



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

TRANSICIONES ENTRE LAS AGRUPACIONES DEL
RORCUAL JOROBADO (*Megaptera novaeangliae*)
EN EL PACÍFICO MEXICANO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

B I Ó L O G O

P R E S E N T A

HIRAM ROSALES NANDUCA

DIRECTOR DE TESIS: DR. LUIS MEDRANO GONZÁLEZ



2004



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.



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: Transiciones entre las agrupaciones del roscual jorobado (Megaptera novaeangliae) en el Pacífico mexicano

realizado por Hiram Rosales Nanduca

con número de cuenta 9438919-9 , 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. Eduardo Morales Guillaumin 

Propietario

Dra. María del Carmen Bazúa Dúran 

Suplente

M. en C. Julio Alejandro Prieto Sagredo 

Suplente

M. en C. Kathleen Ann Babb Stanley 

Consejo Departamental de Biología


 M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA

DEDICATORIA:

A mis padres: Eunice y Evely

A mis hermanos: Cesar, Juan Carlos, Victor Hugo

Al amor: Anidia

A la esperanza: Frida Odette

**Yo sigo trabajando con los materiales que tengo y que soy
Soy omnívoro de sentimientos, de seres, de libros,
de acontecimientos y batallas.
Me comería toda la tierra.
Me bebería todo el mar.**

Pablo Neruda: Confieso que he vivido.

Contenido

I) RESUMEN.....	1
II) ABSTRACT.....	2
III) INTRODUCCIÓN.....	3
IV) ANTECEDENTES.....	6
Distribución y ciclo migratorio.....	9
Estructura poblacional.....	11
Reproducción.....	12
Hábitos invernales.....	14
V) JUSTIFICACIÓN.....	21
VI) OBJETIVOS.....	22
VII) ÁREA DE ESTUDIO.....	23
Bahía de Banderas.....	23
Isla Socorro.....	24
VI) MÉTODOS.....	27
Trabajo de Campo.....	27
Análisis de Datos.....	29
VII) RESULTADOS.....	34
Ocurrencia de las agrupaciones.....	34
Perfiles de abundancia y agregación.....	36
Perfiles de transiciones, formaciones y competencia.....	39
VIII) DISCUSIÓN.....	58
IX) CONCLUSIONES.....	61
XII) RECOMENDACIONES.....	63
X) AGRADECIMIENTOS.....	64
XI) REFERENCIAS.....	68

I) RESUMEN

Los hábitos del rorcual jorobado (*Megaptera novaeangliae*) presentan contrastes estacionales marcados. Durante el verano en las zonas de alimentación, las asociaciones entre individuos son generalmente estables y de tipo cooperativo mientras que durante el invierno en las zonas de reproducción, existe competencia entre los machos por el apareamiento. Como resultado de esta competencia, existe dispersión diferencial por sexos que genera la estructura genética poblacional particular de esta especie. El estudio de los hábitos invernales de las ballenas jorobadas es importante entonces porque de ellos depende la reproducción y la estructura genética y demográfica poblacional de esta especie que se encuentra en recuperación luego de casi extinguirse siendo aún vulnerable por su fuerte interacción con las actividades humanas en las zonas costeras de todo el mundo. Las agrupaciones que forman las ballenas jorobadas en el invierno son las mismas en todo el mundo y comprender la dinámica de su formación conlleva a un entendimiento de sus hábitos reproductivos. En este trabajo se analizaron las transiciones entre las agrupaciones de ballena jorobada durante su estancia invernal en el Océano Pacífico Mexicano dentro de un contexto social. Se hicieron observaciones desde puntos fijos en tierra utilizando un teodolito en la Bahía de Banderas durante el invierno de 2002 (BB02) y la Isla Socorro durante el invierno de 2003 (IS03). La ocurrencia de las agrupaciones en general fue similar en ambas zonas, siendo los grupos de animales solos (S) y en pares (Par) las más abundantes en ambas zonas. En la Isla Socorro, sin embargo, se observaron más grupos de adultos y diferentes agrupaciones con crías. La fracción de hembras por machos presentes en BB02 y en IS03 fueron 0.234 y 0.231 respectivamente. Se observaron cambios estacionales en la intensidad de la competencia y esta tuvo un incremento paralelo en relación con la abundancia. La competencia fue mayor en IS03 que en BB02 pero en BB02 la competencia es mayor en las mismas condiciones de abundancia. En general, las agrupaciones con más individuos se forman menos y son más inestables pero en la Isla Socorro los grupos con cría y en general los grupos con más de tres adultos o juveniles tienden a formarse y mantenerse más que en la Bahía de Banderas. La frecuencia de transiciones, que mide la inestabilidad de las agrupaciones, asimismo disminuye en la Isla Socorro al incrementarse la abundancia. Esto indica que en la Isla Socorro las agrupaciones son más estables que en la costa continental. Estas diferencias pueden explicarse con una misma dinámica operando en distintas condiciones de tamaño y continuidad de las agregaciones. La competencia en lugares de agregación parchada, como las Islas Revillagigedo, puede consistir más en el ordenamiento de jerarquías entre los machos en tanto que la tasa de reencuentro entre los animales (machos y hembras) es alta. En la costa continental, los machos buscan más a las hembras y no establecen relaciones de jerarquía entre sí en tanto que las tasas de reencuentro entre los animales son bajas.

II) ABSTRACT

The habits of the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) are seasonally quite contrasting. During the summer in feeding areas, associations among individuals are generally stable and cooperative while during the winter in breeding areas, there is competition between males for mating. An outcome of this competition is the sex-biased dispersal which generates the particular genetic population structure of this species. The study of wintering habits then is important as they determine reproduction and the genetic and demographic population structure of this species which is recovering after almost being extinguished being yet vulnerable because of its strong interaction with human activities in the coasts worldwide. The pods that humpback whales form during the winter are the same all around the world and understanding the dynamics of their formation takes also understanding of the breeding habits. Here, the transitions among the pods that humpback whales form during the winter in the Mexican Pacific Ocean were analysed within a social context. Land-based observations were made in Banderas Bay during the winter of 2002 (BB02) and in Socorro Island during the winter of 2003 (IS03) using a theodolite. The occurrence of pods was similar in both areas being solos and pairs more abundant. However, in Socorro Island groups of adults and pods including calves were more frequent. The fraction of females per males was 0.234 for BB02 and 0.231 for IS03. Seasonal changes of competition between males were observed and changed in parallel with abundance. Competition was higher in IS03 but in BB02 competition was higher in the same conditions of abundance. In general, larger pods are formed less frequently and are more unstable but, in Socorro Island, pods including calves and pods with more than three adults are formed and are more stable as compared to Banderas Bay. The rate of transitions, which is a measure of pod instability, also decreases parallel to increments of abundance. This shows that pods are more stable in Socorro Island as compared to the continental coast. These differences may be explained by one dynamics operating in different conditions of size and continuity of the winter aggregations. Competition in regions of patched aggregation, as the Revillagigedos, may be involved more with the establishment of hierarchies among males as the re-encounter rate between animals (males and females) is high. In the continental coast, males search more for females and do not establish hierarchical relationships among them as the re-encounter rate between animals is low.

III) INTRODUCCIÓN

México es un país con una gran riqueza biológica que se refleja en la diversidad de ecosistemas, hábitats y especies. La ubicación geográfica de nuestro país hace que en él confluyan especies de origen tropical así como de climas fríos y templados, tanto en ecosistemas terrestres como marinos. La diversidad de los vertebrados en nuestro país se encuentra entre las más altas a nivel mundial, particularmente en anfibios, reptiles, aves y mamíferos. México cuenta con 504 especies de mamíferos (Arita y Ceballos, 1997) de las cuales 47 son mamíferos marinos, esto es, aproximadamente el 39% de las poco más de 120 especies de mamíferos que dependen de los ecosistemas marinos en forma parcial o completa en el mundo (Salinas y Ladrón de Guevara, 1993).

En México, los mamíferos marinos tienen representantes de tres órdenes: los sirenios (manatíes), los pinnípedos (lobos marinos y focas) y los cetáceos (delfines, marsopas, cachalotes, zifios y ballenas). Dentro de los cetáceos presentes en nuestro país se encuentra la ballena jorobada o rorcual jorobado (*Megaptera novaeangliae*) el cual presenta una distribución cosmopolita y un ciclo migratorio anual regular. La ballena jorobada es una de las especies de cetáceos que más se ha estudiado en el mundo.

Alrededor del mundo se han distinguido tres grandes poblaciones de estos cetáceos: la del Océano Pacífico Norte, la del Océano Atlántico Norte y la del Océano Austral (NMFS, 1991). Las ballenas jorobadas se alimentan durante el verano en aguas frías en latitudes altas mientras que durante el invierno se concentran en zonas de reproducción y crianza en latitudes bajas que se caracterizan por ser aguas someras con temperatura alrededor de los 25 °C (Dawbin, 1966).

En el Océano Pacífico Mexicano se encuentran dos subpoblaciones, una que se distribuye a lo largo de la costa continental y la otra que se encuentra alrededor de las Islas Revillagigedo (Urbán *et al.*, 2000; Urbán y Aguayo, 1987).

La reproducción de las ballenas jorobadas ocurre en un contexto de competencia entre los machos por el apareamiento de la cual derivan eventos de dispersión que conforman la estructura poblacional de esta especie. La estructura social de las jorobadas, como la de cualquier otra especie con interacciones sociales es un elemento importante de la biología de poblaciones ya que influye en la tasa de reproducción, el flujo génico y los patrones de distribución (Wilson, 1975). Es importante asimismo conocer los efectos que las actividades humanas pueden tener sobre la estructura social de las poblaciones y cómo pueden afectar la ecología reproductiva de las especies. La organización social de las ballenas jorobadas se caracteriza por presentar contrastes estacionales marcados. Durante el verano las asociaciones entre individuos son generalmente más estables y de tipo cooperativo en las zonas de alimentación (Whitehead, 1983; Weinrich y Kuhlberg, 1991; Clapham, 1993) mientras que durante el invierno, en las zonas de reproducción, la competencia intrasexual entre los machos es común (Tyack y Whitehead, 1983; Baker y Herman, 1984) la cual por lo general ocurre en forma de grupos de competencia (Clapham *et al.*, 1992). Se sabe que las agrupaciones que forman las ballenas jorobadas durante su estancia en las zonas de reproducción y los eventos conductuales que en estas agrupaciones ocurren, son similares en todo el mundo. Por ello, realizar estudios que nos ayuden a entender la dinámica de la ocurrencia de agrupaciones de ballenas jorobadas durante el invierno conlleva a una descripción de sus hábitos reproductivos. Considerando que esta especie estuvo al borde de la extinción como consecuencia de la cacería comercial y de que actualmente se encuentra amenazada como consecuencia del desarrollo de actividades humanas en las zonas costeras, es importante conocer los aspectos ecológicos y sociales implicados en la reproducción de la ballena jorobada.

En este trabajo se analizan las transiciones que forman y desaparecen las agrupaciones de ballena jorobada en el Océano Pacífico mexicano dentro de un contexto social para determinar parte de la dinámica que rige los hábitos reproductivos de estos animales. Entre las transiciones se distinguen afiliaciones y desafiliaciones en referencia a la unión o separación de grupos respectivamente. En una afiliación dos o más agrupaciones, se unen y forman una nueva agrupación. En una desafiliación uno o más individuos se separan de una agrupación dando como resultado la formación de al menos dos nuevas agrupaciones. Otro aspecto a considerar en el estudio de las transiciones es el de la tasa de formación de agrupaciones particulares dadas todas las transiciones que pueden generarlas. Un tercer aspecto a tener en cuenta es el del contexto social que aquí se define operativamente por la descripción de la abundancia, el grado de agregación, la proporción de clases de sexo y estado reproductivo así como por el grado de competencia entre los machos.

IV) ANTECEDENTES

La ballena jorobada es una de las aproximadamente 80 especies de cetáceos que existen en la actualidad y se conoce con distintos nombres alrededor del mundo: Buckelwal (alemán), Rorcual jorobado, Ballena jorobada ó Yubarta (español), Keporkak (esquimal de Groenlandia), Aghvesiiq (esquimal Yupiq), Humpback Whale (inglés), Hrafneydar (islandés), Megatteera (italiano), Zatō kujira (japonés), Knilhaval (noruego), Baleia jubarte (portugués), Baleine à bosse (francés) y Gorbach (ruso).



Figura 1. Ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*). Ilustración de P. Folkens, tomada de Perry *et al.* (1999).

La cabeza de las ballenas jorobadas es más redonda que la de cualquier otro rorcual y constituye el 28-30% de la longitud total del cuerpo. La cabeza presenta tubérculos dérmicos que se encuentran sobre la superficie dorsal del rostro, la barbilla y las mandíbulas. Sobre el rostro, los tubérculos se distribuyen en tres filas, una central y dos laterales. Una de las filas laterales forma una doble fila sobre cada margen de la mandíbula superior y por lo general, se observan 5 - 8 tubérculos en la fila media y 5 - 15 en las laterales. La barbilla presenta un grupo de tubérculos en la parte frontal de la mandíbula. La mandíbula tiene 10 - 15 tubérculos por lado cada uno de los cuales contiene un pelo sensitivo de 1 - 3 cm de longitud (Tomilin, 1967).

La coloración del cuerpo varía de completamente negra a negra con manchas blancas en la garganta, el abdomen y los costados. En algunos animales, el vientre puede ser completamente blanco. También pueden observarse manchas blancas en la cabeza, detrás de los ojos y en el dorso. Las barbas son principalmente oscuras o grises aunque pueden presentarse algunas ligeramente aclaradas. En un animal adulto se pueden encontrar 270 - 400 placas que alcanzan 85 - 104 cm de longitud (Tomilin, 1967).

Las características externas más distintivas de las ballenas jorobadas son el número de pliegues ventrales, el tamaño y forma de las aletas pectorales y la coloración y forma de la aleta caudal. Las ballenas jorobadas tienen menos pliegues ventrales y presentan más espacio entre cada uno de ellos en comparación con los demás balenopteridos. Sus aletas pectorales son largas, estrechas y pueden alcanzar una extensión equivalente a $1/3$ de la longitud total del cuerpo. La superficie dorsal de las aletas puede ser totalmente negra o variar del negro al blanco mientras que la superficie ventral por lo general es blanca aunque puede ser moteada o presentar una coloración gris. El margen anterior de las aletas pectorales de todas las ballenas jorobadas es ondulado y el borde posterior es más liso y delgado que el borde anterior. La aleta dorsal es pequeña, con altura menor a los 30 cm y varía en su forma de falcada a ligeramente redondeada. La aleta dorsal puede ser del mismo color del dorso o presentar zonas moteadas (Tomilin, 1967).

Las aletas caudales de los rorcuales jorobados presentan una coloración y forma que son características de la especie. Los bordes posteriores son con frecuencia aserrados y pueden tener una muesca profunda en el centro. La superficie dorsal de la aleta es negra mientras que la superficie ventral presenta una serie de combinaciones que van del negro total al blanco total. Debido al patrón de coloración que se observa en la superficie ventral de la aleta caudal, este rasgo se ha utilizado para identificar individuos. Las aletas caudales de algunos animales pueden presentar cicatrices algunas de las cuales pueden ser causadas por ataques

de orcas (Katona *et al.*, 1979). La longitud de la aleta caudal varía del 27 al 33.5% de la longitud total del cuerpo (Tomilin, 1967).

La ballena jorobada presenta una capa de grasa relativamente gruesa en comparación con otras especies de rorcuales. El grosor de esta capa varía dependiendo de la época del año, la edad y de las condiciones fisiológicas de los individuos. Los animales jóvenes poseen una capa de grasa más delgada que los adultos, mientras que las hembras preñadas presentan una capa de grasa más gruesa que la de los otros animales. El máximo grosor de la capa de grasa en las hembras varía de 14 a 19 cm y el promedio general es cercano a 12 cm (Tomilin, 1967).

Las ballenas jorobadas se cazaron mucho debido a su tendencia a agregarse en aguas tropicales durante su temporada de reproducción y a su cercanía a la costa en sus zonas de alimentación. No existen datos del número de ballenas jorobadas capturadas en el Océano Pacífico Norte antes de 1900, tanto para las operaciones comerciales como para la cacería de subsistencia. Con el inicio de la cacería comercial pelágica a comienzos del siglo XX, alrededor de 23,000 ballenas jorobadas fueron capturadas entre 1905 y 1960 y se capturaron más de 5,000 animales entre 1960 y 1965 llevando a una reducción de la población en el Pacífico Norte de aproximadamente 20,000 a poco más de 1,000 animales en 1966, año en que se decretó la prohibición de la caza comercial (Johnson y Wolman, 1984; Rice, 1978). En la actualidad, se calcula que la población de ballenas jorobadas para el Océano Pacífico Norte excede las 6,000 ballenas (Calambokidis *et al.*, 1996). Urbán *et al.* (1999) estimaron que el tamaño poblacional absoluto durante los años de 1987 - 1992 era de alrededor de 1,162 individuos en la costa del Océano Pacífico Mexicano y de 650 ballenas para el Archipiélago Revillagigedo.

En el Océano Atlántico Norte, utilizando datos de la industria ballenera de 1865, se había estimado una población de aproximadamente 4,700 ballenas para la zona de

las Antillas (Mitchell y Reeves, 1983). Smith *et al.* (1999) estimaron una población de alrededor de 10,600 ballenas para el Océano Atlántico Norte, en 1999. Para el Océano Austral la estimación del tamaño poblacional antes de la explotación es de alrededor de 100,000 ballenas (Gambell, 1976). Para el periodo de 1978 a 1988, Butterworth *et al.* (1995) estimaron una población de cerca de 20,000 animales para esta misma zona. Durante las dos primeras décadas del siglo XX se estima que en el Océano Austral se capturaron 43,000 animales (Chittleborough, 1965). De 1919 a 1938 se capturaron 28,000 ballenas jorobadas y después de 1938 se capturaron alrededor de 22,000 ballenas. En 1966, la Comisión Ballenera Internacional (CBI) declaró el inicio de la protección de la ballena jorobada, prohibiendo con ello su cacería. La flota soviética, capturó más de 48,000 animales de 1947 a 1980 en el Océano Austral (Chittleborough, 1965; Zemsky *et al.*, 1995).

Distribución y ciclo migratorio

El rorcual jorobado es una especie cosmopolita que habita prácticamente en todos los océanos del mundo (Tomilin, 1967). El rorcual jorobado presenta un ciclo migratorio anual dividido en dos fases. Durante la primavera y el verano las jorobadas se alimentan en latitudes altas en aguas frías con alta productividad y en el otoño viajan a latitudes bajas en aguas tropicales y subtropicales donde la reproducción y crianza se llevan al cabo (Chittleborough, 1965; Dawbin, 1966). Las zonas de reproducción de las ballenas jorobadas se caracterizan por presentar baja productividad. Datos de la industria ballenera revelan que las ballenas jorobadas no se alimentan o que lo hacen ocasionalmente durante su estancia invernal en las zonas de reproducción (Chittleborough, 1965; Dawbin, 1966).

Las ballenas jorobadas de la población del Océano Pacífico Norte se dividen en subpoblaciones relativamente discretas durante el verano (Baker *et al.*, 1986; Calambokidis, *et al.*, 1996) y se alimentan en distintas zonas que van del oeste del

Océano Pacífico desde el norte de Japón, Mar de Bering hasta el lado oriental incluyendo las costas de Alaska y del sureste de California, principalmente en aguas costeras (Tomilin, 1967; Rice, 1978). Durante el invierno, las ballenas jorobadas del Océano Pacífico Norte migran a tres regiones distintas lo que ha llevado a dividir las en tres subpoblaciones. La subpoblación Asiática migra a las Islas Marianas, Taiwán, Islas Bonin e Islas Ryukyu, la subpoblación central migra al Archipiélago Hawaiano y la del Océano Pacífico Nororiental o Americana migra al Sur de la Península de Baja California y la costa occidental de México hasta Costa Rica. Una subpoblación aparentemente distinta es la de las ballenas que en el invierno se encuentran en el Archipiélago de Revillagigedo y de las cuales se desconocen sus principales destinos de verano que se suponen cercanos a las costas de Alaska (Acevedo y Smultea, 1995; Baker y Herman, 1981; Darling y Mori, 1993; Herman y Antinoja, 1977; Rice, 1978; Steiger, *et al.*, 1991; Urbán y Aguayo, 1987).

Recientemente, Urbán *et al.* (1999) definieron dos stocks principales para el Océano Pacífico Mexicano: el stock costero y el stock de Revillagigedo. Medrano-González *et al.* (1995) encontraron evidencia de que la agregación de ballenas jorobadas que se distribuye en la zona costera del Océano Pacífico Mexicano es genéticamente diferente de la agregación del Archipiélago de Revillagigedo. Los principales destinos migratorios para las ballenas que pasan el invierno en el Océano Pacífico Mexicano son las costas de los estados de California, Oregon, Washington y la Columbia Británica para el stock costero. Para el stock de Revillagigedo no se conoce el destino migratorio principal, por lo que se ha propuesto que este stock debe ser considerado aparte del stock Americano (Urbán *et al.* 1999; Figura 2).

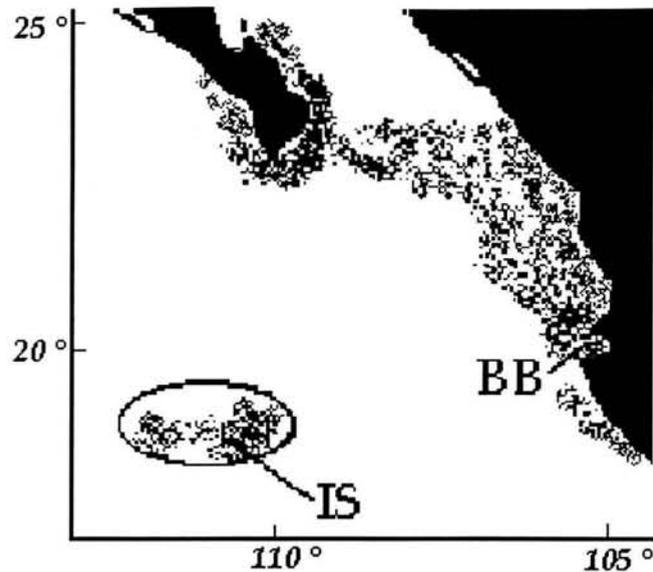


Figura 2. Distribución de las poblaciones de ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en el Océano Pacífico Mexicano: Bahía de Banderas (BB); Isla Socorro (IS).

Estructura poblacional

Los análisis de variación genética muestran que la estructura poblacional presenta una organización jerárquica determinada por la filopatria de los animales. Esta organización es aprendida por los ballenatos durante su primer año de vida después de completar un ciclo migratorio completo de las zonas de reproducción a las zonas de alimentación (Baker *et al.*, 1993, 1994; Weinrich, 1998).

En el Océano Pacífico, los análisis de DNA mitocondrial sugieren que esta población se encuentra sujeta a ciclos de expansión y contracción asociados a las glaciaciones. Los contrastes entre la diversidad genética mitocondrial y nuclear revelan que puede existir dispersión diferencial de sexos asociada con las fases de expansión (Baker y Medrano-González, 2002). Estos ciclos de expansión pueden haber provocado cambios en la distribución invernal de las ballenas creando un corredor de intercambio de gametos cerca del Ecuador en zonas con alta productividad en la costa del Océano Pacífico Americano (Medrano-González *et al.*, 2001).

El análisis de la estructura global del DNA mitocondrial muestra que existe diferenciación entre las tres grandes poblaciones de ballenas jorobadas; Océano Atlántico Norte, Océano Pacífico Norte y Océano Austral (Baker *et al.*, 1993; Baker y Medrano-González, 2002). Baker *et al.* (1993) agruparon los linajes de DNA mitocondrial y los dividieron en tres grandes clados, AE, CD e IJ. En el Océano Pacífico Norte el clado más abundante es el AE, el cual muestra una distribución clinal principalmente en el subtipo A que alcanza su mayor frecuencia en las zonas de alimentación de Alaska y disminuye su abundancia hacia las zonas de alimentación en California. El clado AE tiene frecuencias muy bajas en la población del Océano Pacífico Sur. Por otra parte, el clado CD es el más abundante en la población del Océano Pacífico Sur y su frecuencia disminuye hacia el norte del Pacífico (Baker *et al.*, 1993, 1998; Baker y Medrano-González, 2002; Medrano-González *et al.*, 1995; Figura 3).

Las ballenas jorobadas que pasan el invierno en el Océano Pacífico Mexicano exhiben una diversidad genética mayor (diversidad nucleotídica de 1.11% por sitio) que la de las ballenas que se encuentran en Hawai (diversidad nucleotídica de 0.36% por sitio). Además del grado de diversidad, se han distinguido ocho haplotipos (linajes) mitocondriales para el Océano Pacífico Mexicano que se dividen en dos grupos principales: AE, que es el más común en el Océano Pacífico Norte, y CD que es originario del Hemisferio Sur (Medrano-González, 1993; Medrano-González *et al.*, 1995).

Reproducción

El período de gestación en las ballenas jorobadas tiene una duración promedio de 11 a 12 meses y el período de lactancia puede durar hasta 10.5 meses, tiempo en el cual las crías presentan una longitud promedio de 9 m (Chittleborough, 1958). Existe evidencia de que algunas hembras pueden tener estro post-parto y tener crías en años consecutivos (Chittleborough, 1958) aunque el intervalo entre nacimientos más característico es de una cría por cada dos años (Barlow y

Clapham, 1997; Chittleborough, 1958; Clapham y Mayo, 1990; Glockner-Ferrari y Ferrari, 1990; Johnson y Wolman, 1984). En el Hemisferio Norte, los nacimientos tienen lugar entre enero y marzo y en el Hemisferio Sur entre abril y septiembre. Wiley y Clapham (1993) proponen que un intervalo largo entre nacimientos resulta en una condición materna superior.

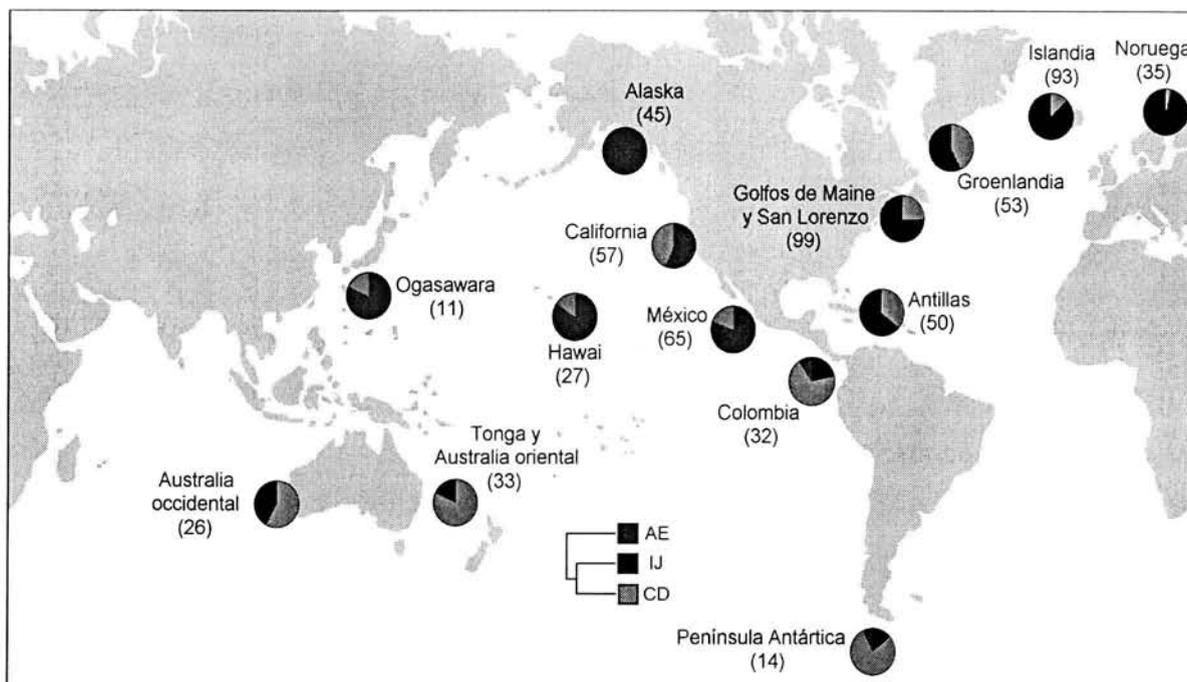


Figura 3. Distribución de haplotipos mitocondriales de ballena jorobada en el Océano Pacífico Norte, Océano Atlántico Norte y Océano Austral (tomado de Baker y Medrano-González, 2002).

Entre 1949 y 1955, Chittleborough (1958) analizó 249 fetos de la costa oeste de Australia y encontró una proporción de sexos ligeramente mayor para los machos (51.4%). También determinó que el pico de nacimientos ocurría a principios del mes de agosto. En el Hemisferio Norte, el pico de nacimientos ocurre en el mes de febrero (Herman y Antinoja, 1977; Whitehead, 1981). La proporción de sexos en las poblaciones de ballenas jorobadas no se desvía significativamente de la paridad (Clapham *et al.*, 1995).

Las crías al nacer tienen una longitud promedio de 4 a 5 m (Chittleborough, 1965) y alcanzan la madurez sexual alrededor de los cinco años, con una longitud promedio de 12.09 m para las hembras y de 11.58 m para los machos. La madurez física se alcanza alrededor de los diez años con una longitud promedio de 13.35 m para los machos y de 13.72 m para las hembras (Chittleborough, 1959, 1965).

Se han reportado distintas tasas de reproducción, definidas como el número de crías por hembra madura por año. Los datos de los balleneros reportan una tasa de preñez de 0.37 para el oeste de Australia (Chittleborough, 1965) y de 0.39 para las Islas Aleutianas (Nishiwaki, 1959) las cuales son comparables a las obtenidas en años más recientes para Alaska (0.37) y para el Golfo de Maine (0.41) (Baker *et al.*, 1987; Clapham y Mayo, 1990). En el Océano Pacífico Norte las estimaciones de las tasas de reproducción anuales en las zonas de reproducción son de 0.58 crías por año y de 0.38 crías por año en el verano en las zonas de alimentación (Baker *et al.*, 1987). En el Océano Pacífico Mexicano las estimaciones son de 0.57 para la Bahía de Banderas y 0.62 para las Islas Revillagigedo (Juárez Salas, 2001).

Hábitos invernales

El término grupo o agrupación se define como un conjunto de organismos que permanecen juntos por un periodo y se caracteriza por la sincronía de movimientos en los cuales se observan conductas coordinadas. Se considera que una ballena está asociada a otra(s) cuando se encuentran a una distancia de dos a cinco cuerpos de longitud de la (s) otra (s) y cuando sus actividades, como la velocidad de nado, dirección de movimiento y conducta de ascenso e inmersión son coordinadas (Clapham y Mayo, 1987; Mobley y Herman, 1985; Wilson, 1975).

En el caso del rorcual jorobado, se ha observado que la conducta social se caracteriza por presentar contrastes estacionales marcados. Las asociaciones entre los individuos de esta especie son por lo general fluidas y de tipo cooperativo en

las zonas de alimentación durante el verano (Clapham, 1993; Weinrich y Kuhlberg, 1991; Whitehead, 1983) con agresiones raras o ausentes (Weinrich, 1995). Whitehead (1983) encontró que el tamaño de las agrupaciones durante la fase de alimentación está relacionado con el tamaño horizontal del banco de presas y que los grupos pequeños son más estables que los grandes por lo que la tasa de afiliación disminuye ligeramente con el tamaño del grupo. Así, los grupos grandes se desafilian más rápido.

Durante el invierno, en las zonas de reproducción se han reportado conductas de tipo competitivo las cuales se han relacionado con la competencia de los machos por el acceso a hembras sexualmente maduras (Baker y Herman, 1984; Darling *et al.*, 1983; Mobley y Herman, 1985; Tyack y Whitehead, 1983). Debido a que los grupos de ballenas con un mayor número de individuos y actividades en superficie son más fáciles de ver e identificar fotográficamente, se ha observado que estos grupos están compuestos mayoritariamente por machos, por lo que han sido descritos como grupos de competencia (Baker y Herman, 1984; Brown y Corkeron, 1995; Clapham *et al.*, 1992; Darling y Bérubé, 2001; Medrano *et al.*, 1994; Tyack y Whitehead, 1983).

Como las agrupaciones que forman las ballenas jorobadas durante el invierno son prácticamente las mismas en todo el mundo y éstas tienen conductas muy parecidas y caracterizadas, los hábitos invernales de las ballenas jorobadas se pueden describir de acuerdo a los perfiles de ocurrencia de los grupos y las clases de actividad. Los tipos de agrupaciones que se observan en el invierno son los siguientes: 1) Solos (S), animales juveniles o adultos de ambos sexos; 2) Cantores (C), machos adultos que pueden permanecer en un área definida emitiendo canciones para atraer hembras receptivas y / o para ordenar un status social; 3) Hembras con cría (Hc); 4) Hembras con cría y escolta (HcE). La escolta puede ser un macho joven o adulto que se encuentra esperando a que la hembra entre en estro; 5) Parejas de adultos y/o juveniles (Par), machos aliados y/o macho y hembra asociados en torno al apareamiento; 6) Grupos de tres o más animales

adultos y/o juveniles (G3, G4, etc). Estos son grupos de competencia física directa entre los machos y 7) Grupos de tres o más animales con una cría presente (G3c, G4c, etc) (Baker y Herman, 1984; Brown y Corkeron, 1995; Clapham *et al.* 1992; Medrano *et al.*, 1994).

En el Océano Pacífico Mexicano, Ladrón de Guevara Porras (2001) analizó la ocurrencia de las agrupaciones de ballena jorobada y encontró que para la Bahía de Banderas la agrupación observada con mayor frecuencia fue la de animales en pareja, con 34.72% del total de los avistamientos realizados, seguida de los animales solitarios 26.85% y los grupos de tres o tríos con 11.13%. En la Isla Socorro los grupos más frecuentes son los pares (27.09%) que son seguidos por los cantores (14.68%), las hembras con cría y escolta (11.76%) y los solitarios (11.43%).

Brown *et al.* (1995) observaron que el porcentaje de sexos de las ballenas jorobadas durante la migración cerca de las zonas de reproducción está sesgado hacia los machos en proporción 2.41:1 por lo que posiblemente algunas hembras permanezcan en las zonas de alimentación durante el invierno. También se ha observado que, con excepción de las Hembras con cría (Hc) o Hembras con añeros, no existe evidencia de alguna relación de parentesco entre las ballenas que viajan juntas durante la migración de regreso a las zonas de alimentación (Valsecchi *et al.*, 2002).

Baker y Herman (1984) sugieren que la conducta agresiva ocurre en contextos sociales predecibles y que la incidencia de agresión muestra un incremento estacional, una disminución en frecuencia paralela a los cambios en la abundancia de las ballenas y cambios estacionales en el estado reproductivo de hembras y machos (Chittleborough, 1965). En el caso de las agrupaciones de hembra, cría y escolta se ha observado que por lo general la escolta se encuentra detrás de la hembra. Cuando otro animal se afilia con esta agrupación, la escolta inicial intenta mantener su proximidad a la hembra desplazando al intruso y alejándolo de la

hembra. Si el intruso insiste en sus intentos de acercarse a la hembra, pueden iniciarse una serie de conductas agresivas por parte de la escolta inicial (Baker y Herman, 1984; Tyack y Whitehead, 1983). El lapso entre la primera asociación del retador y su desafiliación varía de 10 minutos a varias horas (Baker y Herman, 1984; Mobley y Herman, 1985).

Los grupos de competencia son asociaciones que duran poco tiempo y con tamaño variable (tres a quince individuos). Dentro de un grupo de competencia puede o no haber una hembra y se considera que el fin de la competencia se presenta cuando se han establecido grados de dominancia entre los machos o cuando alguno de los individuos logra la cópula con una hembra (Baker y Herman, 1984; Clapham *et al.*, 1992; Medrano *et al.*, 1994; Mobley y Herman, 1985).

Los machos y las hembras exhiben diferentes comportamientos, afiliaciones y tiempos de arribo durante su permanencia en las regiones invernales (Gabriele, 1992). La asociación de un animal escolta parece ser más constante que la asociación de un escolta en un grupo con varios escoltas acompañando a una hembra con cría. Esto puede indicar que la intensidad de la competencia de tipo agresivo entre los animales escoltas puede resultar en una disminución en la duración de la asociación entre los individuos. Este patrón general y la duración de las afiliaciones sociales es consistente con las características de un sistema de apareamiento poligínico o promiscuo, caracterizado por la competencia física entre machos (Mobley y Herman, 1985).

Se piensa que las transiciones (pérdida o ganancia de miembros) en las agrupaciones de ballenas jorobadas están, al menos en parte, relacionados con las clases sexualmente maduras debido a que: 1) A comienzos de la temporada invernal existe una tasa baja de transiciones posiblemente porque el grueso de la población son animales inmaduros (Chittleborough, 1955; Dawbin, 1966); 2) A que al final del invierno se observa una baja incidencia de transiciones y una gran

proporción de hembras con cría (Herman y Antinoja, 1977) y 3) Porque el pico de transiciones coincide con el pico de abundancia a la mitad de la temporada (Mobley y Herman, 1985). El resultado de los cambios estacionales en las proporciones de sexos en las zonas de reproducción puede derivar en un incremento en los grupos de machos que compiten por un número limitado de hembras (Medrano *et al.*, 1994). Los datos de sexo indican que no en todos los grupos se encuentra una hembra por lo que se piensa que en los grupos en los que sólo hay machos puede estar ocurriendo algún tipo de dominancia y que todos los animales que se encontraban en el rol de escoltas eran machos (Brown y Corkeron., 1995; Clapham *et al.*,1992).

Chu y Nievkirk (1988) sugieren que no todos los machos tienen la misma oportunidad de alcanzar la posición de escolta principal en un grupo de competencia. Los machos escoltas principales son en general más grandes que los machos en otros roles sociales, con excepción de los cantores. Se piensa que el tamaño corporal confiere una ventaja en la competencia física entre los machos (Spitz *et al.*, 2002). Los machos se asocian preferentemente con hembras con alto potencial reproductivo, es decir, con hembras que no tuvieron cría el año anterior (Craig *et al.*, 2002). También se ha observado que las hembras con cría tienen mayor probabilidad de ser escoltadas conforme el invierno avanza (Helweg y Herman, 1994).

Análisis de paternidad muestran que la distribución del éxito reproductivo entre los machos, se desvía significativamente de un modelo de apareamiento aleatorio. Sin embargo, el sesgo reproductivo no es severo. Se tienen muchos machos que engendraron una sola cría y ningún macho que engendrara más de tres crías. Esto sugiere múltiple paternidad lo cual es consistente con avistamientos de hembras identificadas en asociaciones con diferentes machos durante el invierno. Esta promiscuidad se espera en teoría dada la ausencia de cuidado por parte de los machos (Cerchio, 2003; Clapham y Palsbøll, 1997).

Tyack (1981) observó que los papeles de afiliación y canto pueden ser intercambiados por los machos de esta especie y que, conforme la temporada reproductiva progresa, la duración de la canción es mayor. También observó que cuando un cantor se afilia con una hembra con cría, las conductas asociadas con el cortejo y el apareamiento pueden presentarse. El hecho de que un macho escolta también pueda desempeñar el papel de canto, sugiere que estos papeles son conductas sexuales específicas de los machos (Medrano *et al.*, 1994; Tyack, 1981; Winn y Winn, 1978). La canción en las ballenas jorobadas parece jugar un papel similar al de la canción en aves, en la que los machos cantores probablemente comunican su sexo, ubicación, disponibilidad para aparearse y su capacidad para involucrarse en conductas agonísticas con otros machos (Tyack, 1981).

Frankel *et al.* (1995) mostraron que los cantores se encuentran más espaciados que los no cantores sugiriendo con ello un papel de competencia intrasexual para los cantores. Darling y Bérubé (2001) observaron que los machos cantores no siempre se evitan entre ellos sugiriendo que las interacciones breves entre machos son comunes y recurrentes en las zonas de reproducción. También observaron que los machos jóvenes forman grupos, mientras que los machos más dominantes son más independientes. Así, quizás la interacción de las dos estrategias guía a una fuerte competencia en las zonas de reproducción sugiriendo que la canción facilita la organización entre machos jóvenes "débiles". Darling (1983) sugiere que el éxito reproductivo de los machos está relacionado con el establecimiento de relaciones de dominancia entre estos, las cuales a su vez se encuentran mediadas por la canción.

Dada la similitud entre la conducta reproductiva de los rorcuales jorobados y los ungulados, Baker y Herman, (1984) sugirieron una convergencia conductual entre estos grupos los cuales tienden a afiliarse o asociarse temporalmente con hembras en pre-estro durante la temporada reproductiva. Así, la habilidad de los machos de

guardar y permanecer junto a las hembras y de disuadir a machos rivales, parece jugar un papel importante en el éxito reproductivo (ver Leuthold, 1977).

En el Océano Pacífico Mexicano se observa una frecuencia mayor de machos con respecto a las hembras y a su vez, la proporción de machos fluctúa dependiendo del tipo de hembras presentes durante la temporada reproductiva. Cuando la presencia de hembras con cría es alta, el número de machos disminuye mientras que cuando hay más hembras no parturientas, el número de machos presentes aumenta. Dado que pocas hembras con cría pueden tener estro postparto, la cantidad de hembras receptivas es poca y por lo tanto están sujetas a una fuerte competencia entre los machos (Medrano-González *et al.*, 2001).

La teoría de la búsqueda de parejas en ambientes irregulares sugiere una compleja interacción de individuos evaluando el valor del recurso, la densidad de competidores y la tasa de disminución del recurso explotado (Parker, 1978). Es posible que la agregación de las ballenas jorobadas en zonas específicas durante el invierno facilite la selección de parejas por ambos sexos como ha sido propuesto para otras especies (Parker, 1978). En el caso de las hembras de ballena jorobada, se ha propuesto que los grupos de competencia facilitan la elección de pareja permitiéndoles a ellas elegir entre parejas potenciales (Spitz *et al.*, 2002).

En el Pacífico Mexicano se han realizado estudios de los hábitos reproductivos del rorcual jorobado, desde un contexto ecológico y social, pero aún hace falta conocer mucho de sus hábitos reproductivos (Ladrón de Guevara Porras, 1995; 2001; Medrano-González *et al.*, 1995; Villavicencio Llamosas, 2000 y Ruiz Rodríguez, 2004). El análisis de la ocurrencia de las agrupaciones de ballena jorobada y la descripción de la dinámica de transiciones entre las agrupaciones durante el invierno, se necesita para lograr una descripción básica de los hábitos reproductivos en esta especie.

V) JUSTIFICACIÓN

Las interacciones entre los grupos de individuos son los elementos básicos de la estructura social la cual a su vez es un elemento importante de la biología de poblaciones porque puede influir en el flujo génico y por tanto en la estructura filogeográfica. Las interacciones entre individuos varía dependiendo del tipo de requerimiento al que se encuentran sometidas las distintas especies. En el caso de las ballenas jorobadas del Pacífico Mexicano, primero, es necesario caracterizar las transiciones entre las agrupaciones considerando un contexto social para conocer mejor los hábitos reproductivos de estos animales para luego desarrollar modelos que permitan entender las requerimientos reproductivos de la especie.

En este trabajo se analizan las transiciones (afiliaciones y desafilaciones) entre las agrupaciones de ballenas jorobadas y la ocurrencia de éstas en el Pacífico Mexicano desde un contexto social. Considerando que las ballenas jorobadas que pasan el invierno en el Océano Pacífico Mexicano, pertenecen a dos stocks diferentes (stock de Revillagigedo y stock de continente), que estos stocks se encuentran sometidos a diferentes presiones por las actividades humanas y que las poblaciones de ballena jorobada parecen estar recuperándose de la sobre explotación a la que fueron sometidas, resulta fundamental completar las investigaciones básicas referentes a los hábitos reproductivos de esta especie para así poder llevar al cabo propuestas de conservación adecuadas a las necesidades de esta especie.

VI) OBJETIVOS

General

- Analizar la dinámica de las transiciones que forman las agrupaciones del rorcual jorobado (*Megaptera novaeangliae*) durante su estancia invernal en dos zonas de agregación en el Océano Pacífico Mexicano; la Bahía de Banderas, Nayarit y la Isla Socorro, Revillagigedo.

Particulares

- Describir los cambios de abundancia relativa de diferentes clases de sexo y estado reproductivo, agregación y ocurrencia de las agrupaciones sociales de las ballenas jorobadas durante su estancia invernal en las dos zonas de estudio.
- Determinar las tasas de afiliación y desafiliación en relación con la formación de diferentes agrupaciones invernales de las ballenas jorobadas.
- Relacionar las transiciones y formación de agrupaciones con los cambios de abundancia, agregación y competencia entre machos de ballenas jorobadas.

VII) ÁREA DE ESTUDIO

El presente estudio se llevó al cabo en el invierno del 2002 en la Isla Redonda perteneciente al Archipiélago de las Islas Marietas y en sus aguas adyacentes situadas en la Bahía de Banderas, que comprende la parte suroeste del Estado de Nayarit y la parte noroeste del Estado de Jalisco (Figura 4) y en el invierno del 2003 en la Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo (Figura 5).

Bahía de Banderas

La Bahía de Banderas pertenece a la provincia hidrográfica de la boca del Golfo de California y ocupa una superficie de 1,407 Km². Se ubica entre los 20° 15' y 20° 47' de latitud norte y los 105° 15' y 105° 42' de longitud oeste. Los límites morfológicos de la bahía son Punta de Mita, Nayarit al norte, Cabo Corrientes, Jalisco al sur, la línea costera de Puerto Vallarta, Jalisco, al este, y una línea imaginaria de 43.4 Km que une a Cabo Corrientes con Punta Mita. La bahía tiene un ancho máximo de 31.5 Km y una longitud de 38.9 Km. (Cupul-Magaña, 1998; Salinas Zacarías y Bourillón Moreno, 1988).

Las aguas de la porción norte de la bahía son someras de tipo costero, encontrándose casi totalmente sobre la plataforma continental (Salinas Zacarías y Bourillón Moreno, 1988). A un kilómetro mar adentro de la ribera norte, se registra una profundidad de 10 m, a los 2 Km 20 m, y a los 10 Km 100 m. En el lado sur, los cambios en profundidad son más marcados pudiéndose encontrar a los dos kilómetros adentro profundidades de 100 m y a los 4 Km se llega a los 500 m (Aguayo *et al.*, 1988 citado en Ladrón de Guevara Porras 2002).

En la Bahía de Banderas confluyen diferentes corrientes marinas. Se registra la presencia de tres masas de agua superficiales: 1) Agua fría de la corriente de California (15 - 20 °C) de baja salinidad y con flujo hacia el sureste; 2) Agua del

Océano Pacífico Oriental Tropical que fluye hacia el noroeste con una temperatura mayor a 25 °C y salinidad intermedia y 3) Agua del Golfo de California con una temperatura alrededor de 18 °C, salinidad alta y con desplazamiento hacia el sur (Álvarez *et al.*, 1978).

En la parte norte de la entrada de la bahía se encuentra el Archipiélago de las Islas Marietas. Este se ubica a 9.5 Km al suroeste de Punta Mita y está conformado por dos islas (Isla Redonda e Isla Larga), dos islotes (El Morro y La Corbeteña) y un par de rocas. Desde el punto de vista geológico, las Marietas forman parte de la Provincia Sierra Madre del Sur que comprende la porción suroeste del estado de Nayarit (Ferrusquia-Villa Franca, 1993). La isla más oriental es la Isla Redonda, situada a los 20° 42' latitud norte y 105° 35' longitud oeste. Su superficie aproximada es de 28 hectáreas, no tiene playas y presenta un escalón a los 7 m de profundidad con fondo rocoso y algunos parches arenosos. La pendiente aumenta hasta llegar a los 30 m presentando un fondo principalmente arenoso. La Isla Redonda presenta una altura sobre el nivel medio del mar de 59 m, tiene una longitud máxima de 1 Km y un ancho de 600 m. (Aguayo *et al.*, 1988; Gaviño de la Torre y Uribe, 1980; Salinas Zacarías y Bourillón Moreno, 1988).

Isla Socorro

El Archipiélago de Revillagigedo está conformado por un conjunto de cuatro islas; Roca Partida, San Benedicto, Clarión e Isla Socorro siendo esta última la más grande. En 1994, el archipiélago fue declarado Reserva de la Biosfera (Diario Oficial de la Federación, 6 de junio de 1994). La Isla Socorro se localiza entre los 18° 43' y 18° 54' latitud norte y los 110° 54' y 111° 06' longitud oeste, aproximadamente a 720 Km de Manzanillo y 480 Km de la Península de Baja California. Esta isla alcanza una altura máxima de aproximadamente 1100 m en la cima del Monte Everman y tiene una superficie aproximada de 210 Km². Su topografía es muy accidentada. La línea costera está conformada por acantilados y

playas rocosas y tiene una forma irregular de tipo romboide (Adem, 1960; Ortega-Rubio y Castellanos Vera, 1994). La isla se localiza en la frontera de dos sistemas de corrientes, la del Océano Pacífico Nororiental y la del Océano Pacífico Oriental Tropical por lo que presenta características oceanográficas muy variables (Luch-Cota *et al.*, 1994).

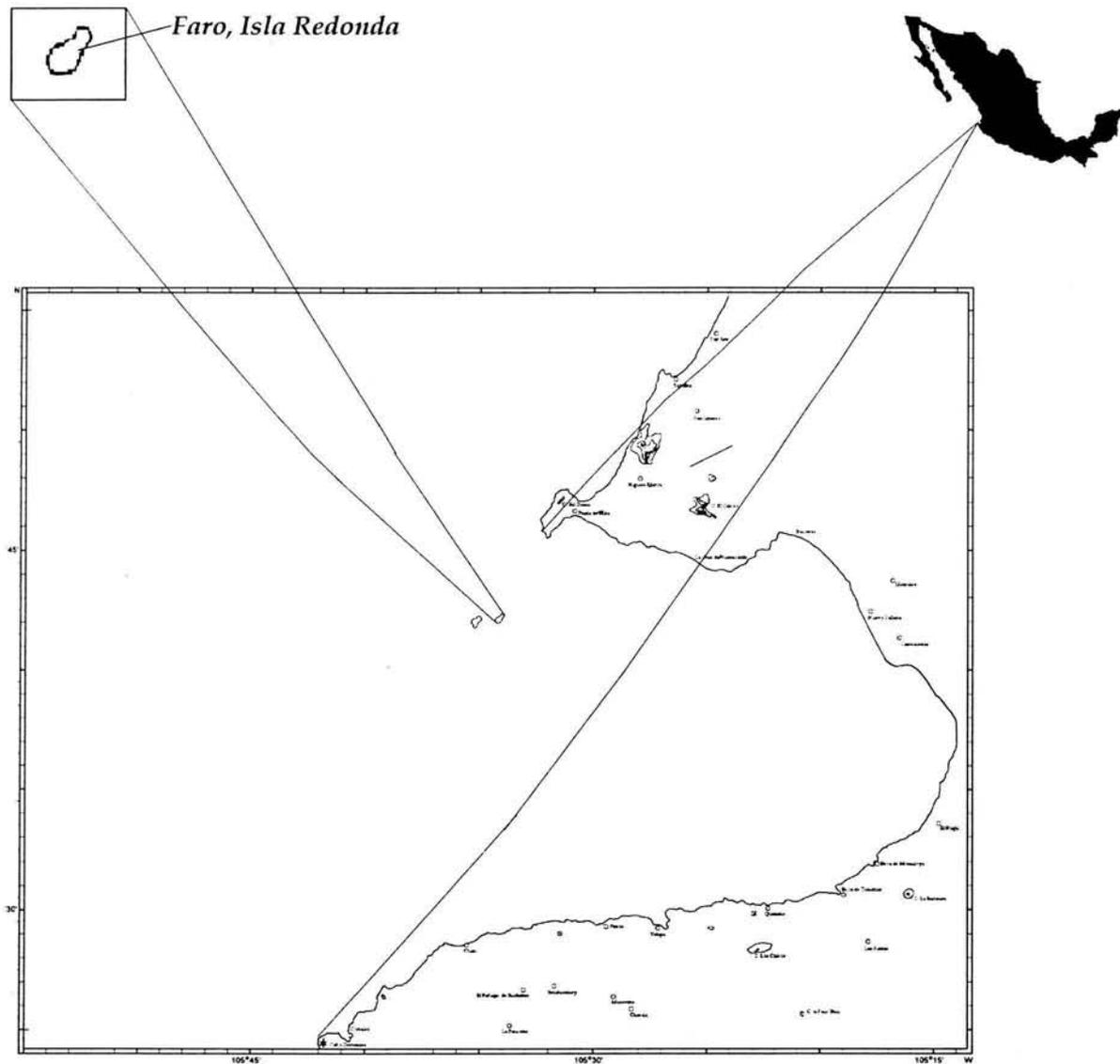


Figura 4. Ubicación geográfica de la Bahía Banderas, Jalisco-Nayarit y de la Isla Redonda en el Océano Pacífico Mexicano.

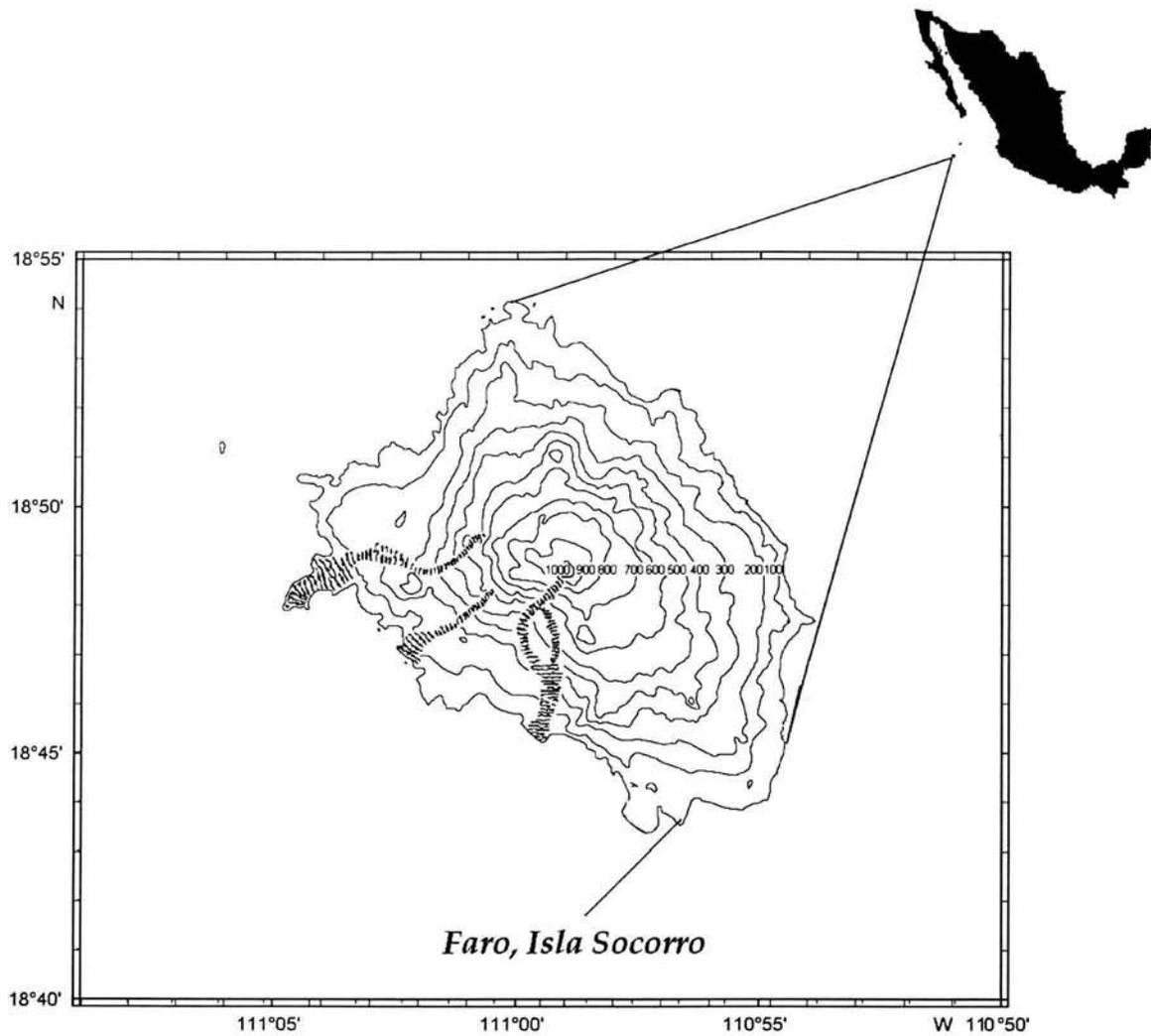


Figura 5. Ubicación de la Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo, en el Océano Pacífico Mexicano.

VIII) MÉTODOS

Trabajo de campo

El trabajo de campo se llevó a cabo del 13 de febrero al 5 de abril de 2002 en la Bahía de Banderas, Jalisco-Nayarit y del 26 de febrero al 15 de abril de 2003 en la Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo. Las observaciones se realizaron desde puntos fijos en tierra, desde la base del faro de Isla Redonda en la Bahía de Banderas y desde la base del faro y la estación meteorológica ubicadas en la Isla Socorro. Las altitudes de los puntos de observación son cercanas a los 50 m.

Para realizar las observaciones se utilizaron un teodolito marca SOKKIA modelo DT50 y un par de binoculares BUSHNELL de 12 x 50. El número de observadores varió de 2 a 4 personas. Mientras uno de los observadores seguía a los animales con el teodolito el otro anotaba los datos que el observador le dictaba. El resto de los observadores mantenía la vigilancia de la superficie del mar para poder llevar a cabo observaciones de más de una agrupación de ballena jorobada al mismo tiempo.

Se definió un avistamiento como una agrupación de ballenas en tiempo y lugar definidos. Se procuró que el tiempo de observación de cada avistamiento fuera de la mayor duración posible. El tamaño de las agrupaciones fue variable, de 1 a 10 individuos. Durante cada avistamiento se tomaron los siguientes datos: 1) Tipo de agrupación, 2) Hora de inicio, 3) Hora de fin del avistamiento y 4) Ocurrencia de transiciones. En las transiciones se registró si se trataba de afiliaciones (unión de grupos) o desafilaciones (separación de individuos de un grupo) así como las agrupaciones precursoras y las resultantes.

En el caso de las observaciones en la Isla Socorro, se tuvo el apoyo de observaciones simultáneas hechas desde una embarcación menor. Esto permitió, por ejemplo, determinar la ocurrencia de cantores.

Las agrupaciones se dividieron de acuerdo a la clasificación utilizada por Baker y Herman (1984); Clapham *et al.* (1992) y Medrano-González *et al.* (2001) y se definió como grupo o agrupación a un conjunto de animales que presentaban intervalos de inmersión, ascensos y conductas en superficie similares. Los tipos de agrupación que se observaron fueron los siguientes: 1) Solos (S)-animales juveniles o adultos de ambos sexos que transitan entre grupos de con-específicos; 2) Cantores (C)-machos adultos que pueden permanecer en un área definida por muchas horas vocalizando canciones para atraer hembras receptivas y / o para ordenar una jerarquía social; 3) Hembras con cría (Hc), 4) Hembras con cría y escolta (HcE)-la escolta normalmente es un macho joven o adulto que se encuentra esperando a que la hembra entre en estro; 5) Parejas de adultos y/o juveniles (Par)-machos aliados y/o macho y hembra asociados en torno al apareamiento; 6) Grupos de tres o más animales juveniles y/o adultos (G3, G4, etc) y 7) Grupos de tres o más animales con una cría presente (G3c, etc).

Se consideró que ocurría una afiliación cuando al menos dos agrupaciones distintas se juntaban y comenzaban a mostrar conductas típicas de una sola agrupación, es decir, nadar en sincronía y mostrar patrones de ascenso e inmersión similares. Se determinó si una desafilación ocurría cuando en una agrupación, uno o más de los individuos del grupo comenzaban a cambiar el rumbo de nado con respecto a los demás integrantes de la agrupación y cuando finalmente los patrones de salida y la dirección de nado perdían sincronía.

Después de que una transición ocurría, se consideró la formación de un nuevo grupo en el caso de las afiliaciones, y la formación de al menos dos nuevas agrupaciones en el caso de las desafilaciones. La nomenclatura utilizada para los eventos de interacción social entre grupos (transiciones) fue la siguiente: Mno-BB-28-feb-2002-A1(Par). Mno se refiere a la abreviatura del nombre científico de la especie en este caso la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*). BB se refiere a la localidad de estudio, en este caso la Bahía de Banderas. 28-feb-2002 es la fecha en la que se llevó al cabo el avistamiento. A1 es el número del avistamiento del día y

(Par) el tipo de agrupación observada. Así cuando se tenía un evento de afiliación la nomenclatura adoptada era: Mno-BB-28-feb-2002-[A1(Par)+A3(S)] → (G3). Lo que significa que el Par de A1 se afilió con el Solo de A3. Para la desafiliación se tiene: Mno-BB-01-mar-2003-[A6(G4)] → (ParA)+(ParB). Esto es que para el avistamiento 6, (G4) se desafilió en dos Pares, A y B.

Análisis de datos

Todos los datos se anotaron en libretas para posteriormente pasarse a las formas de campo. Para realizar el análisis de la dinámica de las transiciones entre las agrupaciones de ballena jorobada en relación con el contexto social se determinó lo siguiente:

Esfuerzo de observación: Es el tiempo de observación absoluto en horas (TOA), desde el inicio hasta el final del período de observación, independientemente de las ballenas observadas.

Tiempo acumulado de observación por avistamiento individual en horas (TAI): Es el tiempo durante el cual se observaron agrupaciones de ballena. A diferencia del seguimiento con lancha, las observaciones desde puntos fijos en tierra permiten el seguimiento de más de una agrupación al mismo tiempo por lo que el tiempo acumulado de observación individual (TAI) puede ser mayor que el tiempo de observación absoluto (TOA).

Días de trabajo en el campo: Es el total de días durante los cuales se dedicó un esfuerzo a la búsqueda y observación de agrupaciones de ballena jorobada.

Número total de avistamientos (ΣNg): Es el número total de avistamientos de cualquier tipo de agrupación g.

Los días de trabajo efectivo, el tiempo de observación absoluto (TOA) y la frecuencia total de agrupaciones o número de avistamientos (ΣNg) variaron entre las dos zonas de estudio siendo en la Bahía de Banderas durante el invierno de 2002 donde se realizó un mayor esfuerzo en el número de días de trabajo efectivo y en el tiempo de observación absoluto. A pesar de esto, el número de agrupaciones avistadas fue mayor en la Isla Socorro (Cuadro 1).

Cuadro 1. Número de días efectivos de trabajo, tiempo de observación absoluto en horas (TOA) y número total de avistamientos (ΣNg) por mes en la Bahía de Banderas, invierno de 2002 (BB02) y en la Isla Socorro, invierno de 2003 (IS03).

	Días de trabajo			TOA (h)			ΣNg		
	BB02	IS03	Total	BB02	IS03	Total	BB02	IS03	Total
Febrero	11	2	13	83.9	13.5	97.4	178	41	219
Marzo	22	19	41	157.4	123.5	280.8	185	357	542
Abril	4	5	9	25.6	27.4	53.0	9	61	70
Total	37	26	63	266.9	164.4	431.3	372	459	831

Se elaboraron perfiles semanales para las dos zonas. El inicio de la primera semana dependió de la fecha en que se realizó el primer día de observación. La primera semana de estudio en la Bahía de Banderas durante el invierno de 2002 abarca del 13 al 19 de febrero, mientras que en la Isla Socorro durante el invierno de 2003 va del 23 de febrero al 01 de marzo. Las variables analizadas en este trabajo se enlistan abajo y se obtuvieron valores globales, semanales y por tipo de agrupación:

Porcentaje de ocurrencia de cada agrupación (P_g): Porcentaje de avistamientos de cada una de las agrupaciones, con respecto al total de los avistamientos.

$$P_g = Ng / \Sigma Ng$$

donde g representa cada una de las agrupaciones observadas y Ng es el número total de avistamientos para cada agrupación g.

Número de animales adultos y/o juveniles en las agrupaciones (Nad): Es el producto del número de avistamientos realizados para cada tipo de agrupación por el tamaño de dicha agrupación.

$$Nad = \sum_{g=1}^{Rg} N_g n_g$$

donde N_g es el número de avistamientos realizados para cada agrupación g , n_g es el número de adultos y/o juveniles en g y Rg es el número de agrupaciones diferentes observadas ($Rg=15$). Como muchas sumatorias se hacen sobre las diferentes agrupaciones, la fórmula anterior y otras abajo se abrevian como sigue:

$$Nad = \sum_g N_g n_g$$

donde \sum_g indica la sumatoria entre las clases g .

Agregación (Ag): Es el tamaño promedio de las agrupaciones medido como el número de animales adultos observados en los grupos con respecto al número total de grupos avistados (Medrano-González *et al.*, 2000, 2001).

$$Ag = Nad / \sum N_g$$

Abundancia (Ab): Es el número de animales adultos observados por hora (Medrano-González *et al.*, 2000, 2001).

$$Ab = Nad / TOA$$

Abundancia de las distintas clases de sexo y estado reproductivo (fsr): Es la abundancia de machos, hembras no parturientas, hembras con cría y crías. Estos valores se calcularon de manera indirecta a partir de combinar los datos sobre ocurrencia de las agrupaciones y su proporción de sexos estimada por análisis genéticos (Medrano *et al.*, 1994; Medrano-González *et al.*, 2001; Robles Saavedra, en proceso; Cuadro 2).

$$f_{sr} = \sum_g f_g n_g Q_{sr}$$

donde f_g es la abundancia relativa de la agrupación g , n_g es la cantidad de individuos que forman g y Q_{srg} es la proporción de individuos de la clase de sexo y estado reproductivo sr en g . Para cada g se cumple:

$$\sum_{sr} Q_{srg} = 1$$

Frecuencia de transiciones por avistamiento por hora de observación (Tr): Es el número total de afiliaciones (af) y desafilaciones (df) normalizado por los avistamientos hechos y el tiempo de observación de todos los avistamientos.

$$Tr = (af + df) / (\sum N_g TAI)$$

Tasa de formaciones netas por agrupación por hora (Fong): Es el número neto de formaciones de una agrupación luego de una transición por unidad de tiempo por avistamiento.

$$Fong = (Fog - deg) / (\sum N_g TAI)$$

donde Fog es el número de formaciones observadas de g y deg es el número de desapariciones observadas de g . Nótese que una transición puede generar la formación de más de una agrupación de tipo g , por ejemplo, dos parejas que se separan de un grupo de competencia de cuatro adultos.

Competencia (Cm): Se definió como el número de interacciones competitivas directas entre los machos.

$$Cm = N_g (n_g Q_{mg})^2 / TOA$$

donde Q_{mg} es la frecuencia de machos juveniles o adultos en la agrupación g . Este índice es una modificación del índice usado por Medrano *et al.* (1994).

Cuadro 2. Fracción de las distintas clases de sexo y estado reproductivo (Qsr) presentes en las distintas agrupaciones de ballena jorobada observadas en el Océano Pacífico Mexicano. n representa el número de animales adultos presentes en la agrupación (las crías no se incluyen). Tomado de Medrano-González *et al.* (2001) y de Robles Saavedra (en proceso). Qm indica la fracción de machos juveniles o adultos, Qh la fracción de hembras no parturientas y Qhc la fracción de hembras con cría.

	Qm	Qh	Qhc
Solo	0.73	0.27	-
Cantor	1.00	-	-
Par	0.78	0.22	-
Hc	-	-	1.00
HcE	0.50	-	0.50
Grupo	$(n-1)/n$	$1/n$	-
Grupo con cría	$(n-1)/n$	-	$1/n$

IX) RESULTADOS

Ocurrencia de las agrupaciones

Para los dos años y las dos zonas de estancia invernal de las ballenas jorobadas en el Océano Pacífico Mexicano (Bahía de Banderas 2002 e Isla Socorro 2003) se realizaron un total de 831 avistamientos y se observaron un total de 15 tipos de agrupaciones (Cuadro 3). Las agrupaciones más frecuentes tanto en la Bahía de Banderas 2002, como en la Isla Socorro 2003 fueron los animales solos (S), con 41.67% y 31.37% respectivamente. Las parejas representaron el 28.49% de los avistamientos realizados en la Bahía de Banderas durante 2002 y el 27.23% de los avistamientos realizados en la Isla Socorro durante 2003. En conjunto, estas dos agrupaciones constituyeron el 64% del total de avistamientos realizados en las dos zonas (530). Las hembras con cría (Hc) constituyeron el 7.53% y 4.50% y las hembras con cría y escolta (HcE) el 13.94% y 13.51% de los avistamientos hechos en la Bahía de Banderas en el invierno de 2002 y en la Isla Socorro en el invierno de 2003 respectivamente. Los grupos de tres adultos o juveniles fueron más frecuentes en la Bahía de Banderas (invierno de 2002) con 9.41%, en comparación con la Isla Socorro (invierno de 2003) donde esta agrupación represento el 4.79%. El porcentaje de avistamientos de los grupos con tres o más individuos disminuyó conforme el tamaño del grupo fue mayor en ambas zonas.

Las agrupaciones que contenían cría se observaron con mayor frecuencia en la Isla Socorro. El tiempo de observación de cada una de las agrupaciones fue variable, pero en términos generales los grupos con mayor número de avistamientos tienen valores más altos de tiempo de avistamiento acumulado (Cuadro 3, Figura 6).

Cuadro 3. Número de avistamientos por agrupación (Ng), Tiempo acumulado de avistamientos individuales en horas (TAI) y Porcentaje de tiempo de avistamiento de grupos (100 TAIg/TAI), para las agrupaciones de ballena jorobada observadas en el Océano Pacífico Mexicano.

Agrupación	Ng	TAI (h)	TAIg/TAI (%)
B. Banderas 2002			
Solo	155	51.2	26.88
Par	106	50.1	26.32
Cantor	0	0.0	0.00
Hc	28	21.4	11.23
HcE	16	15.5	8.16
G3c	0	0.0	0.00
G4c	1	0.2	0.11
G5c	0	0.0	0.00
G6c	0	0.0	0.00
G3	35	22.7	11.94
G4	14	14.8	7.76
G5	12	12.0	6.31
G6	3	1.4	0.72
G8	2	1.1	0.58
G10	0	0.0	0.00
Total	372	190.4	100.00
Isla Socorro 2003			
Solo	144	48.0	26.82
Par	125	34.4	19.23
Cantor	2	2.2	1.21
Hc	64	30.8	17.21
HcE	62	35.1	19.63
G3c	10	5.4	2.99
G4c	4	2.7	1.49
G5c	2	0.3	0.14
G6c	2	1.5	0.81
G3	22	6.1	3.41
G4	12	6.6	3.67
G5	5	2.7	1.49
G6	4	3.0	1.67
G8	0	0.0	0.00
G10	1	0.4	0.24
Total	459	178.9	100.00

Continúa...

Global			
Solo	299	99.2	26.85
Par	231	84.5	22.88
Cantor	2	2.2	0.59
Hc	92	52.2	14.13
HcE	78	50.7	13.72
G3c	10	5.4	1.45
G4c	4	2.7	0.72
G5c	2	0.3	0.07
G6c	2	1.5	0.39
G3	57	28.8	7.81
G4	27	21.5	5.83
G5	17	14.7	3.97
G6	7	4.4	1.18
G8	2	1.1	0.30
G10	1	0.4	0.12
Total	831	369.4	100.00

Perfiles de abundancia y agregación

En la Bahía de Banderas los valores más altos de abundancia se observaron a mediados de febrero y de marzo y en la Isla Socorro las ballenas fueron más abundantes en marzo. Durante todo el periodo de estudio, la abundancia de animales fue mayor en la Isla Socorro (Figura 7). El número de adultos observados muestra una relación con la cantidad de grupos avistados siendo la Isla Socorro en el invierno del 2003 la zona donde se observó un mayor número de animales adultos dentro de las agrupaciones (Cuadro 4). El tiempo acumulado de avistamiento individual (TAI) en la Bahía de Banderas fue menor que el tiempo de observación absoluto (TOA) y en la Isla Socorro el TAI fue mayor que el TOA por haber observado un mayor número de agrupaciones en la Isla Socorro. El tamaño promedio de las agrupaciones (Ag) fue ligeramente mayor para la Bahía de Banderas, 1.84 individuos por 1.80 de la Isla Socorro (Cuadro 4).

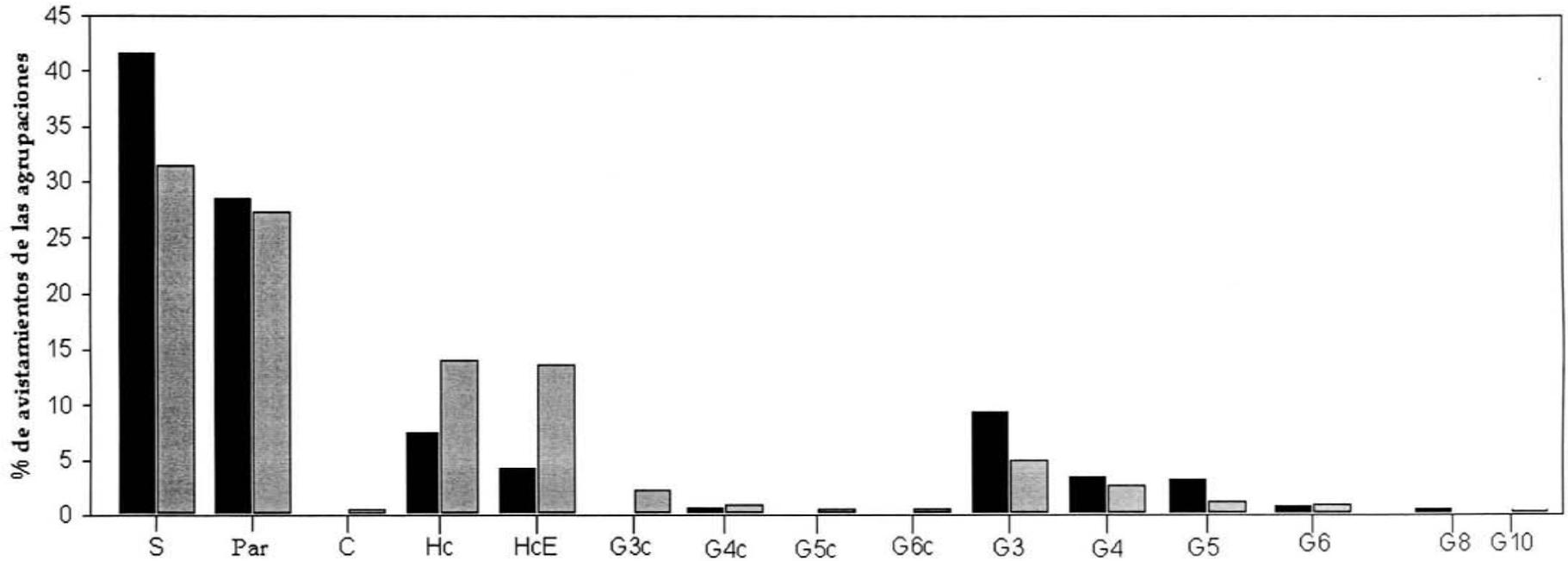


Figura 6. Porcentaje de avistamientos de acuerdo al tipo de agrupación. Bahía de Banderas durante el invierno de 2002 en negro e Isla Socorro durante el invierno de 2003 en gris.

Los machos constituyeron la mayor parte de la abundancia en ambas localidades aunque al final de la estancia invernal de las ballenas jorobadas durante abril en la Bahía de Banderas, los machos no fueron los más abundantes (Figura 8). Las distintas clases de sexo y estado reproductivo muestran valores mayores de abundancia para la Isla Socorro en comparación con la Bahía de Banderas, (Figura 8). En la Bahía de Banderas durante el invierno de 2002 las hembras no parturientas fueron más abundantes que las hembras con cría durante la mayor parte de la estancia invernal aunque al final de ésta las hembras con cría se observaron con mayor frecuencia que las hembras no parturientas (Figura 8). En la Isla Socorro 2003 estas dos agrupaciones mostraron un patrón alternado de abundancia a lo largo del periodo de estudio (Figura 8). En general, las hembras con cría de hecho cambian su abundancia en forma inversa a los cambios de abundancia de machos y hembras no parturientas (Figura 9).

La abundancia de machos y hembras no parturientas cambió durante el invierno en forma paralela teniendo aumentos y disminuciones de la abundancia de los machos relacionados con aumentos o disminuciones de la abundancia de las hembras no parturientas (Figuras 8, 9). En la Bahía de Banderas durante 2002 y en la Isla Socorro durante 2003 la abundancia de las hembras con cría tuvo incrementos y decrementos que se alternaron con las variaciones en la abundancia de las hembras no parturientas (Figuras 8, 9).

Los patrones de agregación de las ballenas jorobadas en el Océano Pacífico Mexicano, medidos como el número de individuos observados por avistamiento, cambiaron a lo largo del invierno. En la Bahía de Banderas, las ballenas jorobadas se encontraron más agregadas a principios de marzo. En la Isla Socorro las ballenas jorobadas se agregan más a mediados y finales de marzo. En ambas zonas parece existir una disposición general a disminuir el grado de agregación de las ballenas conforme el invierno avanza habiendo algunas fluctuaciones en periodos semanales.

Cuadro 4. Número de avistamientos (Ng) y de adultos (Nad), Tamaño promedio de las agrupaciones (Ag), Tiempo de observación absoluto (TOA) y Tiempo de avistamiento individual acumulado (TAI) en horas por semana de estudio.

Semana	Ng	Nad	Ag	TOA (h)	TAI (h)
B. Banderas					
13-19 Feb	111	227	2.05	43.56	53.97
20-26 Feb	67	111	1.66	40.35	35.56
27Feb-05Mar	67	107	1.60	38.12	29.85
06-12Mar	52	124	2.38	30.03	31.98
13-19Mar	20	38	1.90	21.12	8.38
20-26Mar	34	52	1.53	41.75	17.33
27Mar-03Abr	12	15	1.25	26.34	8.13
04-07Abr	9	12	1.33	25.6	5.23
Total	372	686	1.71	266.87	190.43
Isla Socorro					
23Feb-01Mar	66	119	1.80	21	26.13
02-08Mar	64	108	1.69	15.46	27.68
09-15Mar	103	206	2.00	38.08	31.37
16-22Mar	79	154	1.95	26.05	30.33
23-29Mar	69	106	1.54	28.91	30.13
30Mar-05Abr	17	27	1.59	7.46	6.94
06-12Abr	53	92	1.74	22.8	20.17
13-19Abr	8	10	1.25	4.63	6.14
Total	459	822	1.79	164.39	178.89

Lo mismo ocurre con la abundancia relativa (Figuras 7, 10) generando una relación paralela entre la abundancia y la agregación. En la Bahía de Banderas, las ballenas jorobadas se agregan más que las ballenas de la Isla Socorro en las mismas condiciones de abundancia (Figura 11).

Perfiles de transiciones, formaciones y competencia

Se observaron 45 transiciones en la Bahía de Banderas, 20 afiliaciones y 25 desafilaciones y 52 transiciones en la Isla Socorro, 30 afiliaciones y 22

desafiliaciones. Los eventos de afiliación observados en la Bahía de Banderas, indicaron que los animales solos y en pares fueron los que se unieron con mayor frecuencia. La mayor cantidad de afiliaciones en las que se involucraron estas dos agrupaciones dieron como resultado la formación de grupos de tres animales (Cuadro 5 y 7). Las afiliaciones en la Bahía de Banderas durante 2002 también llevaron a la formación de todos los tipos de agrupación con excepción de las agrupaciones con cría (Cuadro 5). Los eventos de desafiliación en la Bahía de Banderas durante el 2002 tuvieron en las agrupaciones de tres individuos a la agrupación que más se involucra en eventos de separación. En su mayoría, los eventos de desafiliación dan como resultado la formación de agrupaciones del tipo animales solitarios seguidos de los animales en pares (Cuadro 5 y 7).

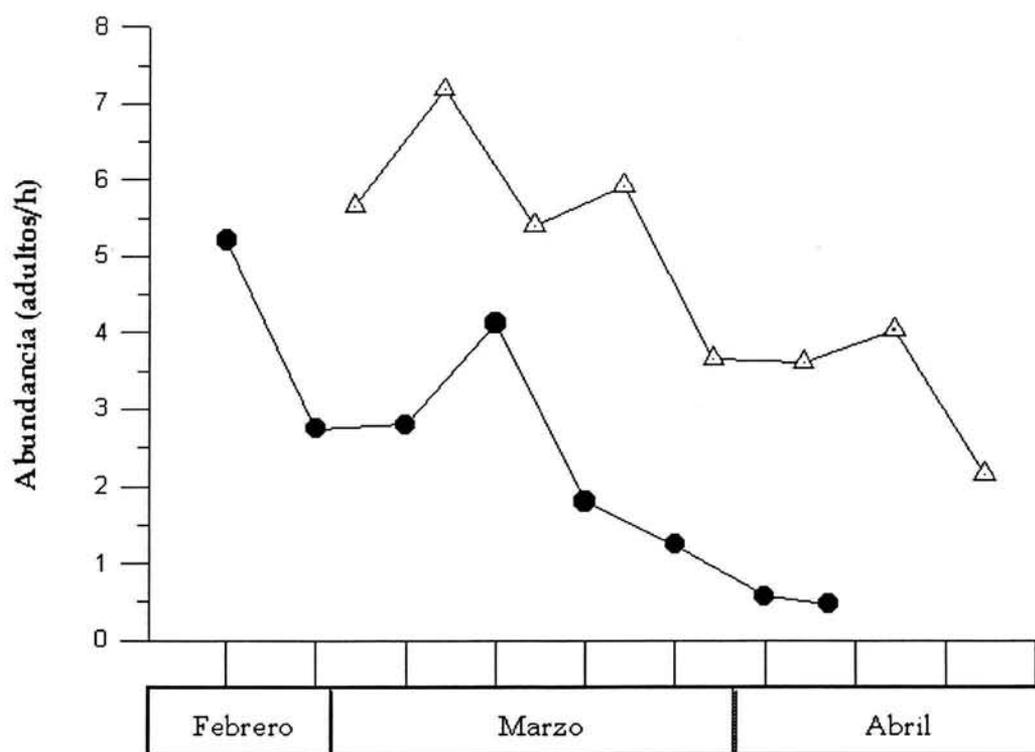


Figura 7. Perfiles de la abundancia de las ballenas jorobadas en aguas de la Bahía de Banderas durante 2002 (círculos en negro) y en la Isla Socorro durante 2003 (triángulos en blanco). Las líneas representan la trayectoria en el tiempo

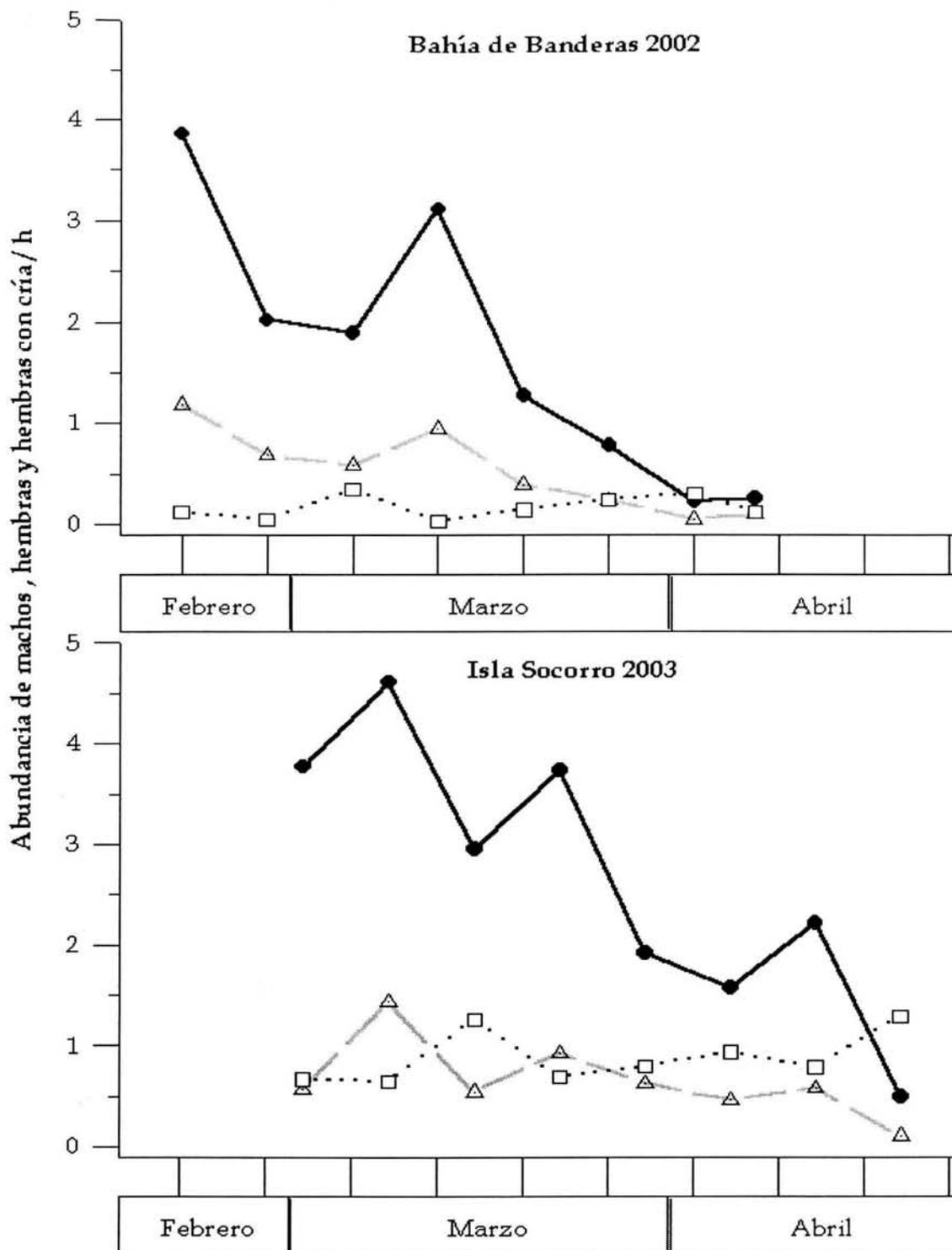


Figura 8. Perfiles de abundancia de las distintas clase de sexo y estado reproductivo de la ballena jorobada en la Bahía de Banderas durante 2002 (panel superior) y la Isla Socorro durante 2003 (panel inferior). Machos en círculo negro, hembras en triangulo en gris y hembras con cría en cuadro blanco. Las líneas representan la trayectoria en el tiempo.

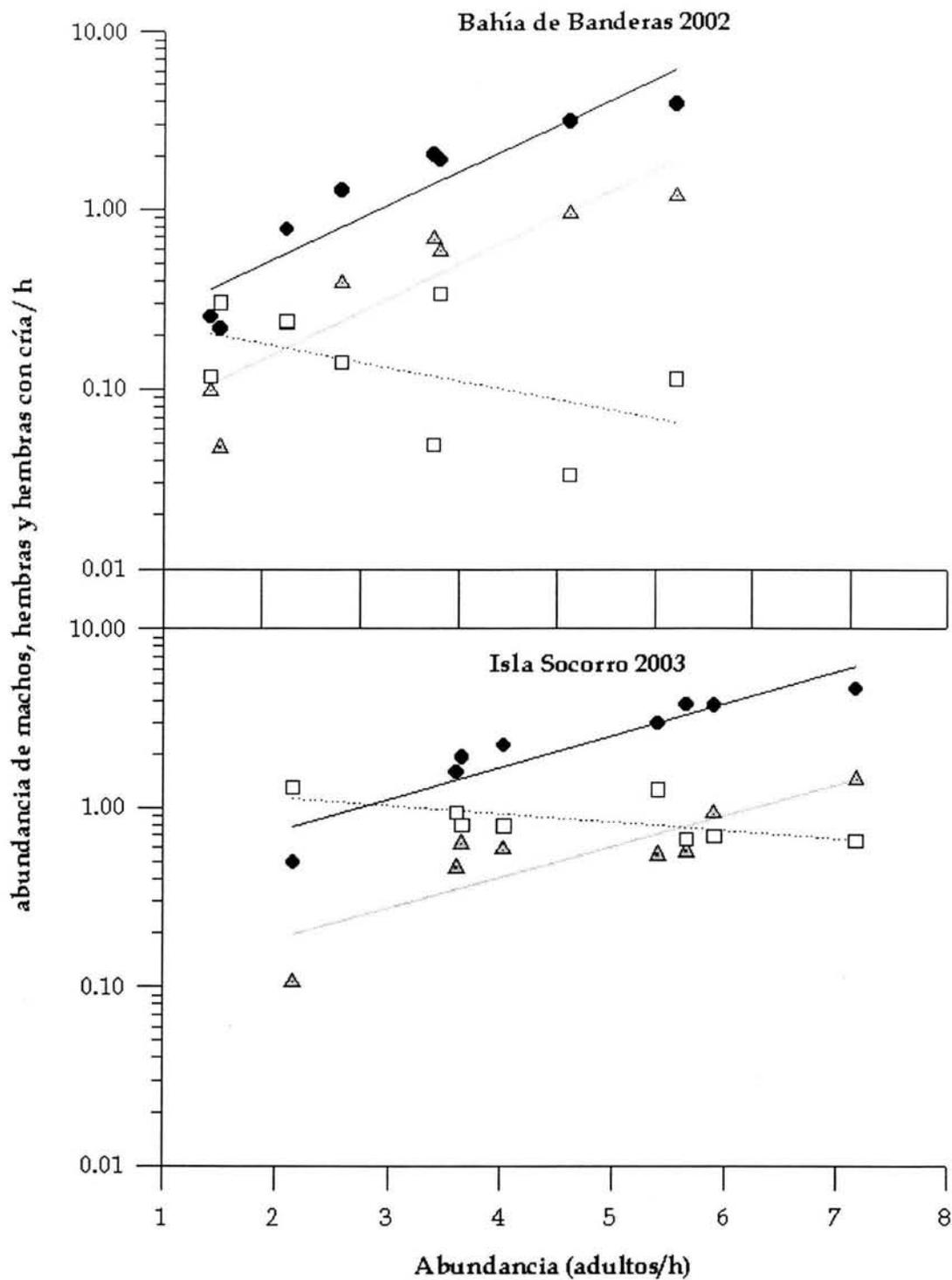


Figura 9. Perfiles de abundancia de las clases de sexo y estado reproductivo con respecto a la abundancia global, para la Bahía de Banderas invierno de 2002 (panel superior) e Isla Socorro invierno de 2003 (panel inferior): machos (negro), hembras (gris) y hembras con cría (blanco). Las líneas indican la regresión.

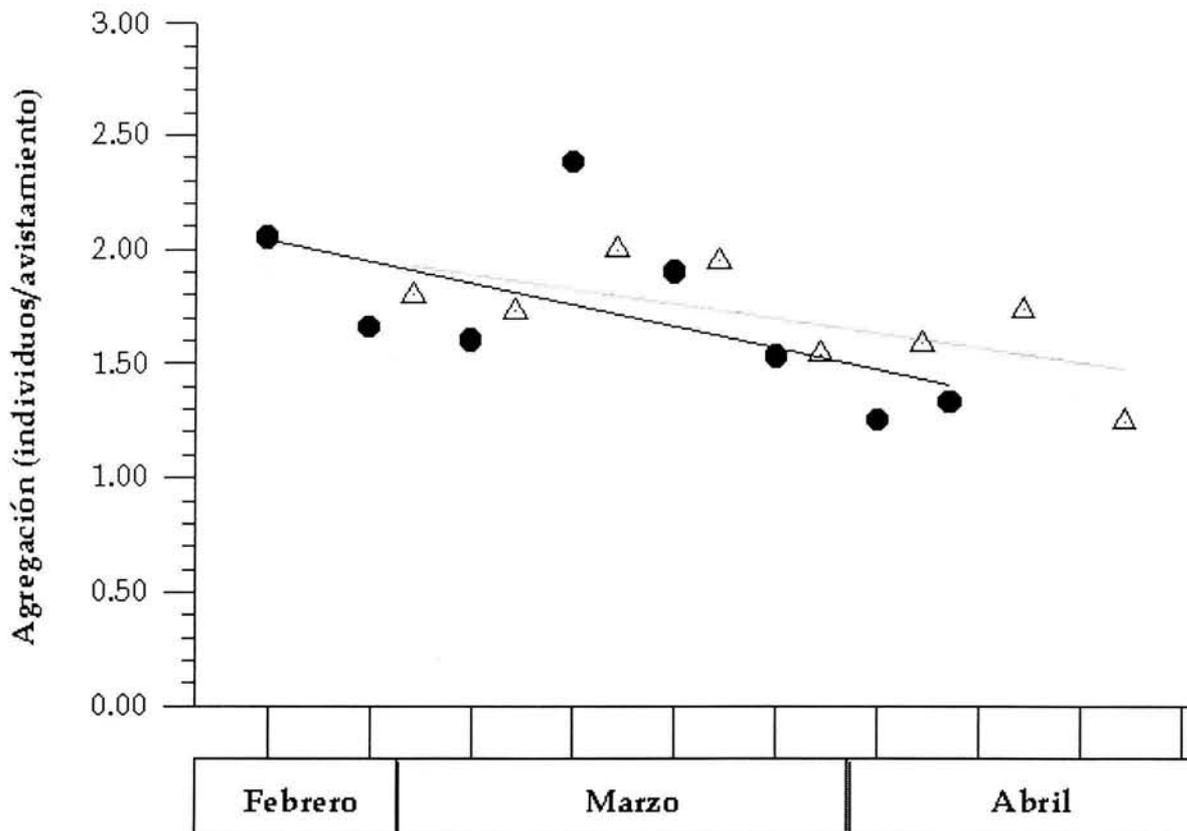


Figura 10. Agregación de las ballenas jorobadas (individuos/avistamiento) durante su estancia invernal en el Océano Pacífico Mexicano. En negro Bahía de Banderas durante el invierno de 2002 y en gris Isla Socorro durante el invierno de 2003. Las líneas indican la regresión.

En la Isla Socorro durante el invierno del 2003 las agrupaciones que más interaccionaron durante una afiliación fueron los solos, pares y las hembras con cría. Las afiliaciones dieron como resultado prácticamente todos los tipos de agrupación, siendo las agrupaciones de animales en pareja y hembras con cría y escolta las que se formaron con mayor frecuencia después de la unión de dos agrupaciones. A diferencia de lo que sucedió en la Bahía de Banderas, los eventos de afiliación en la Isla Socorro involucraron la formación de agrupaciones de tres o más animales adultos con una cría presente dentro del grupo (Cuadro 6).

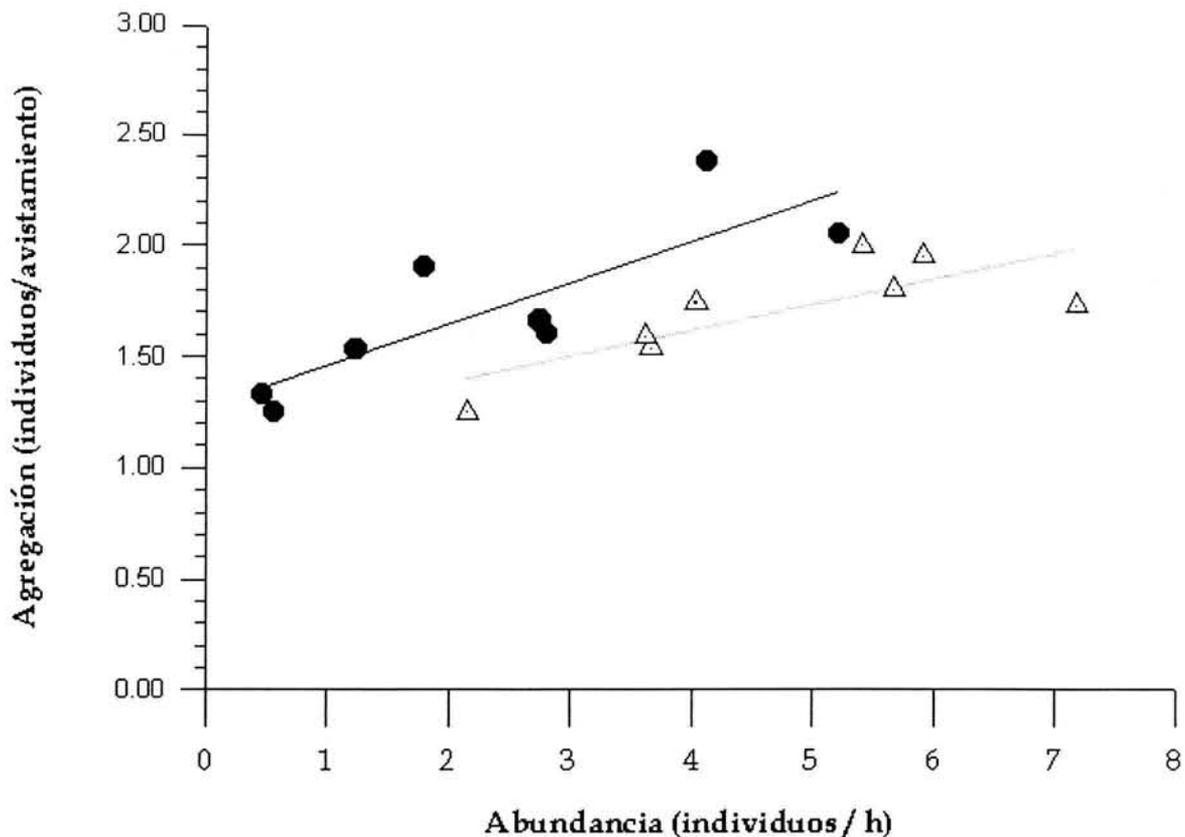


Figura 11. Agregación de las ballenas jorobadas (individuos/avistamiento) con respecto a la abundancia. En negro Bahía de Banderas durante el invierno de 2002 y en gris Isla Socorro durante el invierno de 2003. Las líneas indican la regresión.

Para las desapariciones de las agrupaciones se observó un patrón similar, siendo las agrupaciones pequeñas las que desaparecieron más. Los animales solos, en pares y los grupos de tres son los que más desaparecieron después de un evento de transición. En el caso de los grupos con cría estos no desaparecen en Bahía de Banderas porque no hay formaciones. En la Isla Socorro las agrupaciones con cría si mostraron eventos de formación y desaparición y estos parecen estar en equilibrio (Cuadro 7). En la Bahía de Banderas durante el 2002 se observó que las agrupaciones pequeñas de uno a tres animales estaban cerca del equilibrio ya que se observaron el mismo número de formaciones que de desapariciones. Las agrupaciones grandes presentaron una tasa de formación neta variable (Cuadro 7).

Cuadro 5. Origen, resultado y número de transiciones (afiliaciones y desafiliaciones) de agrupaciones de ballena jorobada observadas durante el invierno de 2002 en la Bahía de Banderas. En el panel A) se indican las afiliaciones. Las letras dentro de las celdas indican el tipo y cantidad de ocasiones en que ocurrió una transición (filas) y el resultado de ésta (columnas). El total y el tipo de las agrupaciones formadas se indica con números debajo de las columnas de tipo de agrupación. El panel B) indica los eventos de desafiliación. Las letras indican la agrupación original (filas) y el tipo de agrupación que se formó después de la desafiliación (columnas). Los números indican la cantidad de ocasiones que se formó una agrupación (filas) y la agrupación original de la cual se formó (columnas).

A)

	Solo	Par	G3	G4	G5	G6	G8	G10	Hc	HcE	G3c	G4c	G5c	G6c
		3	7	2	3	2	1			2		1		
Solo	abc													
Par	defghij	k												
G3	o	pqr												
G4		st												
G5			u											
G6														
G8														
G10														
Hc	lm													
HcE		n												
G3c														
G4c														
G5c														
G6c														

B)

Solo		4	7	1	2	1				2				
Par	km		7	2	4	2								
G3	cdghivw	cdghivw		1	4	1	2					1		
G4	o	er	o		2	1								
G5	pu	bjlt	bjlt	pu			2							
G6	q	fq	q	f										
G8			as		as									
G10														
Hc										2		1		
HcE	xy		xy											
G3c														
G4c			n							n				
G5c														
G6c														
	Solo	Par	G3	G4	G5	G6	G8	G10	Hc	HcE	G3c	G4c	G5c	G6c

Cuadro 6. Origen, resultado y número de transiciones (afiliaciones y desafiliaciones) de agrupaciones de ballena jorobada observadas durante el invierno de 2003 en la Isla Socorro. En el panel A) se indican las afiliaciones. Las letras dentro de las celdas indican el tipo y cantidad de ocasiones en que ocurrió una transición (filas) y el resultado de ésta (columnas). El total y el tipo de las agrupaciones formadas se indica con números debajo de las columnas de tipo de agrupación. El panel B) indica los eventos de desafiliación. Las letras indican la agrupación original (filas) y el tipo de agrupación que se formó después de la desafiliación (columnas). Los números indican la cantidad de ocasiones que se formó una agrupación (filas) y la agrupación original de la cual se formó (columnas).

A)

	Solo	Par	G3	G4	G5	G6	G8	G10	Hc	HcE	G3c	G4c	G5c	G6c
		6	5	5	1	1				6	1	2	2	1
Solo	abcdef													
Par	ghijk	lmn												
G3	zA													
G4	C													
G5	D													
G6														
G8														
G10														
Hc	opqrst													
HcE	u	vw	B											
G3c														
G4c	x													
G5c	y													
G6c														

B)

Solo		2	5	5		1				1	2	1		1
Par	a		5	1	2							1	2	
G3	bcdef	bcdef		3	2									
G4	pqrst	s	pqr											
G5		tu	tu			1								1
G6	v				v									
G8														
G10														
Hc										1				
HcE	g								g		2	1		
G3c	hi									hi		1	2	
G4c	m	j								j	m			
G5c		kl									kl			
G6c	no												no	
	Solo	Par	G3	G4	G5	G6	G8	G10	Hc	HcE	G3c	G4c	G5c	G6c

Cuadro 7. Tamaño (ng), número de formaciones (fog), desapariciones (deg) y formaciones netas (Fong) por agrupaciones de ballena jorobada.

	Ng	fog	deg	Fong
B. Banderas				
Solo	1	17	16	1
Par	2	18	17	1
Cantor	1	-	-	-
Hc	1	3	2	1
HcE	2	2	3	-1
G3c	3	-	-	-
G4c	4	1	1	0
G5c	5	-	-	-
G6c	6	-	-	-
G3	3	16	12	4
G4	4	5	5	0
G5	5	5	7	-2
G6	6	2	2	0
G8	8	1	2	-1
G10	10	-	-	-
Total	-	70	67	3
Isla Socorro				
Solo	1	19	30	-11
Par	2	17	14	3
Cantor	1	-	-	-
Hc	1	1	6	-5
HcE	2	9	5	4
G3c	3	4	2	2
G4c	4	2	3	-1
G5c	5	4	3	1
G6c	6	1	2	-1
G3	3	10	8	2
G4	4	5	5	0
G5	5	2	3	-1
G6	6	1	1	0
G8	8	-	-	-
G10	10	-	-	-
Total	-	75	82	-7

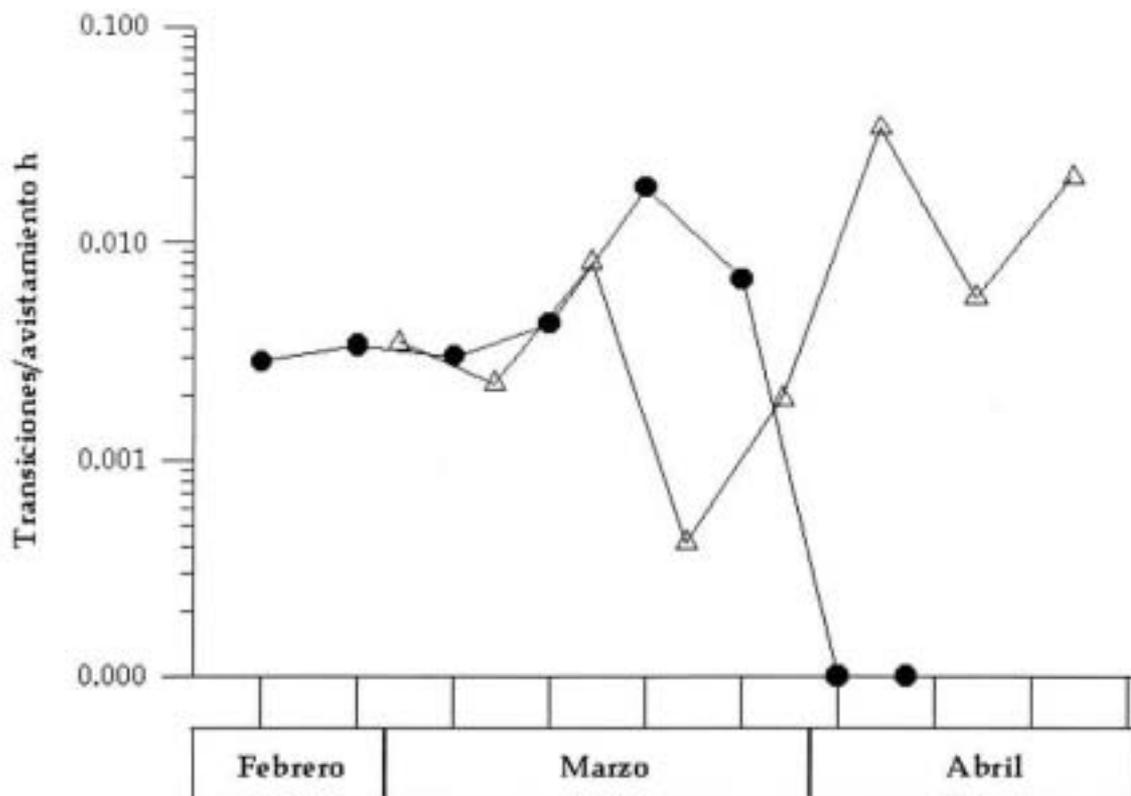


Figura 12. Transiciones por avistamiento por hora de observación en períodos semanales, durante la estancia invernal de las ballenas jorobadas en el Océano Pacífico Mexicano. Bahía de Banderas 2002 círculos en negro e Isla Socorro 2003 en triángulos en blanco. Las líneas indican la trayectoria en el tiempo.

En la Isla Socorro las formaciones netas fueron distintas a la Bahía de Banderas ya que los animales solitarios desaparecieron mientras que los animales en pares se formaron con mayor frecuencia. En los otros tipos de agrupación no se observó una disposición relacionada con el tamaño del grupo habiendo o no crías presentes. El número total de formaciones y desapariciones fue ligeramente mayor en la Isla Socorro que en la Bahía de Banderas (Cuadro 7).

El número de transiciones por avistamiento por hora de avistamiento durante la estancia invernal de las ballenas jorobadas en las zonas de estudio fue variable habiendo para la Bahía de Banderas durante el invierno de 2002 la mayor actividad de transiciones a finales del mes de marzo.

Para abril, las transiciones entre las agrupaciones de ballena jorobada que pasaron el invierno en la Bahía de Banderas durante 2002 fueron prácticamente nulas (Figura 12). En la Isla Socorro se observaron contrastes más marcados en la actividad de interacciones de las ballenas en comparación con la Bahía de Banderas siendo el mes de abril el de mayor actividad en eventos de transición (Figura 12).

La competencia (interacciones entre machos por hora) en la Bahía de Banderas presentó un perfil temporal similar al de la abundancia total. A mediados de febrero y a mediados de marzo se observan los valores más altos. Después de este segundo periodo de competencia elevada, ésta disminuye considerablemente y no vuelve a aumentar (Figura 13). Para la Isla Socorro se observa que la mayor actividad competitiva se desarrolla durante la tercera semana de marzo disminuyendo después y volviendo a aumentar a mediados de abril. Hacia el final del invierno el grado de competencia entre las ballenas no vuelve a aumentar (Figura 13). Así, para ambas zonas se observó un patrón de fluctuación en la actividad competitiva a través de la estancia invernal de las ballenas siendo la Isla Socorro durante 2003 el lugar donde se observan valores mayores para la competencia (Figura 13). La competencia varió en forma paralela con la abundancia tanto en la Bahía de Banderas como en la Isla Socorro siendo mayores los incrementos de competencia en la Bahía de Banderas en las mismas condiciones de abundancia (Figura 14, superior). El número de transiciones observadas por avistamiento por hora, no varió de forma paralela a la abundancia durante la estancia invernal de las ballenas jorobadas en la Bahía de Banderas (Figura 14, inferior). En la Isla Socorro durante el invierno de 2003, las transiciones entre las agrupaciones de ballena jorobada disminuyeron cuando los valores de abundancia fueron mayores. Ambas cosas indican que las ballenas jorobadas en las Islas Revillagigedo evitan la competencia ante la abundancia que presentan y que forman agrupaciones más estables con respecto a las ballenas de la costa continental (Figura 14, inferior).

En la Bahía de Banderas durante 2002 las agrupaciones que se formaron más después de un evento de transición, fueron las agrupaciones pequeñas (de uno a tres animales adultos dentro del grupo siendo la agrupación de hembra con cría y escolta la única agrupación pequeña que mostró un patrón de mayor inestabilidad, ya que desapareció con más frecuencia de la que se formó. Conforme aumenta el tamaño de las agrupaciones éstas se volvieron más inestables como resultado de que en estas agrupaciones ocurrieron un número mayor de eventos de transición. (Figura 15). La dinámica de transiciones entre agrupaciones de ballena jorobada en la Bahía de Banderas durante 2002 cambio a lo largo del invierno. Los eventos de transición entre los grupos aumentaron conforme el invierno avanzó hasta llegar a abril, mes en el que esta actividad cesó por completo (Figura 16).

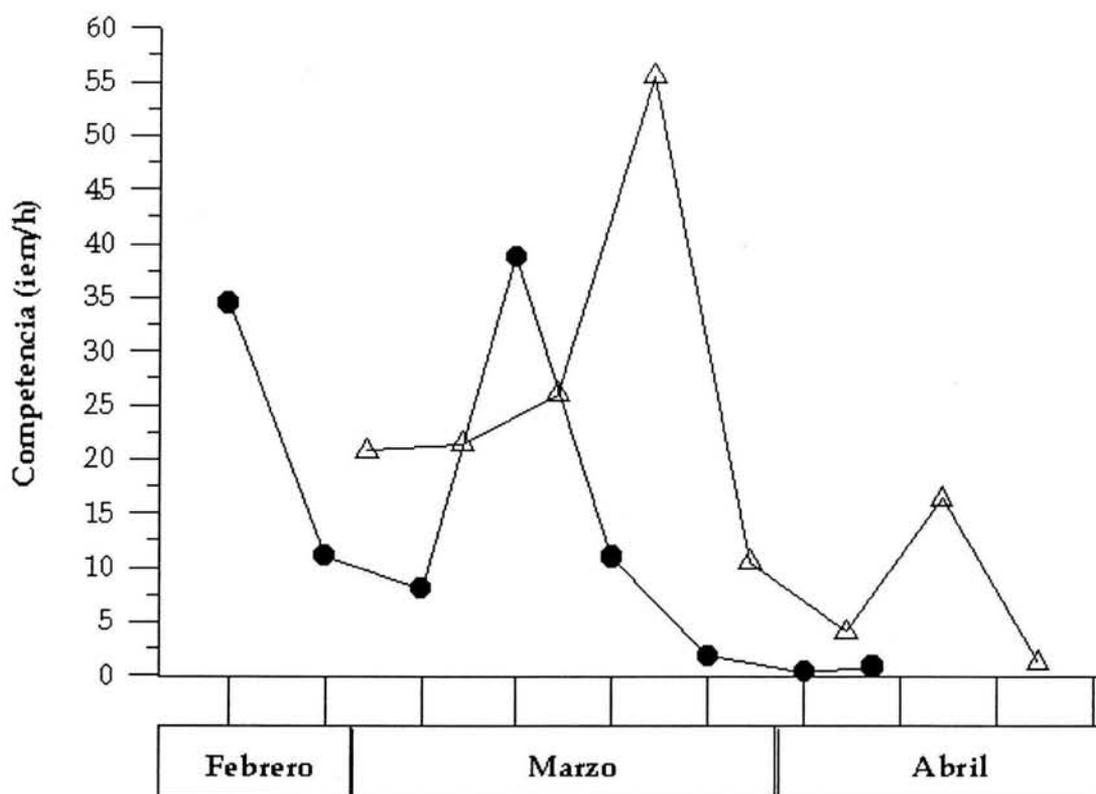


Figura 13. Índice de competencia medido como la cantidad posible de interacciones entre machos por hora (iem/h) durante la estancia invernal de las ballenas jorobadas en la Bahía de Banderas (círculo en negro) y la Isla Socorro (triángulo en blanco). Las líneas indican la trayectoria en el tiempo.

En la Isla Socorro durante el invierno de 2003 se formaron grupos de distintos tamaños, con o sin cría. Las agrupaciones con cría mostraron estabilidad variable ya que algunas tuvieron tendencia a desaparecer y otras a aparecer. A diferencia de la Bahía de Banderas, los animales solos fueron una agrupación inestable y las agrupaciones grandes sin cría estuvieron en general en equilibrio (Figura 17). Las transiciones entre las agrupaciones y la formación de nuevos grupos fueron variables (Figura 18).

La competencia (interacciones entre machos por hora por hembra) es mayor en la Isla Socorro que en la Bahía de Banderas ante las mismas condiciones de frecuencia de machos y de hembras (Figura 19, superior). Sin embargo, aún en la Isla Socorro la competencia observada es menor considerablemente a la competencia posible si todos los machos interaccionaran en competencia simultánea. La fracción de competencia entre los machos (competencia observada por competencia posible) disminuye ante el aumento de la frecuencia de machos por hembra (Figura 19 inferior).

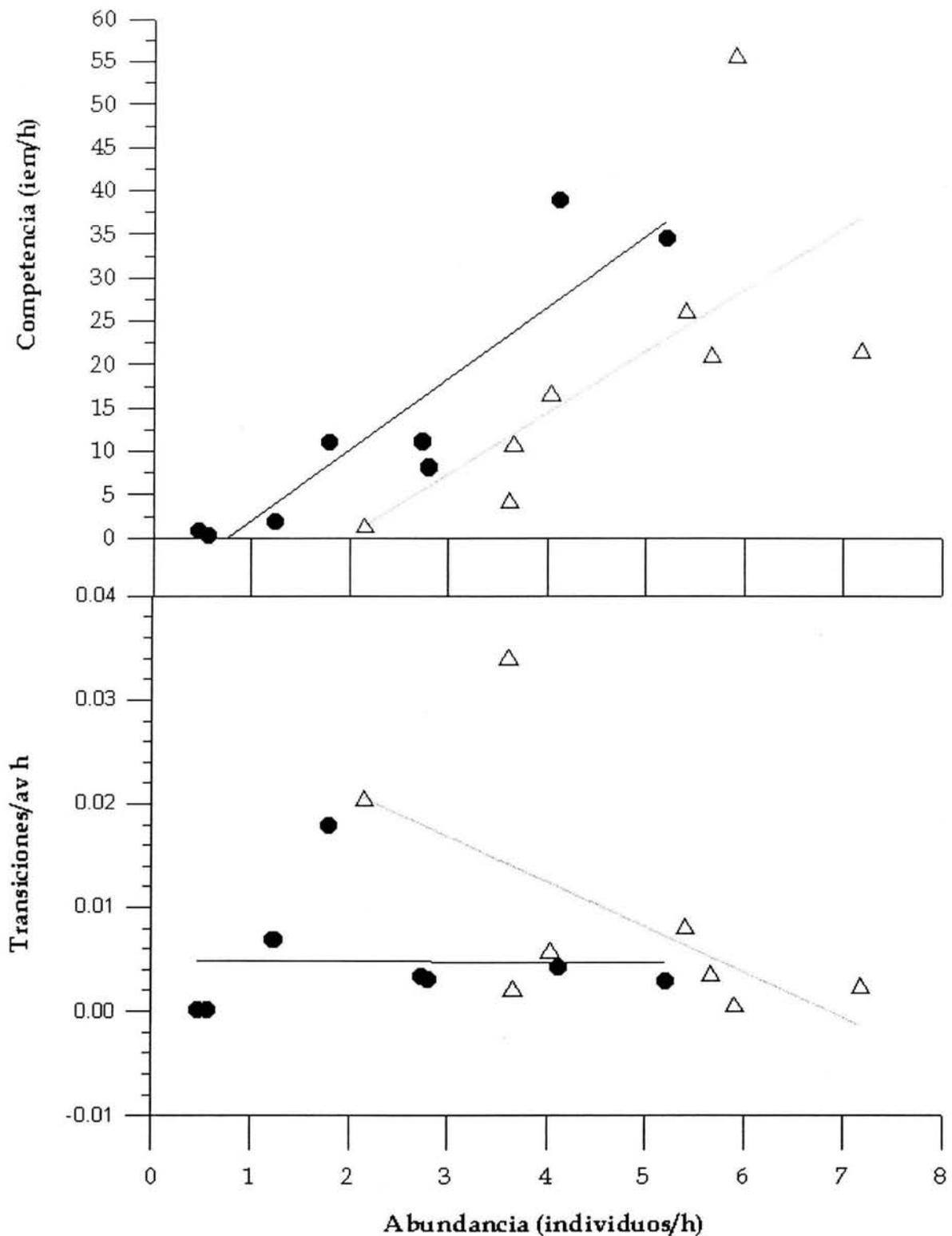


Figura 14. Índice de competencia, medido como la cantidad posible de interacciones entre machos (iem/h) en el panel superior y transiciones por avistamiento por hora en el panel inferior en relación con la abundancia. Bahía de Banderas durante 2002 en negro, Isla Socorro 2003 en gris. Las líneas indican la regresión.

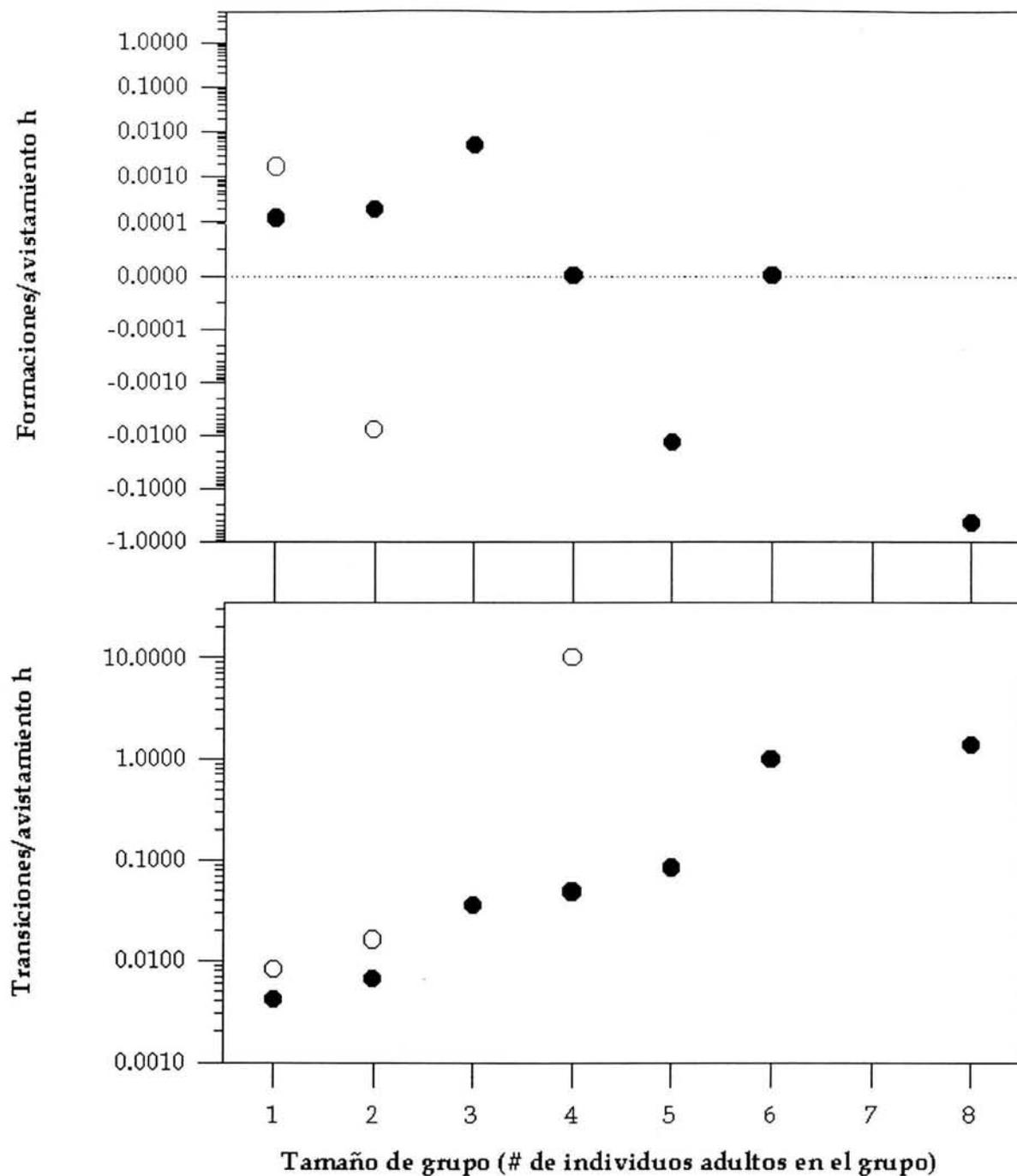


Figura 15. Formaciones y transiciones por avistamiento por hora con relación al tamaño de grupo (individuos adultos en el grupo) en la Bahía de Banderas durante el invierno del 2002. Grupos con cría en blanco, grupos sin cría en negro.

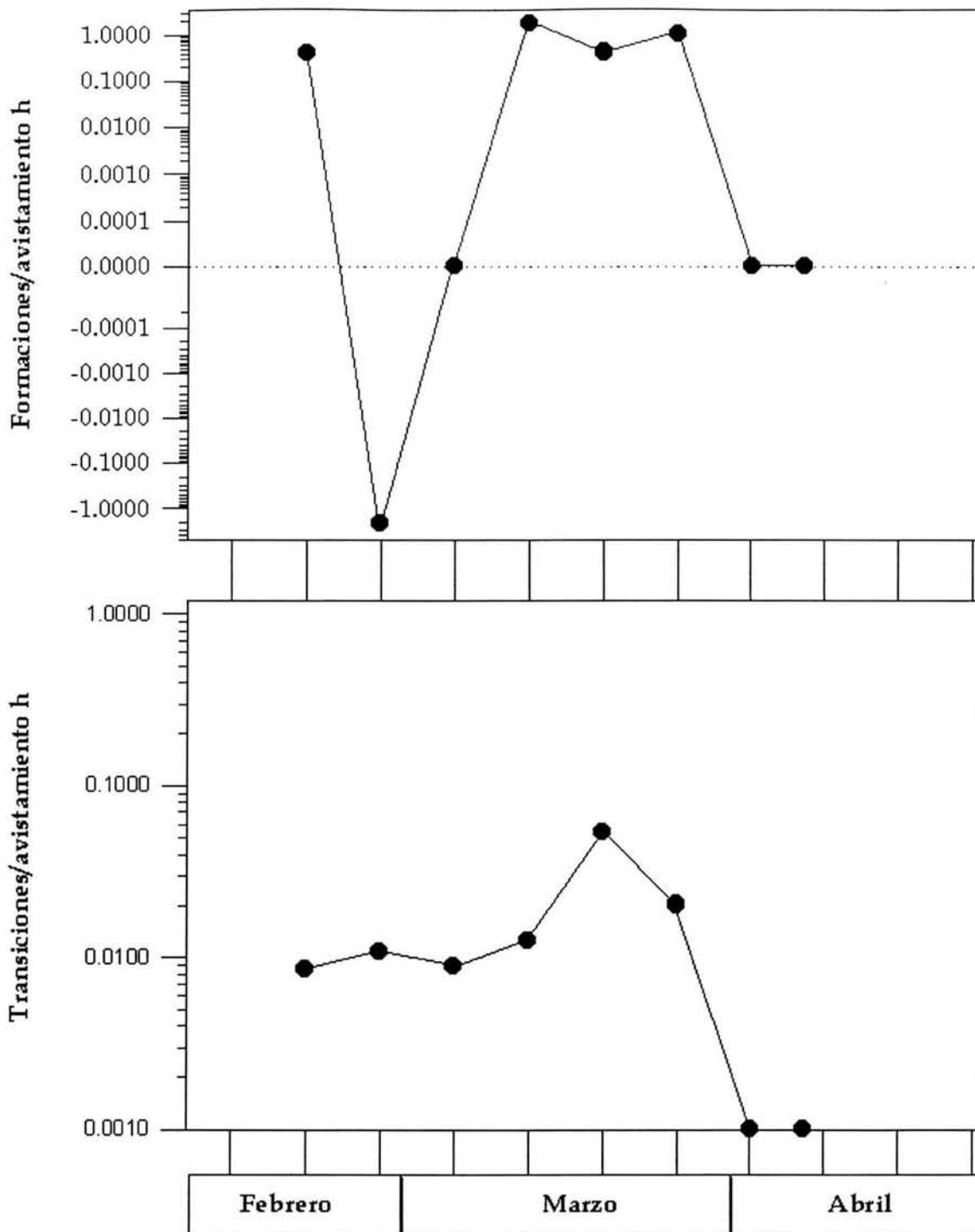


Figura 16. Formaciones y transiciones por avistamiento por hora durante la estancia invernal de las ballenas jorobadas en la Bahía de Banderas durante 2002. Las líneas indican la trayectoria en el tiempo.

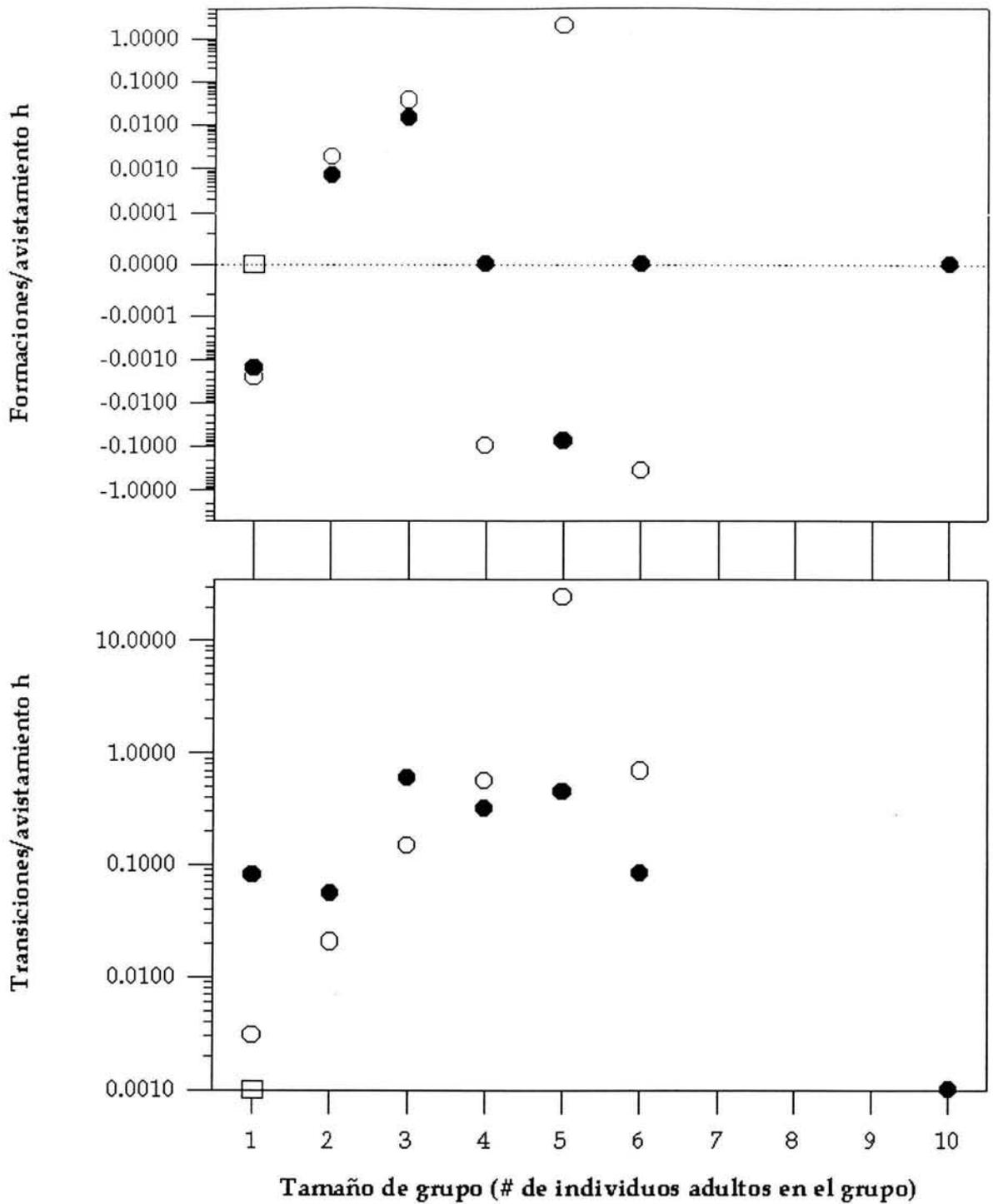


Figura 17. Formaciones y transiciones por avistamiento por hora con relación al tamaño de grupo (individuos adultos en el grupo) en la Isla Socorro durante el invierno del 2003. Grupos con cría en blanco, grupos sin cría en negro, Cantor cuadro blanco.

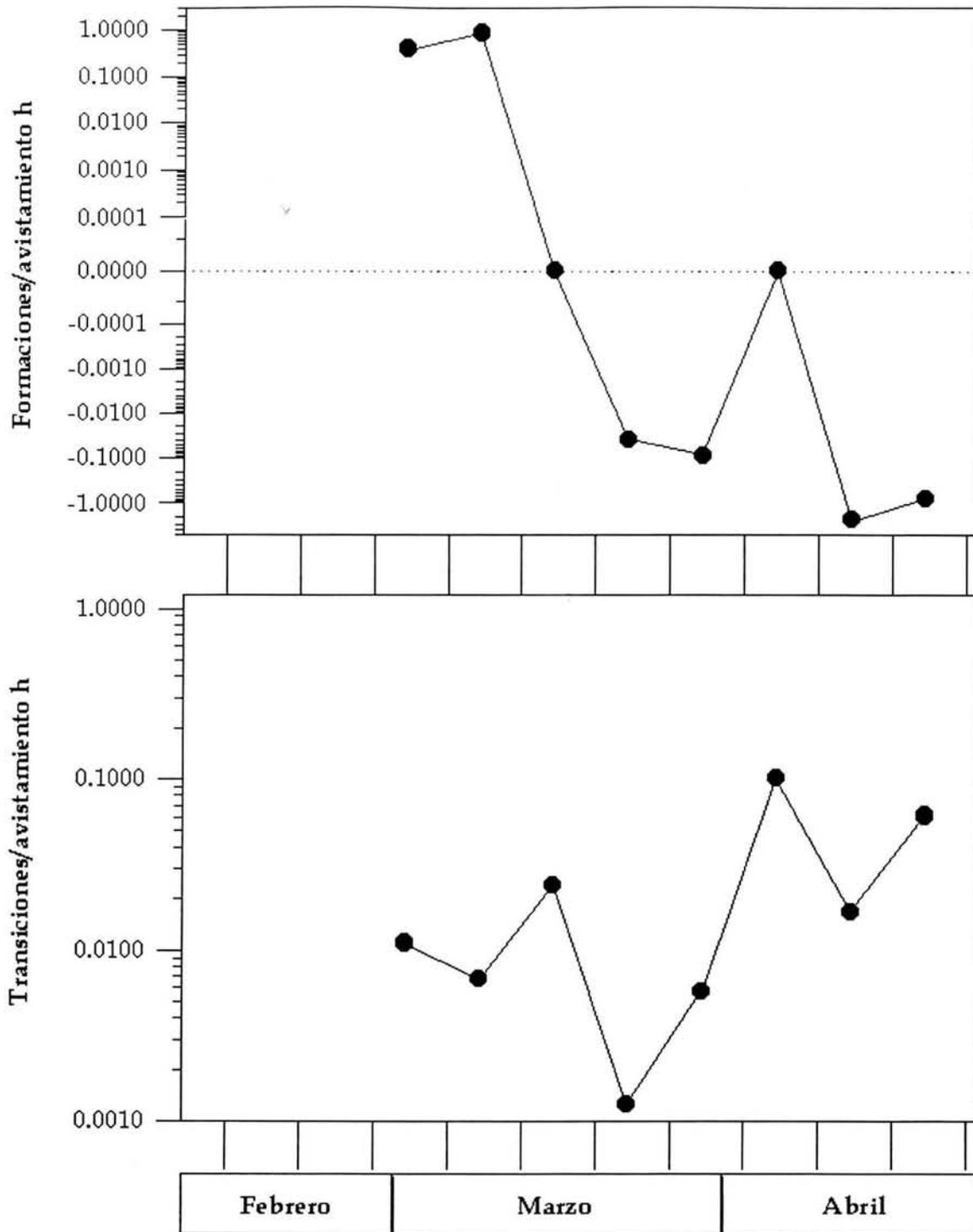


Figura 18. Formaciones y transiciones por avistamiento por hora durante la estancia invernal de las ballenas jorobadas en la Isla Socorro durante 2003. Las líneas indican la trayectoria en el tiempo.

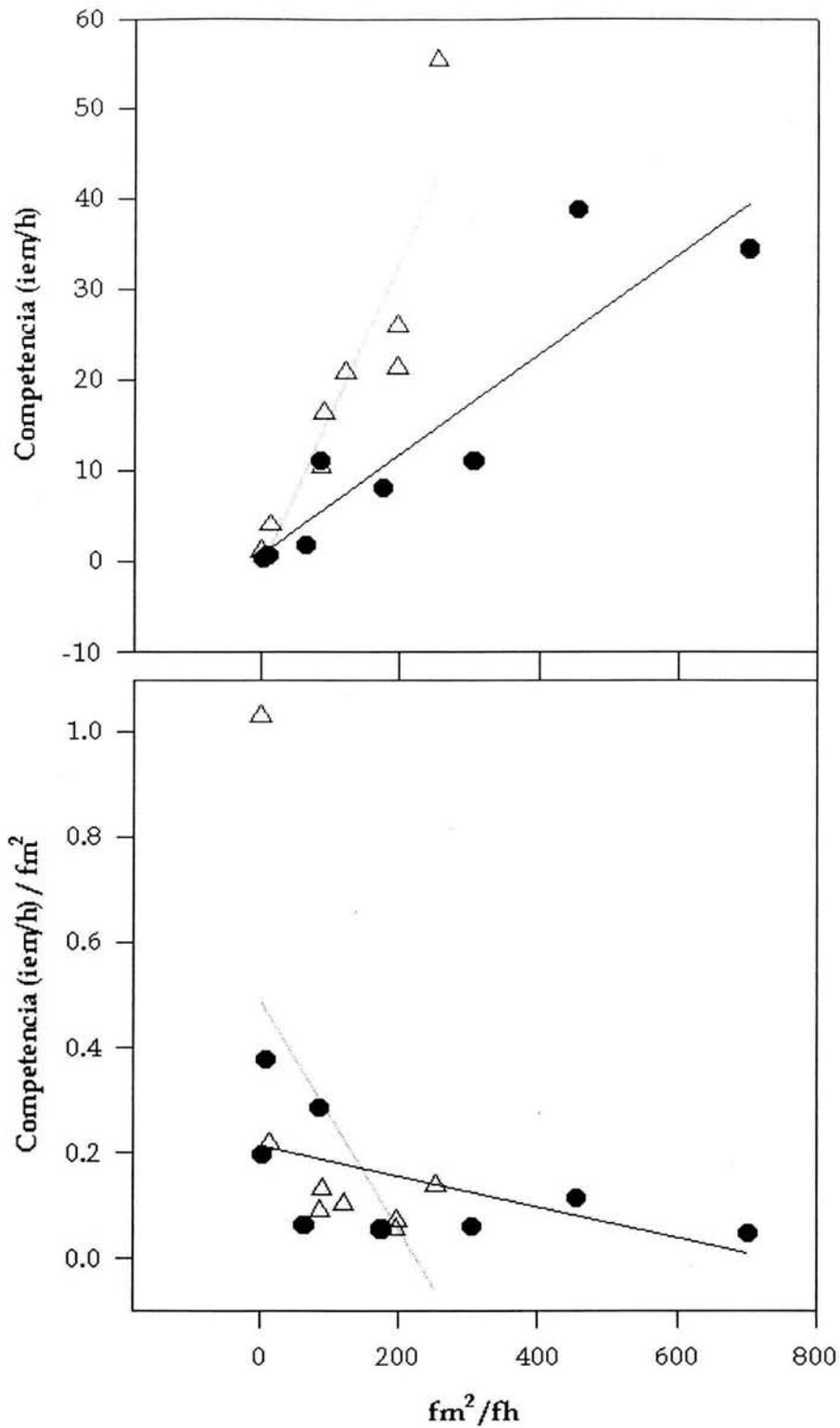


Figura 19. Intensidad de la competencia de los machos (iem/h) con respecto a las hembras (fm^2/fh), (panel superior) y competencia posible de los machos por hembra (inferior). Bahía de Banderas durante 2002 círculo negro, Isla Socorro durante 2003 en gris (panel inferior). Las líneas indican la regresión.

X) DISCUSIÓN

La ocurrencia general de las agrupaciones fue similar en la Bahía de Banderas e Isla Socorro siendo los grupos de animales solos y en pares los más abundantes (Figura 6), lo cual ya había sido documentado para las zonas de agregación invernal del Océano Pacífico Mexicano (Ladrón de Guevara, 2001). En las agrupaciones pequeñas de uno o dos animales adultos se presentó el mayor número de eventos de transición en ambas zonas (Cuadro 5 y 6) lo cual es consistente con las características sociales de esta especie en las zonas de agregación invernal donde las asociaciones de duración larga son raras por la tendencia de los machos a competir y buscar hembras (Baker y Herman, 1984; Clapham *et al.*, 1992; Mobley y Herman, 1985). Con excepción del invierno tardío en la Isla Socorro, los cambios de abundancia de machos son inversos a los cambios en la abundancia de hembras con cría. La correspondencia en los cambios de abundancia de machos y hembras no parturientas y la mayor proporción de los machos con respecto a éstas (Figura 9), indica que los cambios en la abundancia y la agregación están sujetos a una dinámica de competencia entre los machos por el apareamiento y dispersión (Figura 11) descrita por Medrano-González *et al.* (2001).

Baker y Herman (1984) sugieren que la conducta agresiva entre los machos ocurre en contextos sociales predecibles y que la incidencia de agresión muestra un incremento estacional y una disminución en frecuencia paralela a cambios en la abundancia de las ballenas en aguas Hawaianas lo cual está relacionado con las características migratorias de esta especie en la que los machos y las hembras exhiben diferentes tiempos de arribo durante su permanencia en las regiones invernales (Gabriele, 1992). Los cambios estacionales en la intensidad de la competencia (Figura 13) y el incremento paralelo de ésta con relación a la abundancia (Figura 14 superior) indican que los cambios estacionales en las proporciones de sexos en las zonas de reproducción del Océano Pacífico Mexicano, derivan de cambios impredecibles en la abundancia de machos por movimientos

de migración y dispersión que compiten por un número limitado de hembras (Medrano *et al.*, 1994, Medrano-González *et al.*, 2001).

La fracción de hembras por machos presentes tanto en la Bahía de Banderas como en la Isla Socorro fueron similares, 0.234 y 0.231 respectivamente mientras que la relación entre la fracción de hembras con cría con respecto a los machos es distinta, 0.086 y 0.286 (Figura 9). Se ha propuesto que el potencial reproductivo de un invierno a otro es mayor para las hembras que no tuvieron cría el año anterior (Craig *et al.*, 2002) y que la actividad de transiciones de los animales dentro de las agrupaciones de ballena jorobada, está asociada con la conducta de búsqueda por los machos de hembras maduras (Mobley y Herman, 1985). La gran cantidad de agrupaciones con cría involucrados en eventos de transición con machos observadas en la Isla Socorro durante 2003 (Cuadro 7), la mayor tasa de reproducción documentada en la Isla Socorro en comparación con la Bahía de Banderas y la mayor incidencia de estro-postparto en la Isla Socorro (Juárez Salas, 2001), indican que las hembras con cría son un elemento importante en la dinámica de los hábitos reproductivos del rorcual jorobado en este sitio. Considerando que los machos se asocian preferentemente con hembras con alto potencial reproductivo (Craig *et al.*, 2002) y que las hembras pueden incitar a la competencia a los machos para garantizar el apareamiento con un macho fértil (Cox y Le Boeuf, 1977; Kraus y Hatch, 2001), la alta frecuencia de machos desempeñando el rol de escoltas en agrupaciones hembra con cría, sugiere que estos pueden emplear estrategias de apareamiento alternativas dentro de una población, lo cual puede permitirles tener una buena oportunidad de reproducirse con estas hembras. La diferencia en la abundancia de agrupaciones con cría entre las zonas, Bahía de Banderas durante 2002 e Isla Socorro durante 2003 y las diferencias en la habilidad de las hembras de reproducirse en años consecutivos (Juárez Salas, 2001), puede estar relacionada con la condición física de las hembras la cual es un reflejo de su ecología alimentaria (Lockyer, 1984).

En la costa del Océano Pacífico Mexicano se han observado cambios anuales de abundancia, inversos entre Baja California y la Bahía de Banderas, lo que indica desplazamientos anuales de las ballenas. Asimismo, hay más fluctuaciones de abundancia en la Bahía de Banderas que en la Isla Socorro. Se sabe que las ballenas que se distribuyen en la costa del Pacífico mexicano pertenecen a un solo stock (Ladrón de Guevara Porras, 2001; Medrano-González *et al.*, 1995; Urbán *et al.*, 2000), por lo que la población de ballenas jorobadas que se distribuyen en la Bahía de Banderas, forma parte de una agregación mayor y casi continua a lo largo de la costa. Todo esto sugiere que hay movilidad de las ballenas a lo largo de la costa pacífica mexicana mientras que en las Islas Revillagigedo los eventos de dispersión entre islas o hacia otras regiones son más raros. Esto explica que la competencia de los machos en la Bahía de Banderas es menos severa ya que estos animales tienen la oportunidad de desplazarse para buscar reproducirse en una amplia zona de distribución continua de las ballenas. La Isla Socorro se encuentra ubicada a 480 Km de Baja California Sur y a 716 Km de Manzanillo, por lo que estos animales se encuentran muy agregadas alrededor de las islas y cualquier desplazamiento de las ballenas entre islas o hacia el continente debe ser poco frecuente.

XI) CONCLUSIONES

Aunque los hábitos invernales de las ballenas jorobadas en las Islas Revillagigedo y la costa continental son los mismos observados como conductas y ocurrencia de agrupaciones, existen diferencias importantes en la dinámica de estas agrupaciones que definen el contexto social y con ello otros aspectos de la reproducción y la estructura poblacional. En las Islas Revillagigedo se observa una mayor abundancia relativa y consecuentemente un mayor grado de competencia entre los machos. En las Islas Revillagigedo asimismo los machos compiten más por las hembras con cría dada la mayor ocurrencia de esto postparto en esta zona documentada por Juárez Salas (2001). Sin embargo, las ballenas jorobadas en la costa continental tienden a agregarse y competir más en la costa continental ante las mismas condiciones de abundancia. Se puede interpretar asimismo que las ballenas jorobadas en las Islas Revillagigedo más bien tienden a evitar agregarse y/o competir dada ciertas condiciones de abundancia. En ambas zonas la fracción de machos en competencia disminuye al incrementarse la proporción de machos por hembras pero en las Islas Revillagigedo la fracción de competencia es mayor en tanto que la proporción de machos y hembras es menor que en la costa continental. El grado de agregación promedio en ambas zonas es muy parecido (1.80 individuos por grupo en Isla Socorro y 1.84 individuos por grupo en la Bahía de Banderas) pero con una distribución diferente de agrupaciones y tasas de formación de las mismas. La invarianza en el grado de agregación promedio sugiere la existencia de restricciones en las interacciones entre las ballenas y las transiciones entre sus agrupaciones, esto es formalmente, una dinámica aún por modelar. En general, las agrupaciones con más individuos se forman menos y son más inestables pero en la Isla Socorro los grupos con cría y en general los grupos con más de tres adultos o juveniles tienden a formarse y mantenerse más que en la Bahía de Banderas. La frecuencia de transiciones, que mide la inestabilidad de las agrupaciones, asimismo disminuye en la Isla Socorro al incrementarse la

abundancia. Esto indica que en la Isla Socorro las agrupaciones son más estables que en la costa continental.

Estas diferencias derivan de que las zonas de agregación de ballenas jorobadas en las Islas Revillagigedo se constituyen de pequeños parches aislados mientras que las agregaciones de la costa continental forman más bien un conjunto extendido y casi continuo. Como se mencionó, esto implica que los eventos de dispersión sean más frecuentes en la costa continental y que por lo tanto, el grado de competencia entre los machos no sea tan alto como en las Islas Revillagigedo. Visto como contraste, se diría que, ante la menor abundancia general de ballenas en la costa continental, éstas tienden a agregarse y a recambiar sus agrupaciones mientras que en las Islas Revillagigedo, los animales tienden a no agregarse y a mantenerse más tiempo asociados. Estas diferencias explican que la competencia en lugares de agregación parchada, como las Islas Revillagigedo, puede consistir en el ordenamiento de jerarquías entre los machos en tanto que la tasa de reencuentro entre los animales (machos y hembras) es alta (como se ve en los estudios de fotoidentificación) mientras que en la costa continental, los machos más bien buscan a las hembras y no establecen relaciones de jerarquía entre sí en tanto que las tasas de reencuentro entre los animales son bajas. Esta hipótesis resuelve la disyuntiva sobre la llamada función del canto en la que algunos autores proponen que se trata de un despliegue para la atracción de las hembras (p. ej. Medrano *et al.*, 1994) y otros enfatizan el ordenamiento de jerarquías (p.ej. Darling y Bérubé, 2001).

XII) RECOMENDACIONES

Es necesario realizar estudios a largo plazo en los que se perfeccione y amplie el análisis de la dinámica de las transiciones para tener un mejor entendimiento de los hábitos reproductivos de los dos stocks mexicanos de ballenas jorobadas, el stock costero y el stock de Revillagigedo así como para poder determinar si las diferencias encontradas en este trabajo, son una diferencia exclusiva del período de estudio o si éstas diferencias en los hábitos reproductivos de las dos agregaciones son una constante. La documentación de efectos derivados de las actividades humanas sobre la conducta de las ballenas en las zonas de invierno del Océano Pacífico Mexicano, principalmente en las zonas costeras, hace también necesario desarrollar estrategias que nos permitan entender si estas actividades pueden tener efectos a mediano y largo plazo sobre la biología reproductiva de estos animales.

X) AGRADECIMIENTOS

Este trabajo hubiera sido imposible de realizar sin el apoyo de mucha gente. A todos ellos gracias. Dicen que el orden de los factores no afecta el producto así es que prosigo. Gracias...

A mis padres por haberme regalado una vida plena, por tener confianza en mí y porque lo que he logrado se lo debo a ellos. Este trabajo es para ustedes, por ustedes y de ustedes. A mi mamá, madre y amiga, Eunice, porque fue la primera persona que supo de mi existencia y porque a partir de ese momento siempre ha estado ahí para mí, porque me enseñó a perseverar y por enseñarme el valor del trabajo y a trabajar. A mi papá, padre y mero jefe, Eveir, por darme la oportunidad de estudiar y hacer siempre lo que he deseado, por enseñarme a ser honesto y por enseñarme muchas otras cosas, aunque el no lo sepa, porque yo nunca se lo he dicho. Gracias a los dos.

A mis hermanos Cesar, Carlos y Hugo, porque fueron, son y serán siempre mis hermanos, porque con ellos crecí y porque de todos aprendí el valor de disfrutar la vida.

A Anidia, porque este trabajo implicó mucho tiempo y todo ese tiempo se le sacrificó a ella. Porque durante mis largas ausencias siempre estuvo apoyándome, pero sobre todo por su amor. Gracias por ser Anidia, por ser Ani y por ser la persona que me ha enseñado el valor y la necesidad de vivir con amor y de amar lo que haces. Para tí con todo mi amor, mi agradecimiento eterno.

A Gina y a Cesar por regalarme esa linda sobrina.

A mi sobrina, Frida Odette, por ser niña, por ser mi sobrina, pero sobre todo porque cada que la veo comprendo que hay que seguir luchando, que hay que seguir trabajando, porque todavía hay cosas por las que vale la pena vivir y luchar.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, porque la mitad de mi educación la viví allí, por enseñarme el valor de la educación gratuita, de calidad y llena de principios. Por ser mi segundo hogar y por haberme brindado la oportunidad de formar parte de ella. Gracias a la UNAM y a todos los que día a día siguen luchando porque siga siendo la UNAM, la Universidad de México y del pueblo de México.

Al Dr. Luis Medrano, por haberme brindado la oportunidad de formar parte del Grupo de Mastozoología Marina, por aceptar dirigir esta tesis, por enseñarme el valor de hacer ciencia de calidad, por inculcarme que no importa cuan difícil sea el trabajo, porque al final siempre vale la pena hacer. A Luis Medrano por ser amigo, muchas gracias Luis por tu confianza, porque más allá de la relación académica siempre has tenido atenciones para mí, por eso y por muchas otras cosas, gracias.

A Rosalba y a María porque en estos momentos en que estoy escribiendo estas letras, ellas necesitaban más de Luis de lo que yo. Perdón por todas las molestias y por los momentos en que Luis tuvo que estar lejos de ustedes por trabajar conmigo. Gracias.

A los vaguitos, guerreros, tártaros o cualquier otro apodo que pueda surgir. Gracias por todos los momentos de locura, gracias por todas las risas, carcajadas, travesuras, aventuras y todas las vivencias que pasamos juntos a lo largo de la carrera. Gracias por ser los mejores cuates que uno puede tener. Perdón por no poner sus nombres, ustedes saben bien quienes son y prefiero nombrarlos a todos como uno sólo que dejar de nombrar a alguno. A fin de cuentas todos somos los Guerreros.

A Carlos y Vanesa por ser cuates, porque mientras no estuve, ustedes estuvieron con Anidia. Gracias por tener que sobrellevar sus ratos de mal humor provocados por mi ausencia. Gracias de verdad.

A los amigos, cuates y compañeros del laboratorio: Talina, Sergio, Sandy, Axa, Gloria, Karla, María de Jesús, Chuy, Janet, Héctor, Elia, Andy, Ana, Claudia, Lupita, Sandra, Rosalba, Carlos, Juan, Lorena, Sandra. A todos en general y a algunos en particular.

A Talina, porque con ella comenzó la aventura de este trabajo y porque con este trabajo comenzó una bonita amistad. Gracias por todo Talina.

A Sergio por ser amigo, por ser gente. Porque aunque no tenía necesidad me apoyó en los dos años de trabajo de campo. Gracias por ser un buen amigo, por enseñarme cosas y por aprender y compartir otras tantas.

Al Huasteco Mayor, mi compadre Axa B. V., porque no puede haber mejor ejemplo de una ayuda desinteresada. Gracias por ser tan buen cuate y por compartir alegrías, tristezas y travesuras.

A Sandrita (Sandy) la Tusita, por ser una linda amiga y una de las mejores personas que he conocido durante esta aventura. Porque nadie mejor que ella puede entender lo que yo siento cuando estoy en el mar, Gracias Sandy.

A Lorena, porque aunque a ella no le toco compartir la experiencia la aventura del trabajo de campo de esta tesis, ha demostrado ser una muy buena amiga. Gracias por tu apoyo Lore.

A Juan por toda su ayuda en el trabajo de campo en la Isla Socorro en el 2003. Por su apoyo y comprensión cuando estaba terminando de escribir la tesis, gracias por regalarme ese tiempo y por sacrificártelo a ti. Gracias Juan.

A Justino, Margarita, Gerardo y toda la familia Nieblas, por ser una familia para mí, durante mis estancias en la Bahía de Banderas. Gracias Justino por enseñarme a respetar, conocer, trabajar y admirar la mar. Gracias Margarita por todos los momentos lindos, incluidas las exquisitas comidas que tenías siempre para nosotros. Gracias Gerardo por ser un amigo para mí. Gracias familia Nieblas porque cuando estuve lejos de casa encontré en ustedes una buena familia.

A Astrid, Karel y todo el personal de Ecoturs. Gracias por su ayuda desinteresada, por tendernos la mano siempre que lo necesitamos, por ser buenos amigos.

A Canana, Tony y Many, por los viajes a la Isla y los momentos gratos que pasamos en la lancha.

A PROBETEL por la beca de tesis de seis meses que me ayudo a sobrevivir durante ese tiempo en condiciones de no extrema pobreza. Ojalá que sigan apoyando a muchos más estudiantes.

A todos los profesores de la carrera, y especialmente a mis profesores del Taller, Juan Núñez Farfán, Eduardo Morales Guillaumin y Carlos Cordero por su comprensión y por aceptar que me ausentara del taller durante el desarrollo de esta tesis.

A la (ex) directora del CRIP de la Cruz de Huanacastle, la Maestra Lilia, por habernos brindado alojamiento durante más de dos meses.

A Sherman por compartir su cuarto y por tolerar nuestra presencia invasora. Pero sobre todo por compartir la pasión por las ballenas.

A mis sinodales, el Dr. Eduardo Morales Guillaumin, la Dra. María del Carmen Bazúa Dúran, el M. En C. Julio Prieto Sagredo y la M en C. Katleen Ann Babb Stanley. Gracias por su tiempo, por soportar mis inoportunas visitas, por apoyarme con el ajetreó de esta tesis, gracias de verdad.

A Lalo Morales, porque a parte de ser profesor siempre ha tenido para mí atenciones. Gracias por enseñarme que se puede ser investigador y ser amigo, muchas gracias por todo Lalo.

A la Armada de México, especialmente al Sub-Sector Naval Isla Socorro, que nos brindaron a mi y a mis compañeros, ayuda incondicional. Gracias por todo su apoyo y por las atenciones que han tenido para con nosotros. Sin ustedes simplemente hubiera sido más que misión imposible realizar trabajo de campo en la Isla Socorro. Gracias a todos.

Al CONACyT por el apoyo económico para el trabajo de campo durante el invierno de 2003 en la Isla Socorro.

A la SEMARNAT y a la Secretaria de Gobernación, por facilitarnos los permisos para el trabajo de campo tanto en la Isla Socorro como en la Bahía de Banderas.

XI) REFERENCIAS

- Acevedo, A. y M. A. Smultea. 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.
- Adem, J. 1960. La Isla Socorro. Monografía del Instituto de Geofísica. UNAM 2: 9
- Alvarez-Sánchez, L. G., B. Wyatt, y M. R. Stevenson. 1978. Circulación y masa de agua en la región de Boca del Golfo de California en la primavera de 1970. *Ciencias Marinas (México)*, 5: 57-69.
- Arita, H. T y G. Ceballos. 1997. Los mamíferos de México: Distribución y estado de conservación. *Revista Mexicana de Mastozoología*. 2: 33-71.
- Baker, C. S. y L. M. Herman. 1981. Migration and local movement of humpback whales *Megaptera novaeangliae* through Hawaiian waters. *Canadian Journal of Zoology*, 59: 460-469.
- Baker, C. S. y L. M. Herman. 1984. Aggressive behaviour between humpback whales *Megaptera novaeangliae* wintering in Hawaiian waters. *Canadian Journal of Zoology*, 62: 1922-1937.
- Baker, C. S. y L. Medrano-González. 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.
- Baker, C. S., L. M. Herman, A. Perry, W. S. Lawton, J. M. Straley, A. A. Wolman, G. D. Kaufman, H. E. Winn, J.D. Hall, J. M. Reinke y J. Ostman. 1986. Migratory movement and population structure of humpback whales *Megaptera novaeangliae* in the central and eastern Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 31: 105-119.
- Baker, C. S., A. Perry y L. M. Herman. 1987. Reproductive histories of female humpback whales *Megaptera novaeangliae* in the North Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 41: 103-114.
- Baker, C. S., A. Perry, J. L. Bannister, M. T. Weinrich, R. B. Abernethy, J. Calambokidis, J. Lien, R. H. Lambertsen, J. Urban-Ramirez, O. Vasquez, P. J. Clapham, A. Alling, S. J. O'Brien y S. R. Palumbi. 1993. Abundant mitochondrial DNA variation and world-wide population structure in humpback whales. *Proceedings of the National Academy of Science*, 90: 8239-8243.
- Baker, C. S., L. Flórez-González, B. Abernethy, H. C. Rosenbaum, R. W. Slade, J. Capella, y J. L. Bannister. 1998. Mitochondrial DNA variation and maternal gene flow among humpback whales of the Southern Hemisphere. *Marine Mammal Science*, 14: 721-737.
- Barlow, J. y P. J. Clapham. 1997. A new birth interval approach to estimating demographic parameters of humpback whales. *Ecology*, 78: 535-546.
- Brown, M. R. y P. J. Corkeron. 1995. Pod characteristics of migrating humpback whales (*Megaptera novaeangliae*), migrating off Point Lookout, Queensland. *Behaviour*, 132: 163-179.
- Brown, M. R., P. H. Corkeron, P. T. Hale, K. W. Schultz, y M. M. Bryden. 1995. Evidence for a sex-segregated migration in the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*). *Proceedings of the Royal Society of London. B*. 259: 229-234.

- Butterworth, D.S., D. L. Borchers, S. Chalis, y J. B. De Decker. 1995. Estimates of abundance for Southern Hemisphere blue, fin, sei, humpback, sperm, killer and pilot whales from the 1978/79 to 1990/91 IWC/IDCR sighting survey cruises, with extrapolations to the area South of 30°S for the first five species based on Japanese scouting vessel data. Report SC/46/SH24. International Whaling Commission Scientific Committee: Cambridge.
- Calambokidis, G., H. Steiger, J. R. Evenson, K. R. Flynn, K. C. Balcomb, D. E. Claridge, P. Bloedel, J. M. Straley, C. S. Baker, O. von Ziegezar, M. E. Dahleim, J. M. Waite, J. D. Darling, G. Ellis, y G. A. Green. 1996. Interchange and isolation of humpback whales off California and other North Pacific feeding grounds. *Marine Mammal Science*, 12: 215-226.
- Cerchio, S. 2003. Paternity, polygyny and alternative mating tactics in humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). Tesis doctoral. Universidad de Michigan. 151 pp.
- Chittleborough, R. G. 1955. Aspects of reproduction in the male humpback whale, *Megaptera nodosa* (Bonaterre). *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*. 6:1-29.
- Chittleborough, R.G. 1958. The breeding cycle of the female humpback whale, *Megaptera nodosa* (Bonaterre). *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 9:1-18.
- Chittleborough, R. G. 1959. Determination of age in the humpback whale, *Megaptera nodosa* (Bonaterre). *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 10: 125-143.
- Chittleborough, R. G. 1965. Dynamics of two populations of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae* (Borowski). *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 16: 33-128.
- Chu, K.C. y S. Nieukirk. 1988. Dorsal fin scars as an indicator of age, sex and social status in humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). *Canadian Journal of Zoology*, 66: 416-420.
- Clapham, P. J. 1993. Social organization of humpback whales on a North Atlantic feeding ground. *Symposium of the Zoological Society of London*, 66: 131-145.
- Clapham, P. J. y C. A. Mayo. 1987. Reproduction and recruitment of individually identified humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, observed in Massachusetts Bay, 1979-1985. *Canadian Journal of Zoology*, 65: 2853-2863.
- Clapham, P. J. y C. A. Mayo. 1990. Reproduction of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, observed in the Gulf of Maine. *Reports of the International Whaling Commission (special issue)* 12: 171-175.
- Clapham, P. J., y P. J. Palsboll. 1997. Molecular analysis of paternity shows promiscuous mating in female humpback whales (*Megaptera novaeangliae*, Borowski). *Proceedings of the Royal Society of London B*. 264: 95-98.
- Clapham, P. J., P. J. Palsboll., D. K. Mattila, y O. Vasquez. 1992. Composition and dynamics of humpback whale competitive groups in the West Indies. *Behaviour*, 122: 182-194.
- Clapham, P. J., M. C. Bérubé, y D. K. Mattila. 1995. Sex ratio of the Gulf of Maine humpback whale population. *Marine Mammal Science*, 11: 227-231.
- Cox, C.R. y B. J. Le Boeuf. 1977. Female incitation of male competition: a mechanism in sexual selection. *American Naturalist*, 111: 317-335.
- Craig, A. S., L. M. Herman, y A. A. Pack. 2002. Male mate choice and male-male competition coexist in the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*). *Canadian Journal of Zoology*. 80: 745-755.
- Cupul-Magaña F. G. 1998. ¿Quién es la bahía de Banderas? *Revista Divulgare (UABC)*, 21:48-52.

- Darling, J. D. y K. Mori. 1993. Recent observations of humpback whale *Megaptera novaeangliae* in Japanese waters off Ogasawara and Okinawa. *Canadian Journal of Zoology*, 71: 325-333.
- Darling, J. D. y M. Bérubé. 2001. Interactions of singing humpback whales with other males. *Marine Mammal Science*, 17 : 570-584.
- Darling, J. D., K. M. Gibson, y G. Silber. 1983. Observations on the abundance and behavior of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) off West Maui, Hawaii, 1977-1979. pp 201-222. En: Payne, R. S. (ed). *Behaviour and communication of Whales*. Westview Press, Boulder, Co.
- Dawbin, W. H. 1966. The seasonal migratory cycle of humpback whales. pp 145-170. En: Norris, K. S. (Ed). *Whales, Dolphins and Porpoises*. University of California Press. Berkeley, California.
- Frankel, A., S., C. W. Clark, y C. M. Gabriele. (1995). Spatial distribution, habitat utilization, and social interactions of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, off Hawaii, determined using acoustic and visual techniques." *Can. J. Zoology* 73: 1134-1146.
- Gabriele, C. M. 1992. The behavior and residence characteristics of reproductive classes of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the Hawaiian islands. Tesis de maestría, Universidad de Hawaii, Honolulu. EEUUA.
- Gambell, R. 1976. World whale stocks. *Mammal Review*, 6 :41-53.
- Gaviño de la Torre, G. y Z. Uribe. 1980. Distribución, población y época de la reproducción de las aves de las islas Tres Marietas. Jalisco, México. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 51(1):505-524.
- Glockner-Ferrari D.A. y M.J. Ferrari. 1990. Reproduction in the humpback whale *Megaptera novaeangliae* wintering in Hawaiian waters. *Canadian Journal of Zoology*, 62:1922-1937.
- Helweg, D. A. y L. M. Herman. 1994. Diurnal patterns of behaviour and group membership of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) wintering in Hawaiian waters. *Ecology*. 98: 298-311.
- Herman, L. M. y R. C. Antinoya. 1977. Humpback whales in Hawaiian breeding waters: population and pod characteristics. *Scientific Reports of the Whales Research Institute*, 29: 59-85.
- Johnson, H. J. y A. A. Wolman. 1984. The humpback whale *Megaptera novaeangliae*. Pp 30-37. En: Breiwick, M. HJ., y W. H. Braham (Eds). *The status of endangered whales. A special section of the marine fisheries review*. 46 (4). NOAA7NMFS.
- Juárez Salas, R. A. 2001. Tasas de nacimiento e intervalos entre partos del rorcual jorobado (*Megaptera novaeangliae*) en el Pacífico Mexicano. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 90 pp.
- Katona, S. K., B. Baxter, O. Brazier, S. D. Kraus, J. Perkins, y H. Whitehead. 1979. Identification of humpback whales by fluke photographs. Pp 33-44. En: Winn, H. E. y B. L. Olla (Eds). *Behaviour of Marine Animals, Vol 3*. New York. Plenum Press.
- Kraus, D. S. y J. J Hatch. 2001. Mating strategies in the North Atlantic right whale (*Eubalaena glacialis*). *Journal of Cetacean Research and Management (Special Issue)*, 2: 237-244.
- Ladrón de Guevara P. 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. 181 pp.

- Ladrón de Guevara Porras, P. 2001. Distribución temporal y estructura de las agrupaciones de los rorcuales jorobados (*Megaptera novaeangliae*) en dos áreas de reproducción del Pacífico mexicano. Tesis de Maestría en Ciencias. UNAM, México. 140 pp.
- Leuthold, W. 1977. African Ungulates: A comparative review of their Ethology and Behavioural Ecology. Springer-Verlag, Berlin.
- Lockyer, C. H. 1984. Review of ballen whale (Mysticeti) reproduction and implications for management. Report of International Whaling Commission. Special Issue: 6: 27-50.
- Luch-Cota, S. E., D. B. Luch-Cota., D. Luch-Belda, y J. Bautista Romero. 1994. Oceanografía. Pp 77-111. En Ortega Rubio, A., y A. Castellanos Vera. (Eds). La Isla Socorro, Reserva de la Biosfera Archipiélago de Revillagigedo, México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C. La Paz, B.C.S.
- Medrano-González, L. 1993. Estudio genético del rorcual jorobado en el Pacífico mexicano. Tesis doctoral, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 95pp.
- Medrano-González, L., M. Salinas, I. Salas, P. Ladrón de Guevara, y A. Aguayo. 1994. Sex identification of humpback whale *Megaptera novaeangliae* on the wintering grounds of the Mexican Pacific Ocean. *Canadian Journal of Zoology*, 72: 1771-1774.
- Medrano-González, L., A. Aguayo-Lobo, J. Urbán Ramírez, y C. S. Baker. 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., J. Urbán Ramírez, Ma. J. Vázquez Cuevas, Ma. R. Robles Saavedra, P. Ladrón de Guevara Porras, J. Nolasco Soto, F. R. Gómez Lozano, K. Villavicencio Llamosas, R. A. Juárez Salas, J. K. Jacobsen, S. Cerchio, y C. S. Baker. 2000. Hábitos reproductivos e historia poblacional reciente de las ballenas jorobadas en el Pacífico mexicano. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Reporte final proyecto 3725P-N9608.
- Medrano-González, L., C. S. Baker, M. R. Robles-Saavedra, J. Murrell, M. J. Vázquez-Cuevas, B. C. Congdon, J. M. Straley, J. Calambokidis, J. Urbán-Ramírez, L. Flórez-González, C. Olavaria-Barrera, A. Aguayo-Lobo, J. Nolasco-Soto, R. A. Juárez-Salas y K. Villavicencio-Llamosas. 2001. Trans-oceanic population genetic structure of humpback whales in the North and South Pacific. *Memoirs of the Queensland Museum*, 47: 465-479.
- Mitchell, E., y R. R. Reeves. 1983. Catch history, abundance, and present status of northwest Atlantic humpback whales. Report of the International Whaling Commission. Special. Issue, 5:153-212.
- Mobley, J. R. y L. M. Herman. 1985. Transience of social affiliations among humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in Hawaiian wintering grounds. *Canadian Journal of Zoology*, 63: 762-772.
- National Marine Fisheries Services, Humpback Whale Recovery Team. 1991. Final recovery plan for the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*). NOAA.
- Nishiwaki, M. 1959. Humpback Whales in Ryukyuan waters. *Scientific Reports of the Whales Research Institute*, 14: 49-87.
- Ortega Rubio, A. y A. Castellanos Vera. 1994. La Isla Socorro, Reserva de la Biosfera Archipiélago de Revillagigedo, México Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C. La Paz, B.C.S. México. Publicación No. 8. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C. Pp 359.
- Parker, G. A. 1978. Evolution of competitive mate searching. *Annual Review of Entomology*, 23: 290-303

- Rice, D. W. 1978. The humpback whale in the North Pacific: Distribution, Exploitation and numbers. Pp 29-74. En: Norris K. S. y R. Reeves. (Eds). Report on a workshop on problems related to humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in Hawaii. US Marine Mammal Commission. Washington, D. C.
- Robles Saavedra, M. R. En proceso. Variación genética mitocondrial y nuclear de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en el Pacífico mexicano. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional. México. 63 pp.
- Ruiz Rodriguez, T. 2004. Actividad en superficie y dinámica del consumo de aire de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en el Pacífico mexicano. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 110 pp.
- Salinas Zacarías, M. y P. Ladrón de Guevara. 1993. Riqueza y diversidad de los mamíferos marinos. Ciencias, número especial, 7: 85-93.
- Salinas Zacarías, M. A., y L. M. Bourillón Moreno. 1988. Taxonomía, diversidad y distribución de los cetáceos de la Bahía de Banderas, México. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 211 pp.
- Smith, T. D., J. Allen, P. J. Clapham, P. S. Hammond, S. Katona, F. Larsen, J. Lien, D. Matilla, P. J. Palsbøll, J. Sigurjónsson, P. T. Stevick y N. Øien. 1999. An ocean basin-wide mark-recapture study of the North Atlantic humpback whale (*Megaptera novaeangliae*). Marine Mammal Science, 15:1-32.
- Spitz, S. S., L. M. Herman, A. A. Pack, y M. H. Deakos. 2002. The relation of body size of male humpback whales to their social roles on the Hawaiian winter grounds. Canadian Journal of Zoology, 80: 1938-1947.
- Steiger, G. H., J. Calambokidis, R. Sears, K. C. Balcomb, y J. C. Kubbage. 1991. Movements of humpback whales between California and Costa Rica. Marine Mammal Science, 7: 306-310.
- Tomilin, A. G. 1967. Mammals of the U.S.S.R. and adjacent countries. Vol. IX. Cetacea. Israel Program for Scientific Translations. 717pp.
- Tyack, P. L. 1981. Interactions between singing Hawaiian humpback whales and conspecifics nearby. Behavioural Ecology and Sociobiology, 8: 105-116.
- Tyack, P. L. y H. Whitehead. 1983. Male competition in large groups of wintering humpback whales. Behaviour, 83: 132-154.
- Urbán, R. J. y A. Aguayo L. 1987. Spatial and seasonal distribution of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, in the Mexican Pacific. Marine Mammal Science, 3 (4): 333-344.
- Urbán, R. J., C. Álvarez F., M. Salinas Z., J. Jacobsen, K. C. Balcomb III, A. Jaramillo L., P. Ladrón de Guevara P., y A. Aguayo. L. 1999. Population size of humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) in the Mexican Pacific. Fishery Bulletin, 97: 1017-1024.
- Urbán, R. J., A. Jaramillo L., A. Aguayo. L., P. Ladrón de Guevara P., M. Salinas Z., C. Álvarez F., L. Medrano G., J. Jacobsen, K. C. Balcomb, D. E. Claridge, J. Calambokidis, G. H. Steiger, J. M. Straley, O. von Ziegesar, J. M. Waite, S. Mizroch, M. E. Dahlheim, J. D. Darling, y C. S. Baker. 2000. Migratory destinations of humpback whales wintering in the Mexican Pacific. Journal of Cetacean Research and Management, 2: 101-110.
- Valsecchi, E., P. Hale, P. Corkeron, y W. Amoss. 2002. Social structure in migrating humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). Molecular Ecology. 11:507-518.
- 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. 111 pp.
- Weinrich, M.T. 1995. Humpback whale competitive groups observed on a high-latitude feeding ground. Marine Mammal Science 11: 251-254.

- Weinrich, M. T. 1998. Early experience in habitat choice by humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). *Canadian Journal of Mammalogy* 79: 163-170.
- Weinrich, M. y A. E. Kuhlberg. 1991. Short-term association patterns of humpback whales *Megaptera novaeangliae* groups on their feeding grounds in the southern Gulf of Maine. *Canadian Journal of Zoology*, 69(12): 3005-3011.
- Whitehead, H. 1981. The behaviour and ecology of the Humpback whale in the Northwest Atlantic. Tesis doctoral. University of Cambridge.
- Whitehead, H. 1983. Structure and stability of humpback whale groups of Newfoundland. *Canadian Journal of Zoology*, 61: 1391-1397.
- Wiley, D.N, y P.J. Clapham. 1993. Does maternal condition affect the sex of offspring in humpback whales? *Animal Behavior* 46: 321-324.
- Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology: The New Synthesis*. Cambridge, Massachusetts: Belknap press.
- Winn, H. E, y L. K. Winn. 1978. The song of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, in the West Indies. *Marine Biology*, 47: 97-114.
- Zemsky, V. A., A. A. Berzin., Y. A. Mikhalev., y D. D. Tormosov. 1995. Soviet Antarctic pelagic whaling after WWII: review of actual catch data. *Report of the International Whaling Commission*: 45, 131-135.