en el sistema regulador central como el sistema nervioso de los animales. El sistema a su vez puede estar constituido por subsistemas y cada subsistema tiene una ley propia por la que se rige (Figura 4).

Las acciones correctivas pueden ser de retroalimentación positiva (donde la acción correctiva tiene el mismo signo de la perturbación) (Figura 4, A) o de retroalimentación negativa (donde la acción correctiva tiene un signo opuesto al de la perturbación) (Figura 4, B). Las asas de retroalimentación deben contener un receptor o detector que mida la variable regulada y codifique su información de manera adecuada para ser conducida a una línea transmisora. Esta finaliza en un efector, el cual traduce la información y realiza las operaciones apropiadas. Si la variable regulada aumenta, la retroalimentación negativa disminuirá la entrada y la retroalimentación positiva incrementará la salida.

Un sistema regulatorio es siempre un sistema termodinámicamente abierto con asas informacionales cerradas en las cuales la entrada y/o la salida de energía y/o masa son controladas por la información acerca de la variable regulada y como resultado, el estado estable de esta variable es resistente a perturbaciones externas. Los sistemas regulatorios mantienen estable el valor de la variable regulada. En el caso de los sistemas regulatorios biológicos, esta teleonomía es el resultado de un largo proceso de evolución. La teleonomía de los seres vivos es mantenerse vivos ante los cambios del medio ambiente. Al mantenimiento estable de las variables que conforman un sistema biológico vivo se llama homeóstasis.

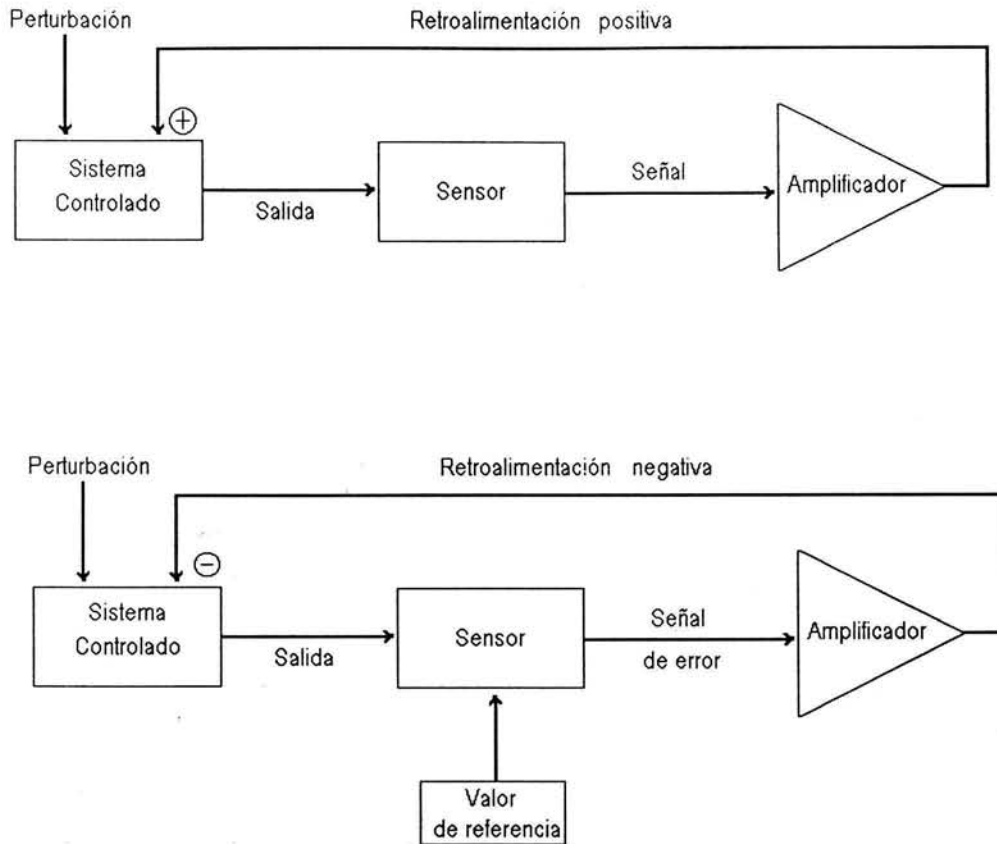


Figura 4. Representación esquemática de un sistema con retroalimentación negativa y retroalimentación positiva, resultantes de la comparación entre la variable regulada y el valor de referencia o de regulación (Tomado de Eckert., 1990).

Todas las constantes fisiológicas (concentración de oxígeno sanguíneo, presión sanguínea, concentración de glucosa sanguínea, etc.) son ejemplos de variables reguladas. Además de estas, las variables controladas son aquellas que varían ampliamente cuando el sistema es perturbado y pueden entonces mantenerse en un nuevo nivel indefinidamente para conservar las variables reguladas dentro de límites estrechos. Por ejemplo, la ventilación pulmonar se controla para regular las concentraciones del oxígeno y del dióxido de carbono sanguíneos. Existen dos problemas para identificar ambos tipos de variables. Primero, cuando un sistema biológico es observado en estado estable, tanto las variables reguladas como las controladas se mantienen constantes de manera que sólo pueden distinguirse por la introducción de una perturbación constante o sinusoidal dentro del sistema y observando qué variable es conservada dentro de su valor inicial y cual cambia a un nuevo estado estable u oscila en sincronía con la perturbación. Segundo, una variable que es regulada por

un sistema puede en algunas circunstancias ser controlada por un sistema de mayor prioridad, es decir, por un sistema que regula una variable más crítica para la supervivencia (Figura 5).

Teóricamente, los sistemas regulatorios se pueden clasificar en tres tipos. En el tipo 1, tanto la entrada como la salida de energía están a su máximo en ausencia de perturbaciones. Por lo tanto la acción correctiva a una perturbación puede ser una disminución en la entrada o la salida. En el tipo 2, la entrada y la salida de energía no están a su máximo y por ello pueden cambiar en ambas direcciones. Cualquier perturbación producirá una respuesta regulatoria recíproca en ambas, entrada y salida. En el tipo 3, la entrada y la salida están cerradas en ausencia de una perturbación. El sistema está cerrado, pero responde a una perturbación cambiando a un sistema regulatorio abierto (Figura 6).

El flujo total de energía a través del sistema es diferente en cada uno de estos tres tipos. En el sistema tipo 1, el flujo total, incluyendo la perturbación y la respuesta correctiva, se conserva constante, dentro de los límites de control de la entrada y salida. En el sistema de tipo 3 no hay flujo de energía a través del sistema en ausencia de perturbaciones. El flujo total es igual al eflujo o influjo de la perturbación. Los sistemas del tipo 2 operan de un modo similar al del tipo 3 pero, en la ausencia de una perturbación, hay siempre un cierto flujo mínimo el cual aumentará siempre que haya una señal de error en cualquier dirección.

En los tres tipos de sistemas, la magnitud de la señal de error (el cambio producido en la variable regulada) producida por una cierta perturbación depende de la fuerza del control ejercido de la entrada y la salida. Esto es una función de la ganancia del sistema que se define como la relación entre el cambio en la variable regulada en ausencia de las asas regulatorias y el producido en la presencia de la regulación (señal de error). Muchos sistemas regulatorios fisiológicos parecen ser análogos al tipo 2 o al tipo 3 con un flujo basal no controlado. Los tres tipos de sistemas tienen en común que el control ejercido por las asas sobre la entrada y la salida es proporcional a la señal de error. El valor del punto de regulación de cada tipo de sistema está determinado por la información contenida en las asas mismas. Cada asa controla la entrada o la salida entre dos límites: el umbral y la respuesta máxima. Los umbrales pueden ser idénticos para las dos asas y coincidir con el punto de regulación (sistemas tipo 1 y 3) o bien, los límites de las dos respuestas pueden traslaparse (sistema tipo 2) en cuyo caso el punto de regulación está entre los dos umbrales. Puede también existir una zona neutral entre los dos umbrales. En los sistemas del tipo 2 y 3, el punto de regulación corresponde al flujo mínimo de energía o

masa a través del sistema dentro de los límites de la regulación y por lo tanto a la producción mínima de entropía por unidad de tiempo.

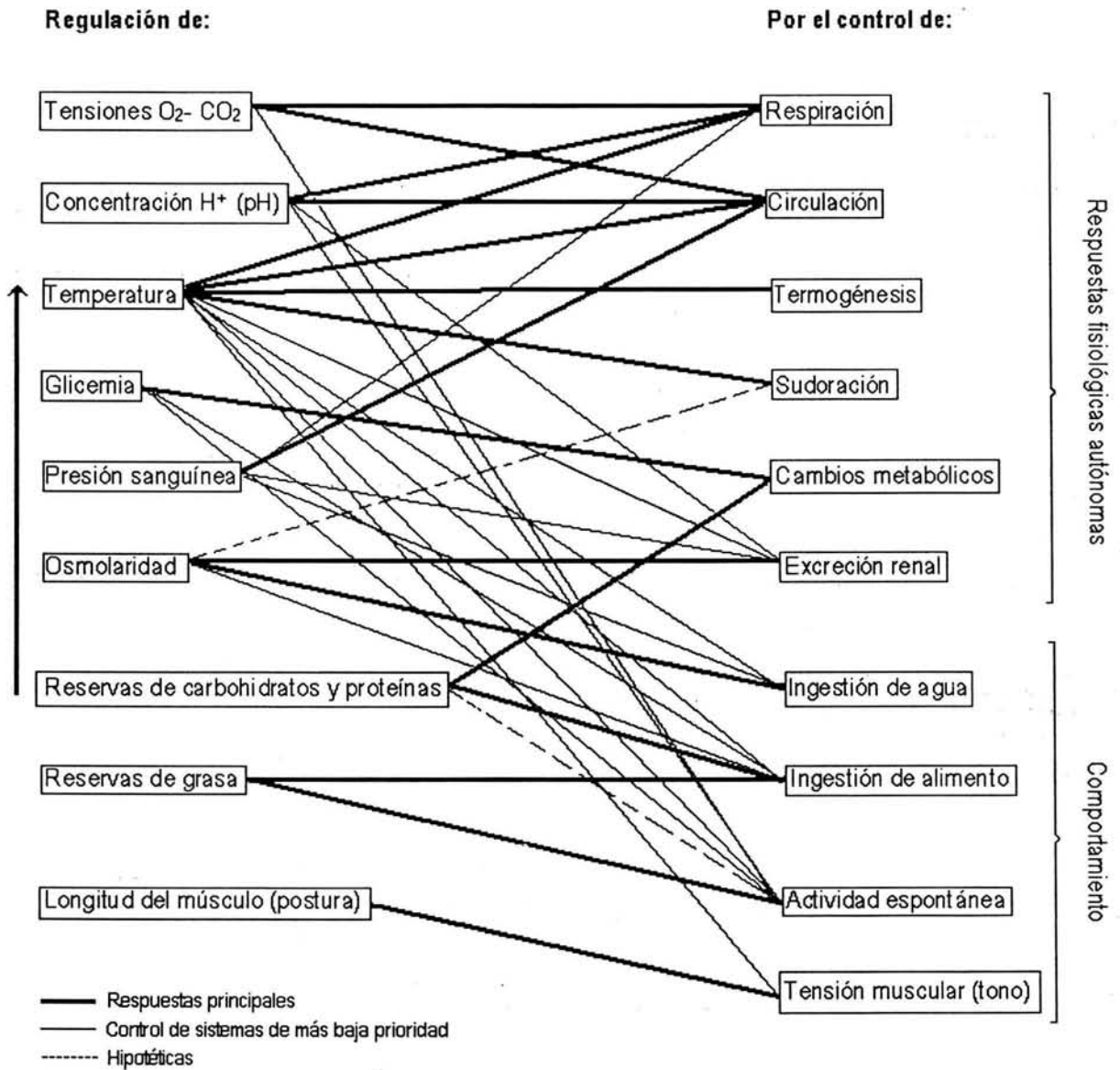


Figura 5. Constantes fisiológicas del organismo, en orden aproximado de prioridad y las funciones que intervienen en su regulación. La regulación de cada variable de la izquierda se realiza mediante el control de las funciones de la derecha (Russek y Cabanat, 1983).

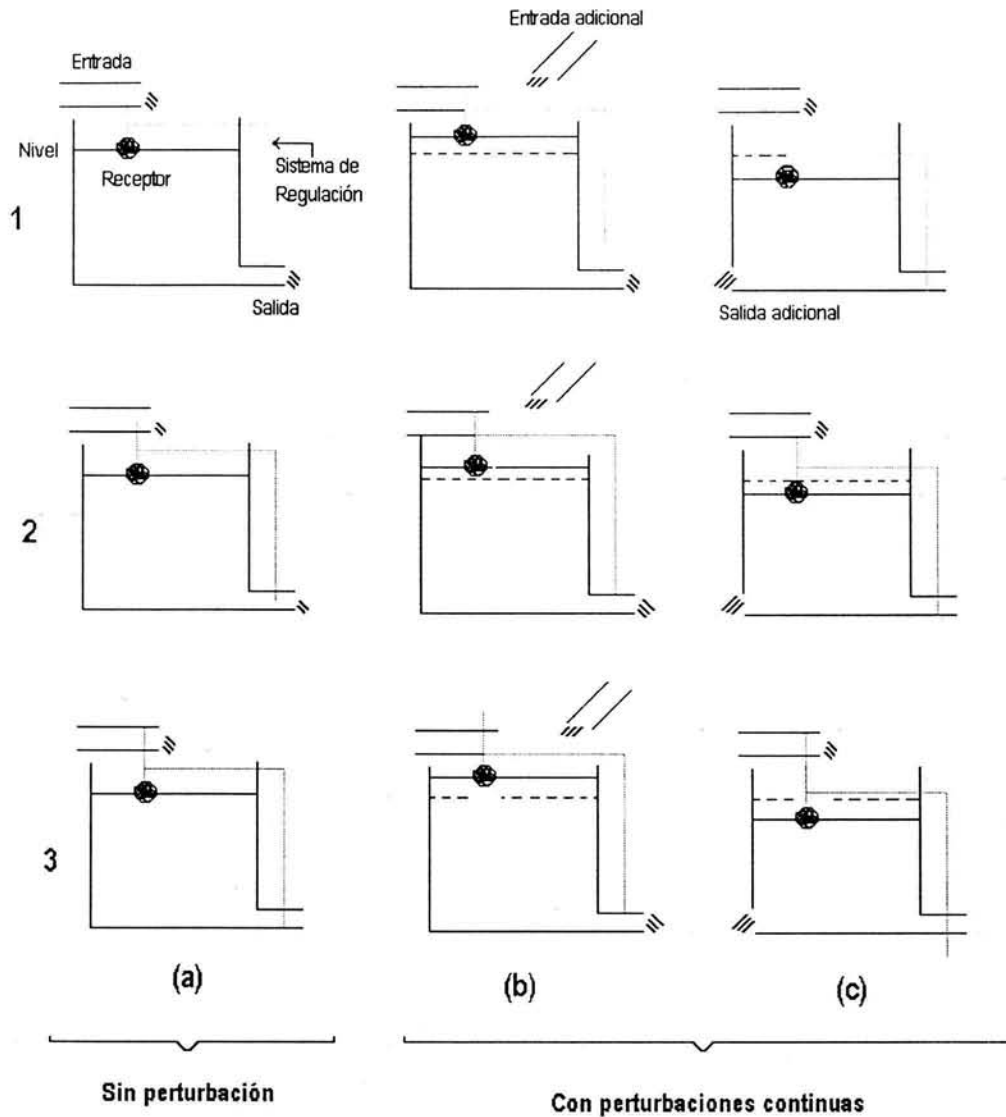


Figura 6. Los flujos de entrada y salida de un sistema de regulación no sujetos a ninguna perturbación, pueden ser máximos, mínimos o intermedios originando tres tipos de sistemas con características diferentes. Tipo 1: flujos al máximo, las perturbaciones se compensan cerrando la entrada o la salida. Tipo 2: flujos intermedios; las perturbaciones disminuyen y aumentan la salida o viceversa. Tipo 3: flujos en cero; las perturbaciones abren la salida o la entrada. La máxima perturbación con la que un sistema puede regular es igual al flujo máximo de entrada (que es igual al de salida) (Tomado de Russek y Cabanat, 1989).

La acción combinada de todas las regulaciones que trabajan en los organismos vivos da como resultado la *homeostasis* pero podemos también hablar de la homeostasis de una variable, esto es, de su regulación alrededor de un cierto valor definido o punto de regulación (set point). Cuando se habla de homeostasis nos referimos a la capacidad de adaptación y supervivencia de los seres vivos a cambios en el medio ambiente o a cambios dentro del organismo provocados por enfermedades, cambios asociados a la edad, etc. Esta

adaptación no se logra sólo por el mantenimiento de la constancia de todas las variables que componen el medio interno. Existen muchas circunstancias en las que algunas variables cambian a un nuevo nivel de regulación adecuado para asegurar la supervivencia (Russek y Cabanat, 1983). Este cambio en el valor defendido o punto de regulación de una variable regulada que sigue un patrón temporal definido pero variable ha sido llamado por Mrosovsky (1989) como *reostasis* (antiguamente denominada homeorresis (Nicolaidis, 1977)). La reostasis, se refiere a una condición o estado en el cual, en cualquier instante, defensas homeostáticas están aún presentes pero presentan cambios en el nivel regulado. De esta manera, la reostasis involucra un cambio en el punto de regulación (set point), ya sea cuando el término es usado descriptivamente sin especificar un mecanismo o cuando el término es usado para indicar un mecanismo que involucre retroalimentación negativa con una señal de referencia. El cambio de una variable que es normalmente defendida no es por sí misma una prueba de reostasis. Cuando los cambios se presentan con gran regularidad o repetitividad, estos cambios pueden constituir una evidencia altamente circunstancial de regulación alrededor de un nivel constante. Una evidencia fuerte de reostasis es una demostración de la defensa de diferentes valores de una variable en diferentes tiempos o en diferentes circunstancias. La reostasis puede ocurrir en dos circunstancias bien definidas. La *reostasis programada* se presenta cuando los cambios en los niveles que son defendidos pueden ser obligatorios en cierta fase del ciclo de vida, siendo cíclica frecuentemente. El sistema tiene normalmente control directo sobre los valores cambiantes de la variable regulada. En contraste, la *reostasis reactiva* ocurre en respuesta a un estímulo no predecible y normalmente no dependiente del sistema sino del ambiente.

En el sistema de retroalimentación negativa (Figura 7) el valor en el cual la variable regulada se establece depende de la fuerza de perturbación sobre el sistema efector (o directamente a la variable regulada) y de la fuerza de los mensajes derivados de la señal de error (por ejemplo las respuestas compensatorias). La importancia de éste último puede incrementarse colocando un amplificador entre la señal de error y el efector. Entre más grande sea el amplificador, el sistema puede compensar mejor contra perturbaciones.

Cuando se presenta una perturbación en un sistema, el valor de la variable regulada cambia. Este cambio puede ser dividido en dos componentes: la cantidad que podría ocurrir como resultado de una perturbación en ausencia de retroalimentación (Pert) y la cantidad que ocurre como resultado de una acción compensatoria (Comp). El cambio en la variable (d_{reg}) es la diferencia entre estos dos componentes. De esta manera la ecuación que determina esta relación es:

$$d_{\text{reg}} = \text{Pert} - \text{Comp}$$

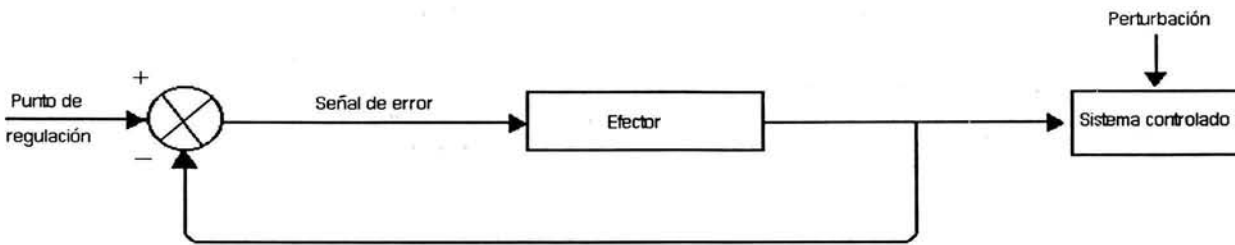


Figura 7. Sistema controlado de retroalimentación negativa mostrando que el valor de la variable regulada depende de la señal de error (componente compensatorio) y de la perturbación (Tomado de Mrosovsky, 1990).

La regulación perfecta no existe. Si se mide varias veces una variable regulada, se observa que no es por completo estable sino presenta continuamente pequeñas variaciones por arriba y por abajo del punto de regulación. En un sistema con baja eficiencia no hay tendencia a oscilar pero las perturbaciones producen grandes señales de error. En un sistema con alta eficiencia, la señal de error es pequeña pero la variable regulada siempre oscila. Las oscilaciones en una variable fisiológica, pueden ser tomadas como una indicación de que esta variable o un correlato de ella está siendo regulada (Mrosovsky, 1990).

Ruidos y leyes de potencias.

Muchos de los fenómenos naturales se rigen por las llamadas leyes de potencias (Schroeder, 1991, Schmidt-Nielsen, 1993). Estas leyes son del tipo: $f(x) = cx^\alpha$, donde c y α son constantes. Las leyes de potencias resultan naturalmente de casi cualquier interacción no lineal. Las leyes de potencias describen estas interacciones pero no describen cómo cambian los sistemas en el tiempo como resultado de ellas.

Las series de tiempo son secuencias de datos de cualquier variable de interés tomados en periodos regulares. Estas pueden ser el índice diario de la bolsa, la intensidad de las manchas solares, la densidad de población de un cultivo de bacterias, etc. Para describir una regla de las variaciones en el tiempo, se determina el llamado espectro de una serie de tiempo que parte de considerar una gráfica como si fuera una onda (una

superposición de oscilaciones) y se somete al análisis de Fourier. La transformada de Fourier es el prisma matemático con el que se puede descomponer cualquier serie de valores en un conjunto finito de oscilaciones simples de distintos periodos. La analogía entre luz y sonido se extiende entonces a toda serie de tiempo de manera que, al haber luz blanca, también existen series de tiempo blancas en las cuales hay mezcla de diferentes componentes de variación en el comportamiento de un sistema. En consonancia, a la distribución de las variaciones de un sistema que presenta componentes con ocurrencias uniformes se le llama ruido blanco (Miramontes, 1999). Frecuencias uniformes se observan en sistemas que no tienen autocorrelación, como el caso de una ruleta en donde la frecuencia de los números ganadores es igual para todos los valores posibles de una ruleta honesta.

La distribución de los valores de la variable de estado se puede describir en general como la ley de potencias $1/f^\alpha$. En el caso del ruido blanco, la distribución estadística de los valores del sistema es una línea horizontal en la cual $\alpha=0$. Una partícula con movimiento browniano presenta una fuerte autocorrelación (la posición de la partícula en un instante dado depende de su posición en el instante anterior) que se pierde rápidamente en el tiempo. La distribución de los cambios de posición se distribuye entonces también de la forma $1/f^\alpha$ con $\alpha=2$. A esta forma de ruido se le llama por tanto café.

Entre el ruido blanco y el ruido café, se encuentra el ruido rosa en el cual los cambios en el sistema están parcialmente correlacionados ($\alpha \approx 1$), esto es, se trata de fenómenos que no pueden estudiarse en forma determinística ni a través de leyes de grandes números. Este tipo de ruido contiene algo de ruido blanco en el sentido de que todas las frecuencias se hallan representadas pero las bajas frecuencias entran en mayor proporción que las altas. Este tipo de ruido se presenta siempre que haya dos procesos en oposición y que, en determinadas condiciones, el resultado de la variable del sistema sea extremadamente sensible a pequeñas variaciones, esto es, caos. El ruido rosa parece ser omnipresente en la naturaleza: aparece lo mismo en las fluctuaciones de la radiación solar que en los disparos de las neuronas del sistema nervioso central o en las fluctuaciones de la casa de bolsa. La presencia de este tipo de ruido en casos tan disímiles como los anteriores quiere decir que debe ser independiente de la composición material de los sistemas y que más bien, depende de los procesos que se dan entre los componentes de los sistemas (Miramontes, 1999).

Bak *et al.*, (1987) propusieron el concepto de criticalidad autoorganizada como un intento de explicación al problema del ruido rosa ($1/f$). La autoorganización es un fenómeno conocido desde hace mucho tiempo como

la capacidad que tienen algunos sistemas alejados del equilibrio termodinámico de generar estructuras y patrones sin necesidad de la acción de agentes externos; es decir, son sistemas que pueden crear y mantener formas de manera espontánea. La criticalidad es una noción asociada a los estados de fase: de vapor a líquido, de líquido a sólido etc. Cuando se tiene una sustancia en equilibrio, lejos del punto de transición de fase, una perturbación externa tiene efectos locales únicamente mientras que en el punto justo de la transición de fase se dice que el sistema se encuentra en un estado crítico pues perturbaciones mínimas tienen efectos grandes. La criticalidad autoorganizada complementa el concepto de caos en donde sistemas simples pueden mostrar un desarrollo complejo (Bak, 1993). La propuesta de Bak *et al.* (1987) es que los sistemas dinámicos tomados por un gran número de componentes interactuando de manera no lineal (donde los efectos no son proporcionales a las causas) tienen la tendencia espontánea a organizarse a sí mismos en estados críticos de estado estacionario, en los cuales ocurren fluctuaciones de todos los tamaños pero siguiendo leyes de distribución precisas y de potencias. Lo más relevante de la presencia del espectro $1/f$ es que es una indicación de que el fenómeno tiene un origen dinámico común y por lo tanto se excluye la posibilidad de que haya sido causado por algún evento aleatorio (Bak y Paczuski, 1995).

En contraste a la visión algo mecánica que presenté de los sistemas biológicos más arriba, un sistema regulatorio puede entonces concebirse como el resultado de dinámicas de interacción que, siendo simples, pueden presentar comportamientos complejos. Ese es el caso, me parece, del uso de las reservas de energía de las ballenas jorobadas en sus zonas de reproducción invernal y al estudio de este fenómeno es que se dedica esta tesis.

PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN

El Pacífico mexicano es una zona importante de agregación invernal de la ballena jorobada por la abundancia y reproducción pero sobre todo por los procesos de fraccionamiento poblacional y flujo genético que determinan la estructura poblacional de la especie (Medrano-González *et al.* 2000). Las diferentes clases de ballenas jorobadas presentan un perfil temporal en su migración y durante una gran parte de este ciclo no se alimentan (Dawbin, 1966), o se alimentan sólo ocasionalmente (Gendrón y Urbán, 1993), obteniendo la energía necesaria en la época de reproducción a través de la capa de grasa que estos animales acumulan alimentándose durante el verano en latitudes altas. La cantidad de grasa en esta capa es variable dependiendo de la edad, sexo, estado reproductivo, de las distintas partes del cuerpo del animal y es variable también según sea la abundancia de alimento consumido, siendo esta abundancia de alimento dependiente a su vez, de las condiciones oceanográficas (Nolasco Soto, en proceso). La capa de grasa subcutánea mide en promedio de 14 a 19 centímetros. Aún cuando la capa de grasa de las jorobadas es de las más gruesas entre los balenopteridos (Ridgway y Harrison, 1985), la cantidad de grasa disponible no es ilimitada. Las ballenas jorobadas comen de una a ocho toneladas de alimento diariamente y de esa cantidad sólo el 25% se almacena como reserva de lípidos. El peso de la ballena jorobada respecto a su longitud es alto pero el grosor de la capa de grasa respecto a su peso es muy bajo siendo de esta manera la capa de grasa de las jorobadas muy delgada, respecto a lo que debería tener en su aspecto (Medrano-González, comunicación personal). Por esto último, existen limitaciones a la cantidad de grasa que las jorobadas utilizan durante su época de reproducción. Al parecer, esta restricción se debe a que las ballenas jorobadas tienen un número de vértebras menor, pues en la región lumbar el número de vértebras es bajo respecto a los otros balenopteridos (Wilkie, *et al.*, 1988).

Villavicencio Llamosas (2000) realizó un estudio referente a la conducta y patrones de ventilación de la ballena jorobada en dos áreas con diferente grado de perturbación: la Bahía de Banderas y la Isla Socorro. A través de este estudio se encontró que la ocurrencia de las conductas muestra una relación inversa con un valor ordinal de gasto energético que se les asignó a cada una de ellas y que el vigor de la actividad en superficie parece reflejarse en la tasa ventilatoria de estos animales. Al relacionar un índice de actividad en superficie con la tasa ventilatoria se observa una relación directa. Esto permitió inferir que el ordenamiento de las conductas puede reflejar de manera general el gasto energético. Esta autora, encontró asimismo que se presentan variaciones de la actividad en superficie relacionada directamente con la interacción entre los animales y el estado reproductivo siendo la diversidad de conductas mayor en animales solitarios y crías. Esto sugirió que, a partir

de un estado indiferenciado o en soledad, la diversidad conductual en superficie disminuye al involucrarse los animales con otros animales u objetos o en actividades específicas como el canto. Esta diversidad de conductas fue menor en la Bahía de Banderas lo cual puede derivar de la perturbación humana existente en este lugar. Las tasas ventilatorias en esta investigación, mostraron diferencias entre regiones y agrupaciones debidas por un lado a la actividad de cada individuo dentro de los diferentes tipos de agrupación y posiblemente a la perturbación humana. A pesar de que las tasas ventilatorias fueron variables, el consumo de aire semanal fue casi constante y muy similar entre machos, hembras y hembras con cría. Esta Autora, interpretó que esta constancia en el consumo de aire de las ballenas jorobadas en sus zonas de reproducción del Pacífico mexicano resulta de restricciones en el uso de sus reservas de energía.

Sin embargo, la constancia del consumo de aire en el trabajo de Villavicencio Llamosas (2000) puede también derivar simplemente del promedio de los datos de tasa ventilatoria y frecuencias de agrupaciones que esta autora usa en sus cálculos, pues según el teorema del límite central, la acumulación de muchos datos genera un promedio estable. Tomando esto en cuenta y sabiendo que, según el efecto de la Gran Bretaña, al aumentar la resolución de una medición, los detalles se hacen evidentes (Mandelbrot, 1979), en este trabajo se pretende determinar si existe un proceso de control de la tasa de ventilación en plazos suficientemente cortos para observar variaciones en dicha tasa ventilatoria, y de esta manera observar si existe una regulación en el consumo de aire y consecuentemente en el consumo de energía. Las ballenas jorobadas realizan una gran cantidad de despliegues en superficie ligados a su estrategia reproductiva (Whitehead 1989) en donde los machos compiten físicamente por el acceso a una hembra. Asumiendo que la acumulación de muchas respiraciones de un animal puede aproximarse a una tasa ventilatoria promedio que refleja la energía de la actividad realizada en el período de observación, si en efecto existe un control en la tasa ventilatoria y por lo tanto una regulación del uso de las reservas de energía de las ballenas jorobadas, entonces en presencia de variaciones, se podría esperar algún tipo de regulación. En este trabajo además se pretende obtener y comparar el patrón de buceo y el patrón de actividades en superficie de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en sus áreas de reproducción en el Pacífico mexicano para determinar si existen diferencias regionales en ambos aspectos. Como complemento de los objetivos anteriores, se correlacionaron los patrones de buceo y las actividades en superficie de la ballena jorobada con la presencia de embarcaciones para observación turística con el fin de determinar si este tipo de perturbación humana tiene un efecto en la conducta y ventilación de la ballena jorobada.

Objetivos

1. Determinar la distribución de las duraciones de apnea y el consumo de aire de las ballenas jorobadas durante su estancia invernal en el Pacífico mexicano para desarrollar una estimación del gasto de energía de las ballenas jorobadas en sus áreas de reproducción, basada en el análisis de la tasa ventilatoria y con ello determinar si en las ballenas jorobadas existe un control de la tasa ventilatoria y por lo tanto una regulación en el consumo de oxígeno, como reflejo de una restricción energética en el consumo de sus reservas de grasa.
2. Determinar y comparar el patrón de buceo y el patrón de actividades en superficie de la ballena jorobada en dos de sus áreas de reproducción en el Pacífico mexicano, para determinar si existen diferencias regionales en ambos aspectos y de ser así, si estas diferencias se asocian intrínsecamente a la región de estudio o a los distintos tipos de agrupaciones que las ballenas jorobadas forman en estas zonas.
3. Correlacionar los patrones de buceo y las actividades en superficie de la ballena jorobada en dos áreas del Pacífico mexicano con la presencia de embarcaciones para observación turística con el fin de determinar los efectos de este tipo de perturbación humana en la conducta en superficie y el patrón de buceo de esta especie.

ÁREA DE ESTUDIO

Bahía de Banderas

La Bahía de Banderas es una de las más grandes y profundas del litoral mexicano. Se ubica en las coordenadas 20° 15' a 20° 47' N y entre los meridianos 105° 15' y 105° 42' W. Tiene una extensión de 23.4 millas náuticas en su boca, un ancho medio norte-sur de 15.6 millas, un ancho máximo de 17 millas y una longitud este-oeste de 21 millas. En el límite norte de la bahía se encuentra Punta Mita, Nayarit, y en el sur Cabo Corrientes, Jalisco. En el este se encuentra delimitada por la línea de costa de Puerto Vallarta, Jalisco. De punta a punta, la bahía tiene una distancia de 23.4 millas. El área total de la bahía se ha calculado varias veces siendo de aproximadamente 987 km².

Fuera de la bahía, en la parte norte, se encuentra el Archipiélago de las Islas Marietas que consta de dos islas pequeñas, tres islotes y un par de rocas situadas en la entrada norte de la bahía. La Isla Redonda ubicada hacia el este es la más alta (59 metros sobre el nivel del mar). Está ubicada entre los 20° 42' N y 105° 36' W, con una longitud máxima de 1 Km y un ancho máximo de 600 m. Al oeste de esta isla se encuentra la Isla Larga ubicada entre los 20° 41' N y 105° 36' W. Tiene aproximadamente 43 metros sobre el nivel del mar, mide un poco más de 1 Km de longitud y en su porción occidental alcanza un ancho de 700 m (Gaviño de la T. Y Uribe, 1980).

La bahía se divide casi a la mitad por la isobata de los 200 m que cruza delimitando una porción norte somera y una porción de aguas profundas al sur. En esta última porción, la profundidad se incrementa gradualmente hacia el sureste hasta alcanzar un máximo en una fosa localizada frente a las costas de Quimixto y Yelapa con poco más de 1,400 m.

Bahía de Jaltemba

La Bahía de Jaltemba, se ubica en el municipio de Compostela, Nayarit a 98 Km al suroeste de Tepic en las costas del Océano Pacífico. Se localiza entre las coordenadas 21° 14' N y 104° 54' W.

Este lugar es una zona turística compuesta de varios poblados alternos y fue planeado en un principio por el fideicomiso de la Bahía de Banderas en los años 1970's. Su división territorial se encuentra delimitada por El Rincón, la zona hotelera-comercial y la zona residencial.

La Bahía de Banderas y la Bahía de Jaltemba pertenecen a la provincia oceanográfica denominada Boca del Golfo de California. Esta es una zona de transición importante ya que presenta una estructura termohalina complicada caracterizada por frentes, remolinos e intrusiones que pueden estar ligados a la confluencia de tres distintas masas de agua: 1) El flujo saliente del Golfo de California que acarrea agua caliente (18 ° C) y de alta salinidad (35 ‰) hacia el sur; 2) La corriente de California que transporta agua fría (15 a 20 ° C) y de baja salinidad (33.6 ‰) hacia el sureste y 3) La corriente costera de Costa Rica que transporta agua caliente (26 ° C) y de baja salinidad (34.6 ‰) hacia el noreste.

Isla Socorro

La Isla Socorro forma parte del Archipiélago de Revillagigedo. Este archipiélago está formado por tres islas más que son: Clarión, San Benedicto y Roca partida. La Isla Socorro se localiza a los 18 20' N y los 110 57' W, a unos 480 Km al sur de la Península de Baja California y a 716 Km de Manzanillo, Colima.

Tiene una superficie de 210 Km², con una altitud máxima de 1130 m en la cima del monte Everman. En la línea costera de la isla predominan los acantilados y las playas rocosas. La Isla Socorro se localiza en la frontera de dos sistemas de corrientes: Pacífico Nororiental (Corriente de California y Corriente Norecuatorial) y la del Pacífico tropical oriental (Contracorriente Norecuatorial). Debido a esto, se considera una zona de alta variabilidad en sus características oceanográficas comparada con otras localidades netamente tropicales. En invierno, la isla tiene la influencia de la corriente de California trayendo aguas más frías y salinas, mientras que en verano la isla recibe más la influencia de la Corriente Norecuatorial. En estas islas la influencia del fenómeno del niño no es de gran importancia (Ortega y Castellanos, 1994).

La plataforma continental de esta isla es muy estrecha debido a su origen volcánico. Alrededor de la isla se alcanzan los 100 metros de profundidad a una distancia promedio de la costa de 1.8 Km y de 200 m a 3.7 Km (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, 1983).

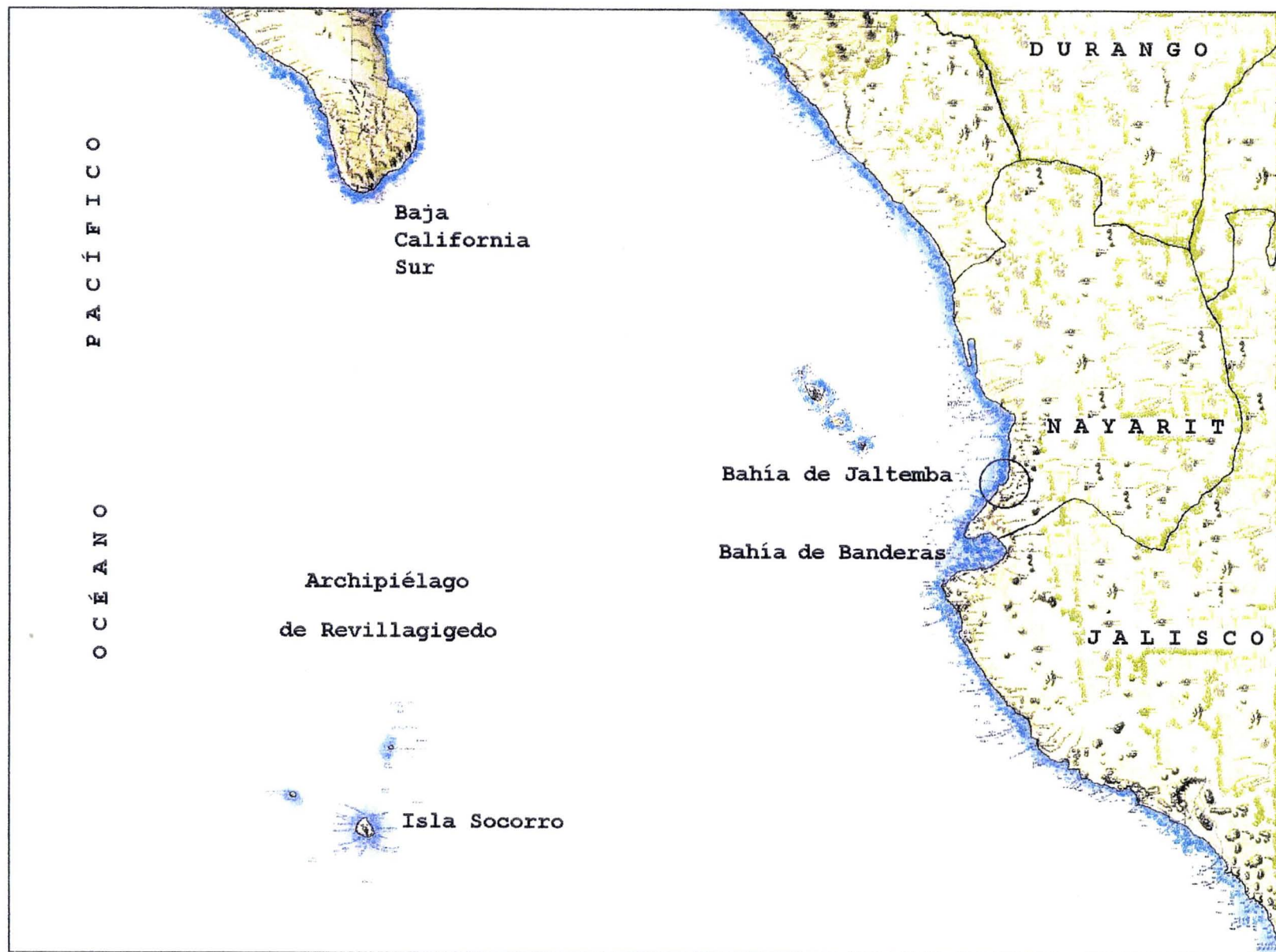


Figura 8. Área de Estudio (Modificado de Moller, 1988)

MÉTODOS

Observaciones de campo

Se visitaron la Bahía de Banderas, Nay.-Jal. y la Isla Socorro, Revillagigedo entre los inviernos de 1997 a 2002 como parte del proyecto sobre ballenas jorobadas que realiza el Grupo de Mastozoología Marina de la Facultad de Ciencias UNAM (Cuadro 1). Con excepción del invierno de 2002 en la Bahía de Banderas, se realizaron navegaciones en embarcaciones menores desde las cuales se hicieron observaciones de ballenas jorobadas. Estas observaciones asimismo se hicieron desde sitios altos en tierra.

Durante el invierno de 2002 fui responsable de las observaciones que se realizaron con un teodolito desde la cima de la Isla Redonda en la Bahía de Banderas. Estas observaciones se hicieron en lapsos de cinco a ocho días entre los cuales se utilizaban dos días en tierra firme para descanso y avituallamiento. Para el uso del teodolito se requirieron como mínimo dos personas. El tiempo promedio de observación por día fue de 10 horas durante las cuales se registraron para cada avistamiento los mismos datos que son tomados durante las navegaciones.

Para cada avistamiento de ballenas se registraron los siguientes datos: fecha, hora del avistamiento, posición geográfica, número serial de avistamiento, tipo de agrupación (Cuadro 2), estado del mar, temperatura superficial del agua, nubosidad, visibilidad, notas de conducta en superficie y sobre la presencia de embarcaciones cercanas a las ballenas. Una vez localizados los animales se eligió a un individuo en el grupo y se registró la serie de exhalaciones cada vez que se observaba en la superficie. Las series de exhalaciones (soplos) se registraron como eventos discretos en tiempo con resolución de segundos utilizando un reloj digital y sólo si eran observados o escuchados. La conducta en superficie se registró con ayuda de un etograma modificado de Villavicencio-Llamosas (2000, Cuadro 3) que solamente hace referencia a los movimientos de los animales sin ninguna interpretación de tipo funcional. De acuerdo a Medrano-González *et al.* (1995), las conductas tienen un orden que corresponde hipotéticamente a la energía que requieren para realizarse. Las observaciones de individuos se hicieron de forma continua y duración lo más larga posible buscando con esto aproximar la tasa de ventilación promedio a un consumo de aire promedio. Se consideró que los registros de individuos son analizables cuando las distribuciones de la duración de apnea promedio acumulada (Da_c) y su desviación estándar acumulada (DE_c) son estables, esto es, cuando ambos valores no superan el 5% de variación (V_a) con el último dato acumulado.

Cuadro 1. Temporadas invernales de observación de las ballenas jorobadas en Bahía de Banderas (BB), Bahía de Jaltemba (BJ) e Isla Socorro (IS).

Año	Fecha	Observadores	Fuente de observación	Días de observación
IS 1997	18 de Marzo a 18 de Abril	Ma.de Jesús Vázquez, Karla Villavicencio	Faro en punta de la Bahía Vargas Lozano y el observatorio de Isla Socorro.	25
IS 1999	15 de Enero a 22 de Abril	Janet Nolasco, Danielle Cholewiak, Salvatore Cerchio	Embarcación	33
BJ 2000	24 de Enero a 15 de Marzo	Arturo Robles Ricardo Juárez, Karla Villavicencio		20
BB 1999	15 de Enero a 22 de Marzo	Aurelio Solís, Karla Villavicencio, Iván Díaz, Ricardo Juárez, Sherman Hernández	Embarcación	45
BB 2000	24 de Enero a 04 de Marzo y 12 a 15 de Diciembre (1999)	Dr. Luis Medrano, Rosalba Robles, Juan A.Guzmán, Iván Díaz, Ma. De Jesús Vázquez, Talina Ruíz, Hiram Rosales, Sergio Martínez, Ricardo Juárez, Karla Villavicencio, Gloria Panécatl, Cielo Abierto, Colegio Oxford, Alumnos de la materia optativa de "Adaptación de los mamíferos marinos a la vida acuática".	Embarcación	22
BB 2001	11 de Enero a 13 de Marzo	Ricardo Juárez, Ma.de Jesus Vázquez, Gloria Panécatl, Sara Torres, Karla Villavicencio, Héctor Pérez, Lucía Barbosa.	Embarcación	21
BB 2002	12 de Febrero a 12 de Abril	Talina Ruíz, Hiram Rosales	Teodolito. Faro de la Isla Redonda	42
Total				208

Cuadro 2. Tipos de agrupaciones de ballenas jorobadas observadas en el Pacífico mexicano.

Agrupación	Abreviatura	Descripción
Cría	Cr	Animal recién nacido que mide aproximadamente de 4 a 6 m y que siempre está acompañado de un adulto que es su madre
Solo	So	Hembra o macho joven (10-11 m) o adulto (mayor de 13) que no se encuentra acompañado por ningún otro individuo. Puede estar en un área determinada sin emitir cantos
Cantor	Cn	Macho solitario casi siempre adulto que se encuentra en un área determinada y que realiza apneas por periodos prolongados durante las cuales emite una serie de sonidos denominados cantos
Pareja	Pa	Agrupación compuesta por dos individuos, adultos o jóvenes que nadan y salen a la superficie juntos. Las parejas pueden estar formadas por dos machos o por una hembra o macho
Hembra con cría	Hc	Hembra adulta que acompaña de cerca de un animal recién nacido (4-6 m)
Hembra con cría y escolta	HcE	Hembra con cría acompañados de una escolta. Una escolta es un animal macho adulto que acompaña a una hembra con cría manteniendo generalmente una posición defensiva y en espera por copular con la hembra
Grupos	Gr	Asociación de tres o más animales que nadan junto. Usualmente se observa mucha actividad en superficie y conductas agonísticas por lo que se denomina grupos de competencia. Estos grupos pueden estar compuestos sólo por nachos o contener además una hembra

Cuadro 3. Conductas observadas en superficie de ballena jorobada en el Pacífico mexicano.

Valor ordinal	Abreviatura	Descripción
0	Fl	Flote: El animal permanece en la superficie casi inmóvil
1	Ve	Veleo: El animal se encuentra totalmente en posición vertical manteniendo la aleta caudal en el aire por algunos segundos. Se presenta generalmente antes de una inmersión
2	Ar	Arqueo: Se observa el dorso arqueado del animal durante el nado
3	So	Sondeo: Se presenta un arqueo dorsal muy pronunciado indicando el inicio de una inmersión normalmente prolongada
4	NI	Nado lateral: nado del animal mostrando un costado y generalmente mantiene una de las aletas pectorales suspendida en el aire.
5	Gp	Golpe de aleta pectoral: Estando sobre su costado o su dorso, el animal golpea el agua con una o ambas aletas pectorales
6	An	Asomo en nado: Nado en el que la ballena muestra parte de la cabeza y cuerpo sin interrumpir su avance
7	S 1/3	Salto de un tercio de cuerpo: La ballena emerge del agua mostrando la cabeza y parte de las aletas pectorales
8	S 1/2	Salto de un medio de cuerpo: El animal emerge mostrando la cabeza y la mitad del cuerpo. Usualmente las aletas pectorales sobresalen por completo fuera del agua
9	Cd	Coletazo dorsoventral: Golpe con la aleta caudal sobre la superficie del agua mediante movimientos dorsoventrales del tronco
10	Cl	Coletazo lateral: Golpe con los bordes de la aleta caudal mediante movimientos laterales del tronco
11	S 2/3	Salto de dos tercios de cuerpo: El animal emerge mostrando más de la mitad de su cuerpo en la superficie. La aleta caudal no se observa
12	S	Salto completo: Emerción total de la ballena fuera del agua. La aleta caudal se observa claramente

Análisis de datos

Los datos de tiempo, conducta y ventilación se capturaron con el programa editor de MS-DOS en archivos de texto. Cada registro individual se almacenó como un archivo independiente haciéndose listados de los archivos separados por región, tipo de agrupación, año y presencia de embarcaciones cercanas.

Con las diferentes listas de archivos, los registros se procesaron inicialmente en el programa REG-TER 3 desarrollado por Medrano-González *et al.* (1995) el cual genera las series de conducta, la diversidad y frecuencia de éstas, la serie de respiraciones, las distribuciones de éstas y las duraciones de apnea de cada registro. Estos últimos datos son generados de manera global para un conjunto determinado de registros agrupados en un listado.

Ya que se presentaron muchos eventos en superficie en los que no se observaron soplos y se generaron datos de apneas muy largas habiendo emergido las ballenas en estos periodos, se decidió modificar los archivos originales registrando una respiración por cada conducta en donde las ballenas mostrasen la cabeza en superficie, aún cuando el soplo no se observó en campo. Aunque existe un error en los archivos originales y en los modificados, los análisis de datos sugieren que el error es menor en este último caso.

Eficiencia de observación y capacidad de observación de observación simultánea: Para determinar en qué condiciones se pueden tener mejores observaciones y qué agrupaciones de ballenas son más fáciles de registrar, la eficiencia de observación simultánea se calculó para todos los registros analizables ($V_a \leq 5\%$) como la duración total acumulada de las apneas analizables (t_a), dividida por el tiempo real de observación (t_r). También, la capacidad de hacer registros simultáneos se calculó a partir del tiempo total de todos los registros (t_t), dividido por el tiempo real de observación (t_r).

Frecuencia y diversidad conductual: La composición de frecuencias de conductas en superficie de cada registro (f_c), se calculó como el número de eventos de la conducta c realizados por el individuo dividido por el total de eventos en superficie registrados (ntc).

La diversidad de las conductas se determinó a través de la diversidad de Shannon (S) la cual se define como la cantidad de información necesaria para identificar cierta conducta en el total de eventos. Entre más grande sea

el valor de S mayor será la incertidumbre y por lo tanto, la diversidad que lleva las unidades bits/evento (Krebs, 1989). La diversidad de Shannon se determina por la siguiente ecuación:

$$S = -\sum_{c=1}^R f_c \log_2(f_c)$$

donde R es la riqueza de conductas, \log_2 es el logaritmo en base 2 y en donde debe cumplirse la condición $\sum f_c=1$. Los registros de la Isla Socorro y la Bahía de Banderas se dividieron dependiendo de la presencia o ausencia de embarcaciones y se calculó para éstos la riqueza efectiva (R_e) que se define como el número equivalente de conductas que presentan la misma frecuencia (Hendrick, 2000), esto es:

$$R_e = \frac{1}{\sum_{c=1}^R f_c^2}$$

Similitudes entre agrupaciones y entre conductas: Se realizó un análisis de cúmulos con los datos de frecuencia de conductas de cada agrupación de cada región para determinar las relaciones de similitud conductual entre las agrupaciones. Se utilizó la distancia euclidiana (Crisci y López, 1983) que se determinó como sigue:

$$d_{ab} = \sqrt{\sum_{c=1}^R (f_{ca} - f_{cb})^2}$$

Donde d_{ab} es la distancia entre dos agrupaciones a y b , f_{ca} y f_{cb} , son las frecuencias de la conducta c en ambas agrupaciones y R es la riqueza combinada de ambas agrupaciones. Si $a=b$ entonces $d_{ab} = 0$. Se construyó una matriz de distancias entre todas las agrupaciones-región que se resolvió gráficamente mediante el programa MVSP versión 2.1 utilizando el algoritmo de ligamiento promedio ponderado (WPGMA). Con este mismo programa se construyó un dendrograma de las conductas de acuerdo a su distribución en las distintas agrupaciones. Este análisis se realizó únicamente para los inviernos de 1999 y 2002 para la Bahía de Banderas y 1997 para la Isla Socorro debido a que presentaron todos los tipos de agrupaciones. Aunque la

representación de agrupaciones fue incompleta, se consideraron los datos de la Bahía de Jaltemba en el invierno 2000 debido a que son los únicos datos de este lugar.

Distribución de los tiempos de apnea: Para obtener los patrones de buceo de cada tipo de agrupación de las ballenas jorobadas, la distribución de las duraciones de apnea, se caracterizó a través del cálculo del complemento de la frecuencia acumulada (FAC_D) que se calculó como:

$$FAC_D = 1 - \sum_{D_{\min}}^{D_{\max}} f_{aD}$$

donde f_{aD} es la frecuencia relativa de apneas de duración D , ordenadas en forma creciente de la duración mínima (D_{\min}) a la máxima (D_{\max}), (Feldkamp et al. 1989). También debe cumplirse que $\sum f_{aD} = 1$. La distribución de FAC_D es una curva de tipo sobrevivencia en donde se representa logarítmicamente la fracción de apneas con una duración mayor que cierta duración. La pendiente de esta curva es proporcional a la probabilidad de ocurrencia de una cierta duración de apnea y cualquier cambio en esta probabilidad se manifiesta por un punto de inflexión en la misma. Las distintas pendientes observadas en la curva permiten distinguir diferentes regímenes de buceo. De esta manera, la distribución completa de las FAC_D , muestra el conjunto total de estos regímenes al cual se denomina patrón de buceo o de apnea.

Los registros individuales de todos los años para la Bahía de Banderas y la Isla Socorro, se agruparon de acuerdo a la presencia o ausencia de embarcaciones por tipo de agrupación y se crearon representaciones gráficas de los archivos globales donde se muestra la distribución de los tiempos de apnea (FAC_D) y se compararon entre sí para observar si existen diferencias en los patrones de buceo de estos animales en dos condiciones de perturbación distintas.

Índice de consumo de aire: Este índice se estimó para los machos y las hembras adultas así como para las hembras con cría combinando datos de tasa ventilatoria en las distintas agrupaciones de ballenas, la composición de sexos de estas agrupaciones y su ocurrencia. El índice de consumo de aire se obtuvo para la Bahía de Banderas durante los años de 1999 y 2002 y para la Isla Socorro durante 1997 debido a que en estos años se tuvieron datos completos de todas las agrupaciones de ballenas jorobadas en periodos prolongados. El

consumo de aire de los machos, hembras y hembras con cría se calculó para cada región y año en diferentes periodos siguiendo a Villavicencio Llamosas (2000).

Para interpretar el consumo de aire como consumo relativo de energía (energía por unidad de masa o energía disponible por animal *sensu* Schmidt-Nielsen, 1984), se supuso lo siguiente: 1) Las ballenas no se alimentan ni se encuentran creciendo durante el periodo de análisis; 2) Cuando no se distinguen los papeles en las agrupaciones, las tasas ventilatorias se asumen como homogéneas entre todos los animales en la agrupación ya que las ventilaciones están sincronizadas entre los distintos animales en la agrupación; 3) La distribución de las frecuencias de las agrupaciones es la misma a lo largo de todo el día. Es probable que esto no sea cierto pero no se tienen datos de actividades nocturnas (Villavicencio Llamosas, 2000), 4) Aunque el consumo de aire no es el mismo entre ventilaciones, se puede obtener un consumo promedio teniendo registros lo suficientemente largos en donde la variación de las apneas y el promedio de la duración de las apneas llegan a ser estables y de esta manera la tasa de asimilación de aire puede ser equivalente a un promedio de consumo metabólico (Apéndice 2).

El índice de consumo de aire para cierta clase de sexo y estado reproductivo en un periodo dado (C_o) es igual a la suma de consumos que esta clase realiza en cada agrupación donde se encuentre. Cada término de esta suma es el producto de la tasa ventilatoria de cierta agrupación g (V_g) y la fracción de tiempo que pasa en ella (F_g):

$$C_o = \sum_{g=1}^{ng} V_g F_g$$

donde ng es el número de agrupaciones diferentes que ocurrieron en un cierto periodo. Se cumple que $\sum F_g=1$. La tasa ventilatoria por agrupación (V_g) se calculó como el inverso del promedio de la duración de apnea (D_{ap}), que considera más el efecto de apneas largas que son menos frecuentes y que requieren mayor energía para realizarse. Las crías no se tomaron en cuenta en ninguna contabilización y su ocurrencia sólo distingue a las hembras parturientas.

Las fracciones F_g se calculan a partir del producto de la frecuencia relativa de cada agrupación (P_g), la proporción de animales de cierto sexo s y estado reproductivo r (Q_{sr}) y el número de individuos promedio de cada agrupación (N_g) como sigue:

$$F_g = P_g Q_{sr} N_g$$

Los valores de Q_{sr} se obtuvieron de Medrano-González *et al.* (2001) que están basados a su vez en identificaciones moleculares del sexo (Cuadro 4).

Con el fin de saber si existían o no oscilaciones en el consumo de aire de las ballenas jorobadas dependientes del tiempo en el que se calculara el consumo de aire de cada sexo y estado reproductivo, el tiempo de observación en el área de estudio para cada temporada invernal se dividió en intervalos de dos, cuatro, ocho y 16 días. Para determinar si el periodo de cálculo de consumo de aire afecta la estimación del consumo de aire acumulado en periodos largos, se graficó el consumo acumulado de aire en un día específico para cada periodo de cálculo compartido por los cuatro periodos en cada temporada. En La Bahía de Banderas 1999 se consideraron 48 y 80 días, después del primero de enero, debido a que esta temporada fue la más completa. Debido a que los registros de todos los tipos de agrupación no se tuvieron en todos los años en las tres regiones de estudio, la división del tiempo de estancia invernal sólo se calculó para aquellos años en los que se encuentran registros de todos los tipos de agrupación. Para la Bahía de Banderas las temporadas de estudio fueron 1999 y 2002 y para la Isla Socorro 1997. La Bahía de Jaltemba se excluyó de estos análisis debido a que el número de registros fue muy pequeño y no todas las agrupaciones estuvieron representadas.

Cuadro 4. Proporción de clases de sexo y estado reproductivo (Q_{sr}) de la ballena jorobada. Obtenidos de Medrano-González *et al.* 2001. N= número de muestras analizadas

Agrupación	N	Q Macho	Q Hembra	Q Hembra con cría
Solo	11	0.73	0.21	0.00
Cantor	3	1.00	0.00	0.00
Pareja	32	0.78	0.22	0.00
Escolta	5	1.00	0.00	0.00
Hc	15	0.00	0.00	1.00
HcE	15	0.50	0.00	0.50
Grupo	75	0.87	0.13	0.00

Distribución de las apneas: Se examinó la distribución de la duración de las apneas de adultos y crías de ballenas de la Isla Socorro y de la Bahía de Banderas en una graficación log-log para determinar el tipo de ruido subyacente. Para determinar la importancia de la longitud del registro en la determinación del tipo de ruido subyacente a las duraciones de apnea, se examinaron los primeros 128, 256, 512, 1024, 2048 y total de segundos iniciales de cada registro.

Análisis de regulación: Siguiendo a Villavicencio Llamosas (2000), se hipotetizó que la tasa de ventilación está sujeta a regulación ante variaciones originadas en el ambiente de las ballenas jorobadas, específicamente el régimen de competencia entre los machos, como un sistema de reostasis reactiva., esto es:

$$\Delta V = [\text{Índice de competencia} - a (R-V)]$$

Donde ΔV es el cambio en la tasa de ventilación, a es una constante de reactividad regulatoria y R es una tasa de ventilación de referencia que se calculó como el promedio total de la tasa de ventilación de animales de cierto sexo y estado reproductivo en cada región y año. Si excluimos el componente de competencia (perturbación), entonces se tiene la siguiente ecuación que describe un sistema homeostático:

$$\Delta V \approx - a (R-V)$$

Con esta última ecuación se crearon mapas de fase del consumo de aire de machos, hembras y hembras con cría para la Isla Socorro (1997) y la Bahía de Banderas (1999 y 2002).

Índice de competencia: Se calculó un índice de competencia entre machos (C_m) como sigue:

$$C_m = \left(\frac{Nnf_m}{t} \right)^2$$

donde N es el número de grupos de competencia, n es el número de adultos promedio en esos grupos, f_m es su fracción de machos y t es el tiempo total de observación. Con el índice de competencia dividido por la abundancia relativa de hembras (f_h), se obtuvo una medida de competencia con respecto al número de hembras solas que se comparó con el consumo de aire a lo largo de los inviernos de la Isla Socorro en 1997 y para la Bahía de Banderas en 1999 y 2002.

RESULTADOS

Eficiencia de observación y capacidad de observación simultánea

El número total de registros individuales para la Bahía de Banderas fue 283 de los cuales 257 fueron analizables ($Va \leq 5\%$). De estos últimos, 86 se tomaron desde faro y 171 desde embarcación. En la Isla Socorro, el número total de registros fue de 129 siendo de estos registros sólo 94 analizables. Ocho se tomaron desde faro y 86 desde embarcación. En la Bahía de Jaltemba el número total de registros analizables fue ocho.

La eficiencia de observación fue mayor en la Bahía de Banderas ($E = 1.320$) que en las otras áreas. Esto se debe a que el número de registros tomados desde faro fue mayor en esta zona que en las otras, ya que desde un punto fijo en tierra es posible tener una mejor visión de los animales.

La capacidad de observación simultánea fue ligeramente mayor para la isla Socorro ($C = 1616$) (Cuadro 5) probablemente porque la actividad de algunos tipos de agrupaciones es menor en esta área y es posible tomar registros al mismo tiempo con mayor facilidad. Nótese que la eficiencia de observación (E) y la capacidad de observación simultánea (C) fueron mayores para las hembras con cría ($E_{BB}=1.236$; $C_{BB}=1.535$; $E_{IS}= 0.631$; $C_{IS}= 1.381$; $E_{BJ}= 2$; $C_{BJ}= 2$) y hembras con cría y escolta ($E_{BB}=2.180$; $C_{BB}=2.363$; $E_{IS}= 1.670$; $C_{IS}= 2.205$) en las tres áreas (Cuadro 5). Esto corrobora lo encontrado en trabajos anteriores (Villavicencio Llamosas, 2000; Ladrón de Guevara, 2001) en que en este tipo de agrupaciones (HcE) la identificación de los individuos no se dificulta y son relativamente estacionarios. Estos resultados indican que la eficiencia de observación depende en gran medida de la forma en que se toman los registros (desde embarcación o desde un punto fijo en tierra) y la capacidad de observación simultánea del tipo de agrupación de ballenas jorobadas y de la capacidad del observador.

En la Bahía de Banderas se registraron 11303 apneas analizables, en la Isla Socorro 2942 y en la Bahía de Jaltemba 339. Solamente en la Bahía de Jaltemba los grupos presentan un número de apneas analizables apenas mayor de 100 y los cantores de la Isla Socorro presentan un número de apneas menor a 100 (Cuadro 5).

Cuadro 5. Eficiencia de observación de conducta (E), capacidad de observación simultánea (C) y tiempo de apnea de las ballenas jorobadas en las regiones de agregación invernal del Pacífico mexicano.

Agrupación	# total registros	# registros analizables.	# apneas analizables	t total obs (hr)	t real obs (hr)	t apneas (hr)	$E=t_a/t_r$	$C=t_l/t_r$
Bahía de Banderas								
Cría	54	49	4144	107.186	55.129	103.685	1.880	1.944
Solo	39	38	1469	44.231	43.381	43.381	1.000	1.019
Cantor	8	5	141	10.012	10.012	7.397	0.738	1.000
Pareja	57	52	1527	67.665	65.304	63.635	0.974	1.036
Escolta	21	21	584	62.020	25.810	40.305	1.561	2.402
Hc	43	38	1211	71.245	45.207	55.909	1.236	1.575
Hce	22	20	760	66.431	28.102	61.283	2.180	2.363
Grupos	39	34	1467	51.504	46.644	46.122	0.988	1.104
Total	283	257	11303	480.294	319.589	421.717	1.320	1.555
Isla Socorro								
Cría	23	10	523	37.269	16.695	12.472	0.747	2.232
Solo	18	13	368	16.658	16.658	9.586	0.575	1.000
Cantor	6	3	75	8.743	8.743	4.580	0.523	1.000
Pareja	19	16	398	17.601	17.601	14.444	0.820	1.000
Escolta	8	6	102	19.438	6.243	14.504	2.323	3.113
Hc	14	9	167	16.181	11.710	7.396	0.631	1.381
Hce	12	9	236	23.331	10.578	17.666	1.670	2.205
Grupos	29	28	1073	26.058	26.058	23.767	0.912	1.000
Total	129	94	2942	165.279	114.286	104.415	1.025	1.616
Bahía de Jaltemba								
Cría	1	1	88	2.362	1.181	2.362	2.000	2.000
Solo	1	1	32	1.307	1.307	1.307	1.000	1.000
Cantor	3	3	68	4.204	4.204	4.204	1.000	1.000
Pareja	-	-	-	-	-	-	-	-
Escolta	-	-	-	-	-	-	-	-
Hc	1	1	45	2.362	1.181	2.362	2.000	2.000
Hce	-	-	-	-	-	-	-	-
Grupos	2	2	106	2.676	2.676	2.676	1.000	1.000
Total	8	8	339	12.911	10.549	12.911	0.875	0.875
Global								
Cría	78	60	4755	146.817	73.005	118.419	1.622	2.011
Solo	58	52	1869	62.196	61.346	54.274	0.884	1.013
Cantor	17	11	284	22.959	22.959	16.171	0.704	1.000
Pareja	76	68	1925	85.266	82.905	78.079	0.941	1.028
Escolta	29	27	686	81.458	32.053	54.809	1.709	2.541
Hc	58	48	1423	89.788	58.098	65.667	1.130	1.545
Hce	34	29	996	89.762	38.68	78.949	2.041	2.320
Grupos	70	64	2646	80.238	75.378	72.565	0.962	1.064
Total	420	359	14584	658.484	444.424	538.933	1.249	1.565

t = tiempo

Patrones de conducta en superficie

Los distintos individuos dentro de cierta agrupación muestran una composición de conductas específicas que varía entre zonas de estudio. Esta composición puede obedecer a una dinámica interpretable por lo cual se denominará como estructura conductual (Villavicencio Llamosas, 2000). Dado que en un análisis preliminar de la composición de conductas para cada región de estudio no se observaron variaciones entre años, los datos de todos los años de estudio para cada región se agruparon y se compararon entre regiones para cada tipo de agrupación.

Las crías y los animales solitarios de ambas regiones muestran una composición de conductas en la cual todas se presentan con frecuencias relativamente altas. Las parejas, escoltas, hembras con cría y los grupos muestran un estado similar, pero con una diversidad menor. Esto último se observa sobre todo en la Bahía de Banderas en donde la mayoría de las agrupaciones llevan al cabo casi todas las conductas, a excepción de los cantores, siendo el veleo (Cuadro 3) la única conducta que se presenta sólo en los grupos. Es importante mencionar que en la Bahía de Banderas esta última conducta se registró como nueva y sólo se observó en el año 2002. Las hembras con cría en la Bahía de Banderas e Isla Socorro tienen una menor riqueza de conductas (r) que las hembras con cría y escolta. Los cantores son los que muestran la menor riqueza con respecto a las demás agrupaciones (Figura 10).

Para los cantores, parejas, escoltas, hembras con cría y escolta y grupos de la Bahía de Banderas la diversidad de conductas es mayor que en la Isla Socorro. (Cuadro 6).

La riqueza conductual (r) es similar en la Bahía de Banderas y la Isla Socorro y es mayor que en la Bahía de Jaltemba, pero la diversidad conductual de Shannon (S) depende del tipo de agrupación. En la Bahía de Jaltemba la composición de conductas de los cantores y los grupos es similar a la encontrada en los cantores y grupos de la Isla Socorro. La riqueza y diversidad de conductas en la Bahía de Jaltemba en general es menor que en las otras áreas de estudio (Figura 10).

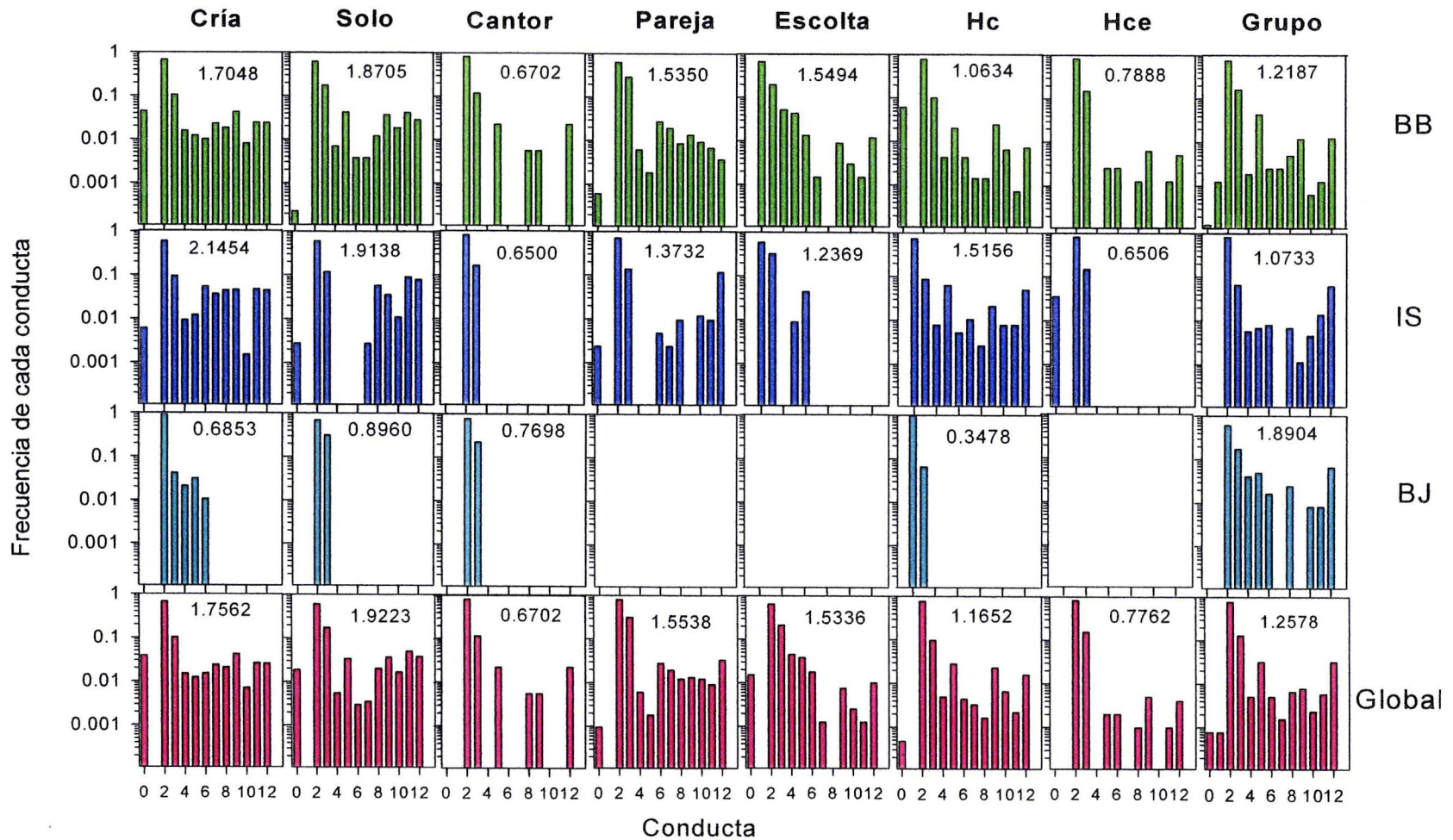


Figura 10. Frecuencia de conductas mostradas en superficie por la ballena jorobada en tres áreas de agregación invernal en el Pacífico mexicano. Los números ordinales de cada conducta son mostrados en el eje de las abscisas (Cuadro 2). BB corresponde a la Bahía de Banderas; BJ a la Bahía de Jaltemba e IS a la Isla Socorro. Los números dentro de cada gráfica corresponden al índice de diversidad conductual e Shannon (S).

Cuadro 6. Riqueza de conductas (r) e Índice de diversidad conductual de Shannon (S) de las ballenas jorobadas en tres regiones de agregación invernal.

Agrupación	r	S	Eventos registrados.
Bahía de Banderas			
Cría	12	1.7048	4871
Solo	12	1.8705	1593
Cantor	4	0.6702	148
Pareja	12	1.5350	1629
Escolta	11	1.5494	673
Hc	12	1.0634	1404
Hce	8	0.7888	787
Grupo	12	1.2187	1599
Global	12	1.6534	12704
Isla Socorro			
Cría	12	2.1454	644
Solo	9	1.9138	364
Cantor	2	0.6500	60
Pareja	9	1.3732	398
Escolta	5	1.2369	112
Hc	11	1.5156	379
Hce	3	0.6506	254
Grupo	10	1.0733	861
Global	12	1.5675	3072
Bahía de Jaltemba			
Cría	2	0.6853	94
Solo	2	0.8960	32
Cantor	2	0.7698	71
Pareja	-	-	-
Escolta	-	-	-
Hc	2	0.3478	46
Hce	-	-	-
Grupo	9	1.8904	120
Global	9	1.2312	363
Global			
Cría	12	1.7562	5609
Solo	12	1.9223	1980
Cantor	4	0.7908	217
Pareja	12	1.5538	1646
Escolta	11	1.5336	785
Hc	12	1.1652	1829
Hce	9	0.7762	1005
Grupo	13	1.2578	2580
Global	13	1.6735	15651

Patrones de similitud en la composición de conductas

Se realizó un análisis de cúmulos para la composición de conductas de las distintas agrupaciones en la Bahía de Banderas en 1999 y 2002, la Isla Socorro en 1997 y la Bahía de Jaltemba en 2000 que se comparó con la medida de diversidad conductual de Shanon (S) y la riqueza efectiva (R_e). En la figura 11, el dendrograma se ve dividido en dos partes; una interna (en color gris) formada por las hembras con cría y escolta (HcE), hembras con cría (Hc), cantores (Cn), parejas (Pa) y escoltas (Es) y una externa, formada por las crías (Cr), los animales solos (So) y los grupos (Gr). Esto indica que las principales variaciones en la composición de conductas superficiales de las ballenas jorobadas son entre agrupaciones más que entre regiones aunque por este último factor existen variaciones a considerar. Se observa asimismo que la diversidad conductual en general es mayor hacia la parte externa del dendrograma, esto es, las clases Hc, HcE, Es, Pa y Cn tienen pocos despliegues en superficie similares entre estas clases (básicamente arqueos y sondeos) mientras que las clases Cr, So y Gr presentan mayor diversidad de conductas en superficie no siendo iguales las conductas entre estas clases.

Patrones de conducta en superficie con y sin embarcaciones

Se realizó un análisis de las conductas en superficie de la ballena jorobada en presencia y ausencia de embarcaciones turísticas en dos áreas del Pacífico mexicano: la Bahía de Banderas y la Isla Socorro. La Bahía de Jaltemba se excluyó del análisis debido a los pocos registros. La presencia de embarcaciones se registró sin tomar en cuenta una distancia específica con respecto al animal. La presencia se consideró cuando las embarcaciones se encontraban cerca de los animales y/o siguiéndolos.

En la Bahía de Banderas el número total de registros y el número de registros analizables fueron mayores en presencia de embarcaciones que en ausencia de éstas (209 y 50 respectivamente) (Cuadro 7), sucediendo lo contrario en la Isla Socorro (35 y 58 respectivamente) (Cuadro 6).

La riqueza (r) y la diversidad conductual (S) fueron mayores en la Bahía de Banderas. En esta región, se muestra una tendencia a la aparición de más conductas en presencia de embarcaciones en las crías, las hembras con cría, las escoltas, las parejas y en menor grado las hembras con cría y escolta. En los solos y los grupos la riqueza y la diversidad conductual son menores en presencia de embarcaciones (Cuadro 7).

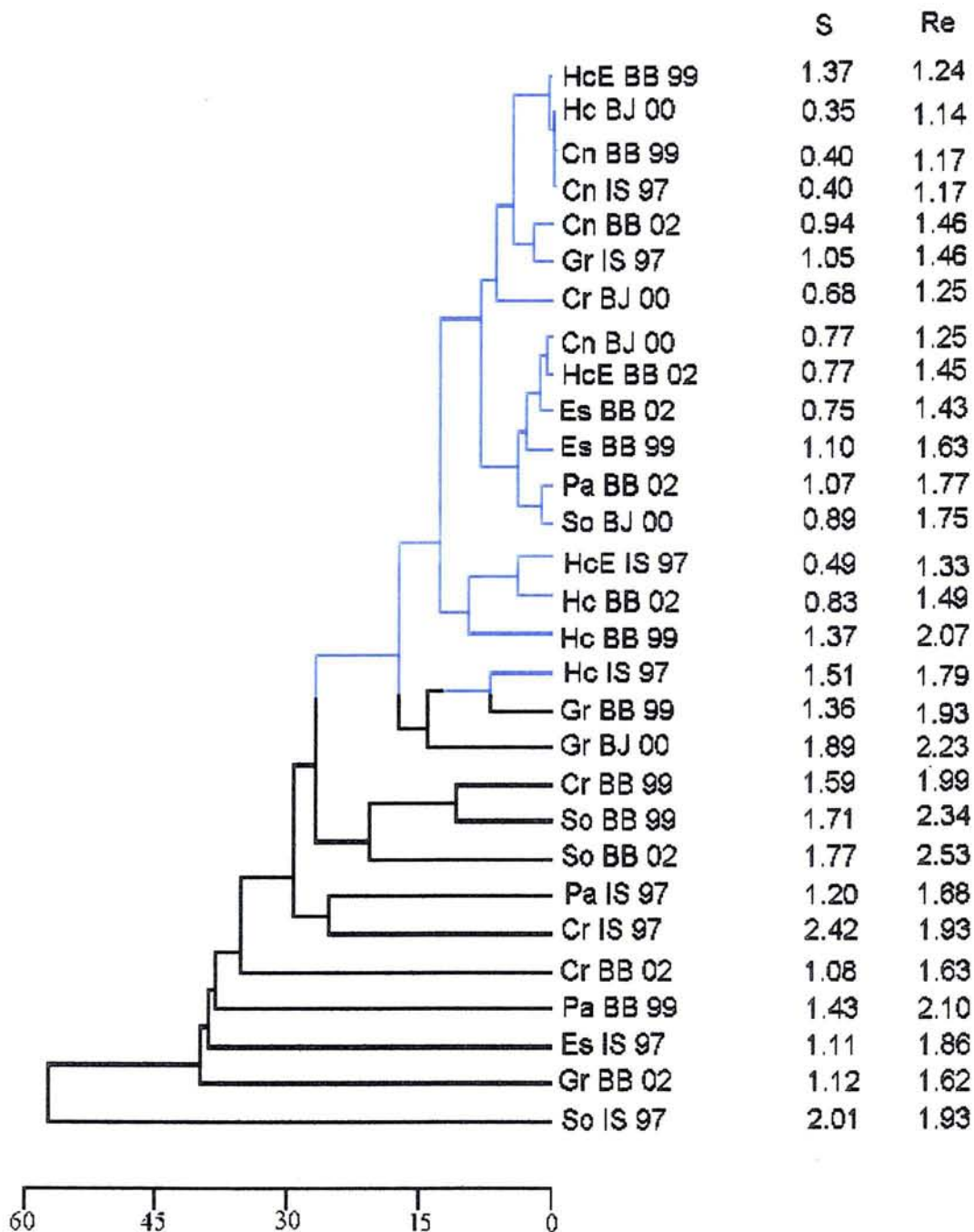


Figura 11. Dendrograma de las diferentes agrupaciones de ballenas jorobadas en el Pacífico mexicano de acuerdo a la ocurrencia de conductas en superficie. Se indica la riqueza efectiva para cada agrupación (R_e) y la diversidad de Shannon (S). Bahía de Banderas (BB), Isla Socorro (IS) y Bahía de Jaltemba (BJ). En azul se muestra la parte interna del dendrograma donde se encuentran las hembras con cría (Hc), las hembras con cría y escolta (HcE), cantores (Cn), parejas (Pa) y escoltas (Es) y en negro se muestra la parte externa formada por las crías (Cr), los animales solos (So) y los grupos (Gr).

Cuadro 7. Riqueza de conductas (r) e Índice de diversidad conductual (S) de ballenas jorobadas en presencia y ausencia de embarcaciones en la Bahía de Banderas (1999 a 2002).

Agrupación	# total registros	# registros analizables	# total apneas	Dap (s)	r	S	# Ev
Con embarcación							
Cría	49	48	4180	46	12	1.6888	4809
Solo	27	25	1020	98	9	1.6853	1132
Cantor	6	6	141	189	4	0.6702	148
Pareja	36	36	1195	135	11	1.6512	1277
Escolta	18	18	520	147	11	1.6075	618
Hc	35	35	1052	118	12	1.1090	1237
Hce	16	16	612	114	7	0.7867	634
Grupo	27	25	1025	105	10	1.164	1119
Global	214	209	9745	123	12	1.5953	10974
Sin embarcación							
Cría	1	1	99	42	9	2.2375	67
Solo	12	12	382	117	11	1.9712	512
Cantor	1	-	-	-	-	-	-
Pareja	18	18	347	203	6	0.9883	369
Escolta	1	1	26	187	2	0.8767	27
Hc	6	5	166	120	4	0.0681	175
Hce	4	4	148	122	4	0.7525	153
Grupo	9	9	42	85	7	1.2490	480
Global	52	50	1210	130	11	1.4862	1783

Dap (s) = Duración promedio de apnea para cada tipo de agrupación en segundo

#Ev = Número de eventos con los que se obtuvo S

En la Isla Socorro las crías, las hembras con cría y en menor grado las parejas, tienen un número de conductas en superficie y una diversidad mayor con embarcaciones que sin ellas mientras que en los animales solos, las escoltas, los grupos y las hembras con cría y escolta el número de conductas es menor con embarcaciones (Cuadro 8).

Riqueza y riqueza efectiva

En la Bahía de Banderas, las respuestas en la riqueza efectiva de cada agrupación ante las embarcaciones parece tener una tendencia a mantenerse entre una y dos conductas que presentan la misma frecuencia. La sensibilidad ante las perturbaciones humanas en el caso de las hembras con cría no es tan aparente pues no se observa un cambio tan drástico en la riqueza y la riqueza efectiva como en los otros tipos de agrupaciones, y

aunque en las escoltas la riqueza efectiva se mantiene, se observa un aumento en el número de conductas que realizan en superficie (Figura 12). En las escoltas, hembras con cría y escolta, animales solitarios y grupos de la Isla Socorro, la presencia de embarcaciones parece tener un efecto de homogeneización en el número de conductas que realizan estas agrupaciones disminuyéndolo a dos. La riqueza efectiva de todas las agrupaciones se mantiene entre una y dos conductas (Figura 12).

Cuadro 8. Riqueza conductual (r) e Índice de diversidad de conductas en superficie (S) de la ballena jorobada con y sin embarcaciones en la Isla Socorro (1997 y 1999).

Agrupación	# total registros	# registros analizables	# total apneas	Dap (s)	r	S	# Ev
Con embarcación							
Cría	8	12	564	66	12	2.1733	625
Solo	4	1	25	86	2	0.6193	26
Cantor	5	2	58	183	2	0.6500	60
Pareja	7	7	160	129	7	1.2523	172
Escolta	4	2	31	239	2	0.8849	33
Hc	5	4	188	72	11	1.7630	230
Hce	5	4	79	184	2	0.8514	83
Grupo	3	3	130	61	2	0.3571	133
Total	41	35	937	101	12	1.519	1362
Sin embarcación							
Cría	15	1	18	89	3	0.7742	19
Solo	16	12	308	105	9	1.9683	338
Cantor	1	-	-	-	-	-	-
Pareja	12	9	238	139	6	1.1472	248
Escolta	4	3	71	91	5	1.1121	79
Hc	9	5	144	92	4	0.8851	149
Hce	7	5	157	95	3	0.4955	171
Grupo	23	23	943	77	10	1.1242	984
Total	87	58	2425	87	10	1.5804	2594

Dap (s) = Duración promedio de apnea para cada tipo de agrupación en segundo

#Ev = Número de eventos con los que se obtuvo **S**

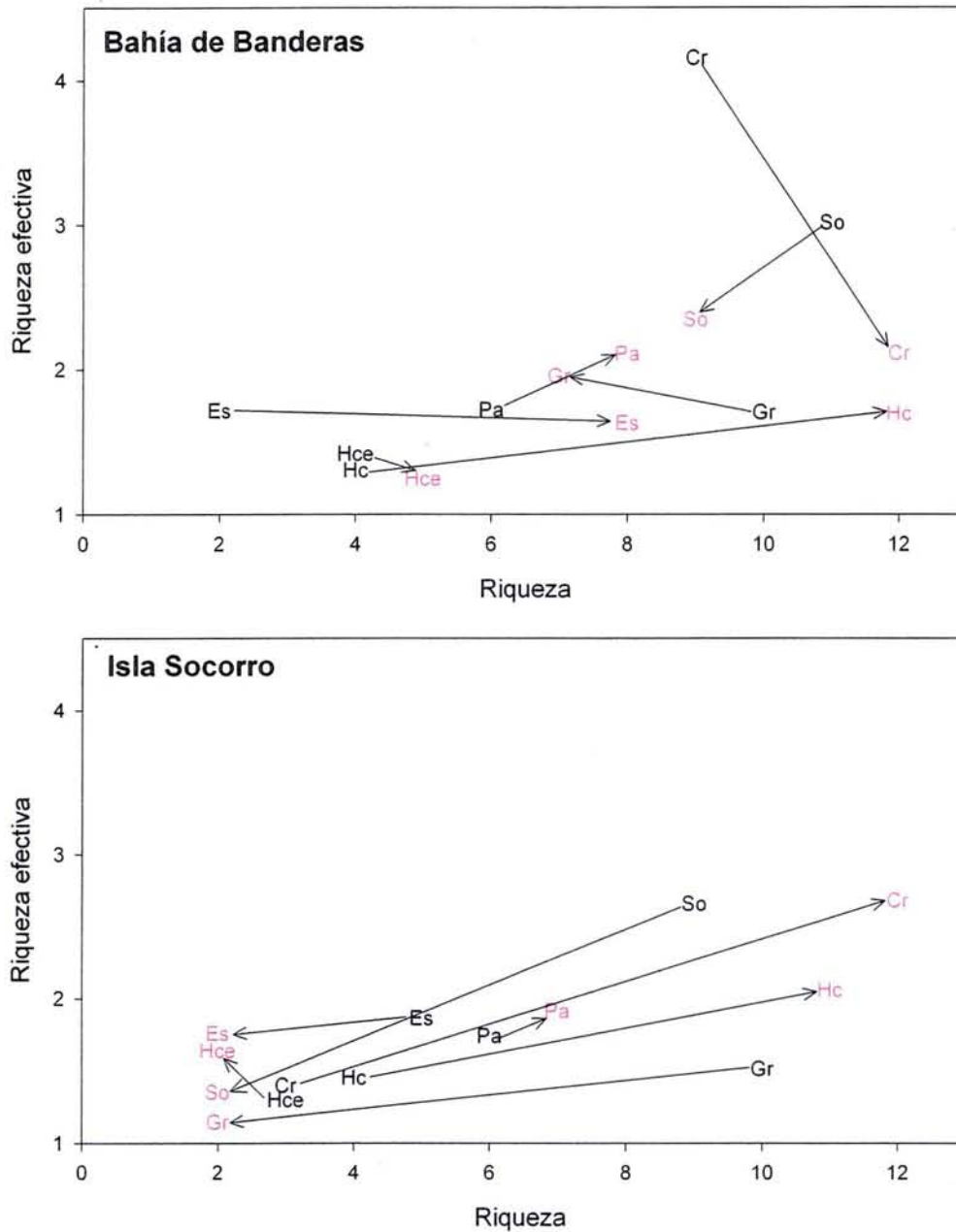


Figura 12. Relación entre el número de conductas distintas (riqueza) registradas para cada tipo de agrupación de la ballena jorobada (Cuadro 1) y su riqueza efectiva (número de conductas que presentan la misma frecuencia) en presencia (color rojo) y ausencia (color negro) de embarcaciones de observación turística en dos áreas del Pacífico mexicano con diferente grado de perturbación humana. Las flechas indican el efecto de las embarcaciones en la riqueza y equidad en la frecuencia de las conductas.

Patrones de ventilación en las distintas agrupaciones de la ballena jorobada

Se obtuvieron datos de las duraciones de apnea promedio (*Dap*) por temporadas invernales (Cuadros 9, 10) y se crearon curvas de frecuencia acumulada de apneas global (FAC_D) de cada tipo de agrupación. En la Bahía de Banderas la duración de apnea muestra una variación considerable entre años. Esta variación se hace evidente en mayor grado y en orden descendiente para los cantores, las parejas, las escoltas y las hembras con cría y escolta, los animales solos, las hembras con cría, los grupos y las crías. Aunque esta diferencia es más evidente en algunos grupos, de manera global, las mayores duraciones de apnea de estos animales, se presentaron en la temporada invernal correspondiente al año 2002 (Cuadros 9, 10).

En la Isla Socorro, la diferencia en la duración de las apneas que animales de diferentes clases realizaron entre años de estudio se acentúa en las escoltas y en las hembras con cría y escolta siguiéndoles, las parejas, los cantores y las crías (Cuadros 9, 10). En esta zona, a excepción de los cantores y las crías, la *Dap* aumentó de 1997 a 1999 (Cuadros 9, 10). Las duraciones de apnea de los tipos de agrupación de la Bahía de Jaltemba, a excepción de los grupos donde la duración de apnea es mayor que las otras zonas, son similares a las de la Bahía de Banderas.

Los patrones de buceo que las ballenas jorobadas presentan, a excepción de los cantores de la Bahía de Banderas son monotónicos pues muestran una caída de la curva FAC_D casi uniforme (Figuras 2 A y 13). En la Bahía de Banderas, los cantores muestran un patrón bimodal de trenes con una duración de apnea mayor que en las otras áreas (Figuras 2B y 13). Las diferencias entre regiones en las duraciones de apnea se observan en los cantores, las hembras con cría y las escoltas de la Bahía de Bandera las *Dap* son mayores que en las otras regiones (Figura 13).

Las duraciones de apnea realizadas por las ballenas jorobadas en la Bahía de Jaltemba, a excepción de los grupos, son de menor duración comparadas con las de la Bahía de Banderas y la Isla Socorro. Esta diferencia se observa sobre todo en las crías, hembras con cría y animales solitarios (Figura 13, Cuadro 10).

Cuadro 9. Desviación estándar de la duración promedio de apnea (*Dap*) (Cuadro 10) entre dos regiones del Pacífico mexicano

Agrupación	Bahía de Banderas (1999-2002, n =4)	Isla Socorro (1997 y 1999, n=2)
Cantor	75.346	7.071
Pareja	39.552	12.73
Escolta	38.566	104.7
Hce	27.109	62.93
Solo	17.840	-
Hc	13.301	-
Grupo	9.5044	-
Cría	7.0475	4.243
Total	28.533	38.33

Patrones de ventilación con y sin embarcaciones

La distribución de frecuencia de apnea acumulada (FAC_D) se examinó para la Bahía de Banderas y la Isla Socorro para los diferentes tipos de agrupación en presencia y ausencia de embarcaciones. No hubo datos suficientes para examinar esto en la Bahía de Jaltemba. En la Bahía de Banderas en presencia de embarcaciones, la caída de la curva FAC_D es monótonica y las duraciones de apnea son de mayor duración en casi todos los individuos, a excepción de las hembras con cría y escolta, donde sucede lo contrario. En las crías y las parejas se presenta además una segunda respuesta en donde, aunado a un aumento en la duración de apnea, existe una mayor frecuencia de las ventilaciones en superficie que se observa cerca del origen de la curva (Figura 14).

En la Isla Socorro, los animales solitarios, las parejas, los grupos y las hembras con cría y escolta muestran duraciones de apnea menores en presencia de embarcaciones, mientras que en las crías, las escoltas y las hembras con cría se observa de manera clara un aumento en las duraciones de apnea por la misma condición (Figura 15). Los grupos son los que muestran ambos tipos de respuestas y se observan en las pendientes de la primera y última parte de la curva, es decir, muestran un mayor número de ventilaciones en superficie y un aumento en la duración de las apneas que realizan.

Cuadro 10. Número total de apneas (*nta*) y Duración de apnea (*Dap*) registradas en tres áreas de agregación invernal en el Pacífico Mexicano para los distintos individuos de la ballena jorobada.

Agrupación	Bahía de Banderas (de 1999 a 2002)										Isla Socorro (1997 a 1999)						Bahía de Jaltemba (2000)			
	<i>nta</i>					<i>Dap(s)</i>					<i>nta</i>			<i>Dap(s)</i>			<i>nta</i>		<i>Dap(s)</i>	
	1999	2000	2001	2002	Total	1999	2000	2001	2002	Total	1997	1999	Total	1997	1999	Total	2000	Total	2000	Total
Cría	1749	947	1227	360	4283	44	42	43	57	46	387	195	582	69	63	67	88	88	48	48
Solo	246	343	80	677	1346	95	83	106	125	104	303	0	303	97	-	97	31	31	152	152
Cantor	59	-	40	42	141	201	-	256	107	189	36	22	53	179	189	183	68	68	223	223
Pareja	698	251	-	623	1572	143	100	-	179	150	303	95	398	131	149	135	-	-	-	-
Escolta	247	100	181	79	607	179	122	118	193	151	71	31	102	91	239	136	-	-	-	-
Hc	243	246	305	417	1211	127	108	101	127	117	332	0	332	80	-	80	45	45	94	94
Hce	339	145	106	170	760	114	79	140	132	115	157	79	234	95	184	124	-	-	-	-
Grupo	561	-	168	738	1467	106	-	87	96	99	1073	0	1073	75	-	75	123	123	116	116
Total	4097	2032	2107	3067	11303	95	71	73	126	91	2520	422	2942	87	124	105	338	338	112	112
Promedio	517.8	338.67	301	388.3	1423.4	126.1	89	127.6	127	426.25	332.8	52.75	668.8	102	162.8	204	71	71	127	127

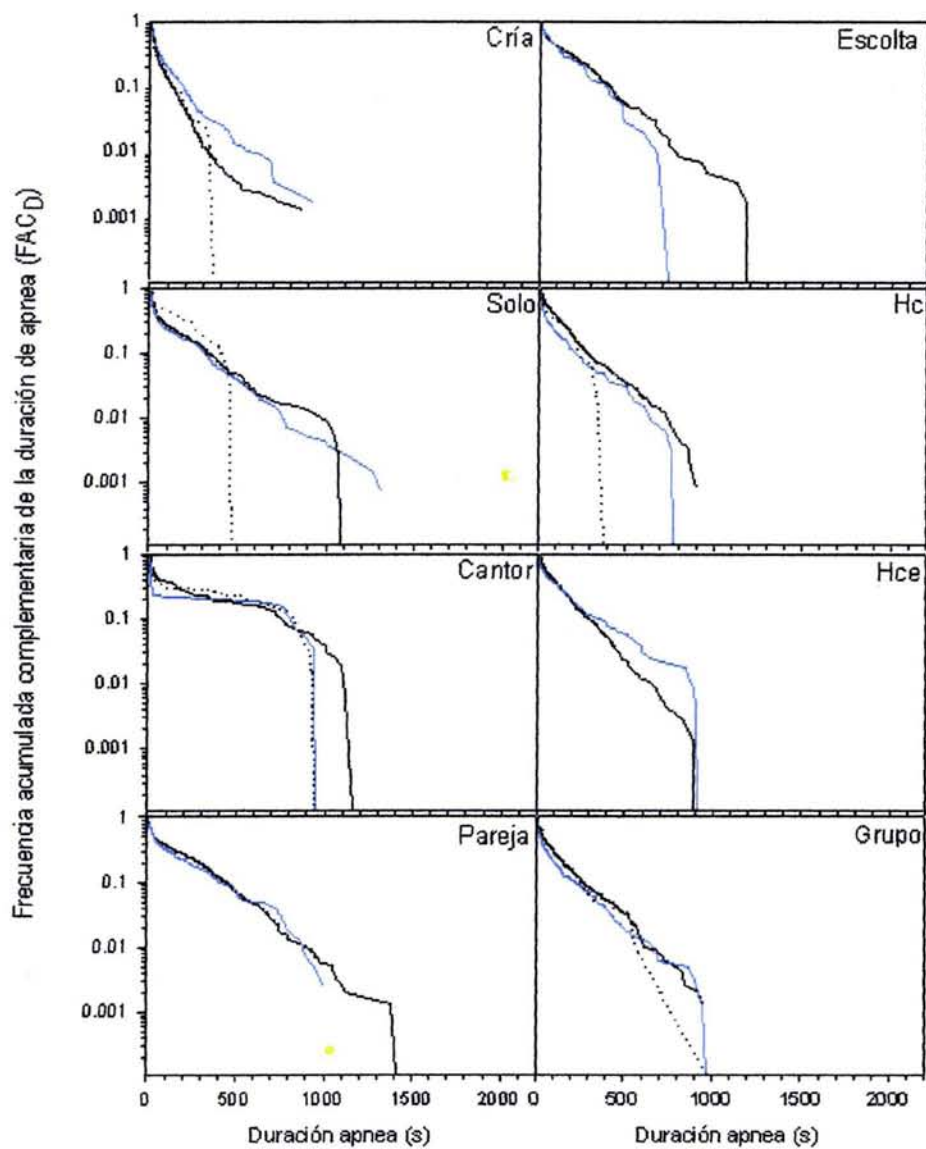


Figura 13. Distribución de la frecuencia acumulada complementaria (FACD) de las duraciones de apneas de las distintas agrupaciones de la ballena jorobada en el Pacífico mexicano. La línea negra corresponde a Bahía de Banderas; la azul a Isla Socorro y la punteada a Bahía de Jaltemba.

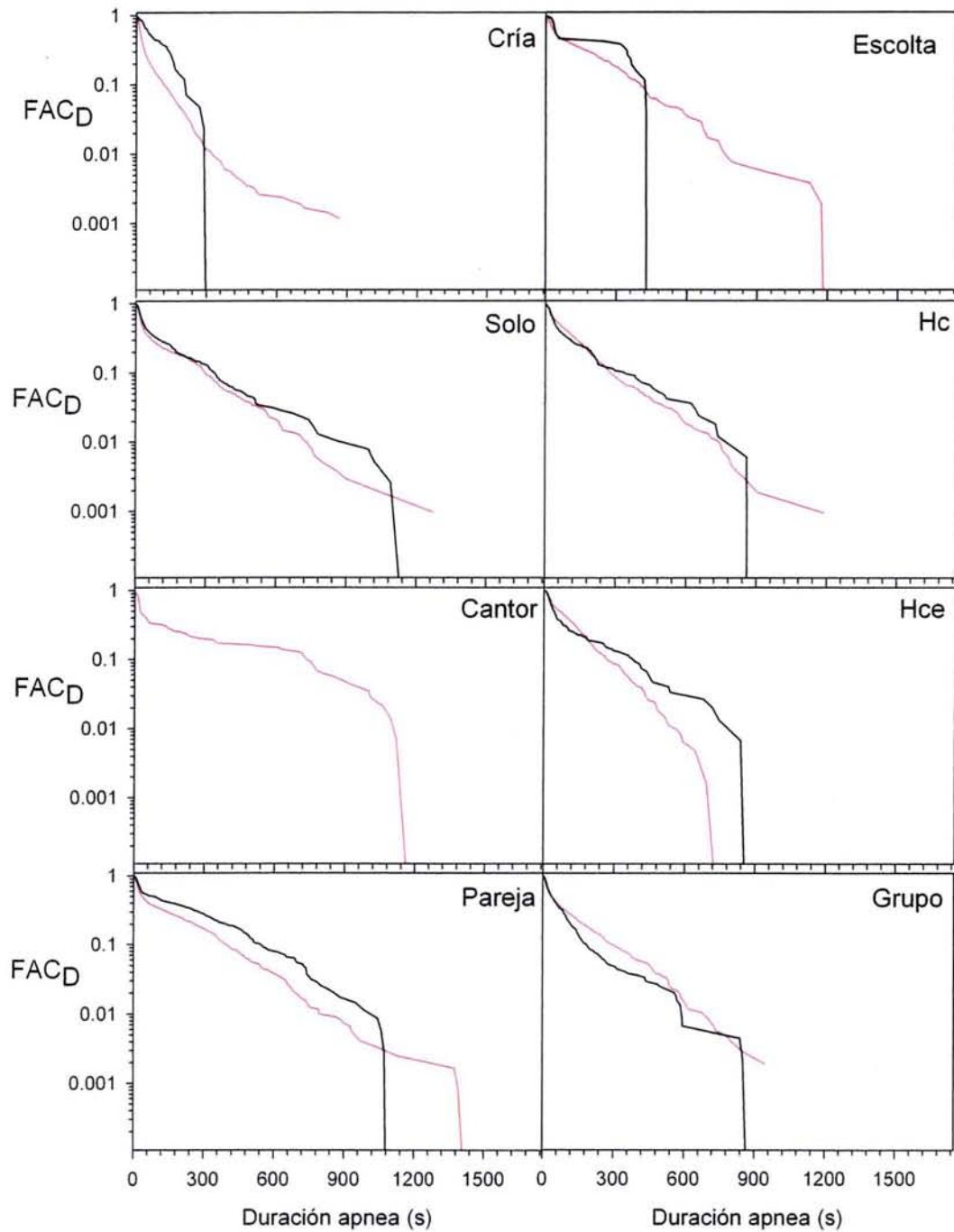


Figura 14. Distribución de la frecuencia acumulada de apnea (FAC_D) para distintas agrupaciones de ballena jorobada en presencia y ausencia de embarcaciones en la Bahía de Banderas. La línea negra corresponde a la FAC_D en ausencia de embarcaciones y la línea roja en presencia de éstas.

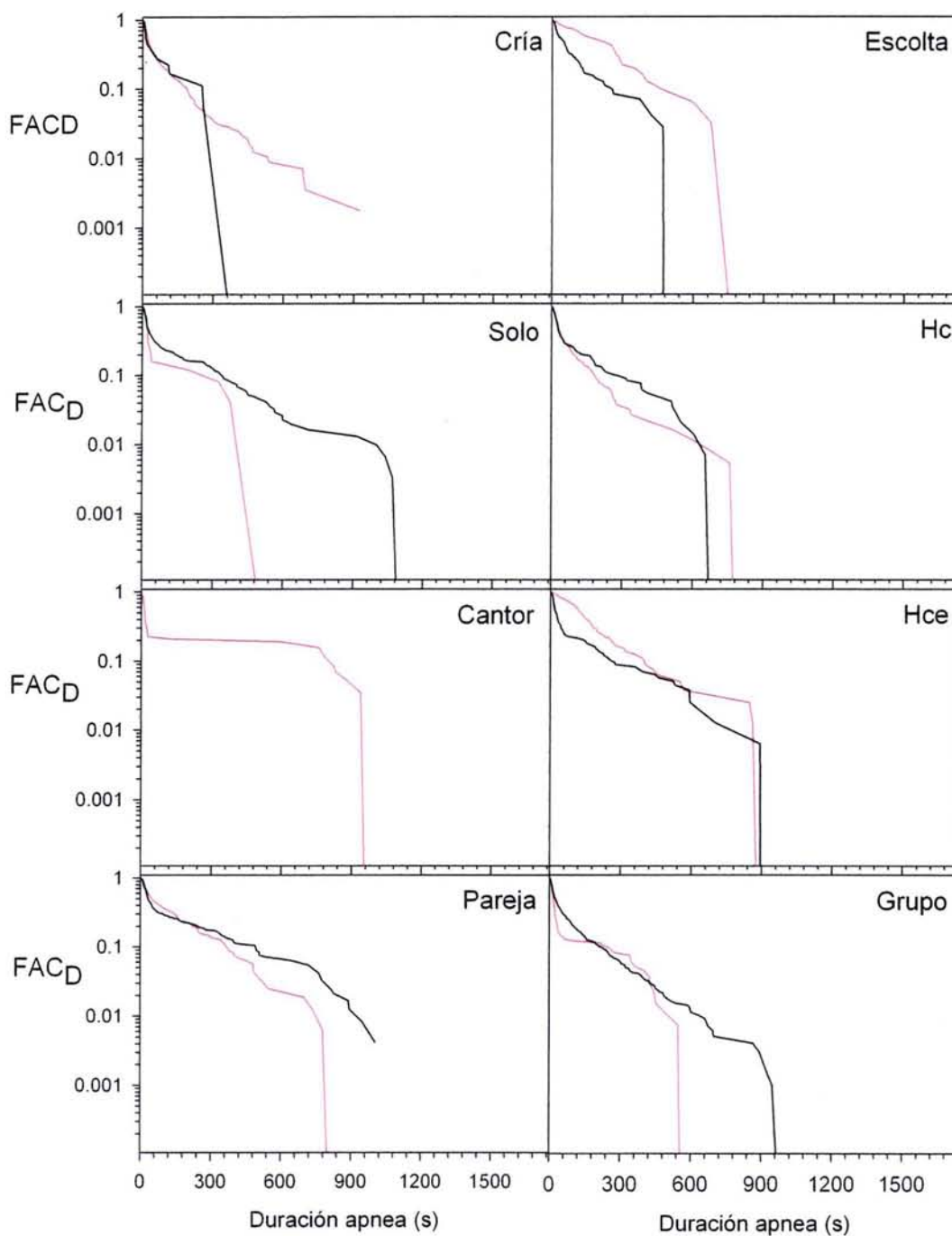


Figura 15. Distribución de la frecuencia acumulada de apnea (FAC_D) para distintas agrupaciones de ballena jorobada en presencia y ausencia de embarcaciones en la Isla Socorro. La línea negra corresponde a la FAC_D en ausencia de embarcaciones y la línea roja en presencia de éstas.

Dinámica del consumo de aire

Un estudio que hace referencia al consumo de aire de las ballenas jorobadas es el de Villavicencio Llamosas (2000), quien observó que, en el plazo de una semana, el consumo de aire de las ballenas jorobadas en sus zonas de reproducción en el Pacífico mexicano es constante para los machos y las hembras aunque la tasa ventilatoria y las actividades de cada sexo y estado reproductivo fueron variables a lo largo del tiempo. Con base en esto último, esta autora sugiere que la constancia del consumo de aire podría indicar que el gasto de energía de estos animales es en cantidades constantes, al menos durante el periodo invernal que ella estudió. Sin embargo, la constancia del consumo de aire en el trabajo de Villavicencio Llamosas (2000), puede también derivar simplemente del promedio de los datos de tasa ventilatoria y frecuencias de agrupaciones que esta autora usa en sus cálculos. Para resolver esto, se analizó si había efecto de la costa de Bretaña en la tasa ventilatoria, esto es, si al disminuir el periodo de análisis, se hacen evidentes variaciones temporales de la tasa ventilatoria (Mandelbrot, 1979). Se analizó asimismo la distribución de tiempos de apnea para saber si subyacía alguna dinámica, esto es, para saber si existe un proceso de control de la tasa de ventilación.

Una primera aproximación para saber si la tasa ventilatoria de las ballenas jorobadas está sujeta a alguna forma de regulación, como reflejo del control sobre el gasto de reservas de energía, en sus zonas de reproducción en el Pacífico mexicano, consistió en el examen de la distribución de las duraciones de apnea. Se examinó en la Isla Socorro y la Bahía de Banderas, la distribución de los tiempos de apnea de todos los adultos y las crías de las ballenas jorobadas. En este análisis se muestran las duraciones de apnea con relación al número de apneas de cierta duración que realizan las ballenas jorobadas en diferentes periodos (t) de registro (Figuras 16 y 17).

En los adultos y las crías de las ballenas jorobadas de la Isla Socorro y la Bahía de Banderas se observa que, cuando el tiempo de registro es corto, la pendiente de la distribución de las apneas es cercana a cero (ruido blanco). Al aumentar el tiempo de registro (t) y el número total de apneas (n), la pendiente de la distribución de apneas disminuye hasta obtener un valor aproximado de -1 (ruido rosa). Este comportamiento es más claro en los adultos y en las crías de la Bahía de Banderas ($\alpha = -1.19$ y $\alpha = -1.36$ respectivamente) que en la Isla Socorro (Adultos $\alpha = -0.88$ y crías $\alpha = -0.66$).

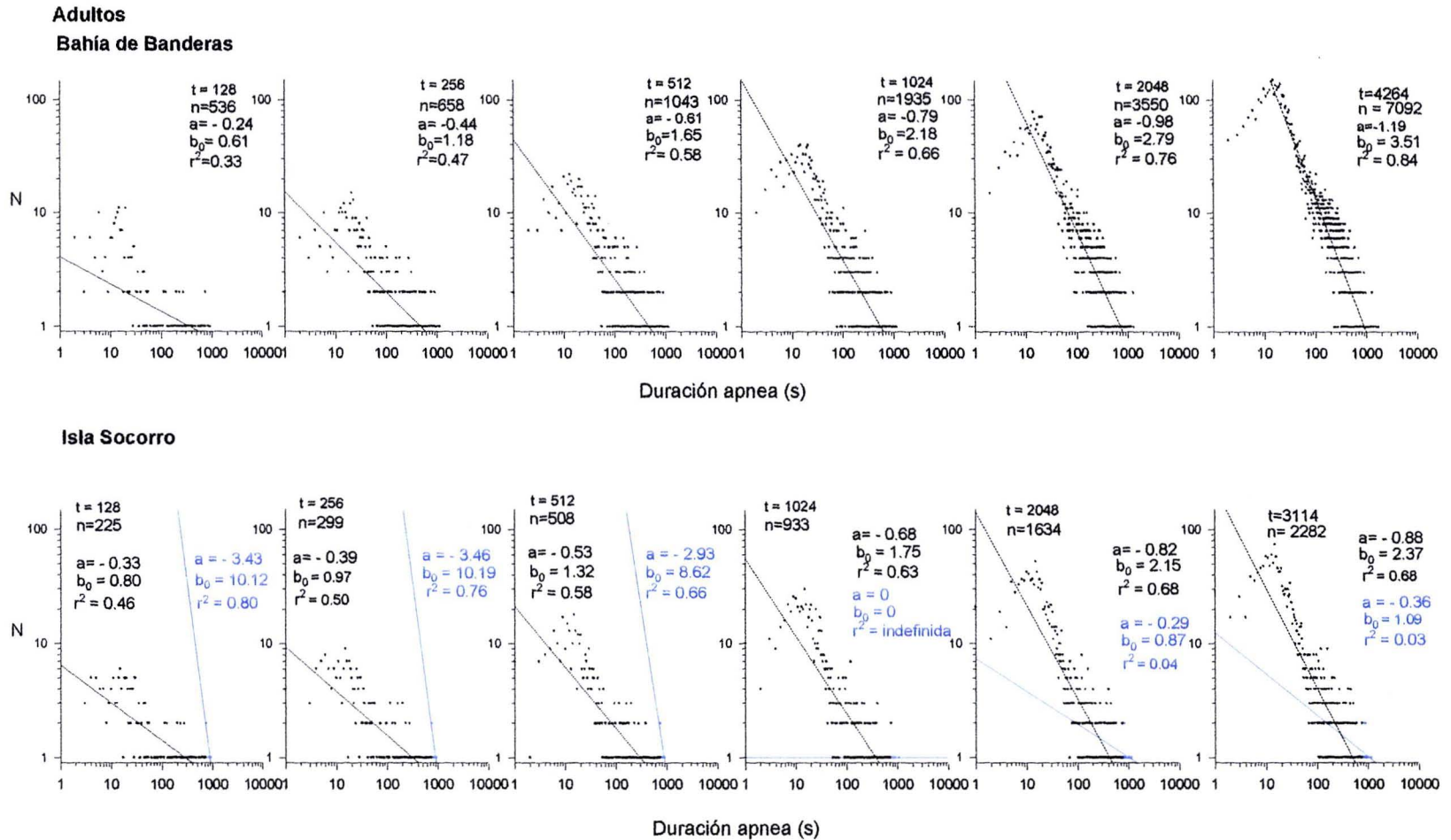
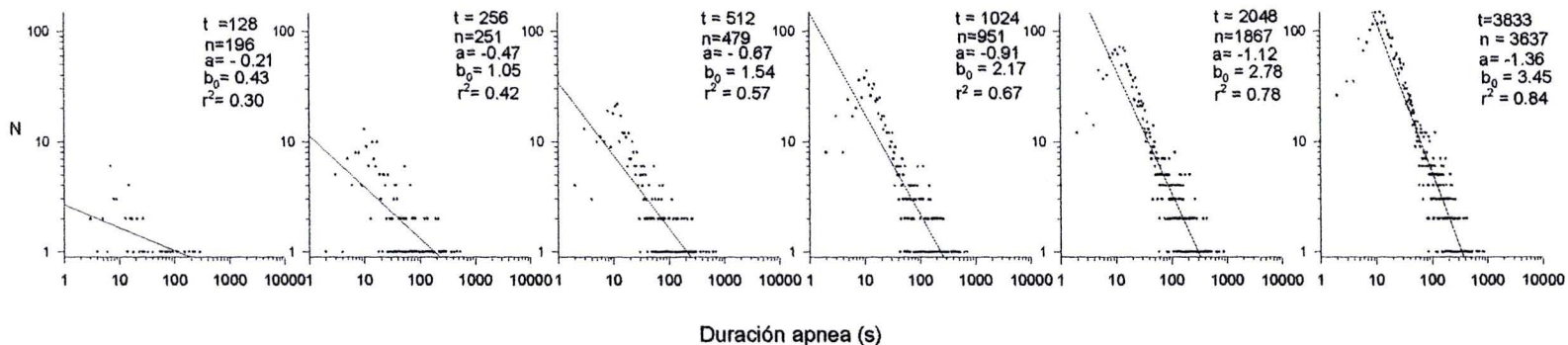


Figura 16. Número de apneas (N) realizadas por los adultos de las jorobadas respecto a la duración de las apneas en Bahía de Banderas e Isla Socorro. La línea negra a la regresión lineal de la distribución 1/f y la azul a la distribución de apneas largas. t = tiempo de registro en segundos; n = número total de apneas. Regresión lineal: a = pendiente b⁰ = coeficiente de correlación, r² = cuadrado de la regresión lineal de cada grupo de apneas

**Crías
Bahía de Banderas**



Isla Socorro

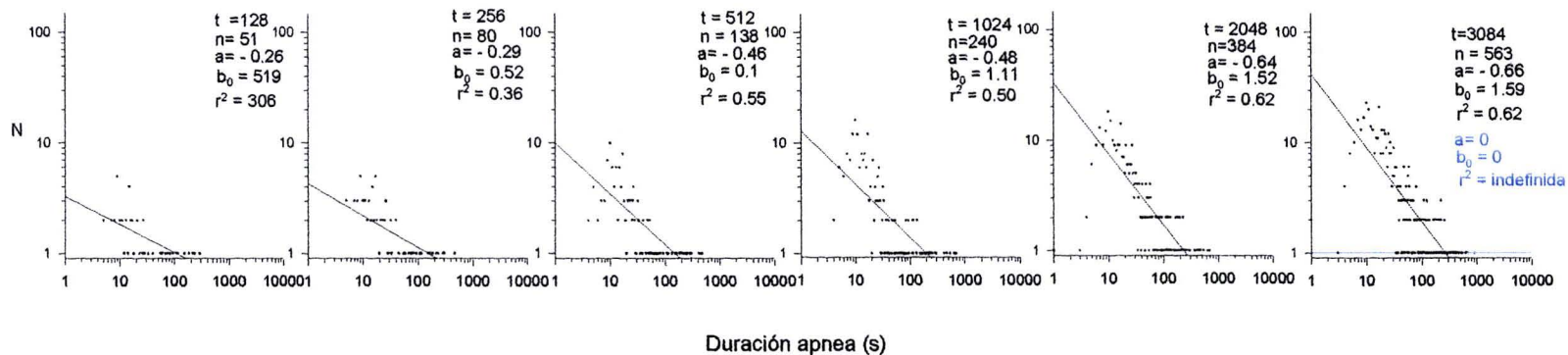


Figura 17. Número de apneas (N) realizadas por las crías de las jorobadas respecto a la duración de las apneas en Bahía de Banderas e Isla Socorro. La línea negra a la regresión lineal de la distribución 1/f y la azul a la distribución de apneas largas. t = tiempo de registro en segundos; n = número total de apneas. Regresión lineal: a = pendiente b⁰ = coeficiente de correlación, r² = cuadrado de la regresión lineal de cada grupo de apneas

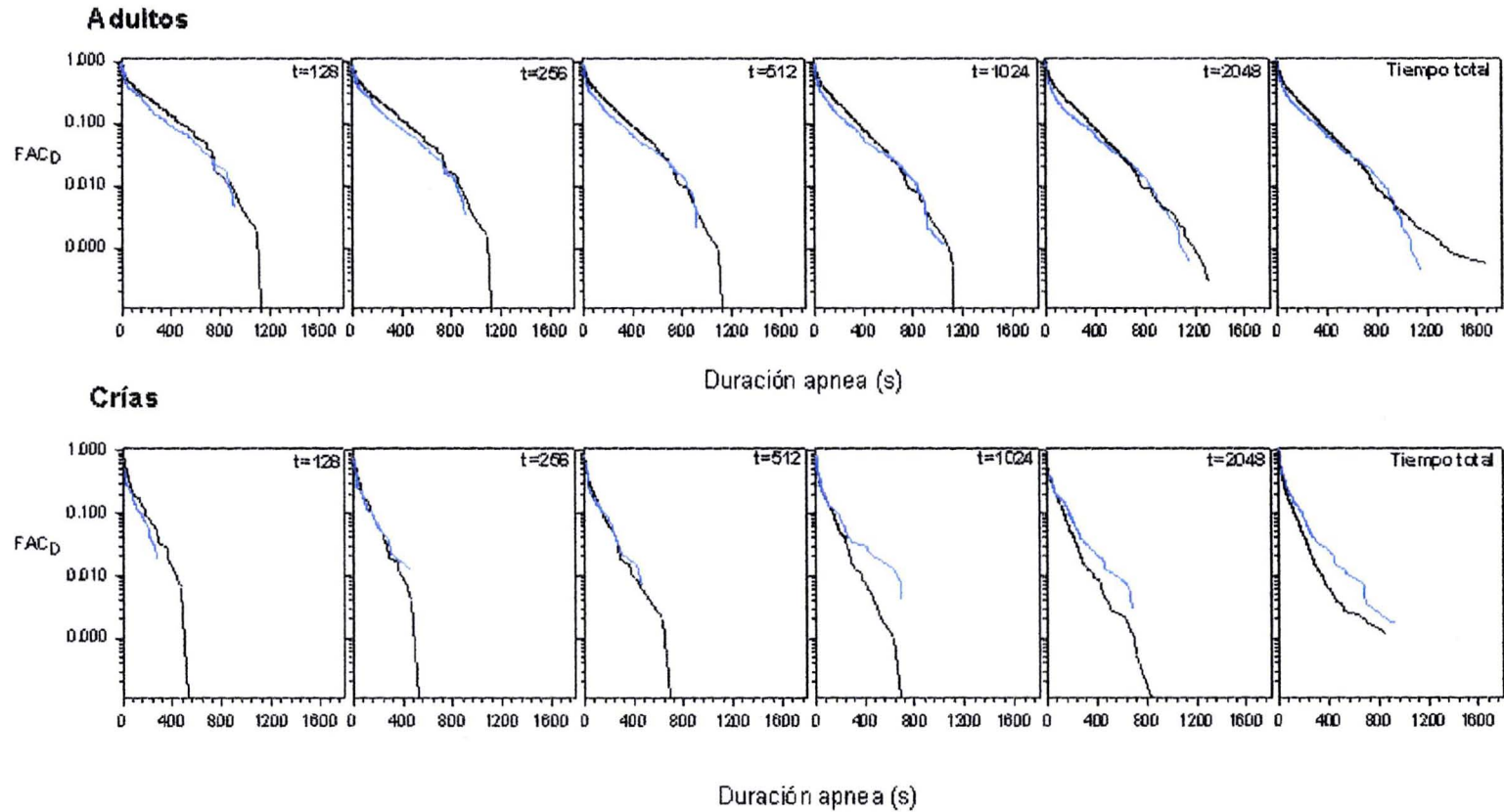


Figura 18. Distribución de la frecuencia acumulada de la duración de apnea (FAC_D) de adultos y crías de la ballena jorobada en diferentes periodos de registro en dos áreas del Pacífico mexicano. La línea negra corresponde a la Bahía de Banderas y la azul a la Isla Socorro. t corresponde a los intervalos de tiempo de registro, en segundos, utilizados en la distribución (Figuras 16 y 17).

En las figuras 16 y 17 se observa que en la Isla Socorro parece existir un segundo grupo de apneas de larga duración (regresión en color gris), que no se ve en la Bahía de Banderas. Este segundo grupo de apneas es más claro en tiempos de registro prolongados (t ca. 4000 s) (Figura 16). En las crías de la Isla Socorro, la presencia de las apneas largas no es tan clara y ocurren sólo cuando el tiempo de observación es grande (t ca. 3000 s) (Figura 17).

Para corroborar si existe un segundo sistema de apneas en la Isla Socorro, se crearon gráficas de la frecuencia acumulada de la duración de apnea (FAC_D) de todos los registros para los adultos y las crías de las dos regiones principales de estudio (Figura 18).

Tanto en los adultos como en las crías de las dos zonas de estudio se observan apneas de mayor duración cuando el tiempo de registro (t) aumenta. En los adultos y en las crías, en la Isla Socorro se observa mejor definido un patrón de buceo en trenes (definido por puntos de inflexión) mientras que en la Bahía de Banderas, la curva decae monotónicamente. En las crías de la Bahía de Banderas la curva decae casi monotónicamente aunque en forma hiperbólica. En las crías de la Isla Socorro el patrón de buceo es más complejo y pueden observarse tres puntos de inflexión. Las crías tienen duraciones de apnea considerablemente mayores en la Isla Socorro.

Se examinó también la variación de la tasa ventilatoria durante el invierno. Se examinaron plazos en intervalos de dos, cuatro, ocho y 16 días de machos, hembras y hembras con cría para la Bahía de Banderas en 1999 y 2002 y para la Isla Socorro 1997 (Figura 19). En las tres temporadas las oscilaciones en el consumo de aire disminuyen cuando el periodo aumenta, el consumo de aire se observa constante en periodos de ocho y 16 días (Figura 19 Gráficas A y B) y las oscilaciones en el número de ventilaciones se presentan en intervalos de cuatro y dos días siendo en este último periodo más evidentes (Gráfica A).

En los machos y las hembras de las tres temporadas el número de ventilaciones por intervalo presentan oscilaciones que son más evidentes con respecto a las hembras con cría cuyo consumo de aire es más constante. Para el siguiente análisis, se eligió el periodo de dos días debido a que en este lapso las oscilaciones en el consumo de aire son más evidentes. El consumo de aire promedio en un intervalo de dos días muestra diferencias entre años y entre regiones. En la Isla Socorro el promedio en el consumo de oxígeno es mayor que en la Bahía de Banderas, siendo el consumo de las hembras y hembras con cría mayor que el

de los machos. Los machos y las hembras de la Bahía de Banderas tuvieron un consumo de aire similar entre sí y mayor al de las hembras con cría (Cuadro 11). En la Bahía de Banderas el consumo de aire de machos y hembras disminuyó de 1999 a 2002 y aumentó en las hembras con cría

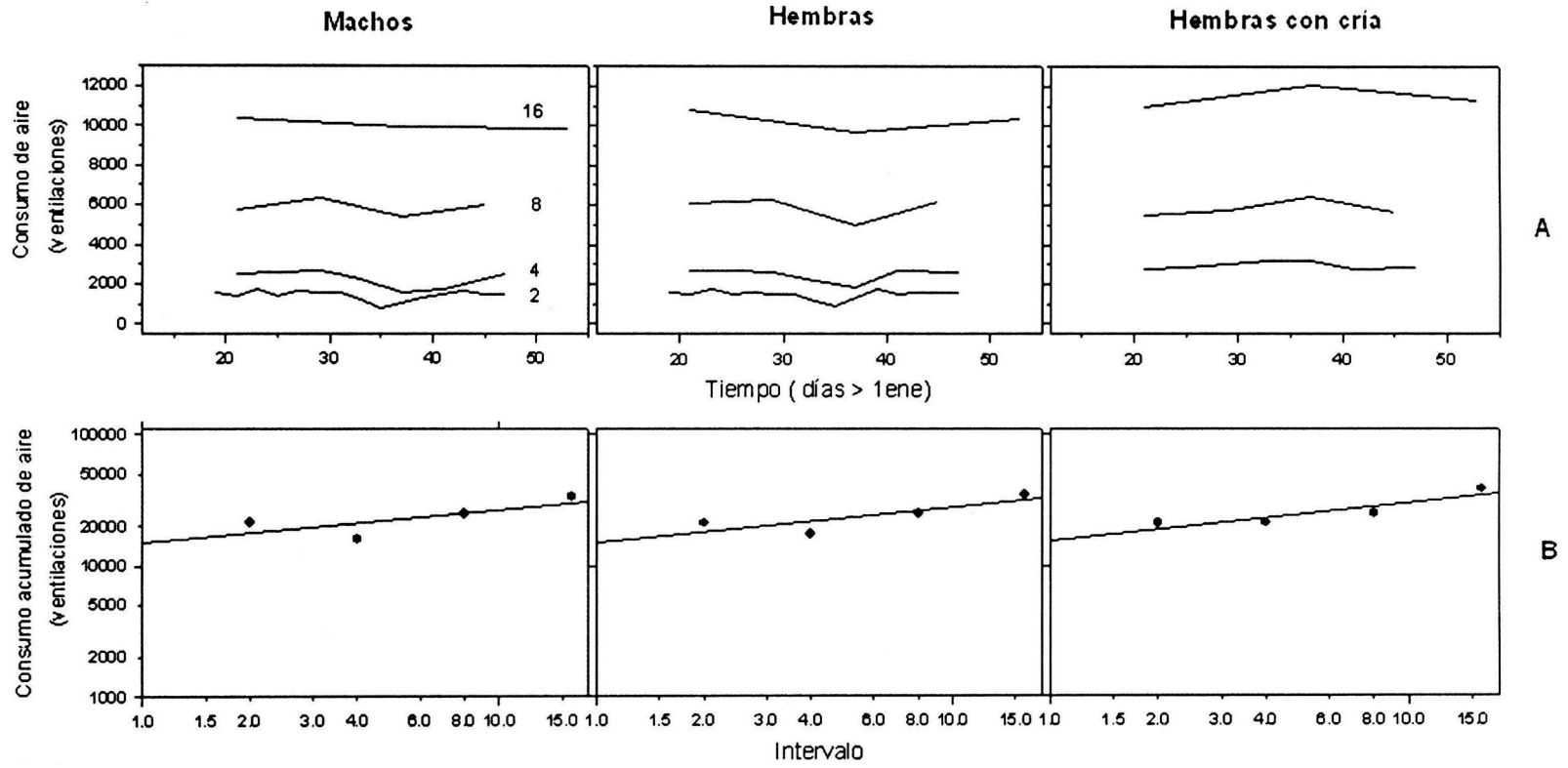
Cuadro 11. Consumo de aire promedio para diferentes clases de sexo y estado reproductivo de las ballenas jorobadas en dos regiones de agregación invernal del Pacífico mexicano. ES =Error estándar.

Temporada	Machos (Ventilaciones/2días ± ES)	Hembras (Ventilaciones/2días ± ES)	Hembras con cría (Ventilaciones/2días ± ES)
Bahía de Banderas 1999	1385 ± 0.012	1487 ± 0.08	1286 ± 0.013
Bahía de Banderas 2002	1293 ± 0.013	1188 ± 0.018	1342 ± 0.05
Promedio BB	1339 ± 0.08	1337 ± 0.012	1314 ± 0.06
Isla Socorro 1997	1451 ± 0.01	1485 ± 0.015	1477 ± 0.08

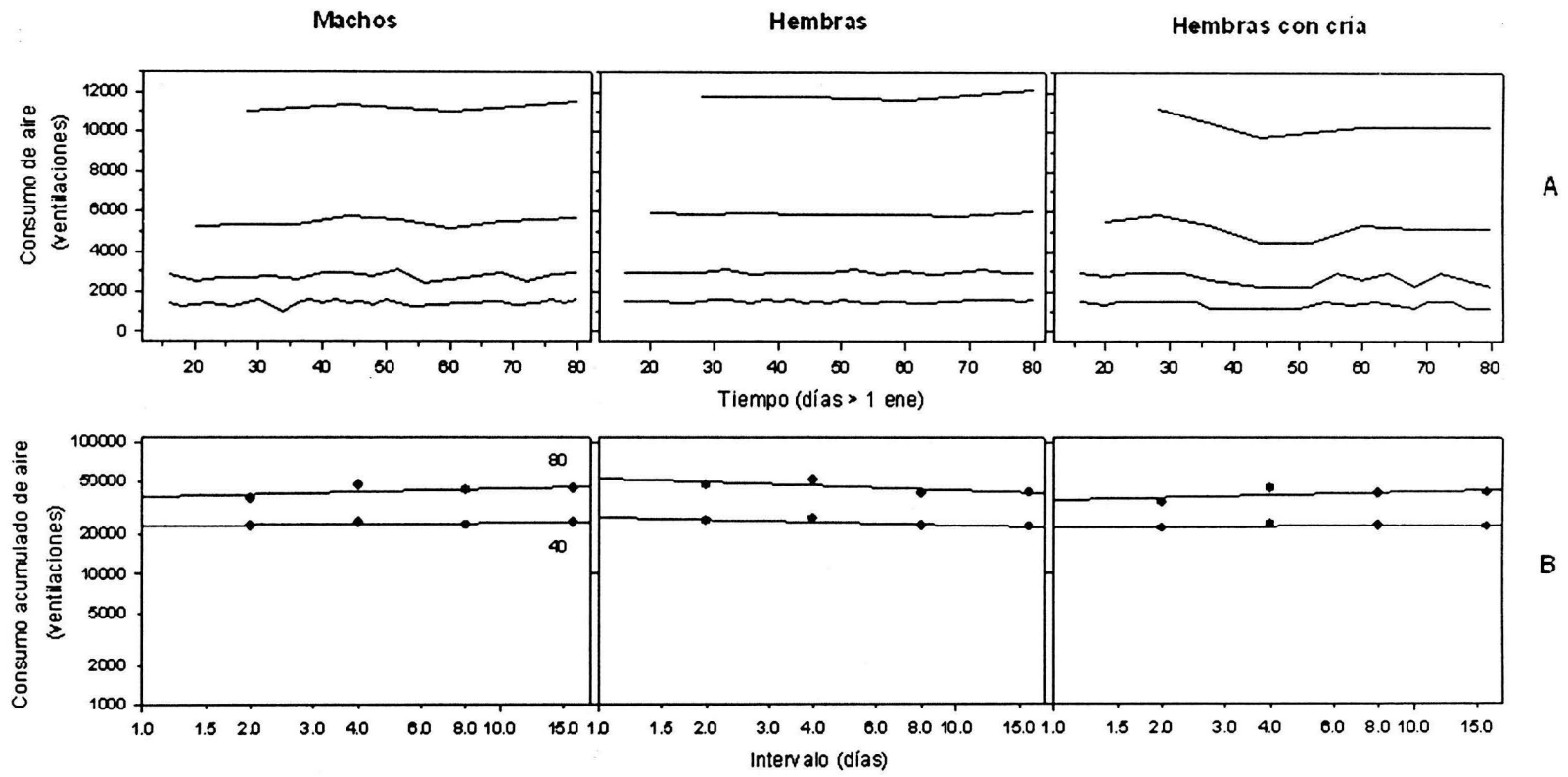
El consumo de aire por dos días se ajustó a la ecuación de regulación $\Delta V = a (R - V)$, con base en Mrosovsky (1990), para observar si las variaciones de la tasa de ventilación (ΔV) corresponden a una regulación de la tasa actual de ventilación (V) con respecto a una tasa de referencia (R) que se calculó como el promedio global a lo largo del invierno. El parámetro a indica la reactividad del sistema. A partir de esta relación, se crearon mapas de espacio-fase para los años de 1999 y 2002 para la Bahía de Banderas y 1997 para la Isla Socorro.

Figura 19 (Páginas siguientes). A) Consumo de aire de los machos hembras y hembras con cría de la ballena jorobada en distintos periodos en la Bahía de Banderas y la Isla Socorro. La línea negra corresponde al consumo de oxígeno cada dos días; la línea azul cada cuatro días; la línea verde cada ocho días y la línea roja cada 16 días. B) Variación en el consumo acumulado de oxígeno en los cuatro periodos a los 40 días después del primero de enero en las dos áreas de estudio. En la Bahía de Banderas en 1999, la variación se observó también a los 80 días después del primero de enero.

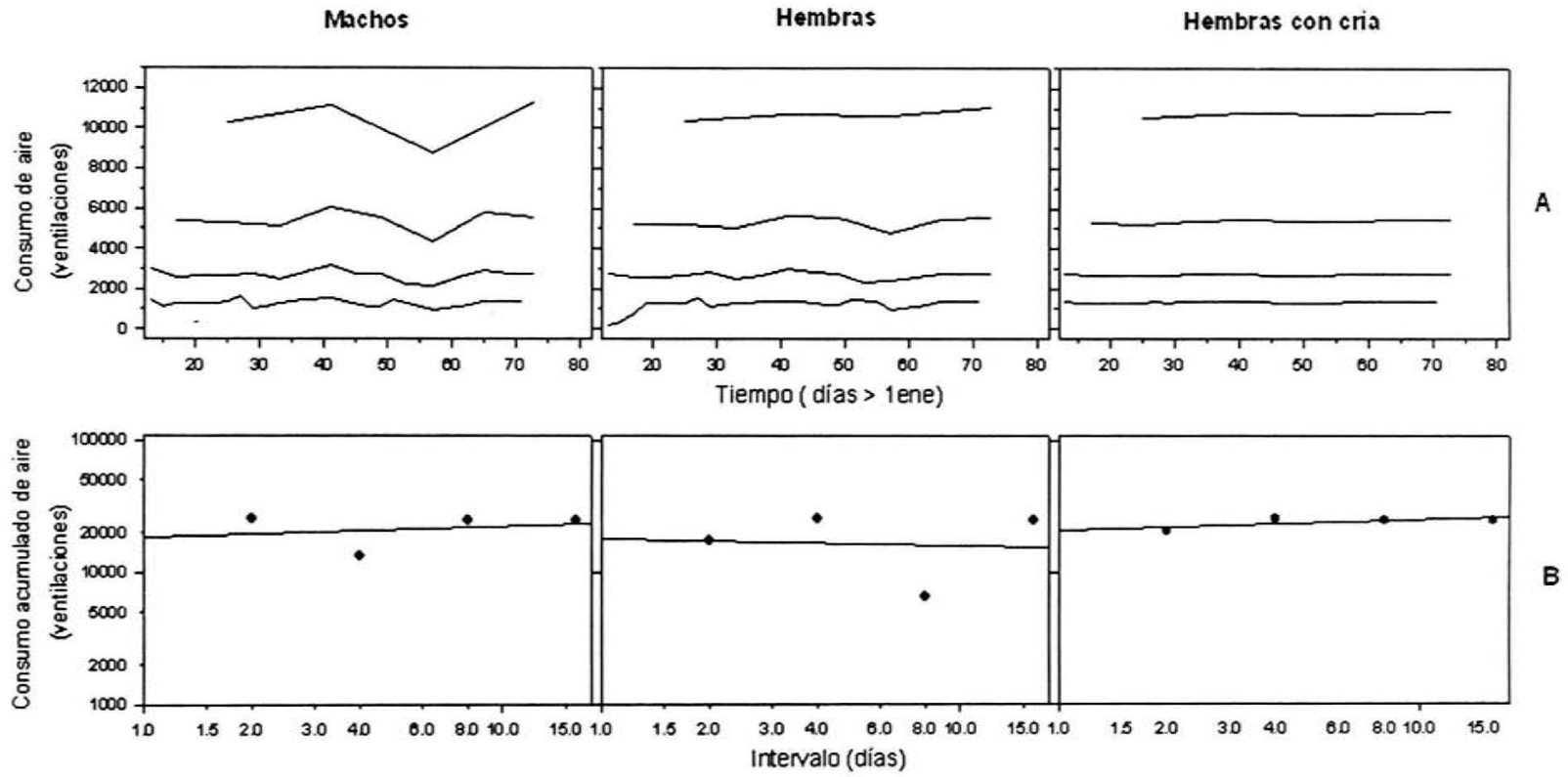
Isla Socorro 1997



Bahía de Banderas 1999



Bahía de Banderas 2002



En la figura 20 se observan oscilaciones de la tasa ventilatoria que no son las mismas entre años. La relación entre la respuesta real del sistema (ΔV) y la respuesta predicha por el alejamiento al punto de referencia ($R - V$) es inversa lo que indica la existencia de un sistema de retroalimentación negativa al que puede asignarse un valor del parámetro a . Sin embargo, la regresión está lejos de ser perfecta indicando la presencia de factores de variación de la tasa ventilatoria adicionales al proceso de regulación, esto es, se tiene la combinación de un generador de variaciones y un sistema regulador imperfecto. Esto parece ser que Mrosovsky (1990) llama reostasis reactiva.

El comportamiento de estas variaciones muestra la existencia de un atractor extraño que mantiene la tasa ventilatoria fluctuando. De manera general, los machos y las hembras solas en la Bahía de Banderas 2002 y la Isla Socorro 1997 presentan fluctuaciones en el consumo de aire marcadas. En la Bahía de Banderas 1999, las variaciones en el consumo de aire se observan en los machos y en las hembras con cría (Figura 20, Cuadro 11). En las hembras con cría en la Bahía de Banderas 2002 se muestran fluctuaciones muy pequeñas, observándose no un atractor extraño sino un atractor casi puntual.

La pendiente de los espacios fase (parámetro a) refleja la respuesta de cada sexo y estado reproductivo ante un estado dado de la tasa ventilatoria. Se examinó la tasa ventilatoria cada dos días con relación al parámetro a para cada clase de sexo y estado reproductivo en las tres temporadas de estudio (Figura 21). Se observa que el parámetro a tiende a aumentar cuando el consumo de aire aumenta siendo más evidente en las hembras de la Bahía de Banderas en 1999 y las hembras con cría de la Isla Socorro en 1997.

En la Bahía de Banderas la reactividad del sistema de regulación de la tasa ventilatoria es mayor para los machos y las hembras en ambas temporadas con cierta disminución en el año 2002. En la Isla Socorro las variaciones en el número de ventilaciones se presentan en mayor grado en las hembras con cría y las hembras (Cuadro 12, Figura 21).

La presencia de variaciones continuas en la tasa ventilatoria pueden derivar de fluctuaciones en la intensidad de la competencia entre los machos. Por esto, la tasa ventilatoria de las ballenas jorobadas, se relacionó entonces con una medida del grado de competencia con respecto a la probabilidad de los machos de encontrar una hembra no parturienta sola (Figura 20).

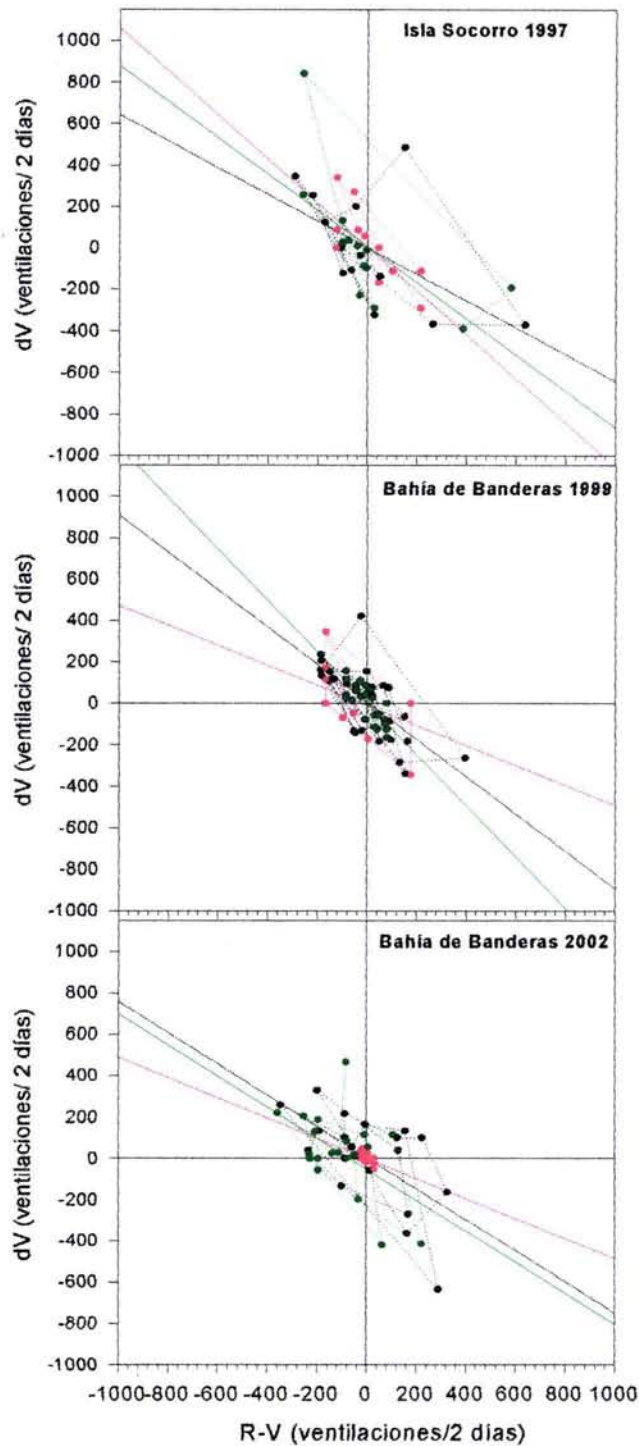


Figura 20. Relación entre el incremento en el número de ventilaciones por dos días (ΔV) y la diferencia entre el promedio invernal del número de ventilaciones (R) y el número de ventilaciones por dos días (V) de ballenas jorobadas del Pacífico mexicano. Se muestran las trayectorias temporales de las fluctuaciones en el consumo de aire para cada clase de sexo y estado reproductivo. La línea negra corresponde a los machos, la verde a las hembras y la roja a las hembras con cría

Cuadro 12. Parámetro de reactividad a determinado para el sistema de regulación descrito por $\Delta V \propto (R - V)$, para distintas clases de sexo y estado reproductivo de ballenas jorobadas del Pacífico mexicano.

Individuos	IS 1997	BB 1999	BB 2002
Machos	-0.64	-0.90	-0.75
Hembras	-0.87	-1.23	-0.75
Hembras con cría	-1.05	-0.48	-0.49

IS = La Isla Socorro BB=La Bahía de Banderas

En la figura 22 se observa que el consumo de aire en relación con la competencia entre machos por la búsqueda de parejas de las ballenas jorobadas en la Isla Socorro 1997 y la Bahía de Banderas 2002 forman parte de un mismo patrón, esto es, el consumo de aire de los machos y de las hembras tiende a aumentar cuando el número de hembras solas disminuye y por lo tanto la competencia es mayor. La tasa de ventilación de las hembras con cría varía menos con respecto a la competencia entre los machos. Se observan diferencias regionales como el mayor consumo de aire de machos, hembras y hembras con cría en la Isla Socorro 1997 con respecto a la Bahía de Banderas 2002 (Figura 22, Cuadro 11).

No se observa lo anterior en la Bahía de Banderas en 1999 pues las variaciones son casi imperceptibles y el consumo de oxígeno es casi constante (Figura 22). En este caso las fluctuaciones en el número de ventilaciones en machos y hembras son muy pequeñas y la tasa ventilatoria tiene incluso una ligera tendencia a disminuir cuando la competencia aumenta. Las hembras con cría, al igual que los otros años, no muestran una respuesta específica ante el aumento del número de hembras solas y de la competencia (Figura 22).

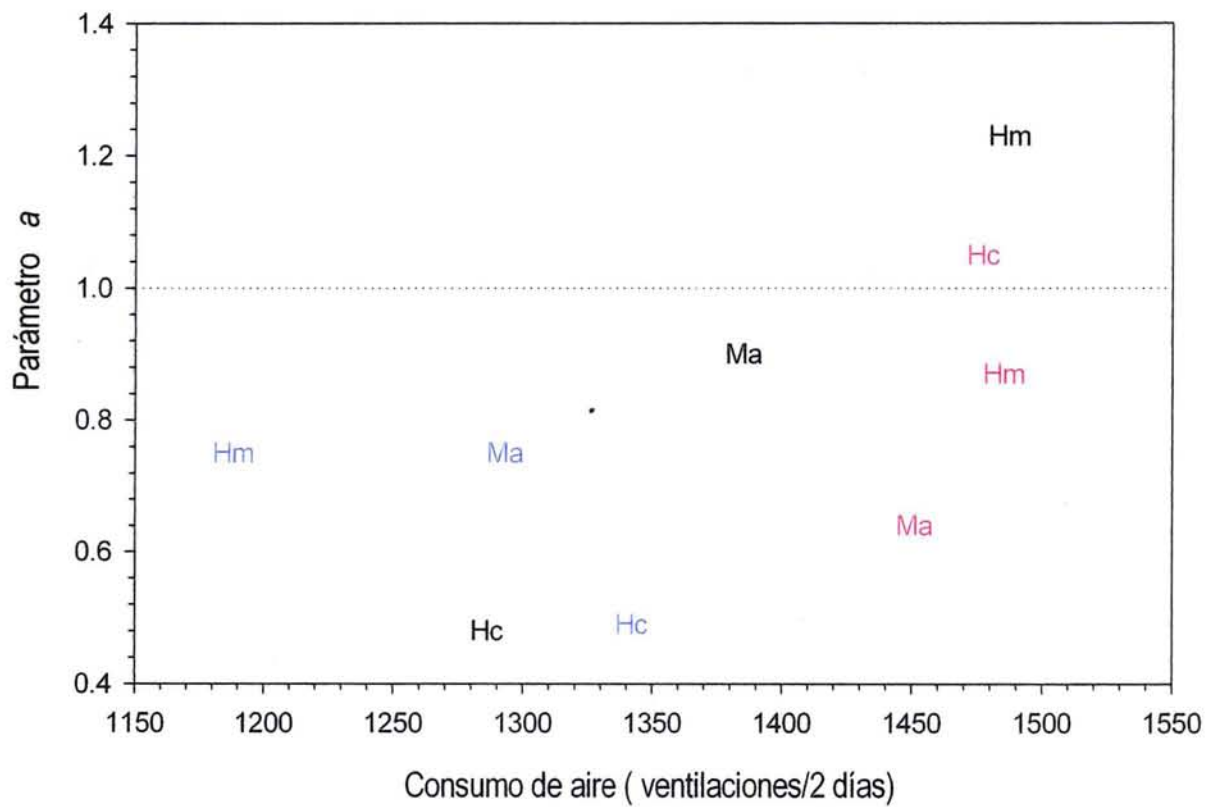


Figura 21. Relación entre el consumo de aire de ballenas jorobadas machos, hembras y hembras con cría y la reactividad del sistema $\Delta V = a (R - V)$, en dos áreas del Pacífico mexicano: Bahía de Banderas 1999 (negro) y 2002 (azul) e Isla Socorro 1997 (rojo).

Isla Socorro 1997- Bahía de Banderas 2002

Bahía de Banderas 1999

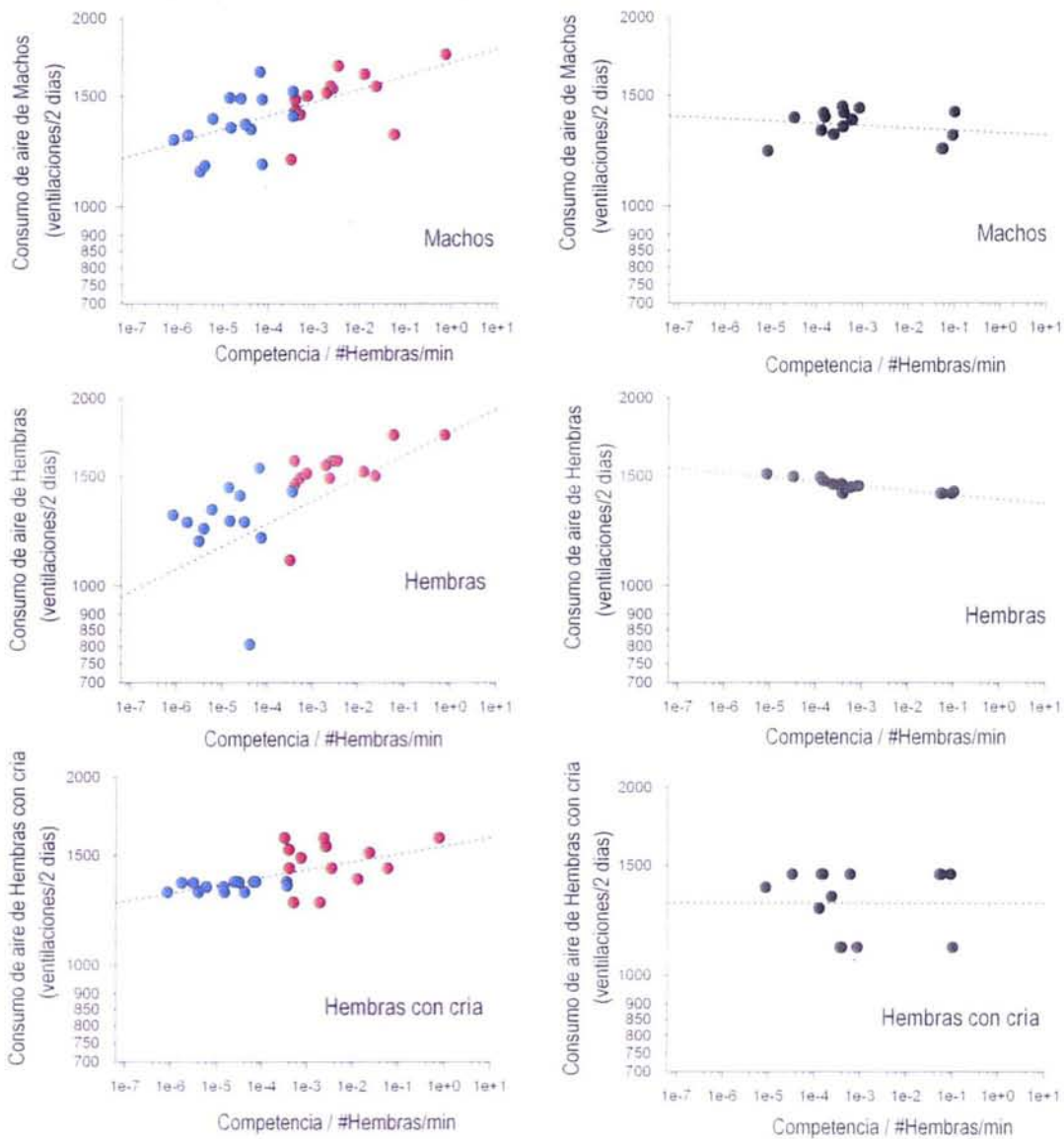


Figura 22. Índice de competencia respecto a la abundancia de hembras no parturientas y consumo de aire de los machos, hembras y hembras con cría de ballenas jorobadas en dos áreas del Pacífico mexicano. El color azul corresponde a la Bahía de Banderas y el rojo a la Isla Socorro.

DISCUSIÓN

Los distintos individuos dentro de cierta agrupación muestran una composición de conductas específicas que varía entre zonas de estudio. Esta composición puede obedecer a una dinámica interpretable por lo cual se ha denominado como estructura conductual (Villavicencio Llamosas, 2000). Las crías y los animales solitarios muestran conductas con una frecuencia similar y una mayor diversidad de conductas. Como Villavicencio Llamosas (2000) mencionó, la diversidad de conductas en superficie de las agrupaciones es menor al encontrarse los animales en interacción con otros animales u objetos o en actividades específicas como el canto. La presencia de las crías y las escoltas es un factor que debe tomarse en cuenta pues estos animales mantienen a las hembras en un nado constante siendo animales en traslado o bien, en un estado con poco desplazamiento. Esto indica que las principales variaciones en la composición de conductas superficiales de las ballenas jorobadas son entre agrupaciones más que entre regiones aunque por este último factor existen variaciones a considerar. En la Bahía de Jaltemba es posible observar a las ballenas jorobadas, sin embargo, esta región podría ser más un área de paso de los animales en su traslado hacia otras áreas de agregación que de apareamiento o de crianza.

Se sabe que las embarcaciones afectan la conducta de las ballenas jorobadas a corto plazo y que estos efectos son suficientes para modificar la conducta, la ventilación y los patrones de distribución de las ballenas jorobadas (Baker y Herman, 1989; Bauer, 1986; Frankel y Clark, 1998). Las respuestas conductuales que las jorobadas tienen ante las embarcaciones turísticas en este estudio se pueden resumir como en un despliegue y una interrupción de conductas en superficie, las cuales pueden ser signos de estrés y/o miedo (Barlow, 1987) según el grado de perturbación de cada área. Las escoltas y las hembras con cría y escolta en la Bahía de Banderas, muestran un comportamiento similar al que pudiera presentarse en presencia de un animal adicional a la agrupación, como se ha visto en otros estudios y otros animales (Glockner y Venus, 1983; (Darling *et al*, 1983; Whitehead, 1992). Los grupos de competencia de las ballenas jorobadas son inestables, y la carencia de cohesividad de estos grupos y la defensa de una hembra por los machos con una territorialidad aparentemente no involucrada, son características poco comunes entre los mamíferos.

Sin embargo, la conducta de las ballenas jorobadas muestra similitudes con otros artiodáctilos, Geist, 1971, Lent, 1965; McHugh, 1958; Baker y Herman 1984). Basados en estos estudios y en nuestros resultados podríamos decir que embarcación y escolta influyen de la misma forma en los animales por lo menos en esta

región, como lo mencionó ya Villavicencio Llamosas (2000). En general, las respuestas conductuales que los animales muestran ante la presencia de embarcaciones depende más de la sensibilidad del tipo de agrupación de ballenas jorobadas, de la actividad que en ese momento los animales estén realizando y del grado de perturbación en la zona de estudio.

La evidente variación en las duraciones de apnea de las distintas agrupaciones de la ballena jorobada en la Bahía de Banderas y en la Isla Socorro a través de los años de estudio puede deberse a las condiciones físicas de los individuos año con año (Chu, 1988) y también al grado de perturbación humana en cada zona de agregación invernal. La condición física de los individuos depende en gran medida de factores como la permanencia en las zonas de alimentación, la abundancia y calidad del alimento (Straley y Gabriele, 1994, Clapham, 1996) y de la asimilación diferencial de nutrientes asociada al estado reproductivo de los animales (Lockyer, 1985; Nolasco Soto, 2004). Por otro lado, debemos recordar que la Isla Socorro es un área en donde la presencia de embarcaciones es casi nula ya que es una zona de reserva (Ortega *et al.* 1992); mientras que en la Bahía de Banderas, el tráfico de embarcaciones turísticas es alto y en incremento (Avila Foucat 1998) por el auge que ha tomado la observación de ballenas. Los particulares patrones de buceo observados en la Bahía de Jaltemba pueden deberse a que esta zona es de tránsito para las ballenas jorobadas.

En este estudio, se corroboró lo encontrado en estudios previos sobre las ballenas jorobadas y otras especies de misticetos en donde las respuestas de los animales ante las embarcaciones dependen en gran medida del tipo de agrupación (sobre todo de las agrupaciones que tienen una cría, Glockner-Ferrari, 1985) y de la región de estudio (Villavicencio Llamosas, 2000; Glockner-Ferrari, 1985). El efecto por la presencia de embarcaciones turísticas en el patrón de buceo de las jorobadas se observó de manera clara en la modificación del patrón de buceo de estos animales. En ocasiones se observó un aumento en la frecuencia de las ventilaciones y en otras se incrementó la duración de las apneas. Estas respuestas se denominan huida horizontal y huida vertical respectivamente (Herman, 1989). Algunos estudios en otras especies de misticetos en presencia de embarcaciones, hacen evidente la presencia de las huidas vertical y horizontal como una respuesta común ante esta perturbación (Cortéz Aguilar, 1997; Zamora Vilchis, 2002; Leatherwood, *et al.*, 1982). Las hembras con cría y escolta de la Bahía de Banderas como en otras áreas de reproducción (Hawai, Glockner-Ferrari 1985) parecen mostrar una sensibilidad mayor en ambas regiones independientemente de la cantidad de embarcaciones ya que el número de ventilaciones aumenta. Las mayores duraciones de apnea de las crías de las ballenas jorobadas de la Isla Socorro, se debe probablemente a que éstas son más crecidas lo cual implica

que las hembras pueden haber sido preñadas antes de llegar a la isla o que están en mejores condiciones fisiológicas para alimentar a sus crías (Glockner y Ferrari, 1993).

Las duraciones de apnea de las ballenas jorobadas muestran una distribución que responde a la ley de potencia hiperbólica $1/f$ o ruido rosa. El ruido rosa es indicador de un sistema dinámico complejo excluyendo la posibilidad de que haya sido causado por un evento aleatorio y sugiriendo que se trata de un sistema caótico y por lo tanto que se encuentra sometido a una dinámica. El ruido rosa está presente en la naturaleza en una gran cantidad de sistemas dinámicos, como en los terremotos, la casa de bolsa, las reacciones autocatalíticas y diversos fenómenos biológicos (Golderberg, 1990; Miramontes, 1999; Schroeder, 1991; Bak y Paczuski, 1995) incluyendo las duraciones de apnea de las ballenas jorobadas.

Nuestros resultados a su vez, muestran la existencia de un segundo sistema de apneas largas en las ballenas jorobadas de la Isla Socorro que se presentan con baja frecuencia y cuyo comportamiento no responde a la ley de potencia del tipo $1/f$. Es probable que los adultos de las ballenas jorobadas de la isla puedan realizar apneas de mayor duración como una especie de exploración. Las ballenas jorobadas así como otros mysticetos puede llegar a realizar estas apneas largas que son en general poco frecuentes como sucede en otros rorcuales (Croll et al., 2001) y en algunos pinnípedos (Williams, 2000). En las crías de la Isla Socorro por el contrario este sistema de apneas largas, se empieza apenas a observar, probablemente porque son crías más crecidas que las de la Bahía de Banderas. Se debe recordar que conforme las crías van madurando, la duración de las apneas va en aumento (Croll, et al., 2001) y probablemente al alcanzar la madurez este sistema también sea observado. Esto apoya la idea de que la estrategia de hacer registros largos permite identificar la dinámica subyacente a la tasa ventilatoria de las ballenas jorobadas y que la tasa ventilatoria registrada en periodos largos refleja un proceso de consumo de aire que está sujeto a una dinámica caótica (Figuras 14 y 15). Este proceso de consumo sólo puede ser la tasa metabólica relativa (Schmidt-Nielsen, 1984).

La presencia de fluctuaciones en el consumo de aire de machos, hembras y hembras con cría de ballenas jorobadas, en periodos de dos y cuatro días en la Bahía de Banderas y la Isla Socorro, indica que la observación de dichas variaciones depende del periodo de estudio, esto es, que hay efecto de la costa de Gran Bretaña (Mandelbrot, 1982). Estas fluctuaciones no son regulares y el promedio del consumo de aire por dos días presenta un atractor extraño distinto para cada clase de sexo y estado reproductivo, para cada año y región. Es importante resaltar que el consumo de aire en la Bahía de Banderas es menor que el consumo de aire de la Isla

Socorro para los machos, las hembras, y las hembras con cría que puede derivar del efecto de la perturbación humana en la zona costera.

Es necesario recordar que en el caso de los animales que no se alimentan, la tasa ventilatoria, como reflejo de la tasa metabólica relativa, está relacionada a una cierta fracción de energía disponible. Sin datos de la asimilación de oxígeno por ventilación, capacidad pulmonar y cociente respiratorio, la tasa ventilatoria no puede hacer referencia a cantidades absolutas de energía. Al ajustar el consumo de aire por dos días en machos, hembras y hembras con cría de la Isla Socorro y la Bahía de Banderas en diferentes temporadas invernales, se observó la presencia de fluctuaciones en el consumo de aire promedio que no son asintóticas a cero y presentan variaciones continuamente. Las oscilaciones en una variable fisiológica pueden tomarse como una indicación de que esta variable o un correlato de ella está siendo regulada (Mrosovsky, 1990). La relación entre la respuesta real del sistema (ΔV) y la respuesta predicha por el alejamiento al punto de referencia ($R - V$) es inversa lo que indica la existencia de un sistema de retroalimentación negativa al que puede asignarse un valor del parámetro a . Sin embargo, la regresión está lejos de ser perfecta indicando la presencia de factores de variación de la tasa ventilatoria adicionales al proceso de regulación, esto es, se tiene la combinación de un generador de variaciones y un sistema regulador imperfecto. Esto parece ser lo que Mrosovsky (1990) llama reostasis reactiva. El paso de la gráfica de la ecuación de regulación por el origen indica que la tasa ventilatoria está regulada. El comportamiento de estas variaciones muestra la existencia de un atractor extraño que mantiene la tasa ventilatoria fluctuando. En este caso, el punto de regulación para las ballenas jorobadas se refleja en el promedio de ventilaciones por tiempo para cada sexo y estado reproductivo ya que el consumo de oxígeno está controlado por la respiración (Eckert, 1990). En las ballenas jorobadas, esto puede observarse de manera más clara en la reactividad del sistema regulador de cada sexo y estado reproductivo, que depende del consumo de aire de estos animales. Los resultados muestran que existe un estado de reacción que podría denominarse crítico donde el parámetro de la ecuación de regulación $a = 1$. Cuando la tasa de consumo de aire es alta y sobrepasa este estado, ($a > 1$) el sistema regulador reacciona y se presenta la regulación de la tasa ventilatoria, es decir se presenta, una reacción compensatoria. Por el contrario, cuando el consumo de aire es menor a ese estado normal ($a < 1$) el sistema no reacciona y por lo tanto la regulación no se presenta.

Aunque existe un sistema de control de la tasa ventilatoria, existe un factor que mantiene a este sistema en constante variación sobrepasando el sistema regulador. La presencia de variaciones continuas en la tasa ventilatoria pueden derivar de fluctuaciones en la intensidad de la competencia entre los machos por el

apareamiento. Los resultados obtenidos en este estudio sugieren fuertemente que este factor parece asociarse a las variaciones temporales de la tasa de ventilación. Medrano-González *et al.* (2001) han encontrado propiedades caóticas de la competencia entre los machos por el apareamiento. Ante alguna circunstancia local en tiempo y espacio de la posibilidad de encontrar una pareja, los machos pueden optar por intensificar la competencia entre ellos o dispersarse a otras zonas.

En este estudio, la intensidad en la competencia entre los machos respecto al número de hembras solas mostró diferencias entre las regiones de estudio y aun entre años (Figura 14, Cuadro 9). Este mayor consumo de oxígeno en la Isla Socorro por un aumento en la competencia puede indicar que el número de hembras solas, por lo menos durante ese año, pudo haber sido menor que las que arribaron a la Bahía de Banderas. Se ha demostrado que algunos individuos pueden permanecer durante el invierno en las zonas de alimentación siendo en su mayoría hembras (Lockyer, 1984; Brown y Corkeron 1995; Craig y Herman 1997) por lo cual la intensidad de la competencia aumenta en las zonas invernales.

Las hembras con cría muestran diferencias importantes entre las regiones de estudio. Se debe tomar en cuenta que la presencia de las crías es un factor importante. La lactancia es energéticamente muy cara para los misticetos (Lockyer, 1981) y en particular para las ballenas jorobadas ya que en la temporada invernal estos animales no se alimentan o lo hacen ocasionalmente (Gendrán y Urbán, 1993). La carencia de recursos significa que las hembras de esta especie deben metabolizar sus reservas de energía para mantenerse la hembra misma y producir leche para las crías. Es por esto que las hembras con cría pueden tener una tasa ventilatoria más constante. El mayor consumo de oxígeno de las hembras con cría de la Isla Socorro respecto a la competencia, puede deberse al menor número de hembras solas existentes esa temporada invernal, o al recambio de individuos, pues se ha visto que la preferencia de los machos por hembras solas es menos estricta cuando la temporada invernal avanza (Craig *et al.*, 2002). Es necesario notar que es posible que las diferencias regionales en el consumo de aire de las hembras con cría no implique por necesidad un uso distinto de las reservas de energía, ya que las apneas se encuentran en fase aeróbica (Villavicencio Llamosas, 2000). Si este fuera el caso es posible que las diferencias regionales en la reactividad del sistema regulatorio en cada sexo y estado reproductivo pueda ser también efecto de la perturbación humana y ser consideradas como un signo de estrés. Como vimos anteriormente, las ballenas jorobadas pueden modificar sus conductas en superficie y sus patrones de ventilación en presencia de embarcaciones (Mosig Reidl, 1997; Villavicencio Llamosas, 2000).

CONCLUSIONES

La estructura conductual de las ballenas jorobadas durante el invierno concuerda con lo encontrado por Villavicencio Llamosas (2000) en donde se presenta un estado indiferenciado de conductas que presentan los animales solitarios y las crías donde no existen interacciones cercanas y muestran un despliegue amplio de conductas. Como lo sugirió Villavicencio Llamosas (2000), la estructura conductual responde a una diferenciación sexual y al interactuar animales de distinto sexo y estado reproductivo, los patrones de ventilación y conducta pueden modificarse. Las conductas que las ballenas jorobadas presentan se encuentran segregadas en dos grupos, definidos por la diversidad conductual de cada tipo de agrupación que es independiente de la región y año de estudio. Esto está estrechamente relacionado con la estrategia reproductiva de la especie.

La conducta en superficie y los patrones de ventilación de las ballenas jorobadas en sus zonas de reproducción se pueden modificar por la presencia de embarcaciones de observación turística. El efecto de las embarcaciones sobre la estructura conductual de las ballenas jorobadas puede resumirse como en una interrupción y un despliegue de conductas en superficie de estos animales reflejando cambios potencialmente permanentes en los hábitos de la especie en el Pacífico mexicano. Los resultados de este estudio corroboran lo encontrado por Villavicencio Llamosas (2000) y lo descrito por Medrano González *et al.* (1993), que mencionan que las ballenas jorobadas pueden modificar su comportamiento individual, grupal y en diversas escalas ante la presencia de las embarcaciones, lo cual depende en gran medida de la región, del sexo y estado reproductivo de los animales.

Las respuestas que las ballenas jorobadas mostraron ante las embarcaciones turísticas, se reflejó en la Bahía de Banderas en una predominancia de la llamada huida vertical (aumento general de la duración de apneas y una disminución en la tasa ventilatoria) y en menor grado, la huida horizontal, mientras que la Isla Socorro ambas respuestas estuvieron presentes, siendo las hembras con cría y los cantores los más sensibles ante esta perturbación. Esto último puede considerarse un signo de estrés y miedo ante las embarcaciones.

Las ballenas jorobadas tienen un consumo de oxígeno constante durante una semana. Variaciones en el consumo de oxígeno de machos, hembras y hembras con cría fueron evidentes en un periodo de dos días. Las variaciones en el consumo de aire por dos días fluctuaron alrededor de un promedio del número de ventilaciones de cada sexo y estado reproductivo. Estos perfiles se ajustaron a una ecuación que indica una

autorregulación de la tasa ventilatoria. Existe pues un sistema dinámico de regulación subyacente a la tasa ventilatoria y por lo tanto un sistema de regulación del gasto de reservas de energía.

Los análisis que se realizaron mostraron que en las jorobadas la distribución de las apneas cumple una ley hiperbólica con una pendiente de -1 o ruido rosa. Esto indica un sistema de criticalidad autoorganizada que se ha observado en muchos otros sistemas (Bak, 1995; Miramontes, 1999). Los resultados de este estudio demuestran que existe una dinámica de regulación de la tasa ventilatoria de las ballenas jorobadas en interacción con variaciones caóticas de la competencia entre los machos por el apareamiento.

El control de la tasa ventilatoria, y la regulación del consumo de oxígeno responde a una reostasis activa sensu Mrosovsky (1990). Este tipo de regulación se presenta en los organismos en presencia de una perturbación y el cambio en la variable regulada depende del componente compensatorio y del cambio en la variable que se presenta como resultado de la perturbación en ausencia del componente compensatorio. En este estudio y después de los resultados obtenidos, la competencia parece ser ese componente de perturbación (Tomilin, 1977). La dinámica de cambio y control de la tasa ventilatoria depende del compromiso entre una situación externa impredecible que es la competencia y la fisiología de estos animales, específicamente la forma en que su sistema nervioso central responde ante los cambios en la tasa ventilatoria. Todo esto se encuentra estrechamente ligado a la condición física de los animales y a las interacciones que tienen entre sí. Esto indica que efectivamente existen restricciones en el consumo de las reservas de energía de los animales de esta especie. En este estudio se observa la presencia de un sistema de regulación reostática, sin embargo, aún no sabe cuál de los dos componentes que intervienen en el cambio en la variable controlada es el que determina ese comportamiento, por lo cual se necesitan realizar estudios para saber más acerca de la regulación de las reservas energéticas de las ballenas jorobadas en sus zonas de reproducción.

Las ballenas jorobadas de la Isla Socorro presentan aparentemente un segundo sistema de apneas largas que no se observa en la Bahía de Banderas y que es más evidente en los adultos que en las crías de esta isla. La presencia de este segundo sistema parece mostrar una exploración de los animales de esta región que depende de su condición física y probablemente de su límite aeróbico de buceo

AGRADECIMIENTOS

Agradezco desde lo más profundo de mi alma a todas las personas que de alguna manera me ayudaron y fueron mi guía para emprender y culminar este trabajo.

Gracias:

...A Dios por haberme dado la fuerza para seguir adelante y no dejarme desfallecer ante ninguna circunstancia y sobretodo por dejarme conocer esos animales tan maravillosos que son los mamíferos marinos.

...A mi madre Magdalena, por estar conmigo en todo momento, por apoyarme y ser mi guía durante todos estos años y estar conmigo en buenas y malas, por su fortaleza, su amor y cariño. Gracias por ser mi madre.

...A mi padre Octavio por su apoyo y por los buenos consejos que en toda mi formación me dio.

...A mi Pocho por ser el mejor hermano que he tenido, por su enorme corazón y por alegrarme siempre que estoy triste.

...Al Dr. Luis Medrano, por haberme aceptado en el Laboratorio de Mamíferos Marinos y ser mi tutor en este trabajo, por todas sus enseñanzas y por ser una persona con un gran corazón y un gran cerebro.

...Al M. en C. Julio Prieto, al Dr. René Vázquez, Al Dr. Manuel Miranda y a la Biól. Rita Virginia Arenas, por haber invertido su valioso tiempo en la revisión de mi tesis y por sus sugerencias.

...A Hiram por su ayuda en la recolecta de los datos, por haber estado dos meses soportando la adversidad conmigo, por todos sus "tranquila mi chava", "échale ganas", por hacerme reír y escucharme siempre, en fin por ser un gran amigo.

...A Sergio por ser una gran persona, por enseñarme todo sin pedir nada a cambio, por hacerme reír y por dejarme saber que siempre cuento con él.

...A Karla por ser una muy buena amiga, por disipar mis dudas y ayudarme a encontrar el camino para hacer todo lo que hago.

...Al buen Axa por ayudarme siempre cuando necesité algo, por compartir conmigo lo que sabe y por estar al pendiente de nosotros cuando estuvimos en la Bahía de Banderas.

...A Axa mi no-novio por apoyarme, oírme siempre y por ser una gran persona.

...A Yazmin, Claudia, Itzel, Daniel y Juan por ser como son, por aconsejarme, oírme y ayudarme, por ser buenas personas, en fin por ser mis amigos, los quiero.

...A Claus Claus, Annie y Andi por ser tan buenas amigas y apoyarme en todo, las quiero mucho.

...A Baldo por toda su ayuda moral y espiritual que me ha brindado siempre y por su gran corazón

...A Chuy por sus consejos y sus "ya casi no te preocupes" y por escucharme siempre.

...A María de Jesús por sus todos sus "ten paciencia" y ayudarme en lo que puede siempre.

...A la Universidad Nacional Autónoma de México que me otorgó las bases académicas para la realización de este trabajo.

...A todos los que participaron en la toma de datos en los años complementarios de este estudio.

...A Justino y a su esposa Margarita por habernos ayudado cuando recolectamos los datos y ser amables cuando lo necesitamos.

...A Gerardo por haber sido un buen amigo y por llevarnos a la Isla cada vez que era necesario.

...A la directora del CRIP Lilia por habernos dejado hospedar en el CRIP y por ser amable durante nuestra estancia.

...A Sherman por habernos dejado compartir su cuarto y prestarnos su televisión y su computadora.

...A la Fundación UNAM por otorgarme la beca de tesis de licenciatura

...A Coby y a Milky por ser tan tiernos, por hacerme sentir bien y por mostrarme siempre lo mucho que me quieren.

REFERENCIAS

- Acevedo, A. y Smultea, MA. 1995. First records of humpback whales including calves at Golfo Dulce and Isla del Coco, Costa Rica, suggesting geographical overlap of northern and southern hemisphere populations. *Marine Mammal Science* 11:554-560.
- Aguayo et al 1999. Biología y evolución de los cetáceos. En *La evolución Biológica*. Ed. Luis Eguiarte y Juan Nuñez. Conabio, UNAM.
- Alvarez Flores, C. M 1987. Fotoidentificación el rorcual jorobado, *Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1781), en las aguas adyacentes a Isla Isabel, Nayarit. (Cetacea Balaenopteridae). Tesis profesional. Facultad de Ciencias UNAM. México, D.F. 107 pp.
- Alvarez, C., Aguayo, A., Rueda, R. y Urbán, J. 1990. A note on the stock size of humpback whale along the Pacific Coast of Mexico. *Reports of the International Whaling Commission (special issue)* 12:191-193.
- Bak, P y Paczuski, M. 1995. Complexity, contingency and criticality. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 92: 6689-6696.
- Baker, C.S. 1985. The population structure and social organization of humpback whales *Megaptera novaeangliae* in the central and eastern North Pacific. Tesis doctoral. University of Hawaii, Honolulu, Hawaii.
- Baker, C.S. et. al. 1986. Migratory movement and population structure of humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) in the central and eastern North Pacific. *Marine Ecology Progress Series* 31:105-119.
- Baker, C.S. y Herman, L.M 1984. Aggressive behavior between humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) wintering in Hawaiian waters. *Canadian Journal of Zoology*. 62:1922-1937.
- Baker C.S., A.. Perry y L.M Herman. 1987. Reproductive histories of female humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the North Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 41: 103-114
- Baker, C.S. y Medrano González, L. 2002. World-wide distribution and diversity of humpback whale mitochondrial DNA lineages. En Pfeiffer, C.J. (ed). *Molecular and cell biology of marine mammals*. (Krieger Publishing: Melbourne) p.p. 84-99.
- Baker, C.S.; Medrano González, L., Calambokidis, J.; Perry, A.; Picler, F.; Rosenbaum, H.; Straley, J.M; Urbán-Ramírez, J.; Yamaguchi, M; y Von Ziegeler, O. 1998. Population structure of nuclear and mitochondrial DNA variation among humpback whales in the North Pacific. *Molecular Ecology* 7:695-707.
- Baker, C.S.; Perry, A.; Bannister, J.L.; Weinrich, M.T.; Abernethy, R.B.; Calambokidis, J.; Lien, J.; Lambersten, R.H.; Urbán, J.R.; Vasquez, O.; Clapham, P.J.; Alleng, A.; O'Brien, S.J.; y Palumbi, S.R. 1993. Abundant mitochondrial DNA variation and world-wide population structure in humpback whales. *Proceedings of the National Academy of Science U S A* 90: 8239-8243.

- Baker, C.S.; Slade, R.B.; Bannister, J.L.; Abernethy, R.B.; Weinrich, M.T.; Lien, J.; Urbán, J.R.; Corkeron, P.; Calambokidis, J.; Vasquez, O.; y Palumbi, S.R. 1994. Hierarchical structure of mtDNA gene flow among humpback whales, world-wide. *Molecular Ecology* 3:313-327.
- Baraff, L. S., P.J. Clapham, D.K. Matila y R.S. Bowman. 1991. Feeding behavior of a humpback whale in low-latitude waters. *Marine Mammal Science* 7:197-202
- Barlow, G., W. 1974. *Animal Behavior I*. McGraw Hill. New York.
- Barlow, J y P.J. Clapham 1997. A new birth interval approach to estimating demographic parameters of humpback whales. *Ecology* 78 (2):535-546
- Barlow, J. y B.L. Taylor. 2001. Estimates of large whale abundance off California, Oregon, Washington and Baja California based on 1993 and 1996 ship surveys. Administrative report LJ-01-03 available from Southwest Fisheries Science Center, National Marine Fisheries Service, P.O. Box 271, La Jolla, CA 92038. 12 p.
- Brown, R.M, Corkeron, J.P., Hale, P.T., Schultz, W.A. y Bryden MM 1995. Evidence for a sex-segregated migration in the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*). *Proceeding of Royal Society of London. B*. 259: 229-234
- Brown R.M, Corkeron J.P. 1995. Pod characteristics of migrating humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) off the East Australian coast. *Behavior* 132 (3-4)
- Calambokidis, J., Gretchen, H., Steiger, Straley, M.J., Terrance, J.Q., Herman, L.M, Cerchio, S., Salden, R.D., Manami, Y., fumihiro, S., Urbán, R., Jacobsen, J., Von Ziegesar, Balcomb, C.K., Gabriele, M.C., Dalhheim, E.M, Higashi, N., Uchida, S., Ford, K.B., Miyamura, Y., Ladrón de Guevara, P., Mizroch, S.A., Schelender, L. y Rasmusen, K. 1997. Abundance and Populations structure of humpback whales in the North Pacific Basin. Final Report. Cascadia Reserch Collective Olympia Washington. 72 pp.
- Calambokidis, J.; T, Chandler, K. Rasmussen, L. Schandler y G.H. Steiger. 2000. Humpback and blue whale photo-identification research off California, Oregon and Washington in 1999. Final Contract Report to Southwest Fisheries Science Center, National Marine Fisheries, P.O.Box 271, La Jolla C.A. 92038.
- Calambokidis, J.; Steiger, K.; Rasmussen, J.; Urbán, R. ; Balcomb, P. ; Ladrón de Guevara, P. ; Salinas, M. ; Baker, C.S. ; Herman, L.M. ; Cerchio, S. y Darling, J. 2000. Migratory destinations of humpback whales from the California, Oregon and Washington feeding ground. *Marine Ecology Progress Series* 192:295-304.
- Calambokidis, J.; Steiger, G; Straley, J.; Quinn, T.; herman, L.M.; Cerchio, S.; Salden, D.R; Yamaguchi, M.; Sato, J. Urban, R; Jacobsen, J.; Von Ziegesar, O; Balcomb, K.C.; Gabriele, C.M. Dalheim, M; Higashi, N.; Uchida, S.; Ford, J.K; Ladrón de Guevara, P; Mizroch, S y Rasmussen, K. 2001. Abundance and population structure of humpback whales in the North Pacific. *Marine Mammal Science*. 17(4):769-794.

- Campos Ramos, R. 1989. Fotoidentificación y comportamiento del rorcual jorobado, *Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1781) en las aguas adyacentes del Archipiélago de Revillagigedo, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM México D.F: 134 pp.
- Carwadine, M 1998. Ballenas, delfines y marsopas. Guía visual de todos los cetáceos del mundo. Ediciones Omega. Barcelona.
- Cerchio, S, Jacobsen, J.K.; y Norris F.T. 2001. Temporal and geographical variation in songs of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*: synchronous change in Hawaiian and Mexican breeding assemblages. *Animal Behavior*. 62: 313-329
- Chittleborough, R.G. 1953. Aerial observations on the humpback whale *Megaptera nodosa* (Bonaterre), with notes on other species. *Aust. J. Mar. Fresw. Res.* 4: 219-226.
- Chittleborough, R.G. 1958. The breeding cycle of the female humpback whale, *Megaptera nodosa* (Bonaterre). *Australian Journal of Marine Freshwater Research*. 9: 1-18
- Chittleborough, R.G. 1965. Dynamics of two populations of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae* (Borowski). *Aust. J. Mar. Fresw. Res.* 16: 33-128.
- Clapham P.J. y C.A. Mayo. 1987. Reproduction and recruitment in individually identified humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) observed in Massachusetts Bay: 1979-1985. *Can. J. Zool.* 65:2853-2863
- Clapham, P.J. y Mayo, C.A. 1990. Reproduction of humpback whale *Megaptera novaeangliae* observed in the Gula of Maine. *Reports of the International Whaling Commission (special issue)* 12: 171-175.
- Clapham J.C.; Palsboll; P.J.; Mattila, D.K.; y Vázquez, O. 1992. Composition and dynamics of humpback whale competitive groups in the West Indies. *Behaviour* 120 (1-2) .
- Clapham, P.J.; Baraff, L.S., Carlson C.A., Christian, M. A., Mattila, D. K., Mayo, C.A., Murphy, M. A. y Pitman, S. 1993. Seasonal occurrence and annual return of humpback whales in the southern Gulf of Maine. *Canadian Journal of Zoology*, 71, 440-443.
- Clapham, P.J. 1996. The social and reproductive biology of Humpback Whales: an ecological perspective. *Mammal Rev.* 26 (1): 27-49.
- Chu, K.C. 1988. Dive times and ventilation patterns of singing humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). *Canadian Journal of Zoology*. 66: 1322-1327.
- Craig A. S. y Herman L. M. 1997. Sex differences in site fidelity and migration of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) to the Hawaiian Islands. *Can. J. Zool.* 75: 1923- 1933.
- Craig A. S., Herman L. M y Pack a. 2002. Male mate choice and male-male competition coexist in the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*). *Can. J. Zool.* 80:745-755.
- Cortéz-Aguilar A. M. 1997. Patrones de buceo de hembras y crías de ballena gris (*Eschrichtius robustus*) en la Laguna San Ignacio, Baja California Sur, México.

- CRC. Handbook of marine mammal medicine. Health, disease and rehabilitation. 1990. CRC Press. Boston.
- Crisci, J.V. y López, M. F. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo científico y Tecnológico. Washington, D.C.
- Croll, D.A.; Acevedo-Gutiérrez, A., Tershy, B.R. y Urbán-Ramírez, J. 2001. The diving behavior of blue and fin whales: is dive duration shorter than expected based on oxygen stores?. *Comparative Biochemistry and physiology. Part A* 129: 797-809.
- Darling, B. J. y Berubé, M. 2001. Interactions of singing humpback whales with other males. *Marine Mammal Science* 17 (3): 570-584.
- Darling, J.D. y Jurasz, C.M. 1983. Migratory destination of North Pacific humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) pp 359-368. En: R. Payne, R. (Ed). *Communication and behavior of whales*. Boulder, Westview Press.
- Darling, J.D. y McSweney. 1985. Observations on the migrations of north Pacific Humpback whales *Megaptera novaeangliae*. *Canadian Journal of Zoology* 64:105-111.
- Darling, J. D. y Morowitz, H. 1986. Census of hawaiian humpback whales (*Megaptera novaeangliae*), by individual identification. *Canadian 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 behaviour and estimated energy expenditure of foraging. *Canadian Journal of Zoology* 65:354-362.
- Dolphin W.F. 1988. Foraging dive patterns of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, in southeast Alaska: a cost-benefit analysis. *Canadian Journal of Zoology*. 66:2432-2441.
- D'Vincent C.G., Nilson, R.M y Hanna, R.E. 1985. Vocalization and coordinated feeding behavior of the humpback whale in southeastern Alaska. *Scientific Reports of the Whales Research Institute*, 36: 41-47.
- Eckert, R., Randall, D. y G. Agustine. 1987. *Fisiología Animal*. Interamericana. Mc Graw Hill. México D.F. 683 pp.
- Flórez-González, L., Capella, A.J., Hasse, B., Bravo, A.G., Félix, F. y Gedorrete, T. 1998. Changes in winter destinations and the northernmost record of southeastern Pacific humpback whales. *Mar. Mamm. Sci.* 14(1):189-196.
- Frankel, A.S. y Clark, C. 2002. ATOC and other factors affecting the distribution and abundance of Humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) off the north shore of Kauai. *Marine Mammal Science*. 18 (3): 644-662.

- Gabriele, C. M; Straley, J.M; Herman, L.M y Coleman, R.J.1996. Fastest documented migration of a North Pacific Humpback Whale. Mar. Mamm. Sci. 12 (4):457- 464
- Gaviño de la T. Y Z. Uribe P. 1980. Distribución, población y época de las Tres Islas Marietas, Jalisco, México. Anales del Instituto de Biología, Univ. Nal. Autón. De Méx. 51, Serie Zoología, (1): 505-524.
- Gendrán, D. y Urbán, J.R. 1993. Evidence of feeding by humpback whales *Megaptera novaeangliae* in the Baja California Breeding Ground, Mexico. Marine Mammal Science 9(1):76-81.
- Glockner, D.A. y S.C. Venus. 1983. Identification, growth rate and Behavior of Humpback Whale (*Megaptera novaeangliae*) cows and calves in the waters off Maui, Hawaii, 1977-1979. 223-258 p.p. En: Roger Payne (ed)" Communication and Behavior of Whales.
- Glockner, F.D. y Ferrari, J. 1984. Reproduction in humpback whales *Megaptera novaeangliae* in Hawaiian waters. Reports of international Whaling Commission (special issue) 6:237-242.
- Glockner-Ferrari, F.D. Y Ferrari, J.M. 1990. Reproduction in the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) in Hawaiian waters, 1975-1988: the life history, reproductive rates and behavior underwater photography. Reports of International Whaling Commission (special issue) 12: 161-169.
- Golderberg, A.L.; Rigney, D.R. y West, B.J.1990.Chaos and fractals in human physiology.Scientific American: 35-40
- Golderberg, A.L. 1990. Fractals and heart. Proc.Kon. Ned. Akad. 93 (4), 409-418.
- Herman L.M; y Tavolga W.N. 1980. The comunication systems of cetaceans. En: Cetacean Behavior: Mechanisms and Functions p.p.104-209. New York. J Wiley.
- Hendrick, P.W. 2000. Genetics of populations.Jones and Bartlett Publishers. USA.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. 1983. Carta Batimétrica.Islas Revillagigedo. CB-006.Escala 1:1, 000,000. Secretaría de Programación y presupuesto. México.
- Juárez, S. R. 2001.Tasas de nacimiento e intervalos entre partos del rorcual jorobado (*Megaptera novaeangliae*) en el Pacifico mexicano. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM, México D. F.
- Jacobsen, J y Cerchio, S. 2002. Variación espacial y temporal en la distribución de ballenas jorobadas cantando alrededor de la La Isla Socorro, Pacifico mexicano, 2000 y 2001. XXVII Reunión Internacional para el estudio de los mamíferos marinos. 12 a 15 de mayo 2002. Veracruz, México. Memorias de la Sociedad Mexicana de Mastozoología Marina.
- Kanwisher, J.W. y S.H. Ridgway. 1983. The physiological ecology of whales and porpoises. Scientific American 248:102-111.
- Katona, S.B. y Beard, J.A.1990. Population size, migrations and substock structure of the humpback whale *Megaptera novaeangliae* in the Western North Atalntic Ocean. Reports of the International Whaling Commission (special issue)12:295-305.

- Keesey, R. E. y Powley, T. L. 1986. the regulation of body weight. *Annu. Rev. Psychol.* 37:109-133.
- Kovack, W.L. 1993. MVSP. A multivariate statistics package for the IBM PC and compatibles. V 2.1i. Anglesey, Wales, UK.
- Kooyman, G.L., Wahrenbrock, E.A., Castellini, MA., Davis, R.W. y Sinnett, E.E. 1980. Aerobic and anaerobic metabolism during voluntary diving in Wedell seals: evidence of preferred pathways from blood chemistry and behavior. *Journal of Comparative Physiology* 138:335-346.
- Krebs, Ch.J. 1989. *Ecological methodology*. Harper and Row publishers. University of British Columbia.
- Ladrón de Guevara Porras, P. 1995. La ballena jorobada *Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1781) en la Bahía de Banderas, Nayarit Jalisco, México (Cetacea: Balaenopteridae). Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM, México D.F.
- Ladrón de Guevara Porras, P. 2001. Distribución temporal y estructura de las agrupaciones de los rorcuales jorobados (*Megaptera novaeangliae*) en dos áreas del Pacífico mexicano. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Lang, T. G. 1966. Hydrodynamic Análisis of cetacean performance. En: *Whales, dolphins and porpoises*. Norris K.S (ed). University of California Press. Berkeley.
- Lavigne, D.; Innes, S.; Worthy, J.A.; Kovacs, K.M.; Schmitz, O.J. y Hickie, P. 1986. Metabolic rates of seals and whales. *Canadian Journal of Zoology* 64: 279-284.
- Letherwood, S.K.; Goodrich, Kinter, A.L. y Truppo, R.M 1982. Respiration patterns and sightability of whales. *Reports of the International Whaling Commission* 32:601-613.
- Lockyer, C.H. 1975. Estimate of growth and energy budget for the sperm whale. *Physeter catodon* FAO of the UN, Scientific Consultation on Marine Mammals, Bergen, Norway, 31 August-9 September 1976, document ACMRR/MM/SC/38.
- Lockyer, C.H. 1976. Growth and energy budget of large baleen whales from the southern hemisphere, FAO of the UN, Scientific Consultation on Marine Mammals, Bergen, Norway, 31 August-9 September 1976, document ACMRR/MM/SC/41.
- Lockyer, C.H. 1984. Review of Baleen Whale reproduction and implication for managment. *Rep.Int. Whal.Comm Spec.* Iss. 6.
- Lockyer, C.H. y Brown, S.G. 1981. The migrations of whales. pp 105-107 En: Aldley (Ed) *Animal migration*. Society of experimental biology seminar series 13. Cambridge University Press.
- Mandelbrot, B.B. 1982. How long is the cost of Britain?. En: *The fractal geometry of nature*. W. H. Freeman. New York.

- McSweeney, D.J.; Chu K.C., Dolphin W.F. y Guinee L.N. 1989. North Pacific Humpback Whale songs: A comparison of southeast Alaskan feeding ground songs with Hawaiian wintering ground songs. *Marine Mammal Science*, 5: 139-148.
- Mattila D.K., Guinee L.N., y Mayo C.A. Humpback Whale songs on a North Atlantic feeding ground. *Journal of Mammalogy*. 684:880-883.
- Medrano González, L. 1993. Estudio genético del rorcual jorobado en el Pacífico mexicano. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias UNAM México, D.F.
- Medrano-González, L.; Aguayo-Lobo, A.; Urbán-Ramírez, J. y Baker, C.S.. 1995. Diversity and mitochondrial DNA lineages among humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, in the Mexican Pacific Ocean. *Canadian Journal of Zoology*. 72:1735-1743.
- Medrano-González, L.; Baker, C.S.; Robles-Saavedra, MR.; Murrell, J.; Vázquez-Cuevas, MJ.; Congdon, B.C.; Straley, J.M; Calambokidis, J.; Urbán-Ramírez, J.; Flórez-González, L.; Olavaria-Barrera, C.; Aguayo Lobo, A.; Nolasco-Soto, J.; Juárez-Salas, R.A. 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.; Salas, I.; Ladrón de Guevara, P y Aguayo, A. 1994. Sex identification of humpback whales *Megaptera novaeangliae* on the wintering grounds of the Mexican Pacific Ocean. *Canadian Journal of Zoology* 72:1771-1774.
- Miramontes, P. 1999. El color del Ruido. *Ciencias*: 54. Facultad de Ciencias UNAM.
- Mosig Reidl, P. 1997. Efectos del turismo en la abundancia y comportamiento de la Ballena Gris (*Eschrichtius robustus*) en la Laguna de San Ignacio, B.C.S. México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias UNAM México.
- Mrosovsky, N. 1990. Rheostasis: the Physiology of change. Oxford University Press. Toronto, Canada.
- National Marine Fisheries Service. 1991. Recovery plan for the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*). National Oceanic and Atmospheric Administration. Silver Spring, MD.
- Noad, MJ.; Cato, H.D.; Bryden, MM; Jenner, M y Jenner C.S. 2000. Cultural revolution in whale songs. *Nature*. 408:537.
- Nolasco Soto, J. 2003. Contenido calórico y composición de ácidos grasos de la dermis de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en el Pacífico mexicano. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. México D.F.
- Ortega, R.A.; Castellanos, A.; Arnaud, G.; Maya, Y.; Rodríguez, R.; León, J.; Cacino, J.; Jiménez, C.; Llinas, J.L.; Alvarez, S., Galina, P. Preceda, A.; Troyo, E.; Salinas, F.; Díaz, S. Servin, R.; Romero, H.;

- Rodríguez, A.; y Coria, R. 1992. Recursos naturales de la Isla Socorro, Revillagigedo, México. 45:175-184.
- 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.
- Parry, D.A. 1949. The structure of whale blubber and a discussion of its thermal properties. *Science* 90:13-25.
- Payne R.S., y McVay, S. 1971. Songs of Humpback Whales. *Science* 173:585-597
- Payne, R. y Guinee, L.S. 1983. Humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) songs as an indicator of Stocks. En *Comunicación and behavior of whales* (ED. R. Payne). Pp: 333-358. Colorado. Westview Press.
- Perry, A., Baker, C.S., y Herman L.M. 1990. Population characteristics of individually identified humpback whales in the central and eastern North Pacific: a summary and critique. *Rep. Int. Whal. Comm. Spec. Iss.* 2.
- Rice, D.W. 1974. Whales and whale research in the eastern North Pacific. pp 170-195. En: Schevill W.E. de. *The Whale problem* Harvard University Press. Cambridge, MA.
- Rice, W.D. 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 Commission Washington D.C.
- Ridgway, S.H. y Harrison, R. 1983. *Handbook of marine mammals.* Academic Press. London.
- Russek, M. y Cabanat, M. 1983. *regulación y control en biología.* Consejo nacional para la enseñanza de la biología. México.
- Salas Rodarte, I. V. 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. 84 pp.
- Salde R.D., Herman L.M, Yamaguchi, M y Fumihiko S. 1999. Multiple visits of individual humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) between the Hawaiian and Japanese winter grounds. *Can. J. Zool.* 77:504-508.
- Salinas, Z. M, Ladrón de Guevara, P.P. y Aguayo, L. A. 1991. Distribución y tiempo de estancia de la hembras con cría del rorcual jorobado (*Megaptera novaeangliae*) en el Pacífico mexicano. IV Congreso latinoamericano e Ciencias del Mar. Coquimbo, Chile, 1991.
- Scheer, J. F. y Kovacs K.M. 1997. Allometry of diving capacity in air-breathing vertebrates. *Can. J. Zool.* 75:339-358
- 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. *Oecología* 62:305-309.

- Scholander, P.F. 1940. Experimental investigations on the respiratory function in diving mammals and birds. Hvalrad. skr 22:1-131 pp.
- Schroeder, M. 1990. Fractals, Chaos, Power Laws. W. H. Freeman. New York.
- Sims, D.W. 2000. Putting marine Mammals back in the mainstream Nature 404 (922).
- Slijper, E.J. 1979. Whales. Cornell University Press. New York.
- Steiger, . H.G. y Calambokidis, J. 1991.Movement of humpback whales between California and Costa Rica. Marine Mammals Science 7: 306-310.
- Stone, G.S.; Flórez-González, L. y Katona, S. 1990. Whale migration record. Nature 346:705
- Sumich, J.L. 1983. Swimming velocities, breathing patterns, and estimated cost of locomotion in migrating gray whale *Eschrichtius robustus* . Canadian Journal of Zoology 61:647-652.
- Tomilin, A.G. 1967 Mammals of the USSR and adjacent countries. Vol.IX.Cetacea.Israel Program for Scientific Translation.717pp.
- Tyack P.L. 1981. Interactions between singing hawaiian humpback whales and conspecifics nearby. Behav. Ecol. Sociobiol. 13: 49-55
- Urbán, R.J. y Aguayo, L.A. 1987. Spatial and seasonal distribution of the hupback whale, *Megaptera novaeangliae* , in the Mexican Pacific. Marine Mammal Science 3:333-334
- Urbán R.J., Jaramillo, L.A., Aguayo L.A., Ladrón de Guevara P.,Salinas, Z.M, Alvarez F.C., Medrano G.L., Jacobsen J.K., Balcomb III, K.C.,Claridge, D:E.;Calambokidis, J.; Steiger, G.H.; Straley, J.L.; Ziegesar, O.V.; Waite, J.M; Mizroch, S;; Dahlheim, ME.; Darling, J.D.; y Baker C.S. 2000. Migratory destinations of humpback whales wintering in the Mexican Pacific. Journal of Cetacean Research and Management 2:101-110.
- Vaughan, R.C. 1999. Mammalogy. McGraw Hill. New York.
- Villavicencio Llamosas, K.2000.Patrones de ventilación y hábitos del Rorcual jorobado (*Megaptera novaeangliae*) durante su estancia invernal en el Pacífico mexicano. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM México D.F.
- Watson. 1985. Sea Guide to the Whales of the world. E.P. Dutton, New York.302 pp.
- Weinrich MT. 1991. Stable social associations among humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the Southern Gulf of Maine. Can. J. Zool. 69: 3012-3018
- Whitehead H. 1983. Structure and stability of humpback whale groups off Newfoundland. Can. J. Zool. 61: 1391-1397
- Whitehead H. 1985. ¿Por qué saltan las ballenas? Investigación y Ciencia, 104:58-63 (Edición en español de Scientific American)

- Whittow, G.C. 1987. Thermoregulatory adaptations in marine mammals: interacting effects to exercise and body mass, a review. *Marine Mammal Science* 3:220-241.
- Wilkie, S. y Tinker, E.J. 1988. *Whales of the World*. Bress Press. Honolulu
- Williams, T.M,W. A Friedl y J.E Haun. 1993. The physiology of the Bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) I. Balancing the demands of exercise for energy conservation at depth. *J. Exp. Biol.* 202: 2739-2748.
- Winn, H.E. y Winn L.K. 1978. The song of the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) in the West Indies. *Marine Biology* 47:97-114
- Winn, H.E. y Reichley, N. 1985.Humpback-whale *Megaptera novaeangliae*. Pp 241-274. En: *The Sirenians and Baleen Whales*. London,Academic Press.
- Zamora, V.I. 2002. Análisis del efecto de embarcaciones turísticas en la abundancia y conducta de la ballena gris *Eschrichtius robustus* en Laguna San Ignacio, B.C.S. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM

APÉNDICES

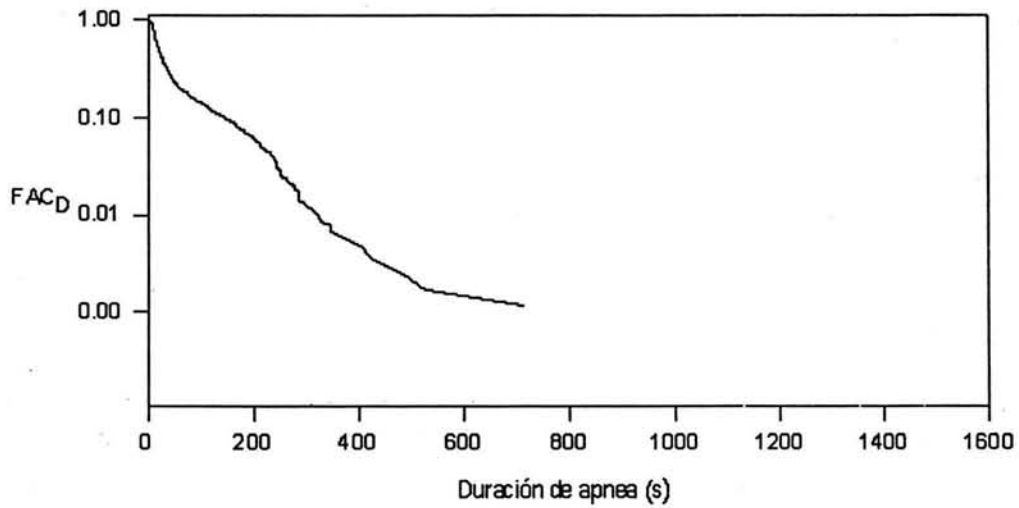
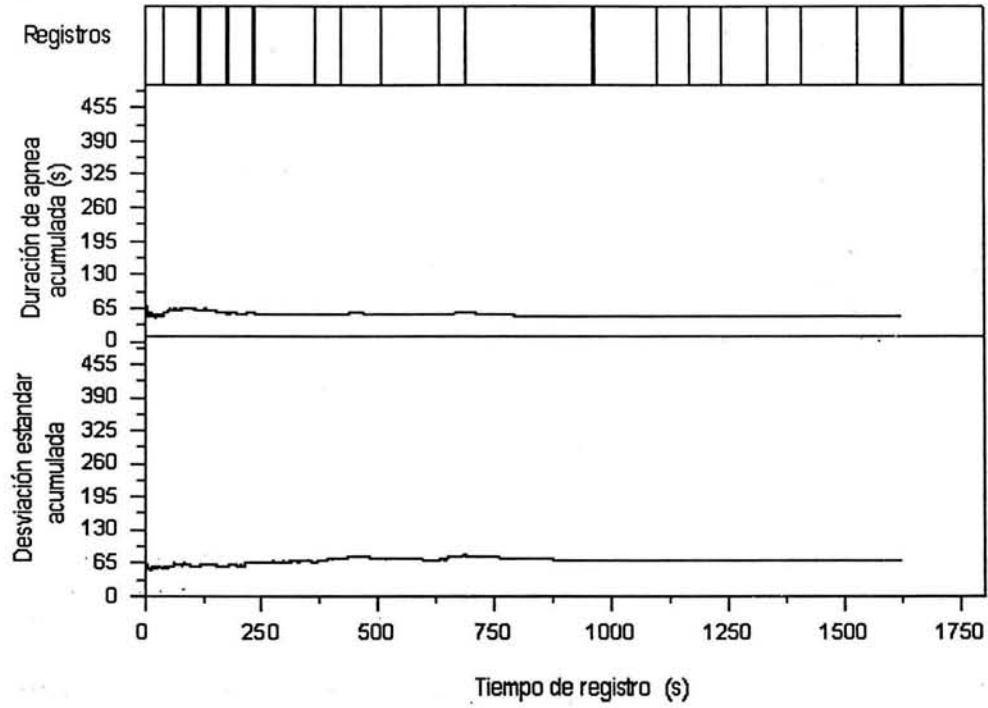
Apéndice 1. Estrés

El estrés en este trabajo se define como la respuesta del organismo ante cualquier demanda o estímulo externo (estresor). Algunos autores definen tres fases generales por la que el organismo pasa ante el estrés: 1) La fase de alarma, caracterizada por una respuesta fisiológica rápida involucrando la estimulación del eje hipotálamohipofisoadrenal, 2) La fase de compensación, donde después de una exposición prolongada a los estresores, el organismo compensa las respuestas producidas por el estrés. Si el estrés es de suficiente intensidad y duración, la compensación puede no ser posible y el organismo entra en la tercera fase donde se presenta una exhaustividad.

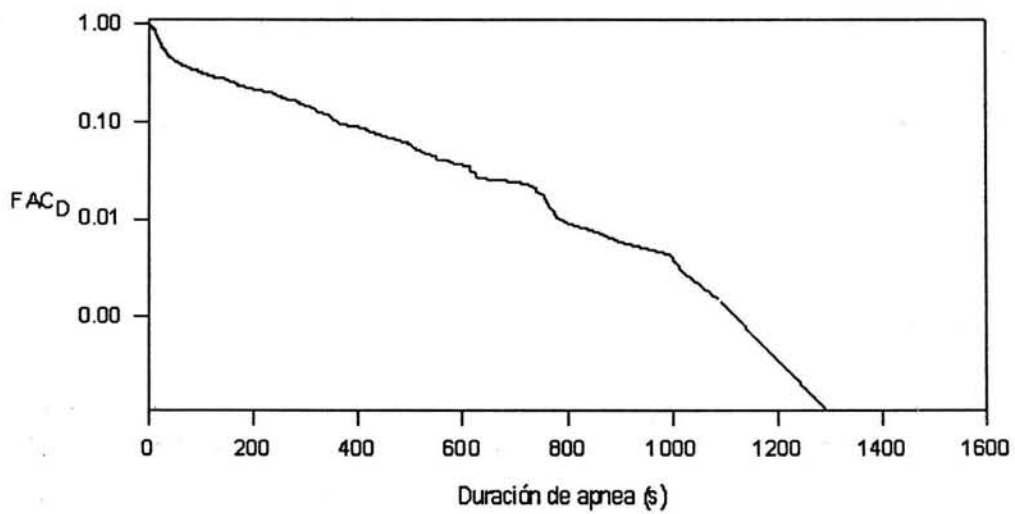
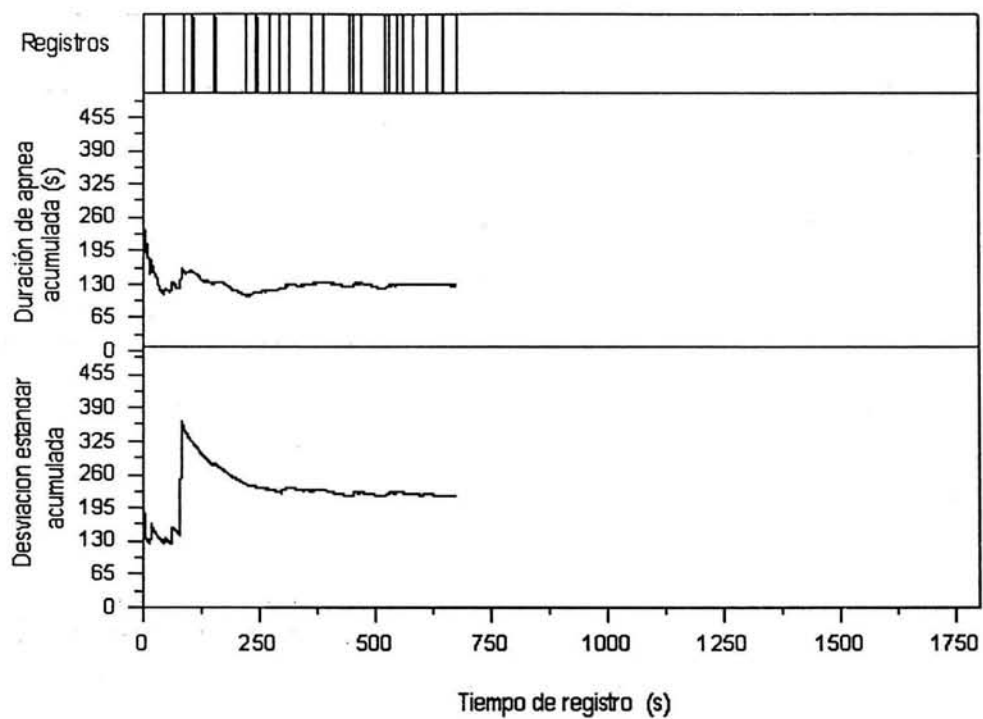
Morberg, (1989) para definir el estrés en animales propone que la respuesta del organismo ante el estrés es dividida en tres categorías: 1) Reconocimiento de una amenaza en la homeostasis; 2) la respuesta al estrés por sí misma y 3) las consecuencias del estrés. Cada categoría comprende eventos biológicos separados que son iniciados por la percepción del estresor por el sistema nervioso central. La respuesta al estresor se desarrolla en una condición patológica si el cambio en la función biológica causada por el estrés es severa o persistente. (CRC, 1990).

Apéndice 2. Gráficas representativas de la duración de apnea acumulada (Dap), desviación estándar acumulada y frecuencia acumulada de la duración de apnea (FAC_D), de las distintas agrupaciones de la ballena jorobada durante tres temporadas invernales. (Bahía de Banderas 1999 y 2002 e Isla Socorro 1997).

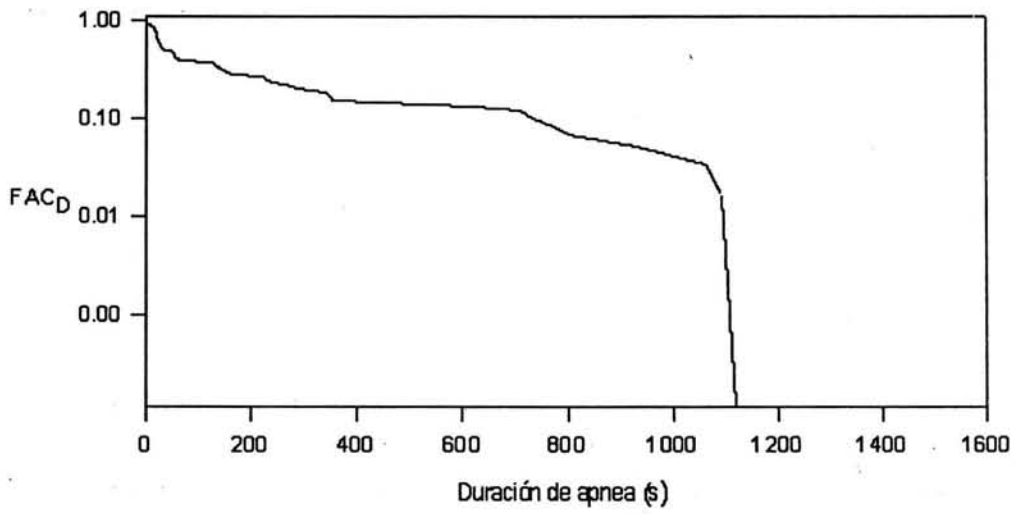
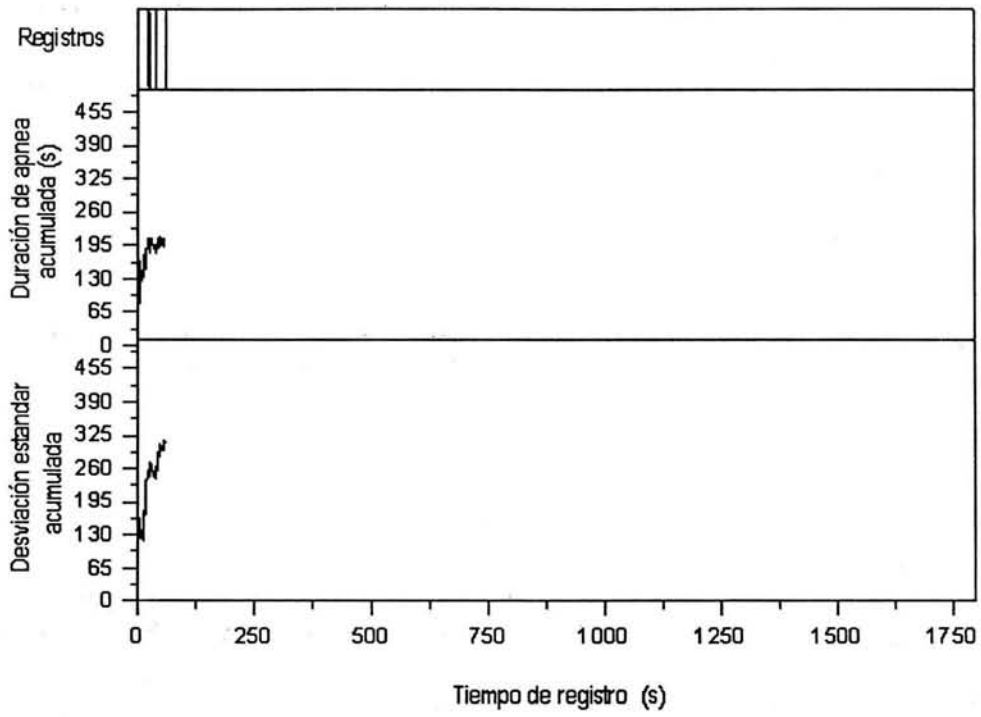
Cría BB 99



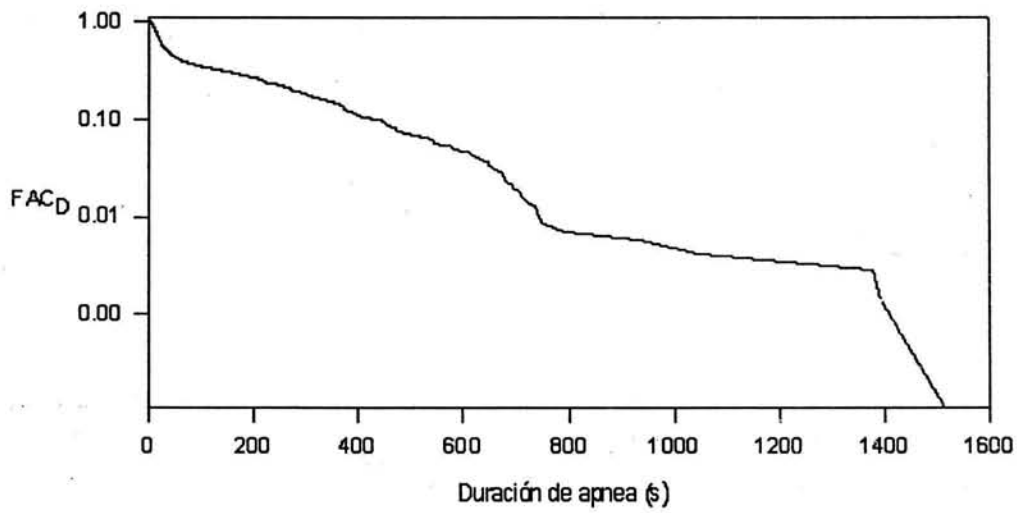
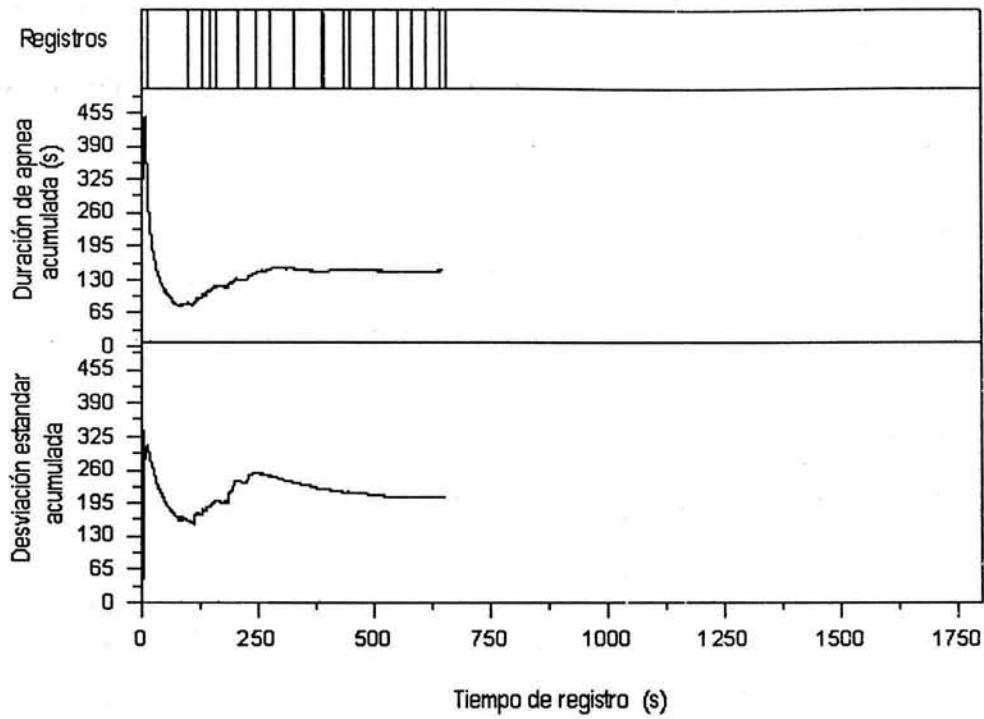
Solo BB 02



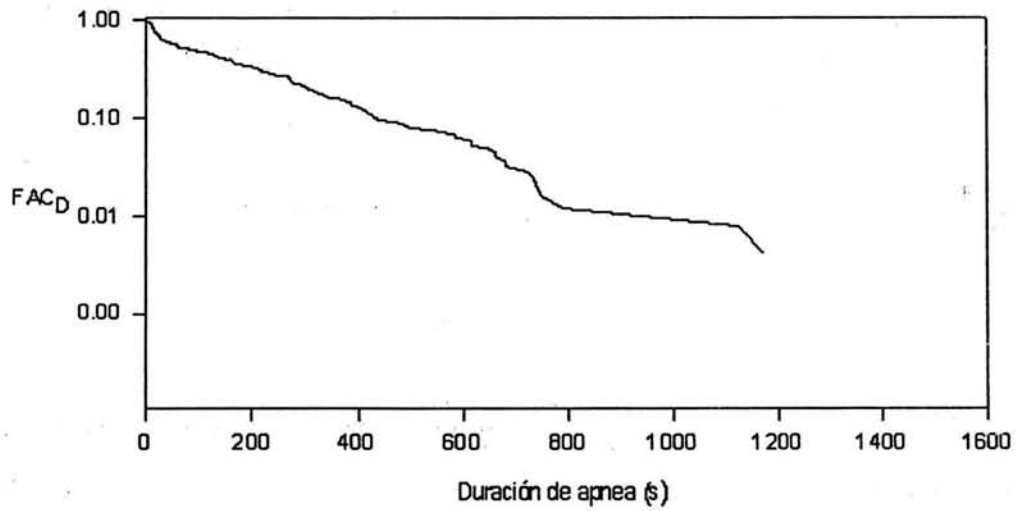
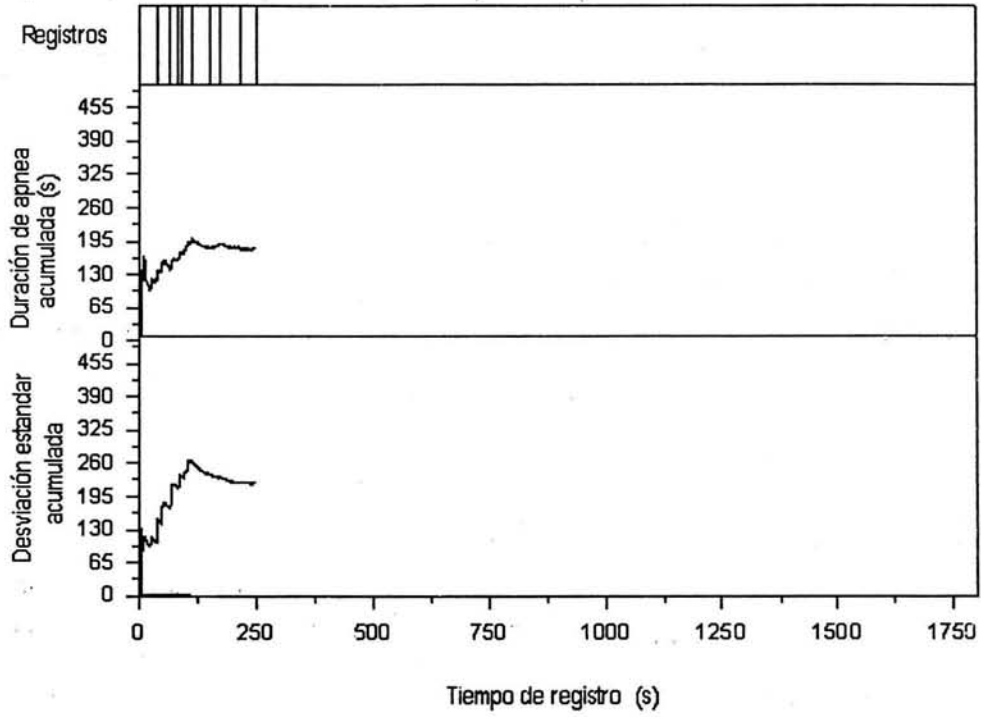
Cantor BB 99



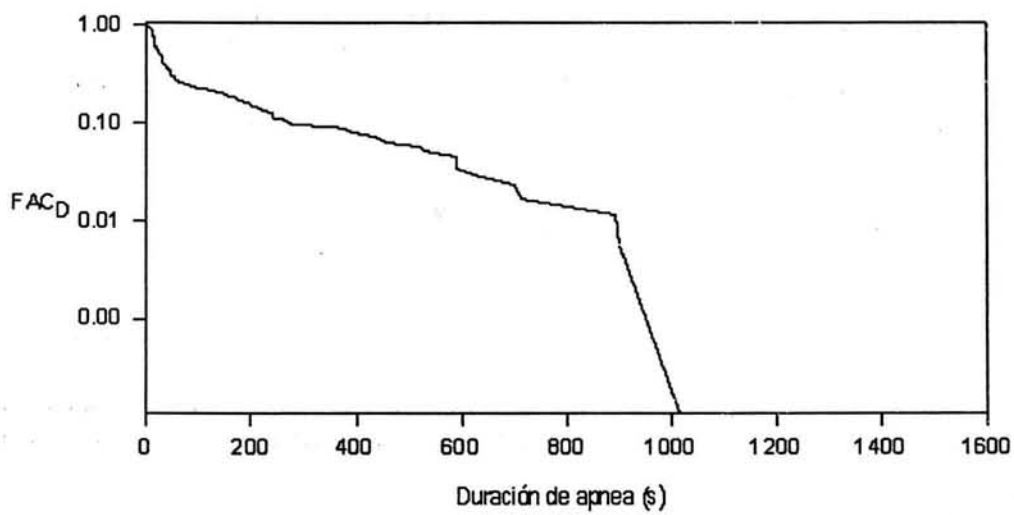
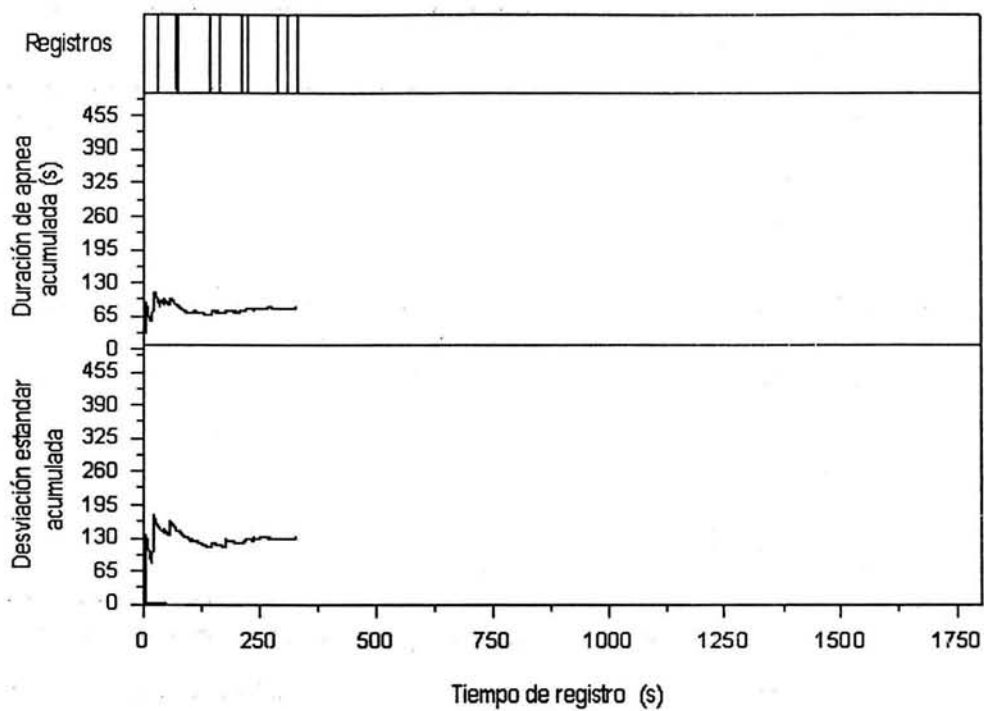
Pareja BB 99



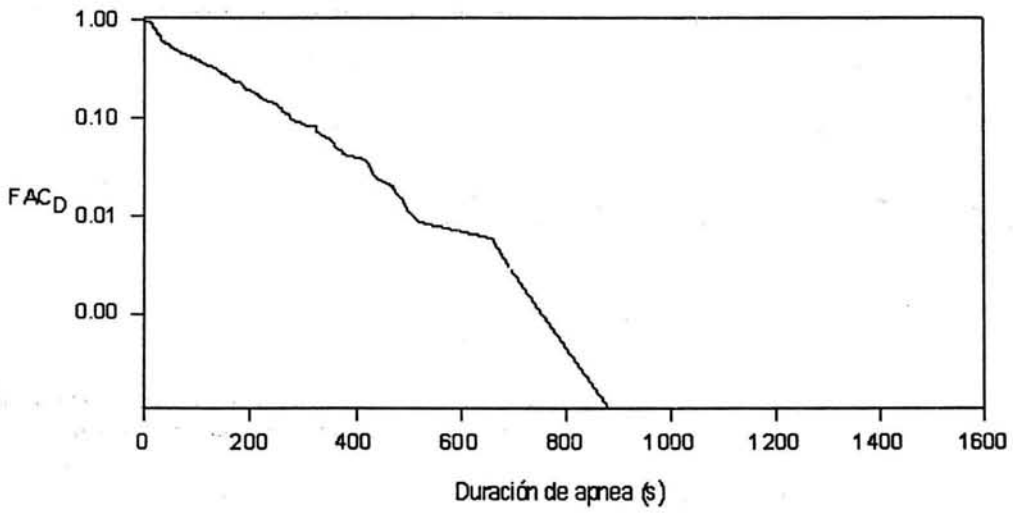
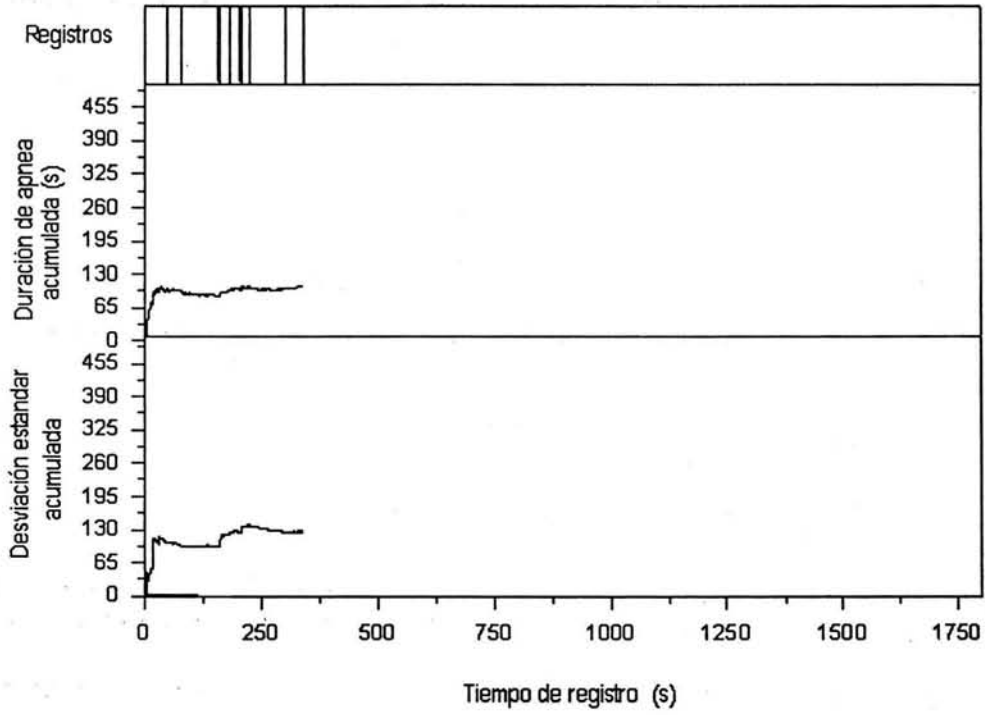
Escolta BB 99



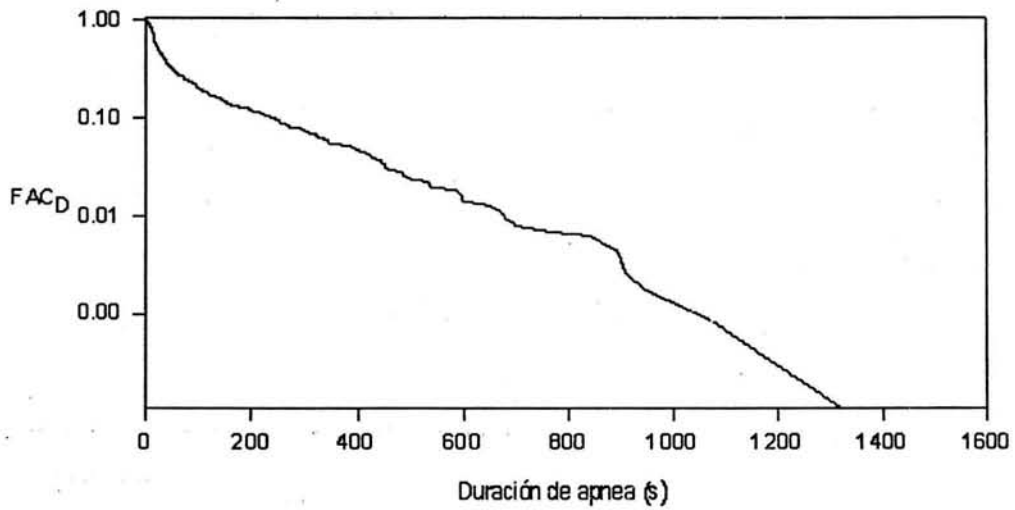
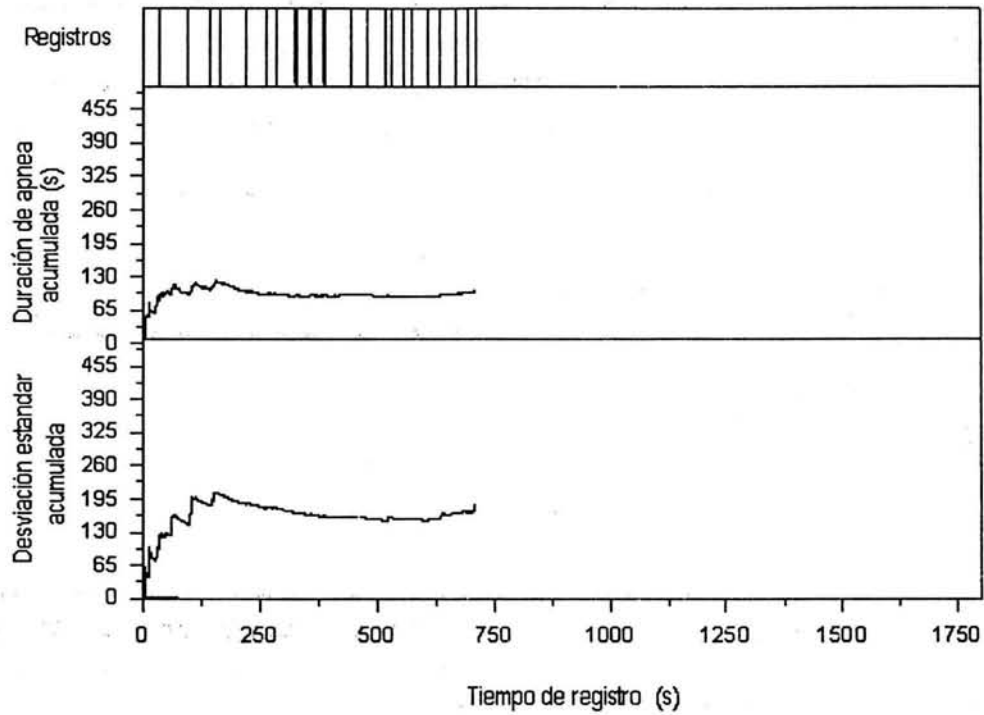
Hc IS 97



HcE BB 99



Grupo IS 97



Apéndice 3. Índice de abreviaturas y formulario

Abreviatura	Definición	Fórmula	Observaciones
Área de estudio			
BB	Bahía de Banderas		
IS	Isla Socorro		
BJ	Bahía de Jaltemba		
Eficiencia de observación simultánea			
E	Eficiencia de observación	$E = t_a / t_r$	
C	Capacidad de observación simultánea	$C = t_t / t_r$	
t_a	Tiempo total de apneas analizadas		
t_r	Tiempo real de observación		
t_t	Tiempo total de observación		
Estructura conductual			
c	Valor ordinal de la conducta		
r	Riqueza de conductas		
R_e	Riqueza efectiva de conductas	$R_e = \frac{1}{\sum_{c=1}^R f_c^2}$	$\sum f_c = 1$
f_c	Frecuencia de conducta c	$f_c = n_c / n_{tc}$	
n_{tc}	Número total de conductas por registro o por agrupación		
S	Diversidad de Shannon-Wiener	$S = -\sum_{c=1}^R f_c \log_2(f_c)$	
t	Tiempo de uno o varios registros de una agrupación		
Ev	Número de eventos		
d_{ab}	Distancia euclidiana entre agrupaciones a y b	$d_{ab} = \sqrt{\sum_{c=1}^R (f_{ca} - f_{cb})^2}$	
	Frecuencia de conducta c en agrupación a		

Abreviatura	Definición	Fórmula	Observaciones
f_{cb}	Frecuencia de conducta c en agrupación b		
Patrones de ventilación			
g	Tipo de agrupación		
D_a	Duración de una apnea		
D_{ap}	Promedio de duración de apnea por registro o por agrupación	$D_{ap} = \sum D_a / n_{ta}$	
FAC_D	Frecuencia acumulada complementaria de la duración de apnea	$FAC_D = 1 - \sum_{D_{min}}^{D_{max}} f_{aD}$	
fa_D	Distribución de la duraciones de inmersión	$fa_D = n_{aD} / n_{ta}$	
n_{ta}	Número total de apneas por registro o por agrupación		
n_{aD}	Número de apneas de duración D		
N	Número de apneas realizadas		
Co	Índice de consumo de aire de la clase sr (ventilaciones / Δt)	$Co = \sum_{g=1}^{ng} V_g F_g$	
V_g	Tasa ventilatoria de cierta agrupación	$V_g = 1 / D_{ap}$	
F_g	Fracción de tiempo que cierto individuo pasa dentro de la agrupación	$F_g = P_g Q_{sr} N_g$	$\sum F_g = 1$
P_g	Frecuencia relativa de cada agrupación	$P_g = n_g / n_{t_g}$	$\sum P_g = 1$
n_g	Número de avistamientos de agrupaciones g en el periodo Δt	Medrano-González <i>et al.</i> 1994	$\sum Q_{sr} = 1$ para cada g en el periodo Δt
n_{t_g}	Número total de agrupaciones avistadas en el periodo Δt		
Q_{sr}	Proporción de animales de cierto sexo y estado reproductivo		
sr	Animales de cierta clase de sexo y estado reproductivo		
N_g	Número de individuos promedio de cada agrupación		
Ecuación de regulación			
ΔV	Diferencia del número de ventilaciones del tiempo t al tiempo t+1	$\Delta V \propto [-a (R-V)]$ $\Delta V = (V_{t+1} - V_t)$	
a	Coefficiente de reactividad de la ecuación de regulación		
R	Promedio del número de ventilaciones por dos días	$R = \{ \# V_t \text{ del total de días} / \text{total de días} \} 2 \text{ días}$	

Abreviatura	Definición	Fórmula	Observaciones
V	Número de ventilaciones por dos días		
Vt	Número total de ventilaciones		
Índice de competencia			
Cm	Índice de competencia	$Cm = \left(\frac{Nnf_m}{t} \right)^2$	
N	Número de grupos compuestos		
n	Número de adultos presentes en los grupos		
f _m	Fracción de machos		
#H	Número total de hembras solas		