



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**COMPETENCIA SEXUAL ENTRE MACHOS DE LA
BALLENA JOROBADA (*Megaptera novaeangliae*) EN
LA BAHÍA DE BANDERAS Y ALREDEDORES
DE LA ISLA SOCORRO, MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
B I Ó L O G A
P R E S E N T A:
SANDRA ELIZABETH SMITH AGUILAR



Director: Luis Medrano González

México, DF. Enero 2007.



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.

1. Datos del alumno

Smith

Aguilar

Sandra Elizabeth

55 13 24 62

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

099770495

2. Datos del tutor

Dr

Luis

Medrano

González

3. Datos del sinodal 1

Dra

María del Carmen

Bazúa

Durán

4. Datos del sinodal 2

M en C

Enrique

González

Soriano

5. Datos del sinodal 3

Dra

Guillermina

Alcaraz

Zubeldia

6. Datos del sinodal 4

Dra

Ella

Vázquez

Domínguez

7. Datos del trabajo escrito

Competencia sexual entre machos de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en la Bahía de Banderas y alrededores de la Isla Socorro, México.

138 p

2007

A Thomas, María y Ana



*Una noche sentí que me acercaba a un recuerdo preciso;
antes de ver el mar, el viajero siente una agitación en la sangre.*

Jorge Luis Borges, La escritura del dios

Agradecimientos

Llevo meses pensando en cómo escribir los agradecimientos de esta tesis. En varias ocasiones me encontré “ensayando” lo que quería escribir sin llegar muy lejos. Alguna de esas veces me encontraba patinando por los caminos de la UNAM cuando se me vinieron a la mente cientos de momentos con personas que han tenido que ver con mi vida y a quienes les debo, en menor o mayor medida, el estar cruzando el umbral profesional. Mientras la suave brisa de Ciudad Universitaria, cargada del olor al escape del camioncito que pasaba junto a mí, hacía que mis rastas me picaran los ojos, me puse a pensar que gracias a mi familia, mis maestros, mis amores, mis amigos y mis no tanto, mis compañeros de escuela y de trabajo, puedo decir que disfruto mucho mi carrera y mi vida. En eso, mi olvidadizo cerebro me recordó lo afortunada que soy por tener una familia que me apoya ante todo, con la que gozo convivir diariamente y pues, que me cae re-bien. Y entonces, ante la gran bajada de ahí por ciencias políticas, rodando a toda velocidad, también pensé en Gustavo, quien llegó justo cuando tenía el corazón más deshidratado que nunca y que desde entonces me tiene padeciendo de males intestinales porque las mariposas esas nomás no se me salen. Después de un gran y romántico suspiro que quedó interrumpido por un mosquito desafortunado que equivocó su camino, pensé en todos mis amigos y lo suertuda que soy (mucho más que el pobre mosquito) por tener a personas con quienes reír, llorar, gritar, soñar, amar, detestar, luchar, decir ariakeshu, tomarme unas chelas, hacer guardia ante un tablero de Risk, hacer brujerías, irme de campamento, tomarme un café, esperen, mmm...mejor dos, salvar a las ballenas, jugar básquetbol o fútbol o boliche o ajedrez o canicas, desvelarme haciendo algo importante, hacer piruetas, estar “siempre list@” desvelarme haciendo algo totalmente banal, debrallar, cambiar el mundo, volar, leer un buen cuento, quejarme, hacer mengambrea, conmovirme con una película “muy buena”, bailar, cantar, darle de comer a las iguanas, discutir, disfrutar infinitamente de películas “muy malas”, extasiarme ante una canción, un animal una planta, un hongo una bacteria, un virus, una estrella o unos tacos al pastor, hacer babosadas, protestar, imaginar, aprender de los que son del color de la tierra y de todos los otros colores, realizar, construir, cometer errores, ver el atardecer, platicar, platicar, platicar, desear tocar el piano como Tori, cantar como Björk o componer como Ani, citar a Homero (Simpson, claro), deprimirme, aterrorizarme, tranquilizarme, disfrutar de todo lo hermoso, tratar de no aceptar todo lo horroroso y... en pleno clímax sentimental...¡¡¡cuidadooooo, un gran bache!!! ¡¡Uff, que cerca!! En ese momento, después de pensar en lo agradecida que estoy con todos ellos/ustedes (por favor póngase el saco porque también es para usted) y de sentirme aliviada por no haberme estrellado contra el suelo rasposo de ciudad universitaria, me di un coco por ser tan cursi y pospuse una vez más el asunto de los agradecimientos. Y entre más me acercaba a este día, más me aterrorizaba la idea de no poder decir lo que quiero por torpeza mental y gramatical. Pero heme aquí, no lo pude posponer más...

La mayor ovación en este asunto se la debo a mis padres. Papá y mamá, gracias por luchar para darme la oportunidad de estudiar y por respaldarme para llevar a cabo muchos otros proyectos. Gracias por enseñarme sus valores y gracias por confiar en mis decisiones, aunque no siempre estén de acuerdo con ellas. Y más que nada, gracias por crear un hogar

donde la alegría nunca ha sido un lujo de una vez al año aun cuando mucho de lo demás podía escasear y donde siempre han cabido la magia y los sueños aun en los momentos más difíciles. Ustedes dos son mucho de lo que espero poder llegar a ser algún día.

A Thomas, gracias por no darme las respuestas de todo, aunque sí las supieras, gracias por contagiarme tu curiosidad y tu pasión por lo que haces, por tratar de enseñarme a hacer las cosas bien aunque tarden un poco más de tiempo (aunque creo que me pasé un poquito con esta tesis). Tu actitud positiva de la vida, aun ante las peores adversidades, es una inspiración para mí. Gracias por saber reírte de “lo normal”. Gracias por leer una y otra vez los pedazos de esta tesis y por todas las horas ayudándome a entender y a ponerle orden a mis propias ideas. Gracias por alentarme a tomar las cosas con calma hasta en los momentos más críticos de este final de mi carrera. Cuando sea grande quiero ser como tú.

A María, gracias por siempre tener una risita guardada, por más enojada que estés. Gracias por ser tan ingeniosa e imaginativa y demostrarme que no es necesario perder las virtudes de los niños al crecer, como la capacidad de asombro, la eterna curiosidad y la ilusión de aprender de los demás. Gracias por dejarme trepar a los árboles y treparte conmigo, gracias por dejarme salir a jugar en la tierra y sin suéter. Gracias por darle de comer a las hormigas y por platicar con los colibríes. Gracias por dejarme crecer y vivir de un modo tan diferente a lo que tú conocías, sé que no siempre ha sido fácil. Gracias por todas las veces que has dejado de hacer lo que tú quieres por asegurarte de que estemos bien apapachados. No sabes cómo te admiro.

Anita, gracias por dejarme entrar, hubo un tiempo cuando te extrañaba mucho y te tenía junto a mí, ya no es así y no sabes lo feliz que eso me hace sentir. Gracias por ser honesta conmigo y gracias por saber utilizar tu sarcasmo cuando más me lo merezco (ese ego luego se quiere salir de su jaula) y cuando no, también.

Gustavo, gracias por que siempre me das otra perspectiva de las cosas, me ayudas a ver más allá de mi cubo, aunque a veces me ponga rejega. Muy pronto nos desquitaremos de las bromitas que nos han jugado el tiempo y el espacio.

A todos los miembros del grupo de mastozoología marina, gracias por todo el apoyo desde que empezó esta aventurita de más de tres años. Todos los resultados de este trabajo son suyos también. Sin ustedes no existiría esta tesis. Hermanit@s, cierren los ojos y piensen en todo lo que hemos vivido juntos estos últimos años, sin cada uno de ustedes eso no habría sido posible, gracias.

A Luis Medrano González, gracias por abrirme las puertas del Grupo de Mastozoología Marina de la UNAM, por permitirme hacer este proyecto, por la confianza durante su desarrollo, por las horas de asesoría y por las pláticas sobre todo lo que se puede hacer y lograr más adelante... ¡¡ vamos con todo!!

A la familia churro (Axa, Elia e Hiram), gracias por ayudarme a emprender el camino en esto de los mamíferos marinos. Axa, gracias por compartir tu sabiduría y por toda la paciencia ese primer año cuando lo único que yo sabía de navegar y de trabajar con ballenas, era lo mucho que quería hacerlo (la verdad es que yo las veía a todas iguales).

A mis viejitas (Axa B., Hiram, Sergio y Carlos) les agradezco toda la ayuda y la paciencia durante las largas horas de grabación, por siempre tratar de ayudarme y por haber hecho de Isla Socorro mucho más que un lugar espectacular. Hiram, tú has estado conmigo durante algunos de los momentos más mágicos con las ballenas... ha sido un placer compartirlos con alguien que sabe y disfruta tanto de los animales y de la vida.

A todo el equipo de personas que colaboró en la colecta de datos en Isla Socorro en 2003 y en Bahía de Banderas durante 2004 y 2005, muchas gracias.

A Danielle, Jeff, Gloria y Salvatore, por toda la ayuda en la Isla, por las pláticas, por el apoyo con el equipo de campo, por dejarme aprender de ustedes y con ustedes. Dany, gracias por tratar de ponerle magia a cada día en la Isla, por las lluvias de ideas y de estrellas, gracias por tu amistad.

A Justino, Margarita y toda la familia Nieblas Olvera. Gracias por todo el apoyo en Bahía de Banderas y desde allá. Margarita, gracias por los deliciosos taquitos y las sopitas de pasta que nos calentaban el alma cuando llegábamos del mar. Justino, viejo lobo de mar, gracias por dejarme aprender de ti. Lo poco que sé del mar es gracias a tus enseñanzas.

A mis sinodales, Carmen Bazúa, Enrique González, Ella Vázquez y Guillermina Alcaraz por tomarse el tiempo de revisar este tabique de tesis aun ante presiones de tiempo. Sus comentarios permitieron que este trabajo fuera mejor.

A Carmen Bazúa le agradezco por iniciarme en el camino de la acústica, por la paciencia en las asesorías, por los comentarios y sugerencias y por la particularmente exhaustiva revisión del texto de esta tesis.

A Astrid y Karel, gracias por el apoyo con equipo y por el constante apoyo moral.

No siempre es fácil encontrar personas con las que puedes disfrutar de la vida y trabajar bien. Yo he tenido mucha suerte porque me pasó en la preparatoria (brujitas), me pasó durante la carrera (Amparo, Etzel, son súper poderosas) y me pasa ahora en el grupo de mastozoología marina (hermanit@s), a todos, gracias por todo lo que me han enseñado y por permitirme el honor de trabajar con ustedes.

A Maria José, Elia, Lore y Sandra por toda la energía que le traen al labo, por lo planes, proyectos y por tener la iniciativa de hacer que sucedan. Por tener personalidades tan diferentes y tan chidas que alegran el ambiente, cada quien a su modo, gracias.

Amparo y Etzel, no se cómo habría sobrevivido la carrera sin ustedes.

A las brujas, gracias por lo mucho que de ustedes, hay en mí. Sin importar qué, siempre estaré con ustedes, desde el mar o desde el rábano, ya sea de lejos o de cerca, de seguido o de vez en cuando.

A toda la banda, Ampere, Lev, Troll, Willis, Nacho, Niza, Enrique, Alf, Iván, Rubén, Fabián, Charco, Nayeli, Nettel, Aida, Karlítica, Darío, Sofia, Alejandra, Dieter, Natalia, Gaby, Matías, Polina, Xitlali, Andrea, y todos con quienes aprendí a vivir la Universidad más allá de las aulas y que me inspiran a ser mejor persona.

A Etzel, Amparito, Pablito, Ema, Checo, Willis (sííííí, otra vez), Suzzette, Bernardo, Mariana, Xitlali, Andrea, Esteban, Fernando, Andrés, Margara, Tania, Kim, Josune, Leticia, Candy, Paula, Citlali V., Paola, los de “la Oficina”, y todos con quienes compartí las aulas, las prácticas de campo, la chabelita, el pulpo, la fascinación por la biología y tantas otras cosas.

Al Muco, gracias por siempre llevarme la contraria. A Insiso, Carola, Re, Taco, Vic, Pau, Ger, Mayra, Chris, Alan, Ana José y todos los lankys que han sido tan buenos cuates y con quienes crecí.

A todos mis maestros de la Facultad de Ciencias por transmitirme su fascinación por la naturaleza y por todo lo demás. En particular le agradezco a Tere Valverde porque sus enseñanzas marcaron mi visión de la biología y de la ciencia. Tere, eres un ejemplo para mí de cómo un buen científico puede y debe también ser un gran maestro.

A Mar, Robot, Pekoño, Gerry, Sombras, Brujis, Petul, Niño jaguar y todos los demás, gracias por todo lo que hacen y por ser un constante recordatorio de las cosas importantes.

A todos los hombres y mujeres, que por tratar de hacer posible un mundo sin despojo, explotación y desprecio, han sufrido maltratos, golpes, violaciones, encarcelamiento o muerte. Gracias, porque mientras yo he estado cantando con ballenas, ellos han estado luchando por un mundo más justo para todos.

A todos los marinos con los que compartimos los meses en la Isla Socorro. Gracias por estar dispuestos a ayudarnos y por animarnos los días con sus pláticas y sonrisas que iban mucho más allá del deber.

Gracias a la Armada de México, en particular al Sub-Sector Naval Isla Socorro por permitirnos trabajar ahí y por todo el apoyo que nos brindaron rebasando, por mucho, lo mínimo necesario.

Gracias a la UNAM, por darme la mejor educación que podría haber deseado.

Gracias a CONACyT y a SPLASH por el financiamiento que permitió que cada día estemos aprendiendo más sobre “las gordas”.

Gracias a la Secretaría de Gobernación y a SEMARNAT por expedir los permisos que nos permitieron trabajar en la Bahía de Banderas y en la Isla Socorro.

Gracias o todos los cantores que me hipnotizaron durante horas al ritmo de las olas, nos vemos pronto...



*...and I had to leave the house of television
to start noticing the clouds
it's amazing the stuff you see
when you finally shed that shroud*

*...meanwhile wild things are not for sale
anymore than they are for show
so I'll be outside, in love with the kind of beauty
it takes more than eyes to know*

*...ladies and gentlemen
welcome to tonight's show
the millennium theater
asks that you not smoke
please turn off your cell phones
and forget what you think you know.*

Ani Difranco, Reprieve

Contenido

	Pág.
Índice de figuras y cuadros	xi
Índice de fórmulas	xii
Lista de abreviaturas	xiii
Resumen	xvi
Abstract	xvii
Introducción	1
Biología de la ballena jorobada	6
Aspectos generales.....	6
Población del Océano Pacífico norte.....	9
Alimentación.....	11
Reproducción.....	12
Sistema de apareamiento.....	16
Conducta de apareamiento.....	20
Canto.....	23
Modelo de atenuación del sonido.....	26
Planteamiento de la investigación	33
Objetivos.....	34
Área de estudio.....	35
La Bahía de Banderas.....	35
La Isla Socorro.....	37
Métodos	39
Trabajo de mar.....	39
Esfuerzo.....	39
Registro de avistamientos.....	40
Registros acústicos.....	43
Análisis de datos.....	44
Partición espacial.....	44
Arreglo temporal de los datos.....	46
Cálculo de estimadores.....	47
Abundancia relativa y proporción de machos.....	48
Competencia física.....	51
Actividad de canto.....	53
Contexto social.....	57
Optimización de las particiones de tiempo.....	59
Resultados	62
Trabajo de mar.....	62
Partición espacial.....	64
Distribución espacial y temporal de las agrupaciones.....	64
Distribución espacial de las clases de sexo y estado reproductivo.....	69
Perfiles de abundancia, proporción de sexos, competencia física y actividad de canto.....	71
Abundancia relativa.....	72
Proporción de machos.....	74
Competencia física.....	75
Actividad de canto.....	76
Relación entre la variación temporal de los estimadores.....	76

Contexto social, competencia física y actividad de canto.....	77
Contexto social.....	77
La competencia física y la actividad de canto de acuerdo con el contexto social.....	81
Cambios temporales en el contexto social, la competencia física y la actividad de canto.....	85
Cambios temporales con respecto a variaciones geográficas....	85
Cambios temporales en la competencia física y la actividad de canto con respecto al contexto social.....	87
Cambios temporales relativos del contexto social, la actividad de canto y la competencia física.....	90
Optimización de las particiones de tiempo.....	90
Discusión.....	96
Conclusiones.....	108
Referencias.....	111
Anexo 1 <i>Equipo de grabación</i>.....	119

Índice de figuras y cuadros

Índice de figuras	Pág.	Índice de cuadros	Pág.
Fig. 1 Clasificación <i>M. novaeangliae</i> ...	6	Cuadro 1 Pérdidas de sonido por transmisión.....	29
Fig. 2 <i>Megaptera novaeangliae</i>	7	Cuadro 2 Esfuerzo de navegación.....	40
Fig. 3 Distribución <i>M. novaeangliae</i> ...	8	Cuadro 3 Proporción sexual de agrupaciones.....	43
Fig. 4 Estructura de la canción.....	24	Cuadro 4. Partición semanal de datos.....	47
Fig. 5 Modelo de atenuación de sonido.	31	Cuadro 5 Esfuerzo total.....	62
Fig. 6 Localidades de estudio.....	35	Cuadro 6 Esfuerzo BB e IS.....	63
Fig. 7 La Bahía de Banderas.....	36	Cuadro 7 Esfuerzo por subregión.....	64
Fig. 8 La Isla Socorro.....	38	Cuadro 8 Valores de χ^2	70
Fig. 9 Trayectorias de navegación.....	40	Cuadro 9 Promedios anuales de abundancia, proporción de machos, competencia física y actividad de canto.....	72
Fig. 10 Tipos de agrupaciones.....	42	Cuadro 10 Coeficientes de Hill.....	79
Fig. 11 Subregiones.....	45	Cuadro 11 Ocurrencia de cuadrantes del contexto social.....	80
Fig. 12 Método de conteo de cantores....	55	Cuadro 12 Promedios de competencia física por cuadrante.....	82
Fig. 13 El contexto social.....	58	Cuadro 13 Promedios de actividad de canto por cuadrante.....	84
Fig. 14 Distribución espacial de avistamientos y grabaciones.....	63	Cuadro 14 Comparación de los valores de competencia física y actividad de canto entre cuadrantes (Mann-Whitney).....	84
Fig. 15 Frecuencia de avistamientos por tipo de agrupación.....	66	Cuadro 15 Dirección de los cambios temporales en la actividad de canto y la competencia física en cada localidad y subregión.....	86
Fig. 16 Distribución espacial de agrupaciones en BB.....	67	Cuadro 16 Dirección de los cambios temporales en la actividad de canto y la competencia física en cada cuadrante.....	89
Fig. 17 Distribución espacial de agrupaciones en IS.....	68	Cuadro 17 Optimización temporal.....	92
Fig. 18 Abundancia de clases de sexo y estado reproductivo.....	69		
Fig. 19 Análisis de cúmulos WPGMA...	71		
Fig. 20 Perfiles de abundancia, proporción de machos, competencia física y actividad de canto.....	73		
Fig. 21 Contexto social BB+IS.....	78		
Fig. 22 Curvas de Hill, BB e IS.....	79		
Fig. 23 Cambio temporal del contexto social.....	81		
Fig. 24 Competencia física y actividad de canto por cuadrante BB+IS...	82		
Fig. 25 Competencia física y actividad de canto por cuadrante en cada localidad y subregión.....	83		
Fig. 26 Relación del cambio temporal en la competencia física y la actividad de canto.....	88		
Fig. 27 Relación del cambio temporal en el contexto social, la competencia física y la actividad de canto.....	91		
Fig. 28 Optimización de particiones temporales, BB.....	94		
Fig. 29 Optimización de particiones temporales, IS.....	95		
Fig. 30 Esquema de apareamiento en <i>M. novaeangliae</i>	105		

Índice de fórmulas

Núm.	Abreviatura	Descripción	Pág.
1.1	PT	Pérdidas de sonido por transmisión.....	26
1.2	PR _e	Pérdidas de sonido por radiación esférica.....	27
1.3	PR _g	Pérdidas de sonido por radiación geométrica.....	28
1.4	PA	Pérdidas de sonido por absorción.....	28
2.1	Ab	Abundancia relativa.....	48
2.2	AbX	Abundancia de la clase de sexo y estado reproductivo X.....	49
2.3	fX	Proporción de la clase de sexo y estado reproductivo X.....	49
2.4	ΔAbrel	Cambio temporal relativo en la abundancia.....	51
2.5	ΔfMacrel	Cambio temporal relativo en la proporción de machos.....	51
3.1	Cm	Índice de competencia física.....	52
3.2	CmPC	Índice de competencia física <i>per capita</i>	52
3.3	ΔCmPC	Cambio temporal en la competencia física <i>per capita</i>	53
3.4	ΔCmPCrel	Cambio temporal relativo en la competencia física <i>per capita</i>	53
4.1	Cc	Índice de actividad de canto.....	56
4.2	CcPC	Índice de actividad de canto <i>per capita</i>	56
4.3	ΔCcPC	Cambio temporal en la actividad de canto <i>per capita</i>	57
4.4	ΔCcPCrel	Cambio temporal relativo en la actividad de canto <i>per capita</i>	57
5.1	O	Optimización de la partición temporal de los datos.....	59
5.2	R _i	Resolución para un intervalo de esfuerzo i.....	60
5.3	CV _{vi}	Coficiente de variación para la variable v hasta el momento i.....	60
5.4	C _{vi}	Confianza estadística para la variable v hasta el momento i....	61
5.5	O _{ab+c}	Óptimo de muestreo combinado para datos de abundancia y actividad de canto.....	61
6.1	fMac _{Hill}	Función de la proporción de machos respecto a la abundancia según un modelo de Hill de tres parámetros.....	77

Lista de abreviaturas

Ab	Abundancia relativa (individuos/h)
AbH	Abundancia relativa de hembras no parturientas (hembras/h)
AbHc	Abundancia relativa de hembras con cría (hembras con cría/h)
AbM	Abundancia relativa de machos juveniles y adultos (machos/h)
AbX	Abundancia relativa de la clase de sexo y estado reproductivo X
BB	La Bahía de Banderas
BB+IS	Combinación de datos de la Bahía de Banderas y la Isla Socorro
BBn	Bahía de Banderas norte
C	Medida de confianza estadística
Cc	Actividad de canto (número de cantores escuchados por muestra)
CcPC	Actividad de canto <i>per capita</i> (número de cantores escuchados por muestra)/(machos/h)
CcPct	Actividad de canto <i>per capita</i> en el tiempo t
CcPC_{t-1}	Actividad de canto <i>per capita</i> en el tiempo t-1
Cm	Competencia física (número de interacciones posibles entre machos)
CmPC	Competencia física <i>per capita</i> (número de interacciones posibles entre machos)/(machos/h)
CmPct	Competencia física <i>per capita</i> en el tiempo t
CmPC_{t-1}	Competencia física <i>per capita</i> en el tiempo t-1
CV_{ab}	Coefficiente de variación del estimador de abundancia
CV_{canto}	Coefficiente de variación del estimador de actividad de canto
CV_v	Coefficiente de variación de la variable <i>v</i>
E	Esfuerzo
E_i	Esfuerzo hasta el día <i>i</i>
fH	Proporción relativa de hembras no parturientas (hembras/h)/(individuos/h)
fHc	Proporción relativa de hembras con cría (hembras con cría/h)/(individuos/hora)
fMac	Proporción relativa de machos (machos/h)/(individuos/h)
fX	Proporción relativa de la clase de sexo y estado reproductivo X
Hc	Hembra con cría
HcE	Hembra con cría y escolta
IS	La Isla Socorro
ISn	Isla Socorro norte
ISs	Isla Socorro sur
Na	Número de muestras acústicas de un minuto
Nc	Número de cantores audibles en una muestra acústica
Ng	Número de avistamientos de una agrupación
ng	Número de machos juveniles y adultos en una agrupación
NH	Número de hembras no parturientas
NHc	Número de hembras con cría
NM	Número de machos juveniles y adultos
O	Valor de optimización
O_{ab}	Valor de optimización para la abundancia
O_{ab+c}	Valor de optimización para la combinación del muestreo acústico y del esfuerzo de observación
O_{canto}	Valor de optimización para la actividad de canto
PA	Pérdidas de la señal acústica por absorción
PR	Pérdidas de la señal acústica por radiación
PRe	Pérdidas de la señal acústica por radiación esférica
PRg	Pérdidas de la señal acústica por radiación geométrica
PT	Pérdidas de la señal acústica por transmisión
QH	Proporción de hembras no parturientas
QHc	Proporción de hembras con cría
QM	Proporción de machos juveniles y adultos
Qsr	Proporción de sexos y estado reproductivo

QX	Proporción de la clase de sexo y estado reproductivo X
R	Medida de Resolución
T	Tiempo
T_n	Tiempo de navegación (h)
X_v	Promedio de la variable <i>v</i>
ΔAbrel	Cambio en la abundancia del tiempo t-1 al tiempo t, con respecto al valor en el tiempo t-1
ΔCcPC	Cambio en la actividad de canto <i>per capita</i> del tiempo t-1 al tiempo t
ΔCcPCrel	Cambio en la actividad de canto <i>per capita</i> del tiempo t-1 al tiempo t, con respecto al valor en el tiempo t-1
ΔCmPC	Cambio en la competencia física <i>per capita</i> del tiempo t-1 al tiempo t
ΔCmPCrel	Cambio en la competencia física <i>per capita</i> del tiempo t-1 al tiempo t, con respecto al valor en el tiempo t-1
ΔfMacrel	Cambio en la proporción de machos del tiempo t-1 al tiempo t, con respecto al valor en el tiempo t-1
σ_{CVi}	Desviación estándar del coeficiente de variación CV de la variable <i>v</i> hasta el momento i
σ_v	Desviación estándar de la variable <i>v</i>



*...y se elevó un sonido de interminables melodías intercambiantes,
tejidas en una armonía que llegó más allá de la audición
hasta las profundidades y las alturas,
y los lugares del morar de Ilúvatar se colmaron,
y la música y el eco de la música salieron hasta el Vacío
y no estuvo vacío.*

J. R. R. Tolkien, Ainulindalë

Resumen

Existen múltiples interpretaciones etológicas y evolutivas sobre el canto y la competencia física como parte de la biología reproductiva de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*). Generalmente, estas dos conductas son consideradas como algunas de las alternativas utilizadas en la obtención de pareja por los machos. Este trabajo presenta un análisis de la relación entre la actividad de canto y la competencia física en función del contexto social, el cual se definió utilizando la proporción de sexos y la abundancia relativa en un momento y lugar determinados. La competencia física se estimó como la cantidad máxima posible de interacciones competitivas directas entre machos por unidad de tiempo y se calculó un índice de actividad de canto a partir del número de cantores simultáneos escuchados por unidad de tiempo. Esta investigación se realizó en la Bahía de Banderas y la Isla Socorro, México, en los inviernos de 2002-2003, 2003-2004 y 2004-2005, en los que se navegó en embarcaciones menores por un total de 2165 horas durante 315 días, teniendo 2217 avistamientos. Durante las navegaciones se hicieron un total de 1432 grabaciones subacuáticas de un minuto cada hora durante 237 días. En este trabajo se encontró que en situaciones de poca abundancia se registró la mayor actividad de canto y las tasas más bajas de competencia física, mientras que un aumento en la densidad de individuos correspondió con menor actividad de canto y niveles más altos de competencia física. La proporción de machos generalmente aumentó con la abundancia de acuerdo con una dinámica de tipo Hill de tres parámetros, indicando un efecto cooperativo entre los dos estimadores. Los cambios temporales encontrados en la actividad de canto fueron inversos a los cambios observados en la abundancia. La competencia física cambió de manera paralela con la proporción de machos. También se encontró que la mayoría de los cambios en el tiempo en la actividad de canto correspondieron de manera inversa con los cambios en la competencia física. Con lo anterior se propuso un esquema de apareamiento con una primera etapa de localización de la pareja seguida de un cortejo posterior al encuentro y, finalmente, la cópula. Este esquema indica que el canto y la competencia física no son alternativas opuestas para obtener pareja, sino que son el producto de distintas condiciones de contexto social. Se observó una mayor tasa de competencia física en la Isla Socorro, comparada con la Bahía de Banderas en condiciones similares de abundancia. Esto sugiere una probable jerarquización de machos en la isla como ya ha sido propuesto (Rosales Nanduca, 2004). Además, el análisis subregional permitió proponer una concentración de actividades asociadas al apareamiento alrededor del lado norte de la Isla Socorro y una mayor actividad de crianza en el lado sur de la isla y al norte de la Bahía de Banderas.

Abstract

There are multiple ethological and evolutionary interpretations for song and physical competition as part of the reproductive biology of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). It is generally accepted that both behaviors are among the alternative ways for gaining access to mates by males. This project presents an analysis of the relationship between singing activity and physical competition as a function of social context. Social context was defined using the proportion of sexes and the relative abundance of individuals at any given time and space. Physical competition was estimated as the maximum number of possible, direct, pair-wise, competitive interactions between males per unit of time, whereas singing activity was measured using an index based on the number of simultaneous audible singers per unit of time. The collection of data took place in Bahía de Banderas and Isla Socorro, Mexico in the winter months of 2002-2003, 2003-2004 and 2004-2005, where a total of 2165 hours were navigated using small outboard-engine boats throughout 315 days, in which 2217 groups of humpback whales were sighted. One minute recordings for every hour of navigation were made on 237 days, giving a total of 1432 submarine recordings. In this work it was found that the highest levels of singing activity and the lowest rates of physical competition were registered in situations of low abundance, while an increase in the density of individuals corresponded with less singing and more physical competition between males. The proportion of males normally increased with whales' abundance, fitting a three parameter Hill-like model which indicates a cooperative effect between these two factors. Singing activity changed in time in an opposite way to the changes in abundance, while physical competition changed as the proportion of males changed. We also found that most changes of singing activity in time corresponded inversely to the changes in the rate of physical competition. This led us to propose a scheme of events involved in mating, starting with the localization of potential mates, which is followed by the encounter with one another and a courtship process, and which ends with copulation. The scheme indicates that singing and physical competition are not opposite alternatives for gaining access to mates but that they are the byproduct of different social contexts. Isla Socorro registered higher rates of physical competition than Bahía de Banderas under similar conditions of abundance. This suggests that there might be a hierarchical dominance system among males in the island, as it has been previously suggested (Rosales Nanduca, 2004). In addition, the use of subregions during data analysis allowed us to propose an area of concentration of mating-associated activities on the north shore of the island and a preferred calving site in the south of the island and also in the northern part of the bay.

Introducción

Me inclino por la idea de que el vínculo entre la ciencia y la sociedad no debe perderse de vista, aún cuando este no sea directo o evidente, como lo es en un trabajo que probablemente se catalogaría como *ciencia básica*¹. Por lo tanto, escribí la introducción de este trabajo como un recordatorio de la relación existente entre la sociedad y su medio, así como la relación de la sociedad consigo misma, ya que son determinantes en el contexto dentro del cual me desenvuelvo como persona y pretendo desenvolverme como bióloga (¡si todo sale bien!). Me permití redactar la introducción de esta tesis considerando todos estos puntos a sabiendas de que pudiera parecer desapegada del tema, estar de más o ser inapropiada, pero considerando que probablemente está de menos. Me atreví a expresar mi subjetividad más allá de la que logra infiltrarse en cualquier conjunto de datos y a cuestionar algunas actitudes del ser humano que me preocupan, aunque la evidencia existente para hacerlo no sea irrefutable. Tal vez sea un error, pero lo hice con la intención de mostrar algo de lo que soy más allá de mi capacidad de medir, coleccionar o interpretar información biológica. Después de todo, seré toda yo y no sólo mi parte de bióloga la que se dedique a tratar de hacer investigación científica. También es un agradecimiento a mis profesores y compañeros de la Facultad de Ciencias que constantemente me han hecho presente el compromiso social de la ciencia. Después de todo, qué mejor momento para tratar de reflejar algo de lo poco o mucho aprendido y desaprendido durante mis estudios profesionales, que en mi “trabajo final”, mi tesis de licenciatura.

¹ Quiero pensar que el término ciencia básica no es simplemente un sinónimo de “*ciencia interesante e importante básicamente sólo para mí*”.

En momentos como éste, bajo un sol disminuido; a flote durante todo el día sobre el subir y bajar de un oleaje lento y suave; sentado en su bote, ligero como una canoa de corteza de abedul; y así mezclándose sociablemente con las blandas olas, que como gatos apegados al calor del fogón, ronronean contra la borda; éstos son los momentos de quietud soñadora cuando, contemplando la belleza y brillo tranquilos de la piel del océano, uno olvida el corazón de tigre que palpita en su interior; y no recordaría voluntariamente que esta pata aterciopelada no hace más que esconder a un colmillo despiadado.

H. Melville, *Moby-Dick*²

No hace falta leer a Melville para reconocer la estrecha relación entre el ser humano y el mar. La importancia de los océanos en la vida del hombre se puede notar en muchos ámbitos, que van desde la mitología, la religión y la literatura hasta la meteorología, la política y la economía. Desafortunadamente, tal como sucede en otros ecosistemas del planeta, el mar no sólo recibe nuestra fascinación y admiración sino también nuestros inagotables desperdicios. Además, el mar está constantemente involucrado en la lucha por el poder político y económico que representa como medio de comunicación y transporte entre continentes y como fuente de recursos para muchas economías.

Las alteraciones naturales y antropogénicas a los ambientes marinos se hacen presentes con fenómenos como la mayor incidencia de florecimientos de algas dañinas (mejor conocidos como “mareas rojas”) (Gilbert *et al.*, 2005; Van Dolah, 2005) y el blanqueamiento de los arrecifes de coral (Goldberg y Wilkinson, 2004). Ambas situaciones se han relacionado con la contaminación de ríos y el aumento en la temperatura del agua (Goldberg y Wilkinson, 2004; Gilbert *et al.*, 2005; Van Dolah, 2005), posible consecuencia de la intensificación del efecto invernadero natural, provocado por la concentración de gases como el dióxido de carbono y el metano en la atmósfera (Maser, 2006). En 1992, la Organización de las Naciones Unidas reconoció que las actividades humanas han ido aumentando sustancialmente las concentraciones de dichos gases de efecto invernadero, dando como resultado un calentamiento adicional de la superficie y atmósfera de la Tierra

² Fragmento tomado del texto *Moby-Dick* (Melville, 1851) en inglés, traducido por Thomas C. Smith Stark y Sandra E. Smith Aguilar para este trabajo.

que “puede afectar adversamente a los ecosistemas naturales y la humanidad” (Intergovernmental Negotiations Committee for a Framework Convention on Climate Change, 1992). Los cambios en ambientes y poblaciones también se manifiestan con la acumulación de metales pesados, DDT y otros compuestos tóxicos en los tejidos de osos polares, belugas y orcas (Martineau *et al.*, 1994; Ross *et al.*, 2000; IUCN/SSC Polar Bear Specialist Group, 2002; O’Hara y O’Shea, 2005). El origen de estos compuestos ha sido rastreado y se ha encontrado en los canales de desechos industriales, en efluentes de la fumigación, en herbicidas, plaguicidas y fertilizantes e incluso en objetos cotidianos como la batería de la computadora donde redacto este texto (Martineau *et al.*, 1994; Ross *et al.*, 2000; IUCN/SSC Polar Bear Specialist Group, 2002; Fernández Bremauntz, *et al.*, 2004; O’Hara y O’Shea, 2005). Ya desde el siglo XVIII se hacía notar el impacto de las actividades antropogénicas sobre las especies acuáticas, cuando la cacería excesiva de la vaca marina de Steller (*Hydrodamalis gigas*) la llevó a la extinción en tan sólo tres décadas después de ser descubierta por el hombre occidental (Hoelzel *et al.*, 1999; Reeves y Reijnders, 2002). Otros ejemplos incluyen el desplazamiento de especies nativas por especies introducidas, como lo sucedido con cientos de especies de peces residentes del Lago Victoria en Tanzania que desaparecieron como consecuencia de la introducción de la Perca del Nilo (*Lates niloticus*) (Satia y Bartley, 1997), y los varamientos de cetáceos que han coincidido temporal y espacialmente con el ejercicio de pruebas militares que utilizan sonares de baja frecuencia (Frantzis, 1998).

Por ello existe el interés no sólo de frenar algunas de las prácticas que han llevado al estado actual de transformación del planeta, sino por restaurar los ambientes y modificar la relación entre el hombre y la naturaleza bajo conceptos como el desarrollo sustentable³.

³ De acuerdo con la Comisión Mundial de Ambiente y Desarrollo de la ONU se entiende por desarrollo sustentable “aquel tipo de desarrollo que provee las necesidades de la generación humana actual sin comprometer las necesidades de generaciones futuras para solventar sus propias necesidades” (World Commission on Environment and Development, 1987).

Esto requiere de cuestionar y cambiar los hábitos cotidianos, las relaciones interpersonales, la educación, el sistema económico y político y las relaciones de explotación que actualmente promueven y permiten que algunos pocos tengan, y muchos otros aspiren, a un concepto de comodidad que podría alterar la biosfera en cuestión de décadas (Masera, 2006).

La adquisición de conocimiento biológico ha sido y seguirá siendo importante en determinar el tipo de relaciones ecológicas existentes y que se pueden construir, independientemente de cómo se decida que estas deben ser. Al ir vislumbrando los requerimientos y límites de los sistemas biológicos se puede saber cómo interactúan y se ven afectados por otros sistemas. Así, este trabajo busca contribuir con la adquisición de dicho conocimiento mediante el estudio del sistema de apareamiento de las ballenas jorobadas (*Megaptera novaeangliae*). Esta especie es un eslabón de los ecosistemas oceánicos del planeta y actualmente se conoce relativamente poco de su ciclo de vida haciendo difícil determinar cómo se ve afectada por los cambios en su entorno.

Las ballenas jorobadas han sido objeto de interés económico para la humanidad desde el siglo XVIII, cuando eran cazadas para comercializar sus productos (Samuels y Tyack, 1999; Berta *et al.*, 2006). Actualmente, están sujetas a una creciente explotación turística. Tan sólo en la Bahía de Banderas, México se estimó que la observación de estas ballenas generó un ingreso diario directo mayor a los \$100,000 dólares americanos en el año de 1997 (Ávila Foucat y Saad Alvarado, 1998), lo cual hace que su protección tenga un interés tanto social como económico. Sin embargo, se desconoce si la sustitución del arpón por las cámaras fotográficas garantiza la conservación de la especie. Las zonas donde estas ballenas migran durante el invierno tienden a convertirse en zonas de concentración de turistas y, por lo tanto, en zonas sujetas al impacto de las actividades involucradas, como el tránsito de embarcaciones. Por ello, es importante conocer cómo estas ballenas se aparean y

se reproducen para poder determinar qué factores pueden impactar de manera negativa la reproducción de la especie. Por ejemplo, si el canto de las ballenas jorobadas juega un papel importante en las actividades reproductivas como se ha propuesto, es posible que la contaminación sonora asociada al tránsito marítimo pudiera enmascarar el despliegue sonoro y, por lo tanto, interferir con la reproducción.

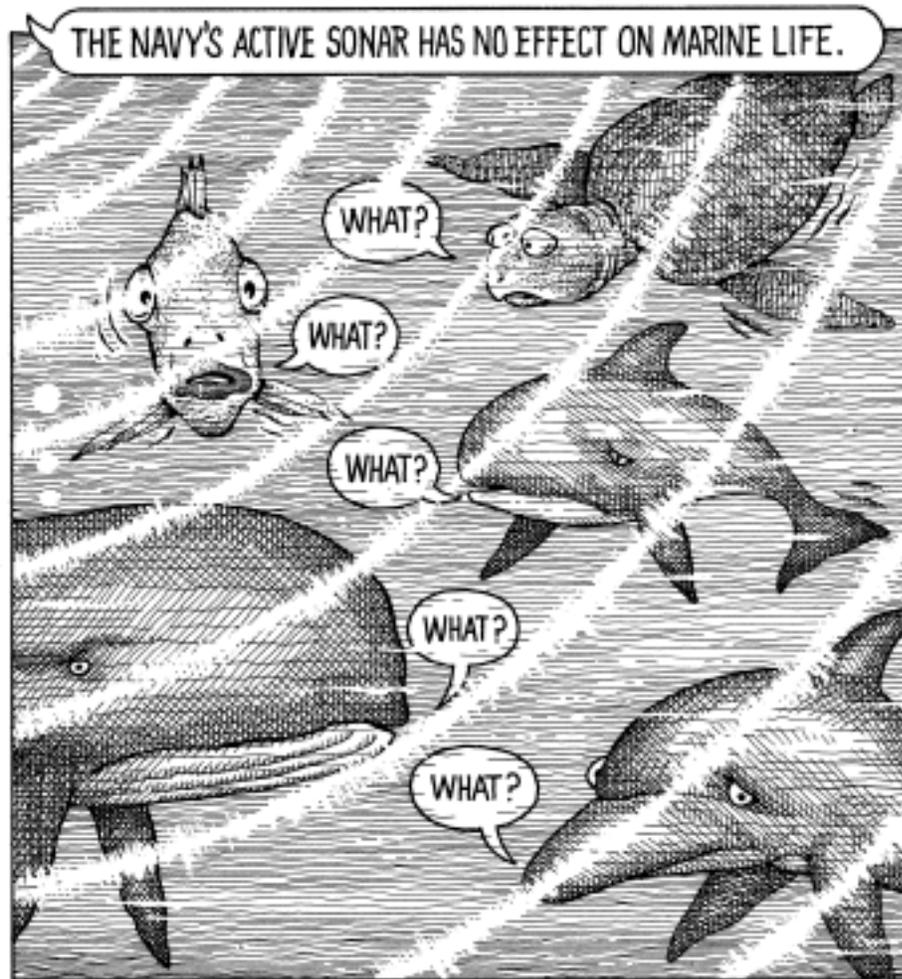


Imagen de John Pritchett tomada de www.pritchettcartoons.com/sonar.htm

Biología de la ballena jorobada

Aspectos generales

La ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*, Borowski, 1781) es una de las nueve especies de la familia Balaenopteridae y la única del género *Megaptera* spp. (Rice, 1998; fig. 1). Con cerca de 15 m de largo, las ballenas jorobadas se caracterizan por las protuberancias que presentan en el rostro y por aletas pectorales cuya longitud es cerca de un tercio del largo total de los individuos (Clapham y Mead, 1999; fig. 2).

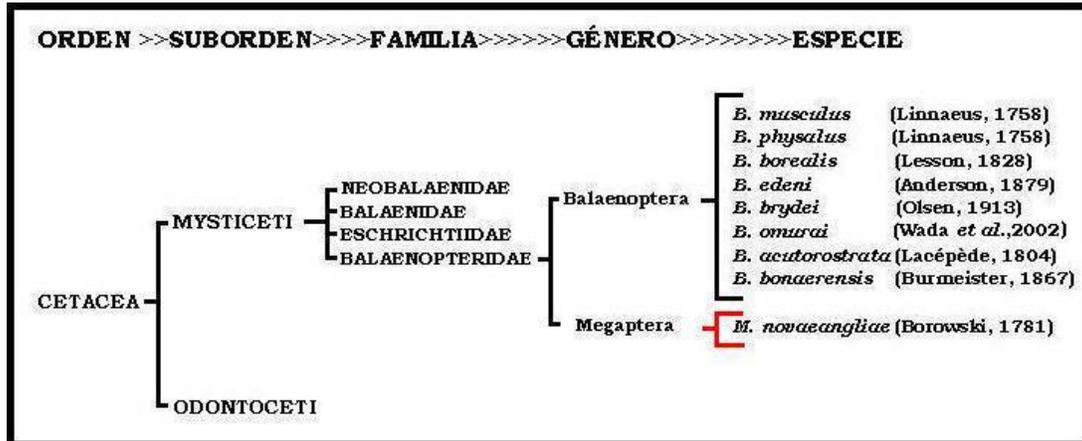


Figura 1. Clasificación de la familia Balaenopteridae basada en Rice, 1998.

Estas ballenas tienen un periodo de gestación de entre 11 y 12 meses (Chittleborough, 1958; Barlow y Clapham, 1997). El tiempo modal entre partos oscila alrededor de los dos años, pero se sabe que algunas hembras presentan estro post-parto, es decir, que podrían preñarse en la misma temporada reproductiva en la que dieron a luz (Chittleborough, 1958; Barlow y Clapham, 1997). Al nacer, las crías miden aproximadamente 4.5 m de largo (Whitehead y Mann, 1999) y pasan la mayor parte de su primer año junto a su madre, sin haber cuidado parental por parte de los machos y destetándose entre los 10 y 12 meses de edad (Chittleborough, 1958) cuando las crías

crecen aproximadamente 8 m (Whitehead y Mann, 1999). Tanto los machos como las hembras alcanzan la madurez sexual alrededor de los cinco años y se sabe que pueden vivir más de 48 años (Chittleborough, 1965). Aunque el dimorfismo sexual en la especie no es muy evidente, se ha visto que las hembras generalmente alcanzan mayor talla (1-1.5 m) (Chittleborough, 1965) y que tienen un lóbulo hemisférico en la zona urogenital que está ausente en los machos (Glockner, 1983).

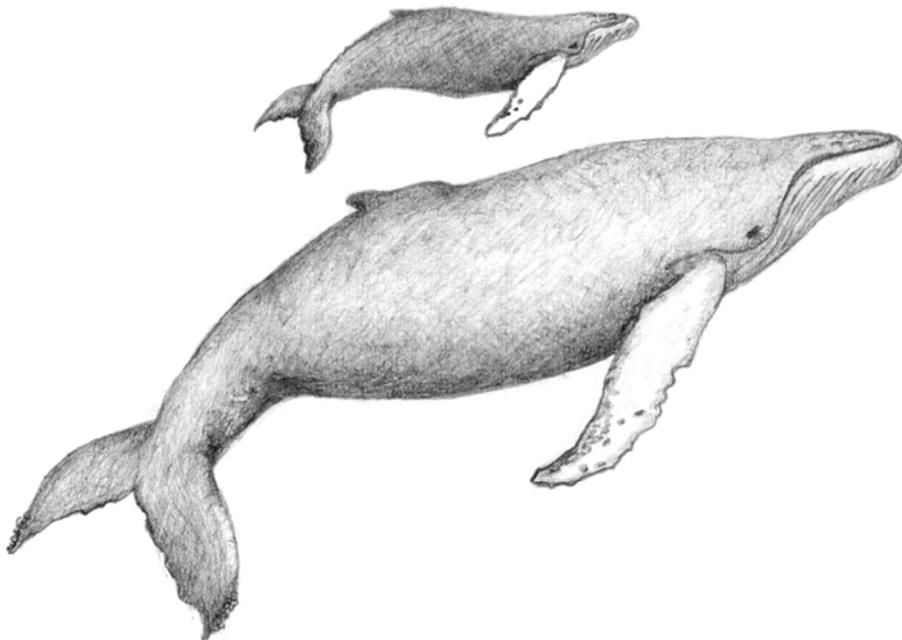


Figura 2. *Megaptera novaeangliae*. Adulto con cría.

Las poblaciones de esta especie ocupan todos los océanos no congelados del planeta y muestran preferencia por concentrarse en zonas cercanas a la costa. Su distribución está segregada estacionalmente, respondiendo a un ciclo migratorio anual de alimentación-reproducción. La mayoría de los individuos pasan el verano alimentándose en zonas productivas de latitudes altas para después migrar hacia aguas tropicales y sub-tropicales asociadas a costas insulares o continentales y pasar ahí los meses de invierno, llevando a

cabo actividades reproductivas (Chittleborough, 1955; Dawbin, 1966; Nishiwaki, 1966; Baker *et al.*, 1986; Katona y Beard, 1991; fig. 3).

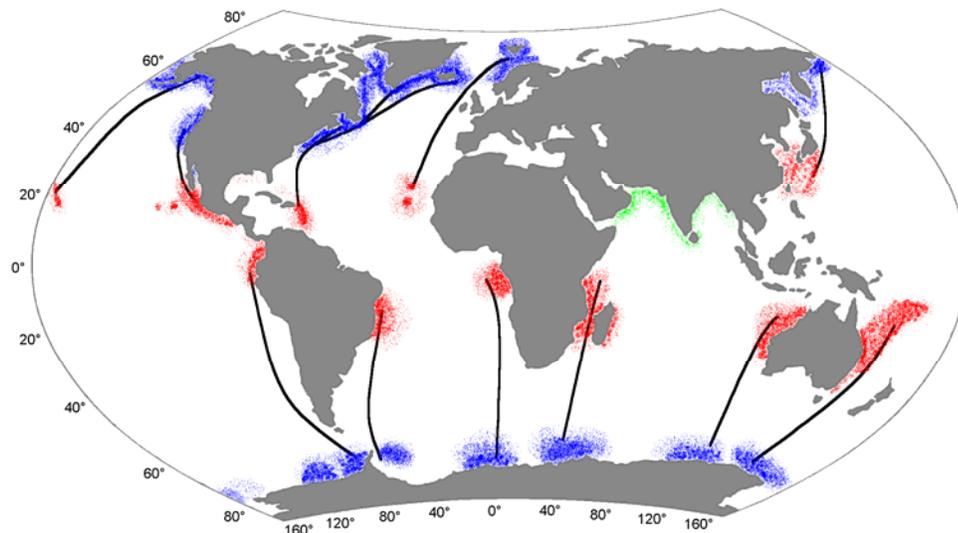


Figura 3. Distribución global de la ballena jorobada *M. novaeangliae*, mostrando las zonas de alimentación (azul), las zonas de concentración invernal (rojo) y las conexiones de migración correspondientes (líneas negras). La zona marcada en color verde representa una población que aparentemente permanece ahí durante todo el año (Mikhalev, 1997) (tomado de Medrano González y Urbán Ramírez, 2002).

Se distinguen fundamentalmente tres poblaciones de ballenas jorobadas en el mundo, la que se distribuye en el Océano Pacífico norte, la del Océano Atlántico norte y la del Océano Austral (Baker *et al.*, 1986; Katona y Beard, 1991; International Whaling Commission, 2004). Aún cuando cada población tiene la posibilidad de moverse libremente en el océano correspondiente y por lo tanto interrelacionarse, se sabe que no sucede así (Baker *et al.*, 1986). Las tres poblaciones están segregadas en unidades más pequeñas denominadas “stocks”¹ y el entrecruzamiento de individuos entre los *stocks* de una población es poco o nulo, aun cuando llegan a compartir zonas de alimentación (Baker *et al.*, 1986; Urbán *et al.*, 2000; Medrano-González *et al.*, 2001). Por ejemplo, se propone que la población del Océano Austral se divide en por lo menos 6 *stocks* distintos de acuerdo con

¹ “Stock”: subdivisión de una población de animales que está sujeta a explotación comercial. El término es utilizado comúnmente por agencias de manejo comercial (Berta *et al.*, 2006). Se desconoce si los *stocks* corresponden o no con unidades poblacionales reales (Medrano, 2006, comunicación personal).

las zonas de alimentación alrededor de la Antártica (International Whaling Commission, 2004). Se ha reconocido también una población de ballenas jorobadas en el Mar Árabe que parece permanecer en esas aguas durante todo el año (Mikhalev, 1997), por lo que no migran como las otras tres poblaciones. Para propósitos de manejo, se le considera como el stock X del Océano Austral (International Whaling Commission, 2004).

El tamaño de las poblaciones es variable. Datos recientes estiman 6,010 individuos para la población del Océano Pacífico norte (Calambokidis *et al.*, 1997), 11,570 para el Océano Atlántico norte (Stevick *et al.*, 2003) y más de 41,255 para el Océano Austral (dato parcial calculado a partir de la suma de 4,426 individuos para la zona este del *stock* III, 32,519 para el *stock* IV, 2,759 para el *stock* V y 1,551 para la zona oeste del *stock* VI; International Whaling Commission, 2004).

Población del Océano Pacífico norte

La población del Océano Pacífico norte se alimenta en aguas costeras que van desde el norte de Japón hasta la zona sur de California en los Estados Unidos de América (incluyendo el Mar de Okhotsk, Mar de Bering, la parte sur del Mar de Chukchi, el Golfo de Alaska a lo largo de las Islas Aleutianas, las costas de la Columbia Británica en Canadá y las costas de Oregón, Washington y el norte de California en los Estados Unidos de América; Rice, 1978) y se reconocen tres áreas de estancia invernal para esta población, una al sur de Japón (que incluye a las Islas Ryukyu, Islas Bonin e Islas Marianas), otra alrededor del Archipiélago Hawaiano y la tercera a lo largo de la costa de Centroamérica y en el Océano Pacífico mexicano, incluyendo el Archipiélago de Revillagigedo (Baker *et al.*, 1986; Urbán y Aguayo, 1987; Calambokidis *et al.*, 1996; Calambokidis *et al.*, 1997; Urbán *et al.*, 2000; Calambokidis *et al.*, 2001).

Se ha visto que los individuos de esta especie muestran fidelidad a ciertas zonas de alimentación y, aunque se ha registrado a ballenas procedentes de distintas zonas de alimentación en una misma zona de reproducción, también es cierto que la población no se mueve indistintamente entre todas las zonas de reproducción (Clapham y Mayo, 1987; Katona y Beard, 1991; Calambokidis *et al.*, 1996; Calambokidis *et al.*, 1997; Urbán *et al.*, 2000). A partir de datos de fotoidentificación y de análisis genéticos, se considera que la población del Océano Pacífico norte se divide en tres *stocks*: el *stock* California/Oregón/Washington-México que se alimenta entre las costas de California y sur de la Columbia Británica, el *stock* del Océano Pacífico norte central que se alimentan entre la zona norte de la Columbia Británica y el sureste de Alaska y el *stock* del Océano Pacífico noroeste que migra en el verano al mar de Bering e Islas Aleutianas (Baker *et al.*, 1986; Calambokidis *et al.*, 1996; Calmbokidis *et al.*, 1997; Baker *et al.*, 1998; Urbán *et al.*, 1999).

En México, se han identificado tres destinos invernales de la especie: la península de Baja California, la costa continental del Océano Pacífico y el Archipiélago de Revillagigedo (Urbán y Aguayo, 1987). La evidencia fotográfica sugiere que los individuos que se observan en la costa continental y la península de Baja California forman una misma unidad poblacional que se alimenta a lo largo de las costas de California, Washington y Oregón (Urbán *et al.*, 2000). Sin embargo, los individuos de Revillagigedo no parecen compartir dicha preferencia en sus destinos migratorios y, a partir de esto, Urbán *et al.* (2000) consideran que pueden pertenecer a otro *stock*, posiblemente el que se reproduce en la zona de Hawai. Los datos concuerdan con evidencia previa que propone que las aguas mexicanas sirven como área de estancia invernal para dos unidades poblacionales distintas de ballena jorobada: el *stock* costero y el *stock* Revillagigedo (Medrano-González *et al.*, 1995). Esto abre la posibilidad de que la población del Océano Pacífico norte esté constituida por cuatro *stocks* en lugar de tres, pero es necesario obtener más información

sobre las zonas donde se alimentan los individuos de Revillagigedo para confirmar esta posibilidad.

Algunas estimaciones de los tamaños poblacionales para los dos *stocks* mexicanos sugieren que en 1992 el *stock* costero tenía cerca de 1813 individuos, mientras que en 1991 el *stock* Revillagigedo contaba con alrededor de 914 individuos (Urbán *et al.*, 1999). Por otro lado, Calambokidis y Barlow (2004) estimaron una población de 832 individuos para las ballenas que se alimentan en las costas de California, Oregón y Washington. Esto corresponde sólo parcialmente al *stock* costero, pues se sabe que parte de los animales que llegan al Océano Pacífico mexicano vienen de Alaska (Medrano-González *et al.*, 1995; Baker *et al.*, 1998; Urbán *et al.*, 2000).

Alimentación

Las zonas de alimentación de la ballena jorobada se encuentran en latitudes altas y generalmente se ubican en aguas de la plataforma continental (fig. 3). Aunque se ha observado que existe una fidelidad hacia sitios de alimentación particulares, también es cierto que esta distribución está sujeta a variaciones por la distribución de las presas (Payne *et al.*, 1986; Clapham y Mayo, 1987; Weinrich *et al.*, 1997; Weinrich, 1998). Estas ballenas se alimentan fundamentalmente de especies de peces que forman bancos, como la capelina (*Mallotus villosus*), la macarela (*Scomberomarus* spp.), el arenque (*Clupea harengus*) y la lanceta (*Ammodytes* spp.), además de consumir “krill²” (*Euphausia* spp.) (Jurasz y Jurasz, 1979; Payne *et al.*, 1986). Al igual que otros rorcuales, las ballenas jorobadas al alimentarse nadan hacia los bancos de peces con la boca abierta y los pliegues ventrales distendidos de modo que puedan engullir una bocanada de agua. Al cerrar la boca, las barbas funcionan

² *Krill*: Crustáceos de la familia Euphausiidae parecidos a los camarones, los cuales son la fuente primordial de alimento para los misticetos y algunos pinnípedos (Berta *et al.*, 2006).

como un cernidor que permite la salida del agua pero no de las presas. Es común que, como método de forrajeo, las ballenas jorobadas produzcan cortinas de burbujas alrededor de las presas, lo que les permite acorralarlas en la superficie, facilitando su consumo (Jurasz y Jurasz, 1979). Esta actividad la llevan a cabo tanto solitariamente como en grupos, coordinadamente (Clapham, 1999).

La estructura social de las ballenas jorobadas en las zonas de alimentación consiste fundamentalmente de individuos solitarios y parejas, particularmente parejas hembra-macho. Se ha planteado que la fluidez de las asociaciones responde a la variación constante del tamaño de los bancos de presas (Jurasz y Jurasz, 1979; Clapham y Mayo, 1987).

Anteriormente, se consideraba que las actividades reproductivas en las zonas de alimentación eran muy escasas, si no es que nulas. Sin embargo, evidencia de la presencia constante de cantos en una zona de alimentación durante finales de la primavera llevó a Clark y Clapham (2004) a sugerir que la temporada reproductiva de la especie se extiende geográfica y temporalmente hasta las zonas de alimentación en primavera e inicios del verano. Esto concuerda con algunas observaciones de conductas agresivas entre machos en zonas de alimentación (Straley, 1986), pero aún queda por ver realmente cuál es la frecuencia relativa de estos eventos y si efectivamente se trata de conductas de competencia sexual (Clapham, 1999).

Reproducción

Si bien es cierto que la migración invernal de las ballenas jorobadas es un fenómeno asociado a la reproducción (Clapham, 1999) debido a que en estas zonas tienen lugar el apareamiento y la crianza, la reproducción *per se* no explica la migración. En general, parece haber un consenso de que la migración de las hembras embarazadas responde a la

búsqueda de aguas más apropiadas para el alumbramiento y crianza de los recién nacidos. Pero esto no explica la migración de las otras clases de sexo, edad y estado reproductivo, particularmente considerando la demanda energética implícita de hacer un viaje de hasta 7,500 km (Palsbøll *et al.*, 1997) para llegar a un sitio donde prácticamente no se alimentan (Chittleborough, 1958; Chittleborough, 1965; Dawbin, 1966; Spitz *et al.*, 2002; ver Urbán y Aguayo, 1987 para excepción). Dicho “conflicto energético” puede ser fundamental para explicar las observaciones de individuos que no llevan a cabo el viaje hacia latitudes bajas todos los años (Brown *et al.*, 1995; Craig y Herman, 1997). Esto podría ser más frecuente en hembras que enfrentaron el desgaste físico y energético de alimentar a una cría el invierno anterior, especialmente si dieron a luz al final de la estancia invernal y no lograron obtener presas suficientes en las zonas de alimentación para acumular grasa en cantidades que les permita realizar la migración (Craig y Herman, 1997; Berta *et al.*, 2006).

Se sabe que la migración de las ballenas jorobadas no se da en conjunto, es decir, no todos los individuos llegan y se van simultáneamente, sino que se da por etapas, con animales llegando y partiendo durante toda la temporada invernal. Es posible asociar esta migración diferencial con las clases de sexo, edad y estado reproductivo de los individuos. De acuerdo con la evidencia, las primeras en arribar a las zonas de reproducción son las hembras lactantes, seguidas de los machos y hembras inmaduros. Posteriormente, llegan los machos y hembras maduros y, finalmente, las hembras embarazadas (Dawbin, 1966). Se sabe que las hembras sexualmente activas generalmente pasan el menor tiempo en estas zonas (Dawbin, 1966) pues, una vez que quedan preñadas, inician la migración de regreso, mientras que las hembras con cría son las últimas en partir (Dawbin, 1966). Esto maximiza la estancia de las hembras en las zonas de alimentación para que estén en condiciones de llevar a término el embarazo y poder lactar. Los machos también maximizan su estancia en

las zonas de reproducción, con lo que incrementan sus posibilidades de aparearse (Dawbin, 1966; Brown *et al.*, 1995).

En cuanto a la estructura social, lo más común en las zonas de reproducción son las asociaciones breves entre pocos individuos (Tyack y Whitehead, 1983; Baker y Herman, 1984, Mobley y Herman, 1985) pero, a diferencia de las zonas de alimentación, es muy frecuente la formación de grupos con despliegues agonísticos entre los machos que los conforman (Clapham, 1999). Otra característica que hasta hace poco se consideraba única de estas zonas, es la actividad constante de individuos emitiendo repetitivamente un conjunto estructurado de sonidos denominado “canto” (Payne y McVay, 1971).

Los tipos de agrupación que se observan en las zonas de reproducción son individuos solitarios (algunos de los cuales están cantando), parejas (básicamente se observan sólo parejas hembra-macho y macho-macho), hembras con cría, hembras con cría y uno o más escoltas (normalmente los escoltas se han identificado como machos; Tyack, 1981; Glockner-Ferrari y Ferrari, 1990; Clapham *et al.*, 1992; Medrano-González *et al.*, 1994) y grupos de tres o más adultos y/o juveniles, donde generalmente uno de ellos es una hembra (aunque también se han registrado grupos conformados únicamente de machos; Tyack y Whitehead, 1983; Baker y Herman, 1984; Clapham *et al.*, 1992; Medrano-González *et al.*, 1994). Estas agrupaciones de múltiples adultos comúnmente se conocen como grupos de competencia o grupos con actividad de superficie (Spitz *et al.*, 2002). Su estructura básica consiste en un macho denominado escolta principal que se mantiene en la posición más cercana a un “animal nuclear” (normalmente una hembra) y defiende esta posición de otros machos llamados “escoltas secundarios” (Mobley y Herman, 1985; Clapham *et al.*, 1992; Spitz *et al.*, 2002). Es muy común que los escoltas secundarios den la impresión de sólo ir siguiendo al animal nuclear, manteniendo su distancia, pero en ocasiones uno o varios de ellos hacen claros intentos por remover o remplazar al escolta

principal. Esto puede resultar en enfrentamientos físicos que incluyen coletazos, choques y golpes pectorales. Existe un caso documentado donde uno de los machos del grupo murió posiblemente como resultado de las agresiones recibidas (Baker y Herman, 1984; Pack *et al.*, 1998). Es muy probable que la talla sea un factor importante en el desenlace de los encuentros agonísticos entre machos y puede ser que los grupos más violentos reflejen la presencia de individuos con características muy parecidas (Clapham, 1999; Spitz *et al.*, 2002).

Un factor de influencia importante en la estructura social de las zonas de reproducción es la proporción operativa de sexos (POS)³. En el caso de las ballenas jorobadas, se observa una mayor proporción de machos que de hembras en las zonas de reproducción (Brown *et al.*, 1995; Craig y Herman, 1997). A pesar de que al nacer la proporción de sexos es de 51.5% machos y 48.5% hembras (Chittleborough, 1958), Brown *et al.* (1995) obtuvieron una proporción de 2.4:1 machos por hembra durante la migración en el este de Australia. Por su parte, Cerchio (2003) plantea que la proporción puede ir más allá de 3:1 una vez que se toma en cuenta la tasa de crianza anual y el periodo entre partos, además de que no todas las hembras llevan a cabo la migración y que la residencia de las hembras en estas zonas es variable. Por lo tanto, la distribución de hembras sexualmente activas en las zonas de reproducción es muy limitada y dispersa, lo cual es un factor fundamental en la determinación del sistema de apareamiento en mamíferos (Clutton-Brock, 1989) y, consecuentemente, en la estructura social de las zonas de reproducción.

³ La proporción operativa de sexos se define como la relación entre el número de hembras susceptibles de ser fertilizadas y el número de machos sexualmente activos en cualquier momento. Esta tasa se ve muy afectada por el grado de concentración temporal y espacial del sexo más escaso (Emlen y Oring, 1977).

Sistema de apareamiento

El término “sistema de apareamiento” se refiere a la manera en la que los individuos obtienen parejas. Esto incluye una descripción de cómo se adquieren las parejas, cuántas parejas, las características de las asociaciones entre las parejas y los patrones de cuidado parental de cada sexo (Davies, 1991). Hasta donde se sabe, en los mamíferos marinos las hembras proveen la mayoría de los requerimientos nutricionales para el desarrollo de las crías, desde su concepción hasta su crianza, mientras que la participación de los machos se reduce a su contribución espermática. Por consiguiente, los machos pueden concentrar su energía en competir por el acceso a las hembras receptivas. Este panorama corresponde con las condiciones que se observan en sistemas poligínicos⁴ (Mesnick y Ralls, 2002). En particular, los cetáceos presentan una amplia gama de arreglos sociales en torno al apareamiento pero se reconocen principalmente dos grupos de sistemas, los promiscuos y los poligínicos (Berta *et al.*, 2006). Para los mysticetos, la evidencia sugiere que las ballenas francas (*Eubalaena* spp.), las ballenas de Groenlandia (*Balaena mysticetus*) y las ballenas grises (*Eschrichtius robustus*) tienen sistemas promiscuos donde la competencia espermática puede jugar un papel importante en su reproducción, dado el tamaño relativo de los testículos y penes (Brownell y Ralls, 1986). También existen especies de mysticetos, como la ballena jorobada, con conductas asociadas a los sistemas poligínicos, donde se da la competencia directa entre machos y el acompañamiento de pareja (Mesnick y Ralls, 2002; Berta *et al.*, 2006).

Aun existen muchas cosas por saber de la biología reproductiva de las ballenas jorobadas, particularmente con respecto a su sistema de apareamiento. Esto se debe, en gran parte, a que las descripciones de las actividades de la especie se limitan a lo que se puede

⁴ Poliginia: Cuando algunos de los machos se aparean con dos o más hembras (Mesnick y Ralls, 2002).

observar desde la superficie, habiendo pocos registros submarinos. Estas observaciones, aunadas a lo que se sabe sobre los sistemas de apareamiento en otras especies de animales, han sido el origen de varias de las propuestas que buscan explicar el proceso mediante el cual se reproducen estos misticetos.

Uno de los factores determinantes en los sistemas de apareamiento utilizados por cada especie es la distribución de los recursos (Clutton-Brock, 1989). Considerando que la ballena jorobada básicamente no se alimenta cuando se encuentra en las aguas de estancia invernal, la búsqueda de pareja es la actividad primordial de los individuos sexualmente activos. Como existen más machos que hembras en las áreas de reproducción (Brown *et al.*, 1995; Craig y Herman, 1997; Cerchio, 2003) y las hembras reproductivas son escasas y se distribuyen ampliamente (Clapham, 1999), los machos no pueden optar por controlar territorios que contengan grupos de parejas potenciales. Como resultado, se observa a los machos escoltando o compitiendo agresivamente por una hembra a la vez y/o en el papel de cantores, ejecutando el despliegue sonoro constantemente (aunque no siempre sean los mismos individuos).

Se tiene, entonces, una situación donde los machos escogen una de varias actividades, aparentemente reproductivas, a las cuales Tyack y Whitehead (1983) denominaron estrategias alternativas. Una de éstas es cuando los machos hacen despliegues sonoros, mientras que la otra involucra encuentros agonísticos entre los machos. Si a esto se le añade la ausencia de territorialidad y de cuidado parental por parte de los machos y el hecho de que una misma hembra puede tener crías de machos distintos a lo largo de su vida (poligamia) (Clapham y Palsbøll, 1997), el escenario resulta similar tanto a la denominada “poliginia de dominancia de machos”⁵ (Emlen y Oring, 1977) como al sistema de *leks*⁶

⁵ Del inglés *male dominante polygyny*.

⁶ Del inglés *lek*.

(Wilson, 1980) o a la “competencia revuelta”⁷ (Alcock, 2005). En la primera, los machos se enfrentan, disputándose posiciones de dominancia que les permiten el acceso prioritario a las hembras y que determinan la preferencia de las mismas (Emlen y Oring, 1977). En este sistema son comunes las asociaciones cortas entre individuos y normalmente, la receptividad de las hembras es asincrónica (Bradbury y Vehrencamp, 1998). El *lek* es un sistema de apareamiento donde se tienen áreas de despliegue comunal en las que los machos se congregan para atraer y cortejar a las hembras (no hay otros recursos en estas áreas). Los individuos dominantes ocupan las posiciones centrales del área y logran el mayor éxito reproductivo (Wilson, 1980; Bradbury y Gibson, 1983). En la competencia mezclada, las hembras normalmente se encuentran solitarias o en grupos muy dispersos y los machos se dedican a buscarlas, asociándose brevemente con cada una para aparearse y continuar la búsqueda de otra hembra de modo que puedan encontrar el mayor número de hembras receptivas antes que otros machos lo hagan (Bradbury y Vehrencamp, 1998; Alcock, 2005). En los tres casos, no es posible para los machos monopolizar recursos que podrían resultar valiosos para las hembras; no pueden defender grupos de hembras y, normalmente, los machos más dominantes tienen acceso a la mayoría de los apareamientos, dando lugar a una gran disparidad en el éxito reproductivo de los machos de la población.

Los cantores de ballena jorobada no parecen agruparse en puntos fijos de las áreas de reproducción (Mobley y Herman, 1985); incluso, algunos parecen moverse entre distintas zonas de reproducción (Baker *et al.*, 1986; Calambokidis *et al.*, 2001). Como los machos no llevan a cabo estos despliegues acústicos en un espacio restringido, Clapham (1996) propuso el término de *lek* flotante⁸ para adaptar la idea de *lek* a lo que se observa en las ballenas jorobadas. Por su parte, Cerchio (2003) insiste en la dificultad de clasificar el sistema de apareamiento de las ballenas jorobadas en uno de los modelos ya propuestos,

⁷ Del inglés *scramble competition*.

⁸ Del inglés *floating lek*.

pues considera que ninguna de las alternativas utilizadas por los machos de esta especie resulta en un incremento significativo de su éxito reproductivo con respecto a los otros machos, lo cual es una de las características tanto de los *leks* como de la poliginia de dominancia de machos. Él mismo plantea que cada una de las alternativas podría resultar lo suficientemente exitosa como para permitir que un número amplio de machos de distintas clases de edad se reproduzcan, dando lugar a un sistema de apareamiento poligínico con poco sesgo en el éxito reproductivo.

Además de las actividades relacionadas con la atracción de pareja, la discusión anterior sugiere que la elección de pareja puede ser un aspecto fundamental del sistema de apareamiento. Si algunos individuos son más atractivos que otros (por ser más grandes por ejemplo), esto puede determinar la ocurrencia y tipo de la conducta que se lleva a cabo por los individuos del sexo opuesto, considerando la idea de que las presiones de selección promueven un balance entre el gasto energético y los beneficios que se obtienen (Boyd, 2002). Por ejemplo, una hembra acompañada de una cría puede resultar menos atractiva para los machos como consecuencia evolutiva de la baja probabilidad de que la hembra presente estro post-parto y por lo tanto, los machos pueden estar menos dispuestos a cortejarla. Aunque este aspecto no ha sido muy explorado en las ballenas jorobadas, existen observaciones que abren la posibilidad de que haya elección de pareja en la especie, tales como reacciones de repulsión por parte de hembras hacia algunos machos en grupos de competencia, particularmente individuos identificados como juveniles (Clapham *et al.*, 1992). En cuanto a los machos, se ha sugerido que algunas hembras podrían ser más atractivas que otras (Tyack y Whitehead, 1983; Clapham, 1996) debido a su condición reproductiva (con o sin cría), tamaño y/o estado físico y, por lo tanto, a la posibilidad de poder quedar preñadas (Craig *et al.*, 2002; Spitz *et al.*, 2002). Sin embargo, se desconoce si

los machos tienen algún mecanismo para detectar la receptividad de las hembras y si éstas responden al cortejo de los machos aún sin estar en el punto óptimo para quedar preñadas.

Conducta de apareamiento

A lo largo de este trabajo se habla de estrategias y tácticas reproductivas de los animales. Los términos se utilizan comúnmente en la literatura asociada al estudio de la conducta, pero tienen un componente antropocéntrico que se presta a interpretaciones no científicas. Por ejemplo, la definición del término estrategia involucra la dirección de un conjunto de disposiciones para alcanzar un objetivo (Larousse, 2001), por lo que su uso en la biología de manera textual es controversial debido a la intención implícita que no es posible atribuir a los organismos. El término se introdujo en el ámbito biológico cuando se aplicó la teoría de juegos para tratar problemas relacionados con la toma de decisiones en sistemas vivos. Así, las respuestas del organismo a las condiciones que lo rodean se adjudican como estrategias cuyo objetivo es la maximización de su adecuación (Thain y Hickman, 1994). Algo similar sucede con el término “táctica” que se aplica comúnmente para referirse a los medios utilizados para obtener un resultado (Larousse, 2001). Sin embargo, el uso de este tipo de términos busca facilitar la descripción de la conducta, suponiendo que el componente teleológico no se extrapola al contexto biológico. Del mismo modo, este trabajo parte de que no existe intencionalidad conciente por parte de los individuos en cuanto a su adecuación.

Varios autores han sugerido que los machos de la ballena jorobada llevan a cabo más de una conducta asociada a la obtención de pareja (Guinne *et al.*, 1983; Tyack y Whitehead, 1983; Clapham, 1999; Darling y Bérubé, 2001; Cerchio, 2003). Originalmente, Tyack y Whitehead (1983) propusieron dos estrategias alternativas de obtención de pareja: el canto y la participación en grupos de competencia. Más adelante, Clapham (1999)

retomó esta idea, pero consideró que existen otras asociaciones entre hembras y machos además de los grupos de competencia que se pueden relacionar con el apareamiento. Así, propuso “la búsqueda activa de hembras” como una estrategia alternativa al canto, la cual engloba 1) a la competencia física directa por mantener u obtener la cercanía con una hembra (expresada en los grupos de competencia), 2) los casos donde sólo hay un macho en la agrupación (y por lo tanto no hay interacción con otro), como en las parejas hembra-macho o donde un macho decide “escortar” a una hembra con cría y 3) la formación de coaliciones entre dos machos para remover a un escolta principal de su posición. Esta última surge a partir de observaciones como las de Darling y Bérubé (2001), donde individuos identificados como machos se afiliaron con cantores para formar parejas que posteriormente se unieron a grupos de competencia. No se sabe si todas estas alternativas son utilizadas por todos los machos. Si bien se ha observado a un macho llevando a cabo más de una de estas conductas tanto en un mismo invierno como en inviernos distintos (Guinne *et al.*, 1983; Darling y Bérubé, 2001; Cerchio, 2003), esto no implica que todos los machos lo hagan. Cerchio (2003) aborda este problema comenzando con una aclaración de términos. Él plantea que lo que se observa en la ballena jorobada es una sola estrategia reproductiva que consiste en el uso de varias tácticas. Esta distinción entre estrategias y tácticas parte de los planteamientos de Gross (1996), donde las “estrategias verdaderas”⁹ involucran diferencias genéticamente determinadas y, por lo tanto, cada una está restringida al conjunto de individuos que tiene cierto alelo, mientras que las tácticas equivalen a los fenotipos resultantes de una sola estrategia y, por lo tanto, de un mismo genotipo. La hipótesis de Cerchio (2003) se apoya en evidencia obtenida por él mismo, que indica que la mayoría de los machos utilizan más de una de las siguientes tácticas: canto, competencia

⁹ Del inglés, *true strategy*.

física directa en grupos de competencia, escolta de hembras con cría y lo que llama “consorcio”¹⁰, que se refiere a las parejas hembra-macho o tríos no-competitivos.

Así, aun se desconoce qué determina que un macho elija entre una u otra táctica. A nivel de una población se ha propuesto que el uso de las tácticas puede depender de la abundancia relativa y absoluta de los individuos en determinado momento (Tyack y Whitehead, 1983) y la proporción operativa de sexos (Cerchio, 2003). Sin embargo, esto no explica cómo es que los cambios en la abundancia resultan en el incremento en la frecuencia de aparición de las tácticas. ¿Qué sucede en términos de las interacciones entre individuos? La elección de la táctica a utilizar podría estar condicionalmente determinada (Gross, 1996), es decir, depender de condiciones como las características propias del individuo (edad, condición física y experiencia), o de factores externos (Frankel *et al.*, 1995) como la condición de los competidores (Chu y Nieuwkirk, 1988), la disponibilidad de hembras (Cerchio, 2003) y la “calidad” de las parejas potenciales (Craig *et al.*, 2002), o de una combinación de ambas. También se ha planteado que una de las tácticas podría brindar mayores beneficios que las demás en términos del valor reproductivo que representa para los machos que la utilizan y que las otras alternativas permiten que los machos menos capaces de imponerse con la táctica más exitosa tengan posibilidades de reproducirse (Chu y Nieuwkirk, 1988; Clapham, 1999). Aún cuando esto parece contradecir los resultados de Cerchio (2003) que mostraron que cada uno de los machos con mayor éxito reproductivo utilizó una variedad de tácticas, queda por demostrarse si alguna de las tácticas aporta más al éxito reproductivo del individuo que las otras. Además, esto no descarta que el uso de las distintas alternativas esté limitado por factores como la edad del individuo y su capacidad de aprendizaje, ni que algunos machos prefieran una táctica en particular, pero sí parece indicar que una vez que se tiene la capacidad de utilizar varias tácticas, la elección entre

¹⁰ Del inglés *consorting*.

una y otra está determinada por factores como la condición de los competidores. Craig *et al.* (2002) proponen que el uso de las distintas tácticas está asociado a la elección de pareja por parte de los machos, ya que al localizar a una hembra con alto potencial reproductivo estarán dispuestos a invertir más para tratar de aparearse con ella, participando en situaciones de competencia física. Al irse agotando las hembras receptivas, los machos se vuelven menos selectivos, pero también estarán dispuestos a invertir menos. El canto podría ser entonces una manera más “económica” de competencia para acceder a hembras de bajo potencial reproductivo, como las hembras con cría (Chittleborough, 1958). Esto podría asociarse con observaciones que han realizado varios autores donde los cantores se afilian con hembras con cría (Darling y Bérubé, 2001; Green *et al.*, 2001; Craig *et al.*, 2002). Así, es de esperarse que el uso de las tácticas reproductivas alternativas sea el resultado de interacciones entre factores ecológicos, demográficos e individuales.

Canto

En el año de 1971, Payne y McVay describieron un conjunto de sonidos producidos por la ballena jorobada diferentes a las otras emisiones sonoras previamente registradas, los cuales estos autores denominaron “canto largo¹¹”, ya que consistía de ciclos recurrentes de sonidos con una duración de varios minutos (fig. 4). A partir de entonces, la conducta de canto ha sido ampliamente estudiada y actualmente se sabe que su complejidad va mucho más allá de la producción de una serie de sonidos sucesivos que conforman una secuencia continua, rítmica y predecible (Silber, 1986). Payne *et al.* (1983) han sugerido que el canto de la ballena jorobada es prácticamente único (compartido por algunas especies de aves) debido a su naturaleza cambiante y a los mecanismos mediante los cuales se introducen los cambios. El canto se ha registrado en todas las poblaciones de ballena jorobada estudiadas

¹¹ Del inglés *long song*.

y, aunque no todas tienen la misma canción, las similitudes macrogeográficas entre poblaciones sugieren que la estructura del canto obedece a un modelo básico (Cerchio *et al.*, 2001).

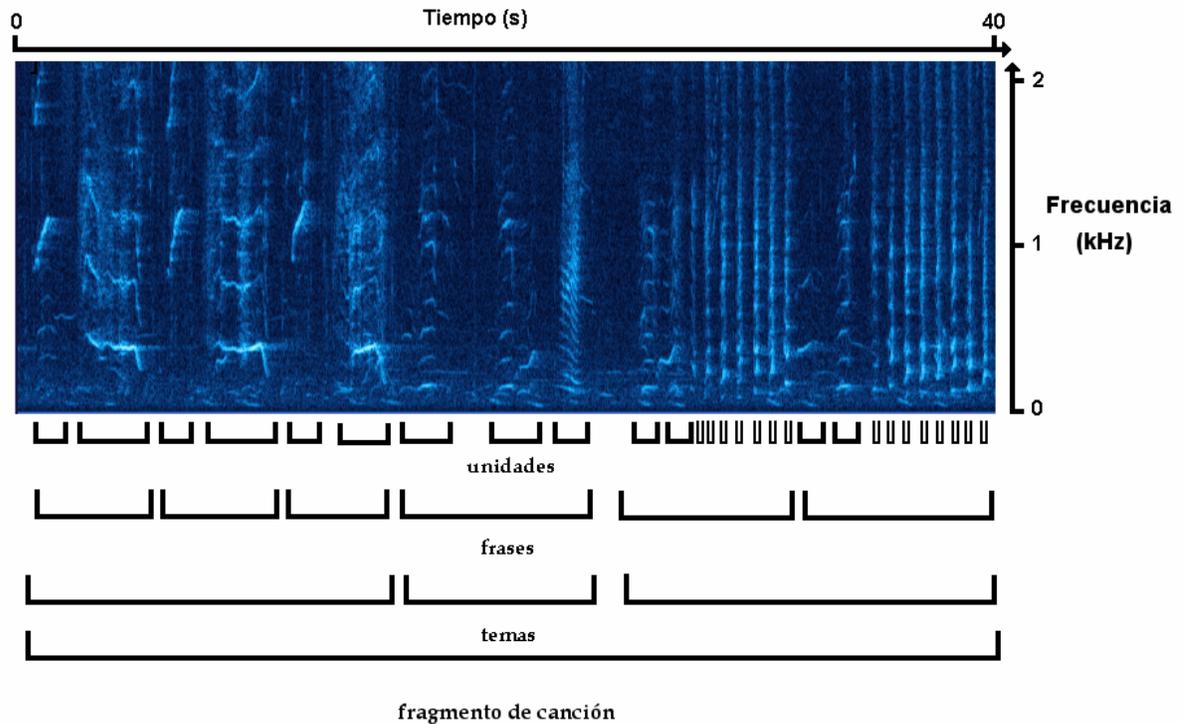


Figura 4. Espectrograma de un fragmento de canción de ballena jorobada mostrando la estructura utilizada para su estudio: unidades, frases, temas y canción. Cuando los machos cantan pueden repetir la canción un número variado de veces y al conjunto de canciones continuas se le denomina “sesión de canto”. Las zonas de color más claro indican sonidos de mayor intensidad.

Durante el periodo reproductivo se puede encontrar a un número variado de machos cantando a lo largo de las zonas de estancia invernal y, aunque no lo hacen sincronizadamente a manera de coro, la mayoría canta fundamentalmente lo mismo (Guinee *et al.*, 1983). Sin embargo, se ha planteado la existencia de variaciones individuales significativas (Hafner *et al.*, 1979).

Las canciones tienen una duración variable, normalmente alrededor de 10 y 15 minutos y las sesiones de canto pueden durar varias horas (Payne *et al.*, 1983). La estructura de la canción cambia a lo largo del tiempo (Payne *et al.*, 1983; Noad *et al.*, 2000)

y el espacio (Guinee *et al.*, 1983; Cerchio *et al.*, 2001), haciendo que el canto de un individuo en cualquier momento del periodo reproductivo sea más parecido al de sus contemporáneos que a sus propias canciones de semanas anteriores o posteriores (Guinee *et al.*, 1983). Asimismo, entre mayor sea la separación espacial entre poblaciones, menor será la similitud de sus canciones (Cerchio *et al.*, 2001).

Algunas particularidades de esta conducta, como el hecho de que los cantores son siempre machos (Winn y Winn, 1978; Silber, 1986) y que el pico en la actividad de canto tiene lugar durante el invierno (Payne *et al.*, 1983), han sido fundamentales para establecer la idea de que el canto tiene una función reproductiva (Payne y McVay, 1971; Winn y Winn, 1978; Tyack, 1981; Mobley y Herman, 1985; Medrano-González *et al.*, 1994; Frankel *et al.*, 1995; Cato *et al.*, 2001). Son varias las hipótesis sobre la función precisa de esta conducta, las cuales se pueden dividir en dos grupos: aquellas que plantean que la canción está dirigida principalmente hacia las hembras y las que consideran que los receptores primordiales son otros machos. En el primer grupo encontramos ideas tan directas como que la canción sirve para atraer hembras (Frankel *et al.*, 1995; Cato *et al.*, 2001); que el canto le indica a las hembras la posición de parejas potenciales (Medrano-González *et al.*, 1994), que sirve para localizar hembras a modo de sonar (Frazer y Mercado, 2000), que es una manera de formar lazos sociales que aumenta las posibilidades de que un macho se aparee en temporadas posteriores (Green *et al.*, 2001) e incluso que actúa como señal conjunta que sincroniza la ovulación en las hembras (Baker y Herman, 1984; Mobley y Herman, 1985). En el otro grupo se ubican propuestas como que el canto permite que los machos se reconozcan y posiblemente recuerden interacciones físicas previas (Darling y Bérubé, 2001), que delimita territorios (Tyack, 1981) o que permite mantener cierta distancia entre los machos (Frankel *et al.*, 1995). Por otro lado, se plantea que es un despliegue que proporciona información sobre el macho que lo hace (Tyack,

1981; Frankel *et al.*, 1995) sin estar dirigido a un género en particular. También se ha propuesto que el canto puede constituir un sistema para mantener contacto acústico durante las migraciones y guiar a la población a las áreas de reproducción (Norris *et al.*, 1999).

Aunque es muy común que las hipótesis se manejen como opuestas o contradictorias, es muy probable que las consecuencias de que un macho cante involucren a más de una. Por ejemplo, suponiendo que el canto fuese un atractor de hembras, esto no excluiría la posibilidad de que otros machos obtengan información del cantor a partir de lo que escuchan, repercutiendo en sus propias acciones. Es importante distinguir entre las posibles consecuencias de la conducta de canto y las presiones evolutivas que llevaron a que esta conducta ocurriera en la especie, por lo que hay una distinción epistémica entre el “para qué” y el “por qué” del canto.

Modelo de atenuación de sonido

Como antecedente de este trabajo se hizo un modelo hipotético de pérdidas de sonido por transmisión (PT) con el objeto de conocer de manera general cómo se atenúan las señales acústicas con la distancia y así tener una estimación, muy general, del área de impacto de los sonidos de la ballena jorobada. Las pérdidas de sonido por transmisión (PT) se calcularon al sumar las pérdidas por radiación (PR) y las pérdidas por absorción (PA) (Clark y Ellison, 2002; Tyack, 1998) para ondas sonoras de 100, 1000 y 10,000 Hz (cuadro 1) debido a que los sonidos de las ballenas jorobadas se han reportado entre 30 Hz y 8 kHz (Richardson *et al.*, 1995):

$$PT = PR + PA \quad \text{(fórmula 1.1)}$$

Se hicieron dos cálculos distintos de las pérdidas por radiación, uno que consideró únicamente radiación esférica (fórmula 1.2) y otro con radiación geométrica, que considera radiación esférica hasta una distancia determinada y radiación cilíndrica para distancias mayores (Au, en preparación; fórmula 1.3). La radiación geométrica permite tomar en cuenta que los cantores de ballena jorobada producen sus sonidos en aguas poco profundas durante el invierno. En Hawai, EE. UU. se encontró que la presencia de cantores ocurría a profundidades entre 15 y 550 m (Frankel *et al.*, 1995), mientras que la profundidad promedio de individuos solitarios de ballena jorobada en Abrolhos, Brasil fue de 19 m (Martins *et al.*, 2001). En la zona suroeste de la Isla Socorro, México se asociaron los avistamientos de cantores con profundidades entre 15 y 60 m (datos obtenidos para este trabajo a partir de un mapa batimétrico de la zona; Dirección General de Investigación y Desarrollo de la Secretaría de Marina, 2001). Entonces, se consideró una profundidad hipotética de 60 m para el cálculo de las pérdidas por radiación geométrica, además de suponer que los cantores emiten sus sonidos a 30 m de profundidad, es decir, a media agua.

Debido a que la radiación esférica provoca mayores pérdidas que la cilíndrica, se espera que los resultados del modelo esférico sean sobreestimaciones de lo que sucede en la realidad. El cálculo de pérdidas de la señal por radiación geométrica probablemente subestima las pérdidas, ya que, por ejemplo, no toma en cuenta las pérdidas que se dan en la superficie del agua (comúnmente no es una superficie totalmente plana) o en el fondo. Así, los cálculos de pérdidas por transmisión de la señal con los dos modelos establecen un intervalo dentro del cual se esperaría encontrar las pérdidas de sonido reales (fig. 5).

A continuación se muestran las fórmulas utilizada para el cálculo de las pérdidas de sonido por radiación esférica (PR_e ; fórmula 1.2) y pérdidas por radiación geométrica (PR_g ; fórmula 1.3):

$$PR_e = 20 \log(r/r_{ref}) \quad (\text{fórmula 1.2})$$

$$PR_g = 10 \log \left(\frac{rH}{2} \right) \quad (\text{fórmula 1.3})$$

donde r se refiere a la distancia desde la fuente hasta el hidrófono, r_{ref} corresponde a una distancia de referencia, que en este caso es de un metro, y H es la distancia del fondo a la superficie (que en este caso se estableció como 60 m). Como resultado de los cálculos se obtiene una medida de pérdidas por radiación en decibeles por metro (dB/m).

Para las pérdidas por absorción (PA) se utilizó la fórmula que se presenta a continuación, útil para sonidos entre 10 Hz y 3 kHz (Brekhovskikh y Lysanov, 2002):

$$PA = \frac{0.11 * f^2}{1 + f^2} + \frac{44 * f^2}{4100 + f^2} \quad (\text{fórmula 1.4})$$

donde f corresponde a la frecuencia en kHz y, como resultado del cálculo, se obtienen las pérdidas por absorción en dB/km (las cuales se convirtieron a dB/m para poder sumarlos a las PR que se calcularon previamente). La absorción se incluyó en el modelo porque toma en cuenta la frecuencia, que en el caso de los sonidos de las ballenas jorobadas abarca un intervalo relativamente amplio (30 - 8000 Hz; Richardson *et al.*, 1995). Sin embargo, los cálculos de pérdidas por transmisión demostraron el poco efecto de la absorción en la transmisión de sonidos en el intervalo analizado ya que los resultados fueron los mismos para las tres frecuencias (cuadro 1).

Con el cálculo de las pérdidas por transmisión para ondas de 100, 1000 y 10,000 Hz se obtuvieron las curvas que se presentan en la figura 5. Los resultados obtenidos con el modelo de radiación esférica sugieren pérdidas de aproximadamente 80 dB a una distancia de 10 km y de 83 dB a una distancia de 15 km (cuadro 1). Para entender qué tan significativas son estas cifras en términos de los sonidos de la ballena jorobada, se consideraron mediciones de la intensidad de los sonidos producidos por la especie en zonas

de reproducción reportados en la literatura. Mercado y Frazer (1999) hicieron una revisión de esto y mencionan intensidades reportadas desde 144 hasta 199 dB *re* 1 μ Pa @ 1m. Un estudio reciente realizado por Au *et al.* (2006) reporta mediciones cuidadosas de la intensidad del canto de las ballenas jorobadas en Hawai, con valores entre 151 y 173 dB *re* 1 μ Pa debido a que encontraron diferencias en las intensidades de las distintas unidades que conforman las canciones. Para los cálculos que se presentan aquí, se eligió un valor de 145 dB *re* 1 μ Pa @ 1m como la intensidad de los sonidos en la fuente, ya que es uno de los valores más bajos reportados y, por lo tanto, evita sobreestimaciones del alcance de la señal.

Cuadro 1. Pérdidas por transmisión (PT) para sonidos de 100, 1000 y 10,000 Hz. El cálculo se hizo considerando las pérdidas por absorción (PA) de acuerdo con la fórmula 1.3 y pérdidas por radiación (PR), utilizando dos modelos de radiación distintos: esférica (PRe) y geométrica (PRg).

Distancia (m)	PT para 100 Hz		PT para 1000 Hz		PT para 10,000 Hz	
	PA+ PRe	PA + PRg	PA+ PRe	PA + PRg	PA+ PRe	PA + PRg
1	0	0.00	0	0.00	0	0.00
10	-20	-20.00	-20	-20.00	-20	-20.00
100	-40	-34.77	-40	-34.77	-40	-34.77
1,000	-60	-44.77	-60	-44.77	-60	-44.77
10,000	-80	-54.77	-80	-54.77	-80	-54.77
15,000	-83	-56.53	-83	-56.53	-83	-56.53
100,000	-100	-64.77	-100	-64.77	-100	-64.77

Considerando radiación esférica, el cálculo indica que la señal tendría una intensidad de 62 dB *re* 1 μ Pa @ 1m a una distancia de 15 km de la fuente (*i.e.*, 145 dB – 83 dB = 62 dB *re* 1 μ Pa @ 1m). Pero si se quiere saber si un sonido es audible, no se debe pasar por alto el ruido de fondo que puede enmascarar las señales, por lo que el modelo

consideró la relación señal-ruido¹² a 100 Hz¹³. Para determinar la intensidad del ruido de fondo se tomó una grabación del canto, realizada en la Isla Socorro durante este estudio, donde los sonidos tuvieran la mayor intensidad posible sin estar saturados y se extrajo una frase de cada tema de la canción (ver la sección de métodos para detalles). La intensidad promedio de esta sección del canto a 100 Hz se comparó con la intensidad promedio de una sección de ruido de fondo de la misma duración y frecuencia y extraída de la misma grabación que la sección del canto y, como resultado, se obtuvo la relación señal-ruido que fue de 35dB. El fragmento de grabación utilizado para establecer esta relación señal-ruido se grabó a una distancia aproximada de 500 m pero no menor que 200 m, por lo tanto, para evitar sobreestimaciones del alcance de los sonidos, se consideró que 200 m era la distancia a la que se encontraba el cantor del hidrófono.

A continuación, se presenta un ejemplo de cómo se calculó la distancia que podría alcanzar una señal acústica de 100 Hz al propagarse con radiación esférica y manteniéndose sobre el nivel del ruido de fondo (relaciones señal-ruido iguales o mayores a 0dB). Las pérdidas por transmisión a una distancia de 200 m serían de 46 dB (*e.g.*, $20 \log (200\text{m}/1\text{m}) + 0.000001 = 46 \text{ dB}$), lo cual indica que la intensidad de una señal que originalmente era de 145 dB quedaría reducida a 99 dB. Tomando en cuenta una relación señal-ruido de 35 dB, la intensidad del ruido de fondo sería de 64 dB (*e.g.*, $99 - 35 = 64 \text{ dB}$). Por lo tanto, para que la señal original de 145 dB quede enmascarada, debe atenuarse 81 dB (*e.g.*, $145 - 64 = 81 \text{ dB}$), lo cual ocurriría después de viajar 11.2 km (*e.g.*, $20 \log (11,220\text{m}/1\text{m}) + 0.000001 = 81 \text{ dB}$). De este modo, a partir de un modelo de sonido que considera pérdidas por radiación esférica, pérdidas por absorción según la fórmula 1.3, una relación señal-ruido de 35 dB y sonidos de ballena jorobada de 100 Hz emitidos a intensidades de 145 dB *re* 1 μ Pa

¹² La relación señal-ruido se refiere a qué tan intensa es la señal de interés con respecto al ruido de fondo, es decir, la diferencia entre la intensidad de la señal y la del ruido de fondo.

¹³ De las tres frecuencias modeladas (100, 1000 y 10,000 Hz), la mayor parte de la energía de los sonidos de ballena jorobada se concentra alrededor de 100 Hz (Richardson *et. al*, 1995).

@ 1m, las señales acústicas podrían viajar 11.2 km antes de quedar enmascaradas por el ruido de fondo (fig. 5).

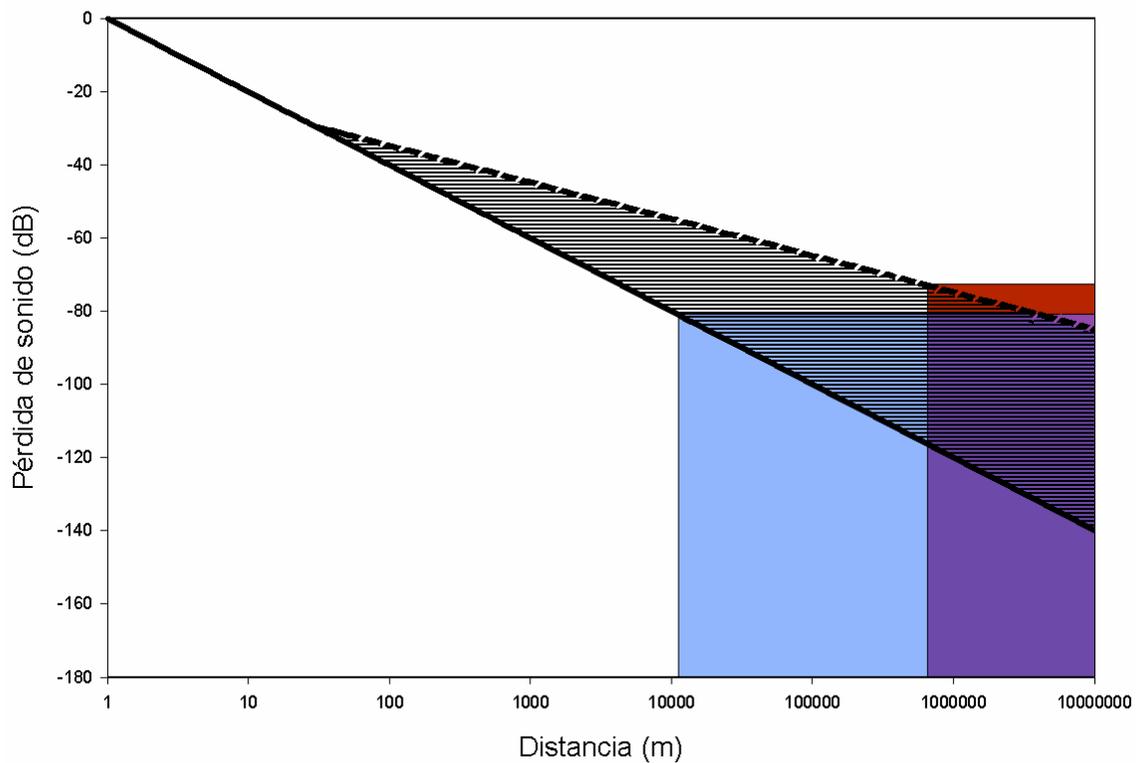


Figura 5. Modelo de pérdidas de la señal acústica por transmisión. El modelo considera pérdidas por absorción según la fórmula 1.3 en conjunto con radiación esférica (línea sólida) o radiación geométrica (línea cortada). La zona rayada entre las dos curvas indica el intervalo dentro del cual se esperaría encontrar a las pérdidas de la señal acústica de un sonido de 100Hz emitido con una intensidad de 145dB *re* 1μPa @ 1 m. Toda el área en blanco indica que la señal predomina sobre el ruido de fondo y en color se observan las zonas donde el sonido podría quedar enmascarado por el ruido para los cálculos hechos considerando radiación esférica (azul) y radiación geométrica (rojo) (la zona morada corresponde al área donde se traslapan ambos tipos de radiación). La relación señal-ruido se estableció con sonidos grabados a 200 m de la fuente.

Realizando los mismos cálculos pero utilizando el modelo de sonido que considera pérdidas por radiación geométrica, pérdidas por absorción según la fórmula 1.3, una relación señal-ruido de 35 dB y sonidos de ballena jorobada de 100 Hz emitidos a intensidades de 145 dB *re* 1μPa @ 1m, las señales acústicas podrían viajar 666 km antes de quedar enmascaradas por el ruido de fondo (fig. 5).

Estos dos resultados probablemente son conservadoras, particularmente el que se obtuvo considerando radiación únicamente esférica, ya que se sabe que la distancia real del cantor al hidrófono era mayor a 200m, además de que se tomó la medida de intensidad de los sonidos de la ballena jorobada más pequeña de todas las que se encontraron en la literatura. Se ha planteado que la radiación esférica es un mejor modelo de la atenuación real que ocurre en el medio marino que el modelo de radiación geométrica (Au, 1993 p. 109) y se ha sugerido que varias especies de ballena podrían detectar sonidos aun con relaciones señal-ruido negativas (Payne, 1995). Todo esto sugiere que los sonidos producidos por las ballenas jorobadas pueden llegar a ser escuchados por sus conespecíficos a distancias mayores a los 11 km, aunque no necesariamente tan grandes como los 666 km.

Planteamiento de la investigación

El canto y la competencia física entre machos coexisten en las zonas de estancia invernal de las ballenas jorobadas y las dos se pueden expresar en el comportamiento de un mismo macho. Se presume que ambas conductas están asociadas al sistema de apareamiento de la especie, pero se desconoce cómo. Tal parece que la elección de alguna de estas dos actividades por parte de los machos puede estar relacionada a un conjunto de factores tales como el costo energético de llevarlas a cabo, la abundancia relativa de individuos, la proporción operativa de sexos, la condición física del macho con respecto a sus competidores y la capacidad de evaluar el estado reproductivo de las parejas potenciales.

Este trabajo explora la relación y posible influencia de la abundancia relativa y la proporción de sexos sobre la expresión de la competencia física y la actividad de canto. Para propósitos de esta investigación, se definió como competencia física cada vez que dos o más machos adultos y/o juveniles se encontraban juntos con una hembra presente aun cuando en el momento de observación el despliegue de conductas agonísticas no fuera evidente. Por otra parte, se consideró que había canto cuando se escuchaba por lo menos una de las frases que componen la canción.

Se utilizó la abundancia relativa de individuos juveniles y adultos y la proporción operativa de sexos buscando plantear un panorama poblacional de cómo se presentan las dos conductas mencionadas en las zonas de estancia invernal en México. Se definió a la combinación de estas dos variables como el “contexto social”.

Aunque existen otras conductas posiblemente asociadas al apareamiento, como el escoltar a hembras con cría, se eligió como primera aproximación únicamente a la competencia física y al canto ya que parecen ser los comportamientos más contrastantes. El

canto representa un despliegue de largo alcance, poco específico e incluso pasivo (en términos de la posibilidad de acercarse o repeler a otros individuos), mientras que la competencia física es una interacción de distancias cortas, está dirigida a individuos particulares y es una forma activa para mantenerse cerca de otro(s) o ahuyentarlo(s). Se analizaron, además, los cambios de actividad de canto y competencia física en el tiempo y se exploró el posible efecto de la escala espacial sobre la expresión e influencia de estas conductas.

Objetivos

Este trabajo pretende plantear un panorama poblacional de cuál es la relación e influencia de la abundancia relativa y la proporción de machos sobre la expresión de la competencia física y la actividad de canto, en el marco del sistema de apareamiento de las ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*). Para lograrlo se buscó lo siguiente:

- Describir la estructura y el contexto social de la ballena jorobada y sus variaciones espaciales y temporales en la Bahía de Banderas y los alrededores de la Isla Socorro.
- Describir la distribución espacial y temporal de la actividad de canto y la competencia física de los machos de la ballena jorobada.
- Determinar la relación entre la competencia física y el canto en función del contexto social.
- Determinar cómo se asocian los cambios temporales del contexto social, la competencia física y la actividad de canto.

Área de estudio

El estudio se llevó al cabo en dos localidades en el Océano Pacífico mexicano correspondientes con áreas de reproducción de la ballena jorobada durante los inviernos 2002-2003, 2003-2004 y 2004-2005: la Bahía de Banderas en los de estados de Jalisco y Nayarit y la Isla Socorro en el Archipiélago de Revillagigedo (fig. 6).



Figura 6. Vista satelital de la República Mexicana mostrando la ubicación de las dos localidades de estudio, la Bahía de Banderas y la Isla Socorro. Imagen obtenida y modificada de Google Earth (www.googleearth.com).

La Bahía de Banderas

La Bahía de Banderas es una de las bahías más grandes del país, con un área de aproximadamente 987 km² (fig. 7). Se encuentra entre los paralelos 20° 15' y 20° 47' de latitud norte y los meridianos 105° 15' y 105° 42' de longitud oeste. La costa corresponde al estado de Nayarit en la parte norte y al de Jalisco en el sur. La boca de la bahía se extiende desde Punta de Mita, Nay., en el norte hasta Cabo Corrientes, Jal., en el sur, con una distancia aproximada de 44 km entre los dos puntos. A lo largo de la boca se encuentra el

Archipiélago de las Marietas, conformado por dos islas (“Isla Redonda” e “Isla Larga”), tres islotes y un par de rocas. La profundidad de la bahía se puede describir en términos generales como somera en la parte norte (menor a 200 m), mientras que en la parte sur llega a alcanzar profundidades mayores a los 1400 m. La plataforma continental se extiende 14 km hacia el sur de Punta Mita y, dentro de la bahía, tiene una distancia promedio de 8.5 km en la costa este y de por lo menos 3 km frente a Cabo Corrientes (Cano y Tovilla, 1991).

Hay dos tipos de clima en la bahía, semicálido sub-húmedo y cálido sub-húmedo, ambos con lluvias en verano. La precipitación total anual varía de 1000 a 2000 mm. La temperatura superficial del mar registra valores promedio anuales mayores en la zona norte que la zona sur, con una variación aproximada de 2 °C. En invierno se registra la menor temperatura superficial promedio del agua con 23.6 °C, mientras que en verano se alcanzan valores promedio de 28.5 °C (Salinas Zacarías y Bourillón Moreno, 1988).

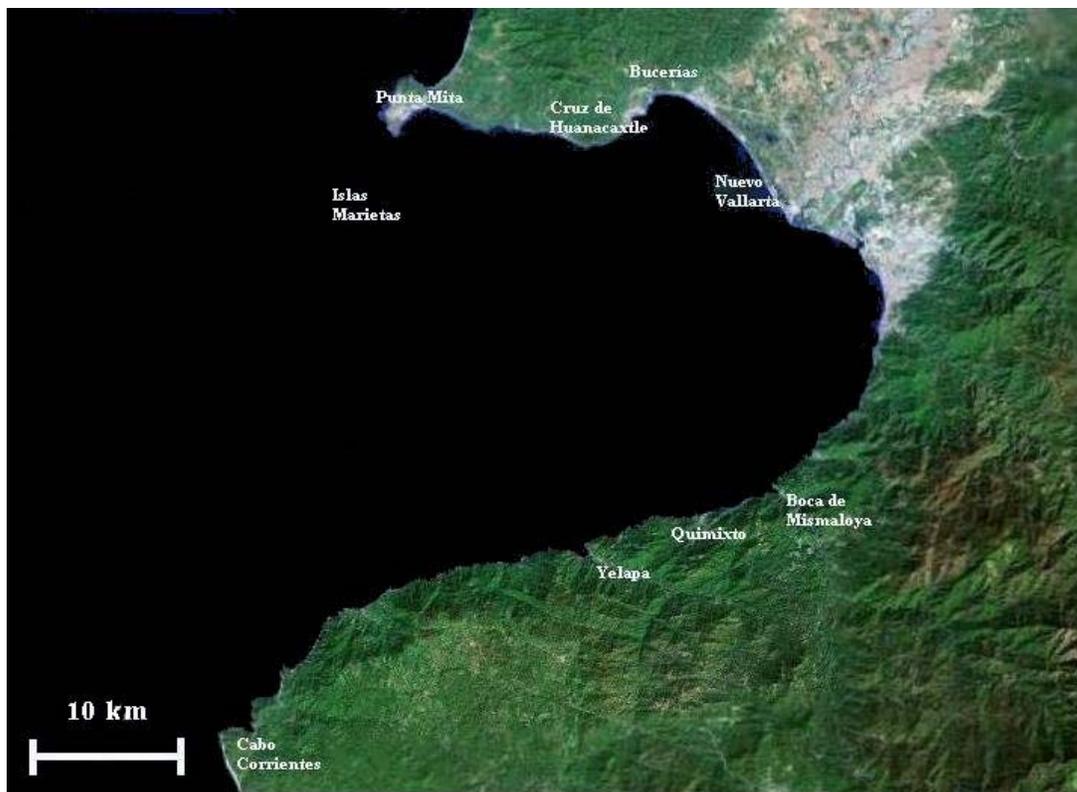


Figura 7. Vista satelital de la Bahía de Banderas. Imagen modificada de Google Earth (www.googleearth.com).

Siendo parte de la boca del Golfo de California, la Bahía de Banderas es una zona donde hay influencia de tres masas de agua superficiales: la corriente de California que aporta aguas frías (15-20 °C) entre los meses de enero y junio (estación de secas), y entre los meses de julio y diciembre (estación de lluvias), la corriente del Océano Pacífico oriental tropical (con temperaturas mayores a los 25 °C) y el agua del Golfo de California (Wyrтки, 1965; Álvarez Sánchez *et al.*, 1978).

La afluencia hidrológica de mayor importancia en la bahía proviene del Río Ameca, que marca el límite estatal entre Jalisco y Nayarit y aporta una gran cantidad de materia orgánica en la época de lluvias (Salinas Zacarías y Bourillón Moreno, 1988).

La Isla Socorro

La Isla Socorro es una de las cuatro que conforman el Archipiélago de Revillagigedo (de propiedad federal) ubicado en el Océano Pacífico noroccidental mexicano (fig. 8). Con una extensión aproximada de 210 km² (Castellanos y Ortega Rubio, 1994) y una altitud de 1050 m snmm en su punto más alto, la Isla Socorro es la más grande del Archipiélago de Revillagigedo y se localiza a 18° 41' de latitud norte y 110° 56' de longitud oeste (Ortega y Sánchez, 1985) cerca de 480 km al sur de la península de Baja California y a 716 km de Manzanillo, Colima (Castellanos y Ortega Rubio, 1994). La longitud máxima de la isla alcanza los 16.8 km mientras que la parte más ancha tiene 15.6 km de largo (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, 2004; fig. 8).

La Isla Socorro presenta un clima árido con temperaturas que no bajan de los 18 °C en el mes más frío y con una temperatura media anual máxima de 22 °C. Se identifica una estación de huracanes entre los meses de junio y noviembre y las trayectorias de los ciclones del Océano Pacífico nororiental, que se forman en la zona de convergencia intertropical del Golfo de Tehuantepec, frecuentemente coinciden con la ubicación de la

isla. En términos de oceanografía, el Archipiélago de Revillagigedo se caracteriza como una zona tropical con variaciones interanuales importantes que ecológicamente la definen como un área de transición. La temperatura promedio del mar varía entre 22 y 25 °C en el invierno y 28 y 29 °C en el verano, cuando los vientos procedentes del sur aportan agua caliente proveniente de latitudes bajas. En términos de corrientes, durante los meses de febrero a abril predomina la corriente de California que se encuentra con la corriente Nor-Ecuatorial Pacífica entre los meses de mayo y julio. Entre los meses de agosto y diciembre, la corriente de California se desvía, perdiendo impacto en la zona, mientras que la corriente Nor-Ecuatorial mantiene su afluencia (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, 2004).

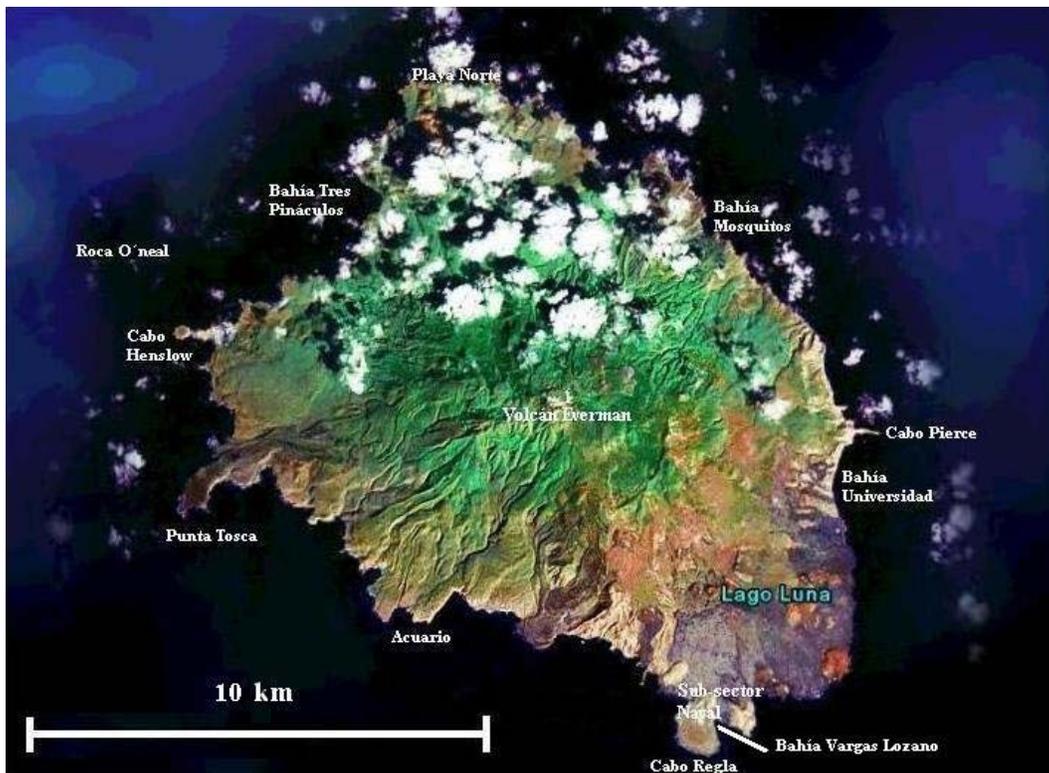


Figura 8. Vista satelital de la Isla Socorro. Imagen modificada de Google Earth (www.googleearth.com).

Métodos

Trabajo de mar

Esfuerzo

Se recolectaron dos tipos de información sobre las ballenas jorobadas: datos acústicos y registros de los avistamientos. En ambos casos, la colecta se hizo durante navegaciones a bordo de embarcaciones menores con motor fuera de borda. En la Bahía de Banderas, se navegó en pangas de fibra de vidrio de aproximadamente 8 m de eslora con un motor de 75 HP, mientras que en la Isla Socorro se utilizó una embarcación tipo “Zodiac” con quilla blanda, de 5 m de eslora con un motor de 25 o 40 HP. La periodicidad de las navegaciones varió entre localidades y entre años debido principalmente a las condiciones del mar y a la disponibilidad de recursos. Se buscó realizar el mayor número de navegaciones posible distribuido a lo largo de la estancia invernal de las ballenas jorobadas (cuadro 2). Cada navegación se iniciaba con un rumbo determinado, siguiendo a las agrupaciones de ballenas que se avistaran en el camino aunque esto implicara cambios de dirección. Por lo tanto, se combinó la navegación por transectos con la navegación dirigida por los avistamientos. Se procuró que, en conjunto, las rutas de navegación cubrieran homogéneamente toda la zona de estudio (fig. 9). En el caso de la Bahía de Banderas, el punto de salida diario se ubicó en el embarcadero de Punta Mita, en el norte de la bahía (fig. 7), mientras que en la Isla Socorro las navegaciones partieron diariamente de la Bahía Vargas Lozano, en el extremo sur de la isla (fig. 8).

Se hicieron registros de la fecha, hora y posición (utilizando un geoposicionador o GPS por sus siglas en inglés) cada vez que se avistó alguna agrupación de ballenas jorobadas o de otra especie de mamífero marino (al inicio y fin del avistamiento), cuando se llevó a cabo una grabación y cuando la embarcación se detuvo por cualquier otro motivo.

Cuadro 2. Esfuerzo de navegación en la Bahía de Banderas y en la Isla Socorro durante los años 2003, 2004 y 2005.

	La Bahía de Banderas				La Isla Socorro			
	2003	2004	2005	Total	2003	2004	2005	Total
Fechas de Navegación	17/enero-25/marzo	20/enero-08/abril	17/enero-16/marzo	-	23/febrero-19/abril	24/enero-16/abril	8/febrero-18/abril	-
Tiempo de navegación (días)	57	66	43	166	33	65	51	149
Tiempo de navegación (horas)	334.18	382.05	285.81	1002.0	226.42	517.49	418.75	1162.7

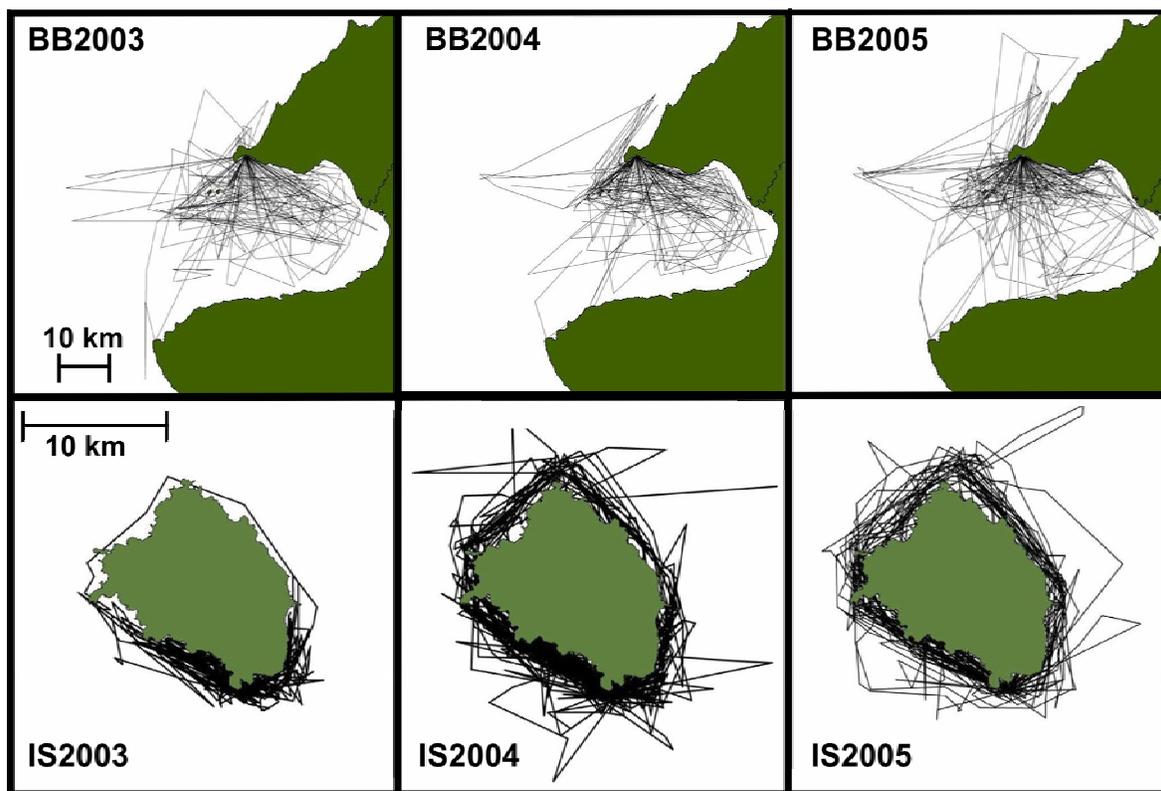


Figura 9. Trayectorias de navegación en cada localidad y año. Lo que se presenta es una aproximación, ya que no siempre se tomaron posiciones durante los cambios de rumbo. BB significa la Bahía de Banderas e IS corresponde a la Isla Socorro.

Registro de avistamientos

Durante las navegaciones se registraron todos los avistamientos de ballenas jorobadas y el tipo de agrupación en la que se encontraban. Dado que no se observa dimorfismo sexual marcado en la especie, la identificación de sexos se llevó a cabo principalmente a partir del tipo de agrupación en el que se encontraban los individuos, de

acuerdo con la clasificación utilizada por Medrano-González *et al.* (2001) que se describe a continuación (fig. 10):

- 1) Solitarios: individuos juveniles y adultos de ambos sexos que fundamentalmente transitan entre agrupaciones de conespecíficos.
- 2) Cantores: machos adultos que permanecen en un área durante varias horas emitiendo canciones.
- 3) Parejas: individuos adultos y/o juveniles, ya sea dos machos o un macho y una hembra (las parejas de hembras son muy infrecuentes).
- 4) Hembra con cría (Hc): siempre que se observó una cría con un adulto, se registró como una hembra con cría.
- 5) Hembra con cría y escolta (HcE): normalmente, el escolta es un macho adulto o juvenil y se registró como hembra al individuo que mantenía la mayor cercanía con la cría.
- 6) Grupos: tres o más individuos adultos y/o juveniles, asociados. Cuando se avistaba un grupo, se contaba el número de individuos que lo conformaban y con esto se obtuvieron varios tipos de grupo distintos. Por ejemplo, si se observaban cuatro individuos, el grupo se clasificaba como “grupo de cuatro” pero si eran seis ballenas, el grupo era un “grupo de seis”.
- 7) Grupos con cría: tres o más individuos adultos o juveniles y una cría. Al igual que con los grupos, era posible encontrar varios tipos de grupo con cría dependiendo del número de individuos que lo conformaban.

Las proporciones de sexos en las agrupaciones se tomaron de Medrano-González *et al.* (2001) (cuadro 3). No se hizo distinción entre individuos juveniles y adultos debido a la dificultad de determinar los tamaños, por lo tanto, sólo se distinguieron dos clases de edad: crías (nacidas en el año que fueron avistadas y con una longitud aproximada de 4.5 m) o

“individuos” (animales de más de un año de edad con una longitud aproximada de entre 8 y 13 m), a los que nos referimos también como hembras o machos.

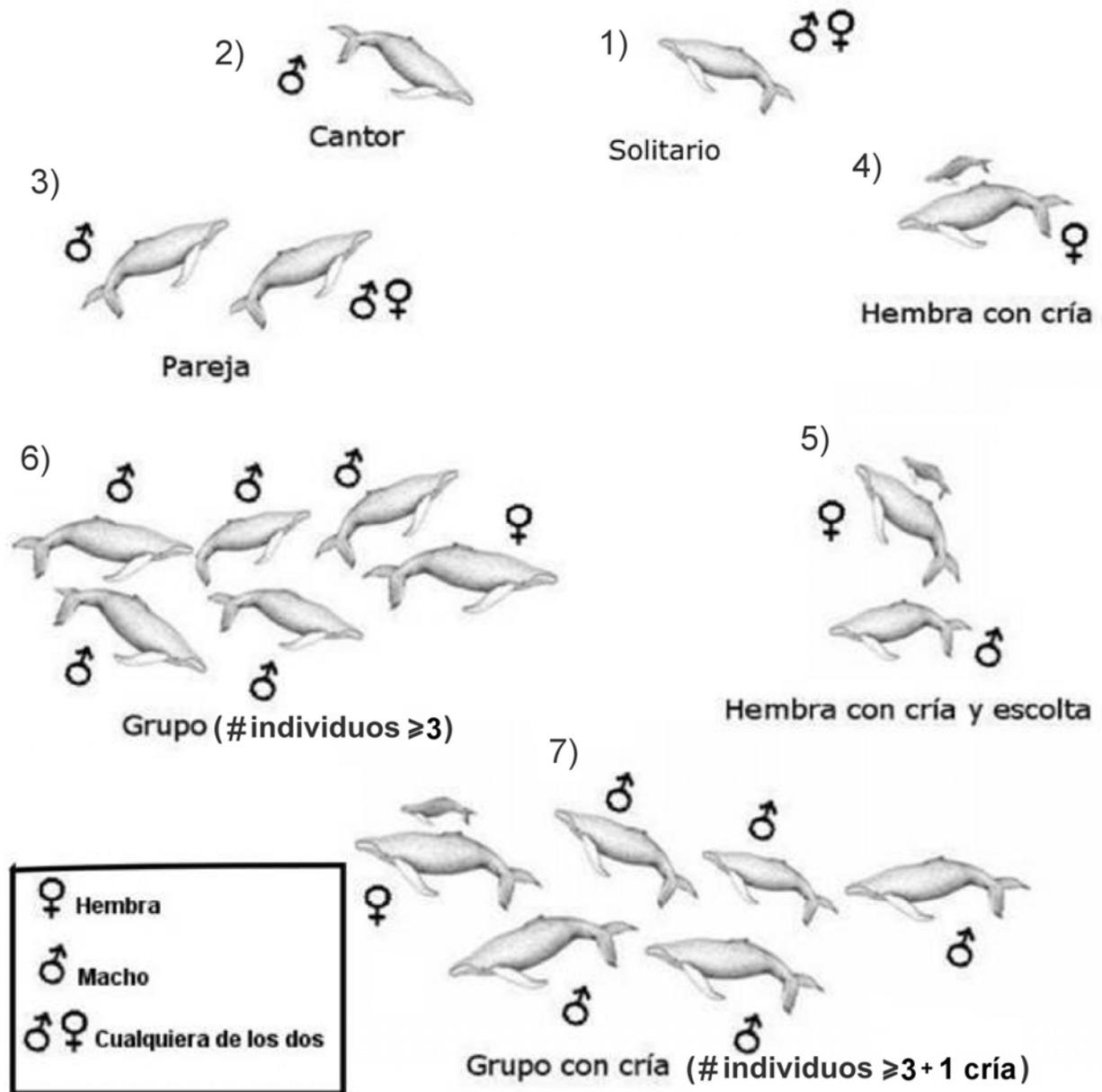


Figura 10. Clasificación de agrupaciones de ballena jorobada basada en Medrano-González *et al.* (2001). Se muestra la distribución de sexos esperada en cada agrupación (cuadro 3). Existen grupos conformados únicamente por machos pero, para los cálculos de proporción sexual utilizados en este estudio, cada vez que se avistaron tres o más individuos se consideró la presencia de una hembra.

Cuadro 3. Proporción de las clases de sexo y estado reproductivo (Qsr) para los distintos tipos de agrupación en los que se clasificaron los avistamientos observados en las dos localidades. QM = proporción de machos, QH = proporción de hembras no parturientas, QHc = proporción de hembras con cría, Hc = Hembra con cría y HcE = Hembra con cría y escolta. La n equivale al número de individuos presentes en la agrupación que no son crías. Cuadro tomado de Medrano-González *et al.* (2001).

AGRUPACIÓN	PROPORCIÓN DE MACHOS JUVENILES O ADULTOS (QM)	PROPORCIÓN DE HEMBRAS NO PARTURIENTAS (QH)	PROPORCIÓN DE HEMBRAS CON CRÍA (QHc)
Solitario	0.73	0.27	-
Cantor	1.00	-	-
Pareja	0.78	0.22	-
Hc	-	-	1.00
HcE	0.50	-	0.50
Grupo (n>2)	(n-1)/n	1/n	-
Grupo con cría	(n-1)/n	-	1/n

Registros acústicos

Se hicieron grabaciones submarinas de un minuto cada hora durante el tiempo de navegación (muestras acústicas) con el motor de la embarcación apagado, independientemente de la posición geográfica y la presencia o ausencia de avistamientos. Se utilizaron diversos hidrófonos y grabadoras analógicas (anexo 1). No fue posible utilizar equipos iguales en todos los casos, pero se buscó usar el mismo hidrófono y grabadora dentro de una temporada de modo que esto no fuera una limitante al momento de comparar datos de un mismo año y lugar. Esto fue posible para todas las muestras acústicas realizadas con excepción de las de la Bahía de Banderas en 2003, ya que después de un mes de muestreo fue necesario cambiar de grabadora (anexo 1).

Para maximizar la posibilidad de escuchar a los cantores al grabar se utilizó la mayor ganancia posible antes de que se saturara la grabación. Antes de arrojar el hidrófono al agua, se grabaron notas vocales sobre la cinta, diciendo la fecha y la hora para facilitar el manejo de las muestras durante el análisis. La persona a cargo de la grabación escuchaba a lo largo del minuto de muestreo utilizando audífonos o una bocina y registraba un primer conteo de cantores audibles. También se hicieron anotaciones de la posición geográfica y

presencia de cetáceos en el radio de distancia permitido por la visibilidad aérea (entre 1 y 6 km aproximadamente).

Además de los muestreos acústicos de un minuto, se hizo un segundo tipo de grabaciones denominado “grabaciones largas”. Cada vez que se ubicaba a un cantor que se encontrara lo suficientemente cerca de la embarcación para que el sonido del canto predominara claramente sobre el ruido de fondo se realizaron grabaciones de duración variable, las cuales permitieron distinguir los componentes de la canción. Se determinaba que un individuo era un cantor cuando sus respiraciones coincidían con los silencios de la canción. Una vez localizado y fotoidentificado el individuo, se grababa continuamente durante 45 minutos o hasta que el cantor dejara de cantar, buscando capturar de dos a tres canciones completas. Estas grabaciones se utilizaron para determinar las características del canto de cada lugar y año, facilitando así la identificación y el conteo de sus componentes en las grabaciones de un minuto durante el análisis de datos.

Análisis de datos

Partición espacial

Considerando que puede haber un efecto debido a las diferencias espaciales entre las dos localidades en términos de dimensiones y de forma (bahía vs. isla), se hizo una división subregional de los datos. Se incluyeron 3 subregiones, 2 de las cuales forman parte de la Isla Socorro (IS) y la tercera que es una sección de la Bahía de Banderas (BB) (fig. 11). En la Isla Socorro se utilizaron dos bahías, una localizada en el lado norte (ISn) y otra en la zona sur (ISs) (fig. 11). La idea inicial era asemejar la condición topológica de la Bahía de Banderas. Sin embargo, las subregiones de la Isla Socorro son mucho más pequeñas en extensión que la Bahía de Banderas, por lo que se generó también una subregión en la zona

norte de (BBn) que fuera donde se realizó la mayor parte del esfuerzo (fig. 9) y cuyas características en términos de forma y extensión fueran similares a ISs e ISn (fig. 11).

Aunque la delimitación de las subregiones se hizo de manera arbitraria, se buscó que la distancia máxima entre dos puntos no comprometiera, en su mayoría, la posibilidad de que los individuos detectaran el canto o los sonidos producidos en los grupos de competencia dentro de la misma subregión, pero procurando también que el número de datos no se redujera demasiado. Para establecer la distancia máxima entre dos puntos se consideró el trabajo de Frankel *et al.* (1995), en el cual se detectaron cantores a distancias mayores de 20 km con un arreglo lineal de 3 hidrófonos. Por otra parte, Tyack y Whitehead (1983) reportaron observaciones de cantores de ballena jorobada reaccionando ante la presencia de grupos de competencia a distancias de hasta de 9 km. Tomando en cuenta todo lo anterior, se calculó una distancia máxima real entre dos puntos de 10.5 km en ISs, 11.5 km en ISn y 15 km en BBn.

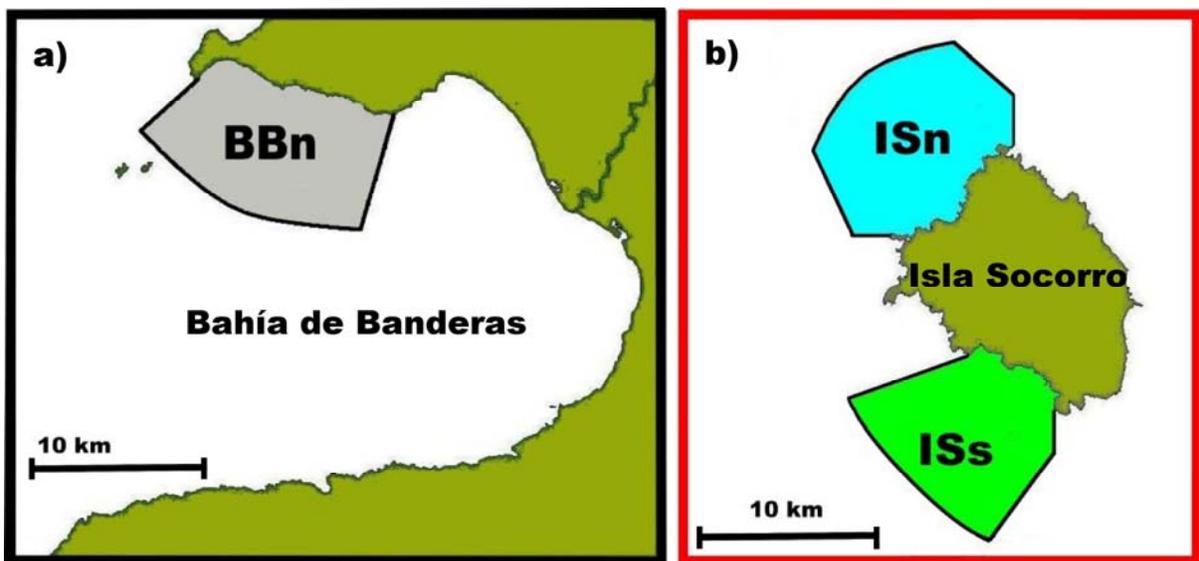


Figura 11. División subregional. En el cuadro a) se encuentra Bahía de Banderas norte (BBn; área de color gris) y en b) se pueden observar tanto Isla Socorro norte (ISn; área de color turquesa) como Isla Socorro sur (ISs; área de color verde brillante). Las tres subregiones tienen un área superficial semejante.

Una vez delimitadas las subregiones (fig. 11), fue necesario hacer una estimación del esfuerzo de navegación para cada una debido a que el concepto de subregión se originó después de la colección de los datos y, por lo tanto, no se tenían los tiempos de navegación subregionales reales. La estimación consistió en calcular la fracción del tiempo total navegado en la localidad a partir del número total de posiciones geográficas registradas en la misma (se registró una posición al inicio y fin de avistamientos, durante los muestreos acústicos y cuando se detuvo la embarcación para alguna otra actividad). Esto se hizo calculando la proporción del número total de posiciones geográficas registradas en la localidad que correspondían a cada subregión. Por ejemplo, si en la Isla Socorro en 2004 (IS04) se tomaron 825 posiciones y 271 de ellas estaban dentro de la subregión sur (ISs), se dividió $271/825$ para obtener la proporción del tiempo navegado en IS04 para ISs, que fue de 0.33, es decir, se invirtió el 33% del tiempo total navegado en la localidad, en la subregión ISs. Posteriormente, el tiempo de navegación de IS04 se multiplicó por la proporción mencionada para obtener el tiempo de navegación en ISs 2004 ($517.5 \text{ h} * 0.3285$) que fue de 169.9 h.

Arreglo temporal de los datos

La información del trabajo de mar se capturó en bases de datos para su organización y manejo, agrupándolos *a priori* semanalmente y utilizando la misma agrupación semanal para las dos localidades y para todos los años (cuadro 4). Se aplicó la numeración semanal presentada en el cuadro 4 ya que los datos de las observaciones se utilizaron en otros proyectos donde sí se tenía información en las semanas uno y dos aunque los datos de este trabajo se distribuyeron únicamente a partir de la semana 3 hasta la semana 16. La división semanal se hizo arbitrariamente, después de la recolección de los datos y fue la unidad temporal principal utilizada en el análisis de los mismos. Todos los estimadores calculados

para este trabajo (abundancia, proporción de machos, competencia física y actividad de canto) se manejaron como promedios semanales. Por lo tanto, los datos que se presentan en los resultados corresponden principalmente a dichos promedios semanales, a menos que se especifique lo contrario. Cabe mencionar que los periodos semanales no implican que se haya navegado el mismo número de días en cada semana ya que esto varió entre localidades y años; simplemente fueron una referencia para agrupar y comparar los datos. Más adelante se presenta un análisis de optimización de particiones temporales que permite juzgar qué tan representativa fue la división temporal en cada localidad y año.

Cuadro 4. Periodos utilizados para agrupar y analizar los datos sobre ballenas jorobadas en el Grupo de Mastozoología Marina de la Facultad de Ciencias UNAM.

SEMANA	FECHAS
1	3-9 enero
2	10-16 enero
3	17-23 enero
4	24-30 enero
5	31 enero- 6 febrero
6	7-13 febrero
7	14-20 febrero
8	21-27 febrero
9	28 febrero-5 marzo
10	6-12 marzo
11	13-19 marzo
12	20-26 marzo
13	27 marzo-2 abril
14	3-9 abril
15	10-16 abril
16	17-23 abril

Cálculo de estimadores

Con la información obtenida a partir del trabajo de mar se calcularon los cuatro estimadores principales utilizados en este trabajo: abundancia relativa (Ab), proporción de machos ($fMac$), competencia física *per capita* ($CmPC$) y actividad de canto *per capita* ($CcPC$). Como ya se mencionó en la sección anterior, los datos obtenidos en las

navegaciones se agruparon semanalmente, por lo que se calculó el valor de cada uno de los cuatro estimadores por cada periodo semanal en el que se navegó. Con estos datos semanales se construyeron perfiles de abundancia relativa, proporción de machos, competencia física y actividad de canto que permitieron hacer una primera descripción de la variación temporal de los dos componentes del contexto social (Ab y fMac) y de los dos estimadores conductuales (CmPC y CcPC).

Abundancia relativa y proporción de machos

Para el cálculo de estos dos estimadores se usaron los totales semanales del tiempo de navegación (Tn), el número total de avistamientos y el número de avistamientos de cada tipo de agrupación.

La medida de abundancia utilizada representa el número de individuos avistados por hora de navegación durante un periodo determinado de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$Ab = \frac{NH + NHc + NM}{Tn}$$

(fórmula 2.1)

donde Ab es la abundancia relativa, NH es el número total de hembras no parturientas, NHc el número total de hembras con cría y NM el número total de machos avistados en un periodo.

El numerador de la fórmula 2.1 representa la suma del total de individuos de cada clase de sexo y estado reproductivo y, con el denominador, se hace la normalización con el esfuerzo de navegación en horas (Tn) del periodo determinado. De este modo, se obtiene un valor de abundancia relativa expresado en número de individuos/hora.

La proporción de sexos corresponde a la porción de individuos de una clase de sexo y estado reproductivo con respecto al total de individuos en un periodo determinado. Dado

que es una proporción, los valores oscilan entre cero y uno. Para calcularla, es necesario primero calcular los valores de abundancia relativa de machos (AbM), hembras no parturientas (AbH) y hembras con cría (AbHc), expresados en número de individuos por hora, lo que permite comparar entre localidades y años. El cálculo se hizo como se muestra a continuación:

$$AbX = \sum_{i = \text{solitario}}^{\text{grupo } n} \frac{(ng * Ng * QX)_i}{Tn} \quad (\text{fórmula 2.2})$$

donde AbX corresponde a la abundancia relativa de machos (AbM), hembras no preñadas (AbH) o hembras con cría (AbHc), dependiendo del valor de abundancia relativa que se quiere obtener. El término *i* se refiere al tipo de agrupación (va desde solitario hasta grupo de *n* individuos), *ng* es el número de machos en la agrupación *i*, *Ng* es el número de avistamientos de dicha agrupación y *QX* es la proporción de machos (QM), hembras no parturientas (QH) o hembras con cría (QHc), dependiendo del valor de abundancia relativa que se quiere obtener. Los valores de *QX* para cada tipo de agrupación se tomaron de las proporciones presentadas en Medrano-González *et al.* (2001) (cuadro 3). Una vez que se obtuvo AbM, AbH y AbHc, se calculó la proporción de sexos de la siguiente manera:

$$fX = \frac{AbX}{AbM + AbH + AbHc} \quad (\text{fórmula 2.3})$$

donde nuevamente, *fX* corresponde a la proporción de machos, (*fMac*), hembras no parturientas (*fH*) o hembras con cría (*fHc*), dependiendo de la proporción de sexos que se quiere obtener.

Para este estudio se calcularon tres proporciones de sexo, proporción de machos, proporción de hembras no parturientas y proporción de hembras con cría. La suma de estas

tres proporciones de sexo debe dar uno, ya que corresponde al total de individuos observados.

Además de ser utilizados para calcular las proporciones de sexos, los valores de AbM, AbH y AbHc se compararon entre las localidades y sus subregiones para determinar si la distribución geográfica de las clases de sexo y estado reproductivo era uniforme dentro de las localidades y a través del tiempo. Esto se hizo con un análisis pareado de chi cuadrada (χ^2) (Chase y Bown, 1997) con el que se compararon los promedios totales de AbM, AbH y AbHc entre cada par de localidades y subregiones en cada año. Los valores de χ^2 resultantes se utilizaron como medidas de disimilitud en una matriz permitiendo tener una referencia estadística de la magnitud de las diferencias. Con la matriz de χ^2 obtenida de cada comparación pareada, se hizo un análisis de cúmulos WPGMA¹ (Crisci y López Armengol, 1983) con el cual se agruparon las localidades, subregiones y años en un árbol o fenograma.

Los valores de los estimadores de abundancia relativa (Ab) y proporción de machos (fMac) se analizaron de varias maneras para describir el contexto social de las ballenas jorobadas en las zonas de reproducción como se describe más adelante. Esto incluyó el uso de una variante tanto de Ab como de fMac: el valor de cambio relativo (Δ_{rel}). Esta medida se calculó con la diferencia entre el valor, ya fuera de Ab o de fMac, en el tiempo “t” y el valor de la misma variable en un tiempo anterior “t-1” y permitió conocer cómo cambiaron las variables en el tiempo. Pero además de esto, estos cambios se representaron como una proporción del valor anterior, es decir, del valor en el tiempo “t-1”. A estas variantes se les denominó cambio relativo en la abundancia (Δ_{Abrel}) y cambio relativo en la proporción de machos ($\Delta_{fMacrel}$) y se calcularon con las fórmulas que se muestran a continuación:

¹ De las siglas en inglés para *Weighted paired matrix group analysis*.

$$\Delta Ab \text{ rel} = \frac{Ab_t - Ab_{t-1}}{Ab_{t-1}} \quad (\text{f\u00f3rmula 2.4})$$

$$\Delta fMac \text{ rel} = \frac{fMac_t - fMac_{t-1}}{fMac_{t-1}} \quad (\text{f\u00f3rmula 2.5})$$

Entre otras cosas, $\Delta Ab \text{ rel}$ y $\Delta fMac \text{ rel}$ se utilizaron para describir la relaci\u00f3n entre los cambios temporales de los componentes del contexto social y posteriormente asociarlos con los cambios en la competencia f\u00edsica y la actividad de canto.

Competencia f\u00edsica

Para prop\u00f3sitos de este estudio se consider\u00f3 que hubo competencia f\u00edsica directa cada vez que dos o m\u00e1s machos adultos se encontraban juntos con una posible hembra presente, a\u00fan cuando en ese preciso momento no fuera evidente un despliegue de conductas agon\u00edsticas. Se tom\u00f3 esta decisi\u00f3n debido a la dificultad de observar las interacciones f\u00edsicas que se dan entre los individuos, particularmente cuando est\u00e1n sumergidos, adem\u00e1s de que la simple presencia de dos machos juntos implica que una hembra tiene tres opciones (elegir a un macho, al otro o a ninguno de los dos) en lugar de dos, lo cual involucra un grado de competencia a\u00fan sin que hayan interacciones agon\u00edsticas entre los dos machos. Para cuantificar la competencia f\u00edsica se utiliz\u00f3 un \u00edndice que calcula el n\u00famero posible de interacciones f\u00edsicas directas que se pueden dar entre los machos de una agrupaci\u00f3n (\u00edndice modificado de Medrano-Gonz\u00e1lez *et al.*, 1994).

Al igual que para la proporci\u00f3n de sexos, la competencia f\u00edsica se calcul\u00f3 por el tipo de agrupaci\u00f3n, de modo que para obtener un valor de competencia total para un periodo determinado se sumaron los valores de competencia f\u00edsica de todos los tipos de agrupaci\u00f3n de tres o m\u00e1s individuos observados en el periodo. El \u00edndice de competencia f\u00edsica (C_m) se calcul\u00f3 como sigue:

$$C_m = \sum_{i=\text{grupo } 3}^{\text{grupo } n} ((ng * QM)^2 * (Ng/Tn))_i \quad (\text{fórmula 3.1})$$

donde i se refiere al tipo de agrupación (va desde grupo de tres hasta grupo de n individuos). El producto $ng * QM$ corresponde al número de machos en la agrupación i que, al elevarse al cuadrado, representa el número de posibles interacciones entre machos. Este valor calculado sobrestima el número posible de interacciones debido a que considera las interacciones de un individuo contra sí mismo, que evidentemente no existen, pero como no altera la relación entre valores, es despreciable. La relación Ng/Tn toma en cuenta el número de avistamientos de la agrupación i (Ng) y el tiempo de navegación (Tn), lo que permite que los valores de competencia sean comparables entre los distintos periodos. Así, para cada semana se obtuvo un valor de competencia física C_m .

Es importante mencionar que este índice considera que, en promedio, los machos tienen la misma probabilidad de agredirse y que las interacciones sólo se dan de uno a uno, es decir, que cada individuo puede interactuar directamente sólo con un individuo a la vez.

Como este estudio busca comparar no sólo la competencia física consigo misma sino con la actividad de canto, se calculó la competencia física “*per capita*” (C_{mPC}) como se muestra a continuación:

$$C_{mPC} = \frac{\sum_{i=\text{grupo } 3}^{\text{grupo } n} ((ng * QM)^2 * (Ng/Tn))_i}{AbM} \quad (\text{fórmula 3.2})$$

Así, se obtiene un valor de competencia física con respecto a la abundancia relativa de machos (AbM) expresada en competencia física/individuo.

Otro valor utilizado en el análisis de los datos fue la diferencia entre el valor de la competencia física en el tiempo “ t ” y el valor de esta misma variable en un tiempo anterior “ $t-1$ ”. Esto permitió conocer cómo cambiaron las variables en el tiempo y, por consiguiente,

fue posible comparar dichos cambios. Los cambios (Δ) se pueden calcular para cualquier variable que presenta valores en tiempos consecutivos o, en este caso, semanas consecutivas, y para el análisis de datos de este estudio se calcularon los cambios para la competencia física *per capita* (ΔCmPC) y para la actividad de canto *per cápita* (ΔCcPC), descrita más adelante. El ΔCmPC se calculó como sigue:

$$\Delta\text{CmPC} = (\text{CmPC}_t) - (\text{CmPC}_{t-1}) \quad (\text{fórmula 3.3})$$

donde t representa una semana y $t-1$ la semana previa.

Además del cambio de la competencia física en el tiempo, se observaron los cambios con respecto a lo que había en un tiempo anterior “ $t-1$ ”. Al igual que con los cambios relativos en la abundancia y la proporción de machos, el cambio se vio como una proporción del valor anterior, dándole mayor relevancia a los cambios que parten de valores pequeños. A esta variante se le denominó cambio relativo en la competencia física *per capita* ($\Delta\text{CmPCrel}$) y se calculó tomando ΔCmPC y dividiéndolo por el valor de la variable en el tiempo anterior “ $t-1$ ” de la siguiente manera:

$$\Delta\text{CmPCrel} = \frac{\text{CmPC}_t - \text{CmPC}_{t-1}}{\text{CmPC}_{t-1}} \quad (\text{fórmula 3.4})$$

Así, aunque un cambio de 0.1 a 2.1 tiene un $\Delta\text{CmPC} = 2$, que es igual al de un cambio de 4 a 6, el $\Delta\text{CmPCrel} = 20$, mientras que el del segundo es de 0.5. El valor de ΔCmPC indica en cuántas unidades cambió la variable y la dirección del cambio, mientras que el $\Delta\text{CmPCrel}$ permite saber si la variable se duplicó, triplicó, etc.

Actividad de canto

La medida de actividad de canto se extrajo de la información recolectada con las muestras acústicas de un minuto (N_a). Las grabaciones se digitalizaron utilizando el

programa Cool Edit en un solo canal (mono) con una tasa de muestreo de 44100 Hz y un tamaño de muestra de 16 bits. Cada muestra acústica se guardó como un archivo de sonido en el disco duro de una computadora y en discos compactos.

Las grabaciones largas se utilizaron para determinar la estructura de la canción en cada año y localidad y fueron digitalizadas de la misma manera que las grabaciones de un minuto. Para determinar la estructura de la canción se escucharon las grabaciones y se hicieron transcripciones manuales de las mismas para identificar las unidades, frases y temas y para tener una idea general del orden en el cual se presentaban. Se hicieron varias transcripciones de la misma canción hasta que se homogeneizaron las notaciones para una misma unidad.

Una vez digitalizadas, las muestras acústicas se escucharon para determinar el número de cantores simultáneos audibles en cada una (N_c). Aun cuando se tenía un registro preliminar del número de cantores simultáneos escuchados, obtenido en el momento de hacer las grabaciones, cada muestra acústica se escuchó nuevamente en el laboratorio, en condiciones de silencio, para obtener un segundo registro. Esos datos se compararon con los preliminares obtenidos durante las navegaciones. En los casos donde no concordaron, se escuchó la grabación una vez más para hacer aclaraciones. El número de cantores simultáneos escuchados en cada muestra se determinó identificando unidades² distintas del canto que fueran simultáneas parcial o totalmente (aparentemente, un cantor no produce más de una unidad al mismo tiempo) y/o con la congruencia estructural de la canción. Por ejemplo, cuando se identificaban unidades consecutivas pertenecientes a frases distintas de la canción, se consideraba que correspondían a canciones distintas (fig. 12). La identificación de estas situaciones se reforzó visualmente observando el espectrograma de cada muestra acústica en una pantalla de computadora (fig. 4) al momento de escucharla.

² Unidad: en el contexto de la canción de la ballena jorobada, una unidad es el sonido continuo más corto que se pueda identificar al escucharlo en tiempo real (Payne y McVay, 1971).

Todos los espectrogramas se generaron con el programa Cool Edit con 4096 puntos de la transformada rápida de Fourier (FFT por sus siglas en inglés), 100% de traslape y una ventana Blackman-Harris. Resultó posible distinguir claramente hasta cuatro cantores simultáneos en una misma grabación, por lo tanto, para evitar sobreestimaciones, 4 fue el número máximo de cantores simultáneos registrado, aunque hubieran casos donde parecía haber más.

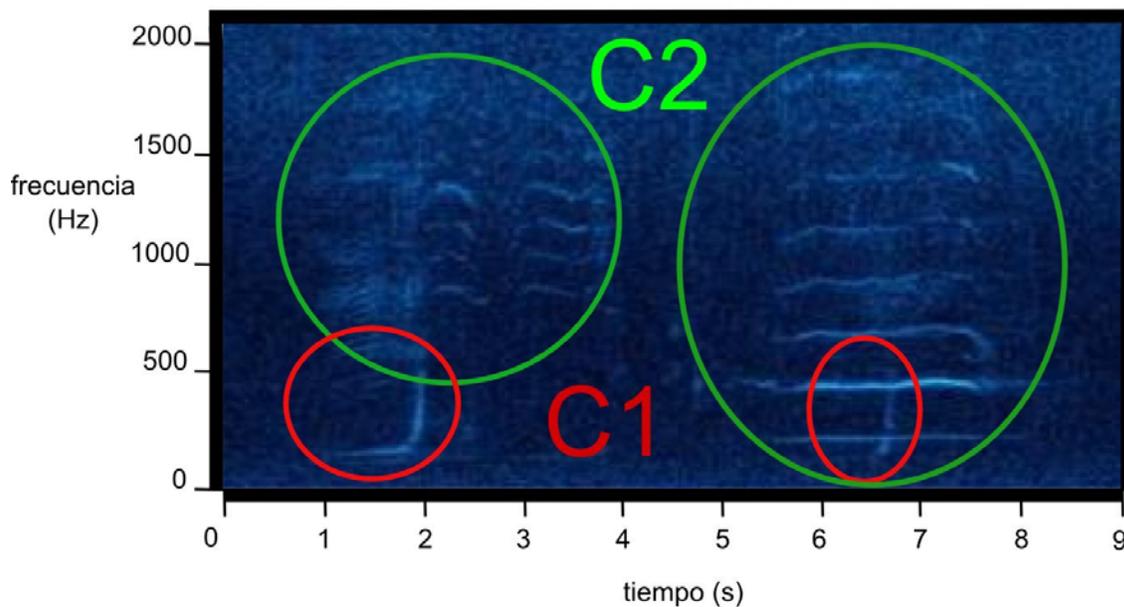


Figura 12. Espectrograma de dos canciones de ballena jorobada traslapadas en el tiempo, indicando que se trata de dos cantores distintos. Los círculos rojos muestran las unidades de la frase correspondiente al cantor 1 (C1) y las unidades producidas por el cantor 2 (C2) se observan dentro de los círculos verdes.

La colecta de muestras acústicas respondió a la necesidad de tener una manera de cuantificar el canto que se presenta en las zonas de reproducción en un espacio de tiempo. Es importante recalcar que la intención no era conocer el número total de individuos distintos que llevaron a cabo esta conducta sino encontrar una manera de representar qué tan presente está el canto a lo largo del periodo de estudio. Aunque estas dos ideas están relacionadas, no implican lo mismo ya que las muestras acústicas no aportan información sobre la identidad de los individuos que son captados, pues en la mayoría de los casos no

fueron vistos y, por lo tanto, se desconoce si algún individuo se registró más de una vez. Por ejemplo, en dos muestras consecutivas que se tomaron en zonas cercanas, donde en ambos casos se escuchó un solo cantor, no es posible saber si se registró a un mismo individuo dos veces o a dos individuos distintos, pero en cualquier caso, la medida de actividad de canto es la misma.

A continuación se presenta el índice utilizado para cuantificar la actividad de canto (Cc):

$$C_c = \frac{\sum_{j=1}^{N_a} N_{c_j}}{N_a} \quad (\text{fórmula 4.1})$$

donde j es cada muestra acústica desde 1 hasta Na. El numerador es la suma de los cantores simultáneos escuchados en cada muestra y el denominador es el número de muestras acústicas (Na) obtenido en un periodo determinado que en este caso fue de una semana. Como resultado se obtiene un promedio de cantores simultáneos por muestra que, extrapolándolo al periodo en el que se tomó el conjunto de muestras Na, da lugar a una medida de actividad de canto por semana.

Se calculó también la actividad de canto *per capita* (CcPC), normalizando los valores con la abundancia de machos (AbM).

$$C_{cPC} = \frac{\frac{\sum_{j=1}^{N_a} N_{c_j}}{N_a}}{AbM} \quad (\text{fórmula 4.2})$$

También se calcularon los cambios de la CcPC en el tiempo para compararlos con el equivalente de la competencia física (CmPC). El cálculo se realizó de la misma manera que para la competencia física al sustituir los valores de CmPC para obtener $\Delta CcPC$ y $\Delta CcPC_{rel}$ como se muestra a continuación:

$$\Delta CcPC = (CcPC_t) - (CcPC_{t-1}) \quad (\text{fórmula 4.3})$$

$$\Delta CcPC_{rel} = \frac{CcPC_t - CcPC_{t-1}}{CcPC_{t-1}} \quad (\text{fórmula 4.4})$$

Contexto Social

Para observar el efecto conjunto de la densidad de individuos, la presencia de competidores y la disponibilidad de parejas potenciales sobre la actividad de canto y la competencia física entre los machos, se definió el contexto social como la combinación de la abundancia relativa (Ab) con la proporción de machos ($fMac$) de acuerdo con la gráfica de la figura 13.

Cuando el valor de $fMac$ es mayor a 0.5 se tiene una situación en la que la mayoría de los individuos son machos (cuadrantes 1, 2 y 3 de la figura 13). Así, el valor de $fMac = 0.5$ se utilizó como primera categorización de los datos en dos grupos: más machos que hembras (cuadrantes 1, 2 y 3) o más hembras que machos (cuadrantes 4, 5 y 6). También se incorporaron 3 situaciones de abundancia: de cero a un individuo por hora (cuadrantes 1 y 4), más de uno y hasta tres individuos por hora (cuadrantes 2 y 5) y más de tres individuos por hora (cuadrantes 3 y 6). Con esto, el contexto social se dividió en los 6 cuadrantes que se muestran en la figura 13.

Cada valor semanal de Ab y $fMac$ de los seis grupos de datos, correspondientes a cada localidad y año (BB03, BB04, BB05, IS03, IS04 e IS05), se plasmaron en esta gráfica de contexto social para entender el tipo de situaciones que se presentan en las zonas de reproducción. Una vez hecho esto, se probaron algunos modelos de ajuste que pudieran ayudar a explicar la dinámica del contexto social.

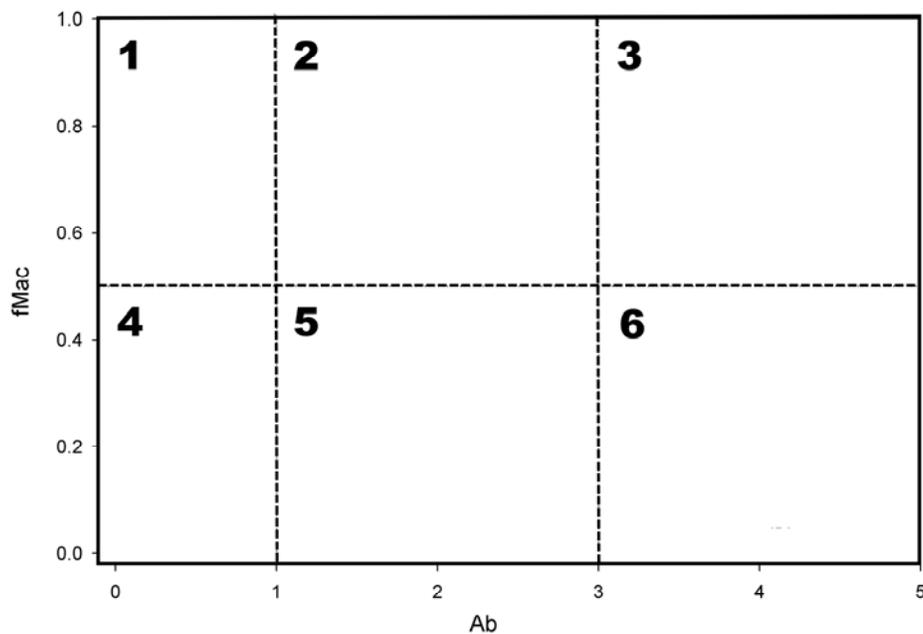


Figura 13. Gráfica con la que se categorizó el contexto social. Los números indican las seis combinaciones de proporción de machos y abundancia relativa, denominadas cuadrantes. fMac es la proporción de machos y Ab la abundancia relativa medida en número de de individuos por hora.

La agrupación de los datos semanales en los cuadrantes del contexto social permitió un análisis de la competencia física *per capita* (CmPC) y de la actividad de canto *per capita* (CcPC), independiente del factor tiempo. Esto se hizo obteniendo valores promedio de CmPC y de CcPC para cada cuadrante. Siempre y cuando todos los datos de un mismo cuadrante compartieran el contexto social, fue posible combinar datos de localidades y años distintos posibilitando hacer el análisis a nivel local o de manera más general con el conjunto total de los datos.

Una vez con los promedios de CmPC y CcPC por cuadrante, se aplicó una prueba de Mann-Whitney para comparar los valores entre cuadrantes. Esta es una prueba no paramétrica (equivalente a la prueba t de Student) que permite hacer comparaciones de muestras independientes y de tamaños distintos y pequeños (Chase y Bown, 1997). Esto fue necesario debido a que se obtuvieron relativamente pocos datos por cuadrante además de que el número de datos varió mucho entre cuadrantes.

Además de analizar el contexto social y sus relaciones con la competencia física y la actividad de canto, se buscó considerar el papel de los cambios en los estimadores (Ab , $fMac$, $CmPC$ y $CcPC$) dentro de la dinámica social de las áreas de reproducción. Para esto se utilizaron los cálculos de cambio en la competencia física ($\Delta CmPC$), cambio en la actividad de canto ($\Delta CcPC$) y los cambios relativos en los cuatro estimadores ($\Delta Abrel$, $\Delta fMacrel$, $\Delta CmPCrel$ y $\Delta CcPCrel$). Se observaron las relaciones entre $\Delta Abrel$ y $\Delta fMacrel$, entre $\Delta CmPC$ y $\Delta CcPC$ y entre $\Delta CmPCrel$ y $\Delta CcPCrel$. Una vez descritas estas relaciones, se analizaron los cambios en la competencia física per capita y en la actividad de canto con respecto a los cambios en el contexto social.

Optimización de las particiones de tiempo³

Se desarrolló un análisis de optimización para los estimadores de abundancia y actividad de canto que permitiera calcular qué partición temporal resulta más conveniente para agrupar los datos de observaciones y muestreo acústico obtenidos, a modo de tener la mayor resolución posible sin que esto comprometa la confianza estadística del análisis. Se planteó la posibilidad de hacer la optimización para los estimadores de las cuatro variables principales (abundancia (Ab), frecuencia de machos ($fMac$), competencia física (Cm) y actividad de canto (Cc)). Como Ab , $fMac$ y Cm se calcularon utilizando el mismo esfuerzo de observación y todos estos estimadores dependen de la abundancia de los individuos, únicamente se realizó el análisis de optimización para la abundancia la cual, además, incluye a todos los avistamientos de los animales.

La optimización (O) resulta de combinar una medida de resolución (R) y una de confianza (C) de la siguiente manera:

$$O = C * R \quad (\text{fórmula 5.1})$$

³ Agradezco al Dr. Luis Medrano González por el desarrollo del análisis de optimización para este trabajo.

Para poder hacer lo anterior, es necesario que ambos parámetros se encuentren en una misma escala, determinada aquí como el intervalo [0, 1]. La unidad mínima de esfuerzo (un día) corresponde al máximo de resolución ($R = 1$) y al mínimo de confianza estadística en los estimadores de las variables de estudio ($C = 0$). En el otro extremo, el total del esfuerzo de observación (total de días navegados) equivale a una resolución nula ($R = 0$), pero a la confianza estadística máxima posible de todos los datos ($C = 1$).

El cálculo de la resolución R depende solamente del esfuerzo. Para un intervalo de esfuerzo i , la resolución R_i es:

$$R_i = \frac{\frac{1}{E_i} - \frac{1}{E_{tot}}}{1 - \frac{1}{E_{tot}}} \quad (\text{fórmula 5.2})$$

donde E_i es el esfuerzo en el periodo i y E_{tot} es el esfuerzo total, ambos en días. El esfuerzo de un día tiene resolución de magnitud uno y cuando $E_i = E_{tot}$, la resolución tiene un valor de cero.

La medición de confianza C , además de depender del esfuerzo en días y horas navegadas por día, depende también de una medida de la estabilidad del promedio y la desviación estándar de los estimadores (abundancia y actividad de canto) ante diferentes esfuerzos. Los dos parámetros de la distribución de los estimadores (promedio y desviación estándar) se conjuntaron en el coeficiente de variación (CV_{vi}) para utilizar a este como el descriptor de estabilidad de las estimaciones de la variable v hasta el momento i . Este coeficiente se define como:

$$CV_{vi} = (\sigma_v / X_v)_i \quad (\text{fórmula 5.3})$$

donde X_v y σ_v son respectivamente el promedio y la desviación estándar del estimador v en el periodo i medido en días. Se buscó que la confianza fuera proporcional al tiempo de

navegación total hasta el momento i (T_i) e inversamente proporcional a la desviación estándar de CV_v hasta el momento i ($\sigma_{CV_{vi}}$). Finalmente, el valor de confianza hasta el momento i se normalizó con la confianza total acumulada como se muestra en la fórmula 5.4:

$$C_{vi} = \frac{T_i / \sigma_{CV_{vi}}}{T_{tot} / \sigma_{CV_{vtot}}} \quad (\text{fórmula 5.4})$$

Para calcular la confianza en los datos de actividad de canto también se utilizó la fórmula 5.4, sustituyendo T por el número de muestras acústicas (N_a) y considerando un día como la medida máxima de resolución. Con esto, tanto la resolución como la confianza quedaron definidas en términos de días y el esfuerzo de navegación quedó ponderado para determinar la confianza.

Una vez obtenido el valor de optimización para la abundancia (O_{ab}) y para el canto (O_{canto}), estos se sumaron para dar lugar al óptimo de muestreo combinado (O_{ab+c}), esto es:

$$O_{ab+c} = (O_{ab} + O_{canto}) \quad (\text{fórmula 5.5})$$

El día de muestreo donde se obtiene el valor máximo de O_{ab+c} marca el periodo óptimo a utilizar en la partición de datos cuando existe tanto esfuerzo de grabación como de observación en un determinado lugar y año.

Resultados

Trabajo de mar

Se colectaron datos en 315 días durante 2164.7 horas de navegación, de las cuales 908.0 correspondieron con el tiempo de seguimiento de ballenas jorobadas (cuadro 5). El esfuerzo de grabación resultó en un total de 1432 muestras acústicas obtenidas durante 237 días de grabación (cuadro 5).

Cuadro 5. Esfuerzo total de navegación, de seguimiento de ballenas jorobadas y de registros acústicos en la Bahía de Banderas y en la Isla Socorro durante los años 2003, 2004 y 2005.

	La Bahía de Banderas	la Isla Socorro	Total
Tiempo de navegación (días)	166	149	315
Tiempo de navegación (horas)	1002	1163	2165
Tiempo de seguimiento de <i>M. novaeangliae</i> (horas)	384.6	523.5	908.0
Tiempo de grabación (días)	90	147	237
Número de muestras acústicas (Na)	475	957	1432
Promedio de muestras/día	5.2	6.4	5.8

El cuadro 6 muestra las diferencias en el esfuerzo a lo largo de los tres años de estudio en las dos localidades. Como se puede ver en el cuadro 6, la distribución del esfuerzo no fue uniforme, por lo que todos los cálculos que se hicieron con los datos se normalizaron tomando en cuenta los tiempos de navegación. La posición de los avistamientos y de los puntos de muestreo acústico también fue distinta en cada año y lugar, como se muestra en la figura 14.

Cuadro 6. Esfuerzo de seguimiento de ballenas jorobadas y de registros acústicos en la Bahía de Banderas y en la Isla Socorro durante los años 2003, 2004 y 2005.

	La Bahía de Banderas			La Isla Socorro		
	2003	2004	2005	2003	2004	2005
Fechas de navegación	17/enero-25/marzo	20/enero-08/abril	17/enero-16/marzo	23/febrero-19/abril	24/enero-16/abril	8/febrero-18/abril
Tiempo de navegación (días)	57	66	43	33	65	51
Tiempo de navegación (horas)	334.2	382.0	285.8	226.4	517.5	418.7
Tiempo de seguimiento de <i>M. novaeangliae</i> (horas)	119.2	147.7	117.7	102.8	231.3	189.3
Fechas de grabación	19/enero-25/marzo	20/enero-19/marzo	1/febrero-16/marzo	25/febrero-29/abril	24/enero-16/abril	8/febrero-14/abril
Tiempo de grabación (días)	17	43	30	34	65	48
Número de muestras acústicas (Na)	92	215	168	200	426	331
Promedio de muestras/día	4.9	5	5.6	5.7	6.5	6.9

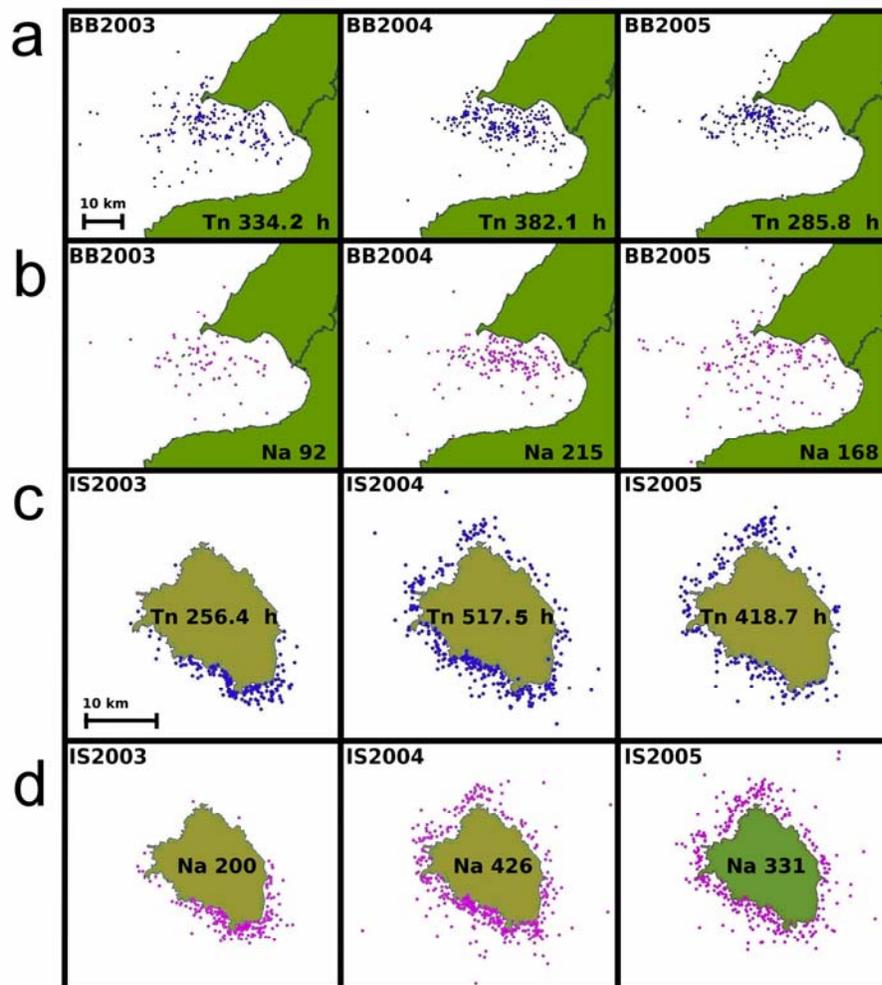


Figura 14. Avistamientos de ballenas jorobadas en la Bahía de Banderas (BB) y en la Isla Socorro (IS) durante los tres años del estudio (a, c). En b y d se muestran todos los lugares donde se hicieron grabaciones acústicas a lo largo de los tres años del estudio. Las siglas “Tn” se refieren al esfuerzo de navegación expresado en horas y “Na” corresponde al número de muestras acústicas tomadas (esfuerzo de grabación).

Partición espacial

El cuadro 7 muestra los tiempos de navegación obtenidos para cada subregión en cada año (ver figura 11 para delimitación de las subregiones). Como se puede ver, en el caso de BBn sólo hay información para 2004. Esto se debe a que se eligió únicamente el año que se tuviera el conjunto de datos más amplio y completo para representar la situación encontrada en esta subregión.

Cuadro 7. Tiempo de navegación calculado para cada subregión y año. El término localidad se utiliza para la Bahía de Banderas (BB) y en la Isla Socorro (IS) mientras que las subregiones delimitadas son: Isla Socorro sur (ISs), Isla Socorro norte (ISn) y Bahía de Banderas norte (BBn) (fig. 11).

Subregión y año	Tiempo de navegación por localidad (h)	Número de posiciones registradas en la localidad	Número de posiciones registradas en la subregión	Proporción de la subregión	Tiempo de navegación en la subregión (h)
ISs 2003	226.4	372	139	0.3737	84.60
ISs 2004	517.5	825	271	0.3285	170.0
ISs 2005	418.7	690	166	0.2406	100.7
ISn 2003	226.4	372	1	0.0027	1.820
ISn 2004	517.5	825	108	0.1309	67.74
ISn 2005	418.7	690	140	0.2029	84.96
BBn 2004	382.0	848	211	0.2488	23.52

Distribución espacial y temporal de las agrupaciones

Durante el trabajo de mar se hicieron observaciones de los 7 tipos de agrupaciones de ballena jorobada descritos en los métodos: solitarios, cantores, parejas, hembras con cría, hembras con cría y escolta, grupos de tres o más individuos y grupos de tres o más individuos con cría. Dentro de los grupos y grupos con cría, se observaron grupos de 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13 y 15 individuos y grupos de 3 y de 4 individuos con cría, dando un total de 19 agrupaciones distintas (fig. 15). El grupo más grande (15 individuos) se

registró en la Isla Socorro durante 2005. La agrupación más frecuentemente avistada en la Bahía de Banderas durante los tres años fueron los solitarios (52% del total de avistamientos en los tres años) seguidos de las parejas (23%) (fig. 15). En la Isla Socorro 2003 predominaron los avistamientos de hembras con cría y escolta (25%) seguidos de las parejas (19%), pero esta situación cambió durante 2004 y 2005 cuando la agrupación más frecuente fue la pareja (23% en 2004 y 27% en 2005) seguida por los solitarios (19% en 2004 y 22% en 2005). La tasa de avistamientos de agrupaciones con cría fue constantemente mayor en la Isla Socorro (32% del total de los tres años) que en la Bahía de Banderas (8% del total de los tres años), lo cual parece ser la tendencia también con los grupos de más de cinco individuos (fig. 15).

Las figuras 16 y 17 muestran la distribución espacial de las agrupaciones de ballena jorobada en las dos localidades de acuerdo con las 7 categorías descritas en la metodología. La Bahía de Banderas tuvo una mayor concentración de avistamientos en la mitad norte de la bahía durante los tres años, particularmente en 2005, a pesar de que en ese año las navegaciones se distribuyeron en toda la zona (fig. 9). En 2003 se observó una mayor dispersión de los avistamientos tanto dentro como fuera de la bahía. Las observaciones de hembras con cría y hembras con cría y escolta se concentraron principalmente cerca de la costa norte, mientras que los avistamientos más alejados de tierra correspondieron, en su mayoría, a parejas, solitarios y grupos (fig. 16).

En la Isla Socorro 2003 hubo una clara concentración de avistamientos en la zona sur, pero esto seguramente se debió a que casi no se navegó en otras zonas (fig. 9). En 2004 y 2005 se registró la presencia de todos los tipos de agrupación alrededor de toda la isla, pero en menor grado del lado este. Los avistamientos de hembras con cría y hembras con cría y escolta parecen haberse concentrado en la zona sudoeste y norte. Los avistamientos

de grupos con cría se ubicaron más cerca de la costa que aquellos sin cría los cuales se concentraron alrededor de la punta norte de la isla y en el lado oeste (fig. 17).

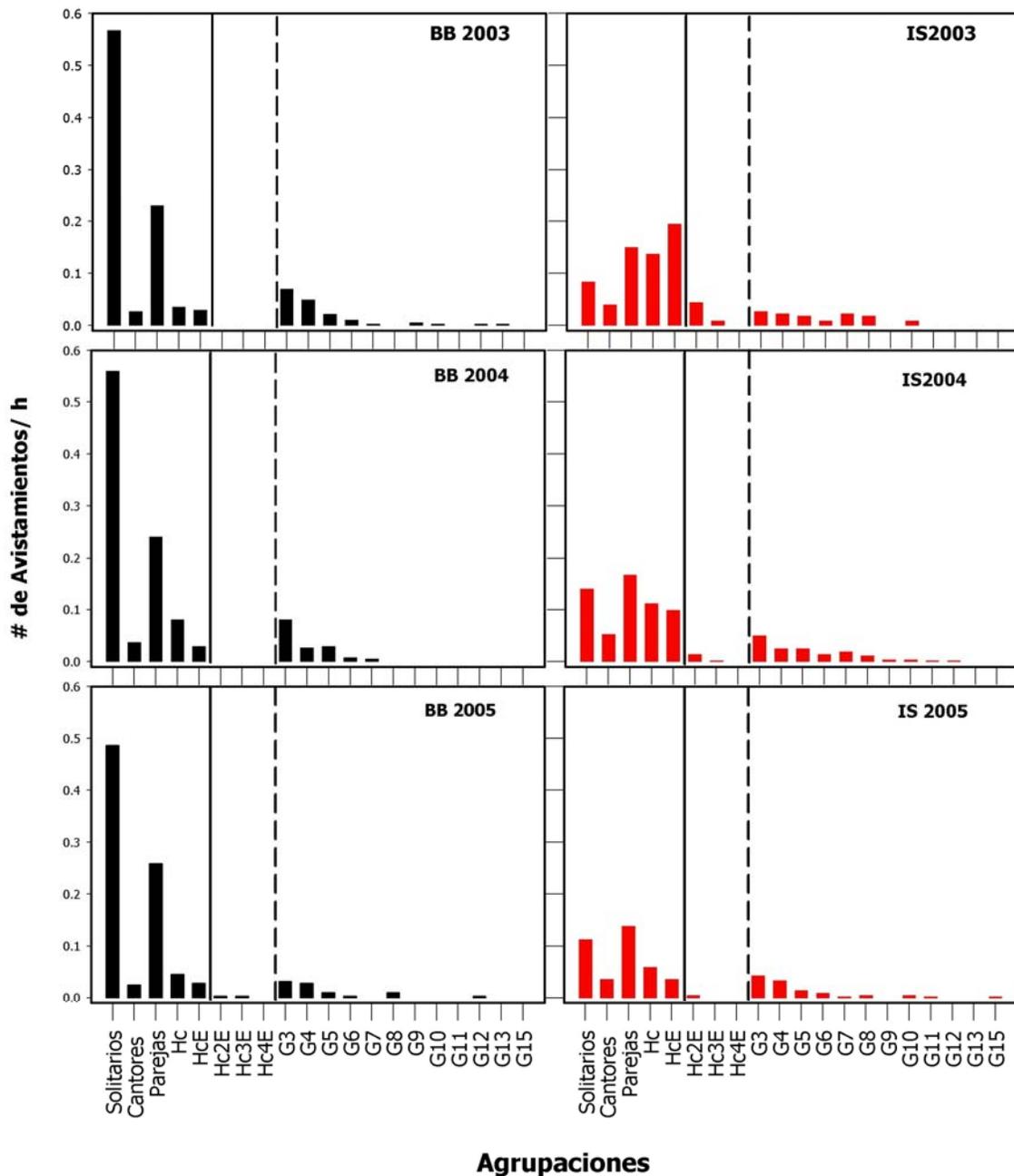


Figura 15. Frecuencia de avistamientos en número de avistamientos por hora para cada tipo de agrupación durante cada año y en cada localidad. Las barras negras corresponden a la Bahía de Banderas (BB) y las rojas a la Isla Socorro (IS). La línea sólida vertical separa las agrupaciones con tres o más individuos (grupos) de las que tienen dos o menos individuos. La línea punteada vertical divide a los grupos con cría de los grupos sin cría. Hc = Hembra con cría, HcE = Hembra con cría y escolta, G = grupo.

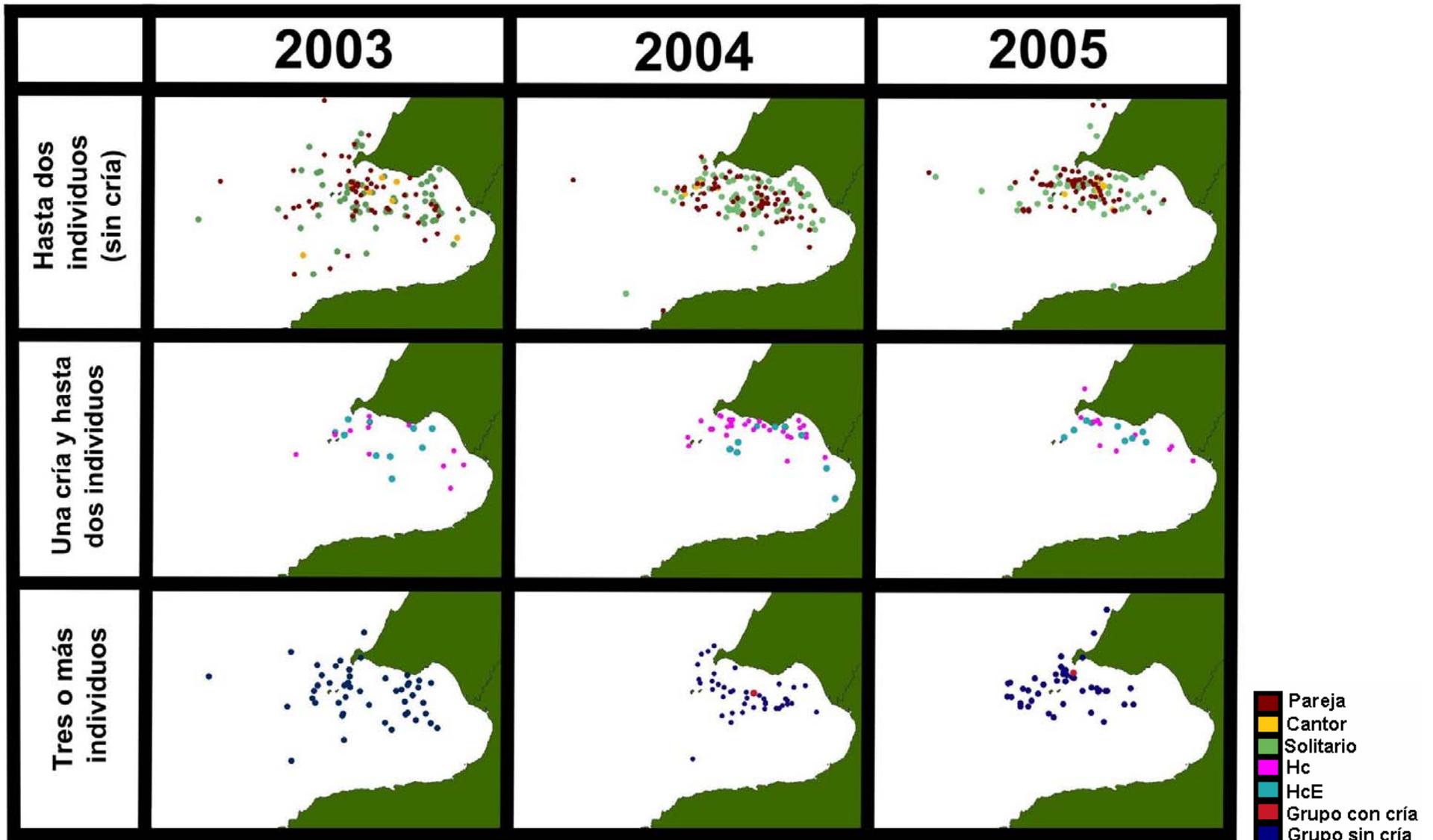


Figura 16. Localización de los avistamientos de *M. novaeangliae* en la Bahía de Banderas de acuerdo con el tipo de agrupación. Los distintos tipos de agrupación están marcados con un color distinto como se muestra en la llave y se dividieron en tres categorías: 1) hasta dos individuos (parte superior, que incluye a cantores, solitarios y parejas); 2) una cría y hasta dos individuos (parte central, donde se ubican las hembras con cría y hembras con cría y escolta) y 3) tres o más individuos (parte inferior, en la que se observan los grupos ya sea con o sin cría). Las siglas Hc significan hembra con cría y HcE se refiere a hembra con cría y escolta.

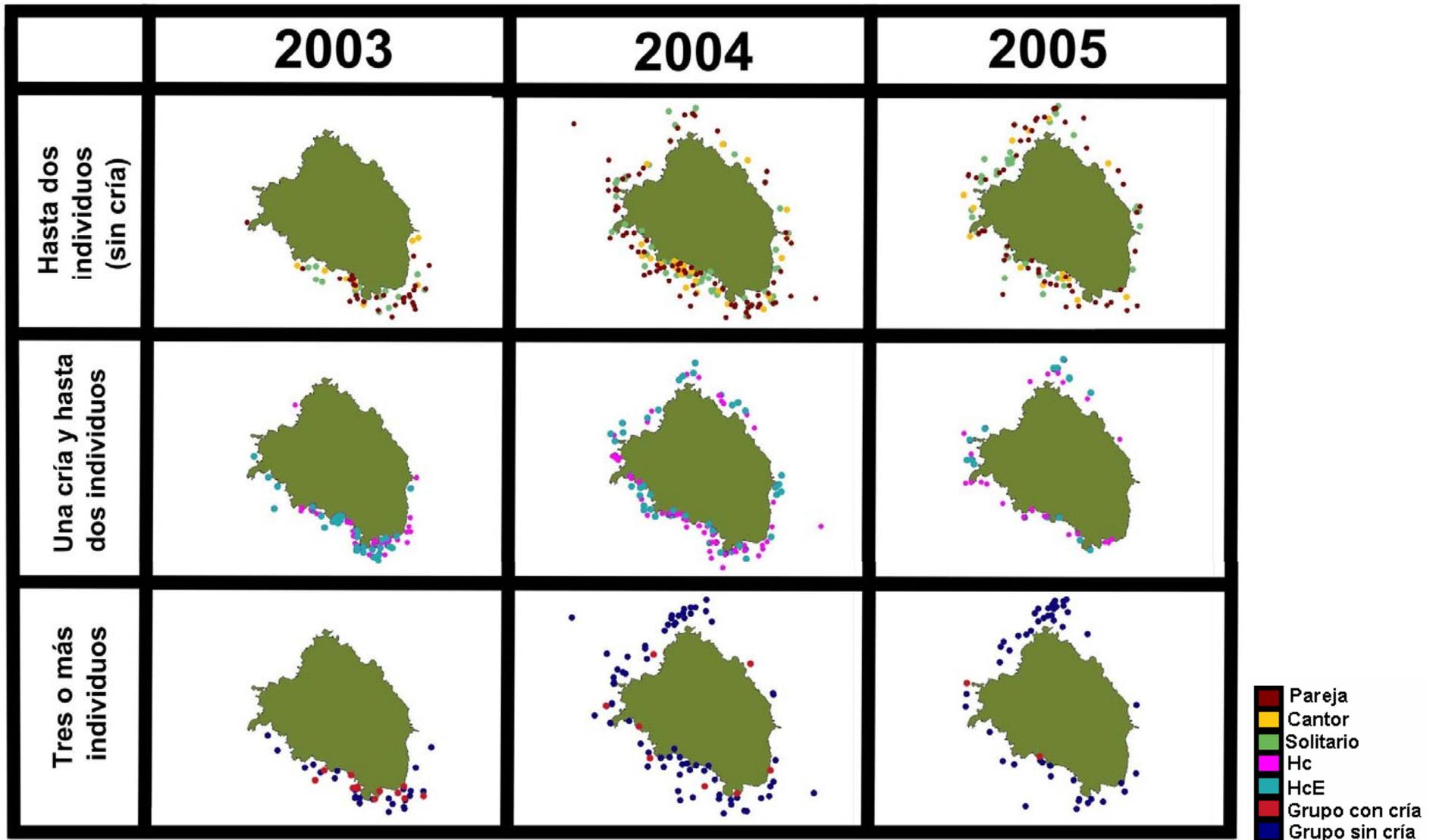


Figura 17. Localización de los avistamientos de *M. novaeangliae* en la Isla Socorro de acuerdo con el tipo de agrupación. Los distintos tipos de agrupación están marcados con un color distinto como se muestra en la llave y se dividieron en tres categorías: 1) hasta dos individuos (parte superior, que incluye a cantores, solitarios y parejas); 2) una cría y hasta dos individuos (parte central, donde se ubican las hembras con cría y hembras con cría y escolta) y 3) tres o más individuos (parte inferior, en la que se observan los grupos ya sea con o sin cría). Las siglas Hc significan hembra con cría y HcE se refiere a hembra con cría y escolta.

Distribución espacial de las clases de sexo y estado reproductivo.

Los datos anteriores indicaron que la distribución de las agrupaciones en las dos localidades podría no ser homogénea, por lo que se determinó la abundancia de cada clase de sexo y estado reproductivo por localidad y subregión (fig. 18).

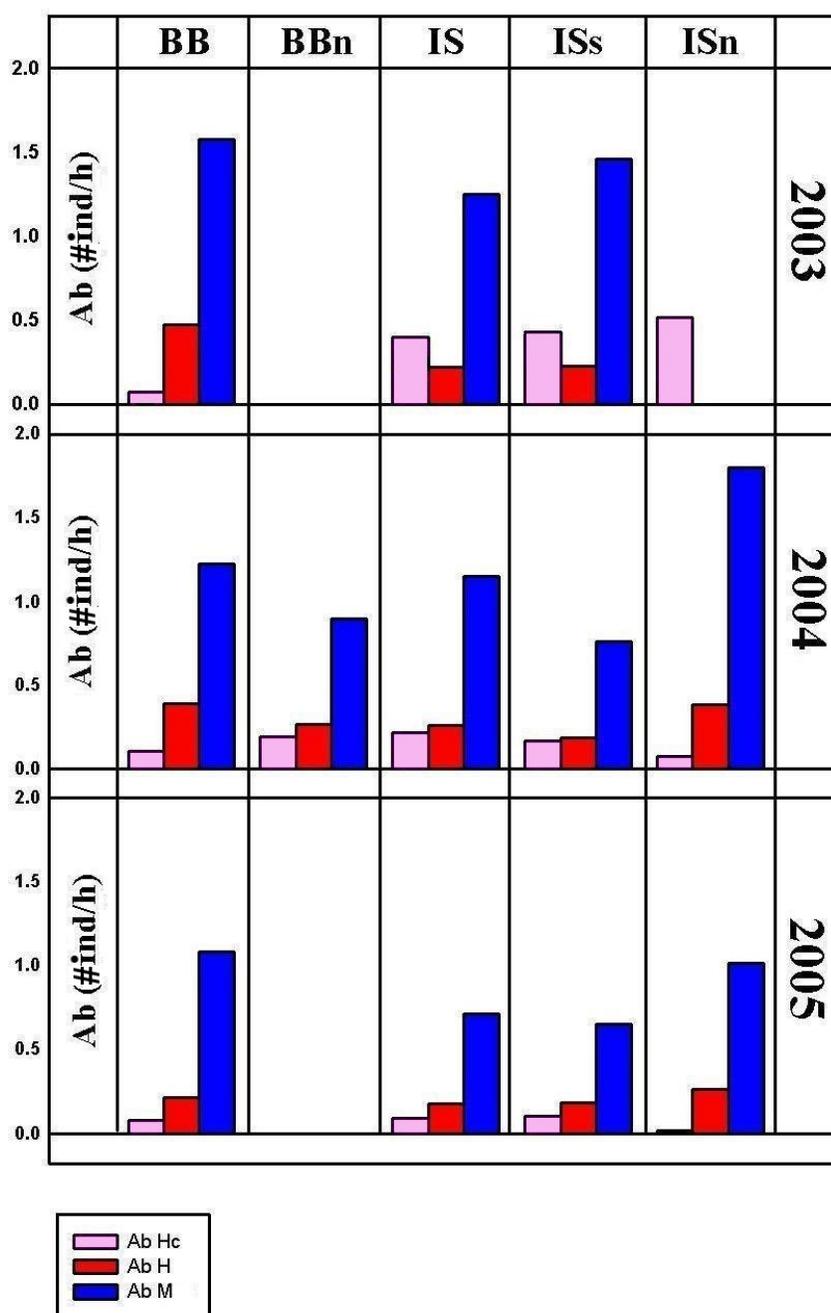


Figura 18. Abundancia relativa de machos (AbM), hembras no parturientas (AbH) y hembras con cría (AbHc) para cada localidad y subregión por año. Las secciones en blanco indican que no se tuvieron datos para esos bloques.

El análisis de cúmulos hecho con los valores de chi cuadrada (χ^2) obtenidos al comparar los datos de abundancia de machos, hembras y hembras con cría (AbM, AbH y AbHc, respectivamente) de cada localidad, subregión y año con todos los demás (cuadro 8), mostró diferencias significativas en varios sentidos (fig. 19). No se incluyó a ISn03 en el análisis de cúmulos, ya que se contaba únicamente con un dato para la subregión en ese año. La Bahía de Banderas presentó en 2003 y 2004 una mayor abundancia de machos y hembras no parturientas que la Isla Socorro, donde se observaron abundancias mayores de hembras con cría que en la Bahía de Banderas. En las subregiones se observó que BBn tuvo valores más altos de abundancia de hembras con cría (AbHc) que toda la Bahía de Banderas. Isla Socorro sur (ISs) sólo fue distinto de toda la Isla Socorro durante 2005 pero tuvo abundancias de machos y hembras significativamente menores que Isla Socorro norte (ISn) tanto en 2004 como en 2005. BBn resultó ser distinto de ISn pero similar a ISs (fig. 18 y 19).

Cuadro 8. Valores de chi cuadrada (χ^2) obtenidos al comparar los valores observados de abundancia de clases de sexo y estado reproductivo de ballenas jorobadas en las distintas localidades, subregiones y años. Los números en negritas indican los valores asociados a probabilidades iguales o menores a 0.05 (valor crítico de χ^2 para $p \leq 0.05 = 5.99$). BB = la Bahía de Banderas, BBn = Bahía de Banderas norte, IS = la Isla Socorro, ISs = Isla Socorro sur e ISn = Isla Socorro norte.

χ^2	BB03	BB04	BB05	BBn04	IS03	IS04	IS05	ISs03	ISs04	ISs05	ISn03	ISn04	ISn05
BB03	0.000												
BB04	4.145	0.000											
BB05	7.929	8.683	0.000										
BBn04	15.903	6.261	9.310	0.000									
IS03	88.310	66.716	44.340	10.123	0.000								
IS04	44.747	29.138	18.522	1.706	14.690	0.000							
IS05	7.327	2.675	2.915	3.820	39.793	12.410	0.000						
ISs03	61.461	41.398	31.402	7.970	0.159	7.721	26.283	0.000					
ISs04	29.337	15.539	13.920	0.918	6.141	0.175	8.287	4.545	0.000				
ISs05	13.365	5.481	6.508	0.152	5.880	0.394	2.855	5.029	0.276	0.000			
ISn03	24.570	14.975	16.404	6.938	3.679	6.431	12.611	3.763	5.896	6.671	0.000		
ISn04	3.612	7.739	2.646	12.909	31.977	16.672	5.939	27.905	16.060	11.138	32.692	0.000	
ISn05	2.144	5.415	3.948	11.257	27.963	14.437	5.385	25.262	14.234	10.551	41.021	0.579	0.000

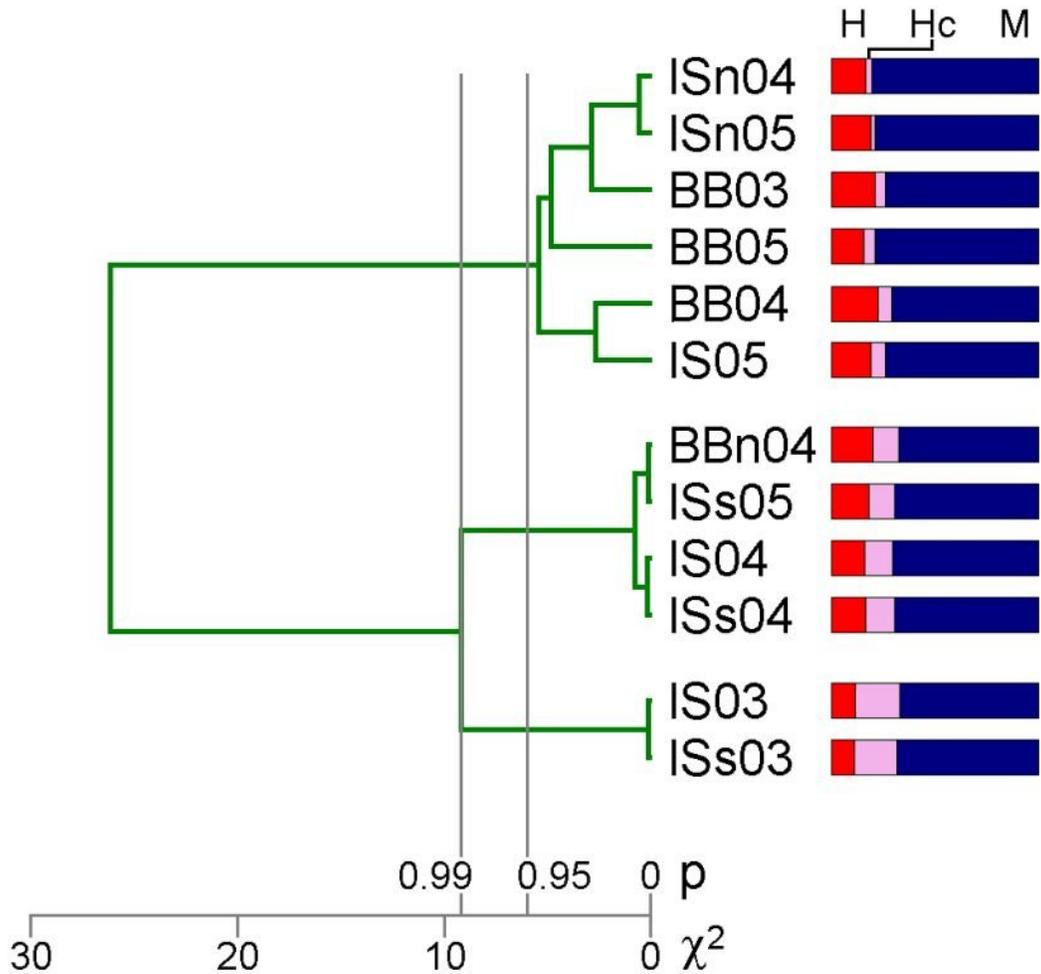


Figura 19. Árbol de similitud resultante del análisis de cúmulos WPGMA (por sus siglas en inglés), que muestra las probabilidades asociadas a los valores de chi cuadrada (χ^2) obtenidos al hacer comparaciones pareadas de los valores de abundancia de machos (AbM), abundancia de hembras no parturientas (AbH) y abundancia de hembras con cría (AbHc) para cada localidad, subregión y año. Las líneas grises verticales muestran los grupos que fueron distintos con un 95% ($p = 0.95$) y un 99% ($p = 0.99$) de probabilidad. Las barras del lado derecho indican las frecuencias de machos (M; azul), hembras no parturientas (H; rojo) y hembras con cría (Hc; rosa pálido). BB = la Bahía de Banderas, BBn = Bahía de Banderas norte, IS = la Isla Socorro, ISs = Isla Socorro sur e ISn = Isla Socorro norte.

Perfiles de abundancia, proporción de sexos, competencia física y actividad de canto

Una vez que se calculó la abundancia (Ab), la proporción de machos (fMac), la competencia física *per capita* (CmPC) y la actividad de canto *per capita* (CcPC), se calcularon los promedios anuales que se presentan en el cuadro 9, por localidad y subregión. La figura 20 muestra las curvas obtenidas al graficar los promedios semanales

de cada uno de los cuatro estimadores (Ab, fMac, CmPC y CcPC) para cada localidad, subregión y año.

Cuadro 9. Promedios anuales de abundancia (Ab), proporción de machos (fMac), competencia física *per capita* (CmPC) y actividad de canto *per capita* (CcPC) para cada localidad (la Bahía de Banderas, BB y en la Isla Socorro, IS), subregión (Isla Socorro norte, ISn, Isla Socorro sur, ISs y Bahía de Banderas norte, BBn) y año (2003, 2004, 2005). Los valores máximos de cada estimador están resaltados con negritas por localidad y subregión. Na = número de muestras acústicas, AbM = abundancia de machos (número de machos/h).

	Ab (#individuos/h)	fMac (#machos/#individuos)	CmPC (#interacciones/AbM)	CcPC (#cantores/Na/AbM)
Localidad				
BB03	2.118	0.730	1.406	0.806
BB04	1.727	0.534	0.975	0.453
BB05	1.381	0.752	1.328	0.476
IS03	1.865	0.660	2.661	0.408
IS04	1.631	0.692	2.538	0.869
IS05	0.985	0.666	2.603	1.311
Subregión				
BBn04	1.361	0.516	0.855	0.659
ISs03	2.111	0.661	2.670	0.435
ISs04	1.121	0.599	1.962	1.207
ISs05	0.937	0.553	1.399	0.952
ISn03	-	-	-	-
ISn04	2.263	0.793	3.339	1.120
ISn05	1.060	0.691	3.242	1.321

Abundancia relativa

Los promedios de abundancia por localidad y año fluctuaron entre los 0.985 (para IS05) y los 2.118 ind/h (para BB03) (cuadro 9). Se observó un patrón consistente en las dos localidades donde las abundancias más altas se registraron en 2003, mientras que las cifras más bajas se obtuvieron durante 2005 (fig. 20).

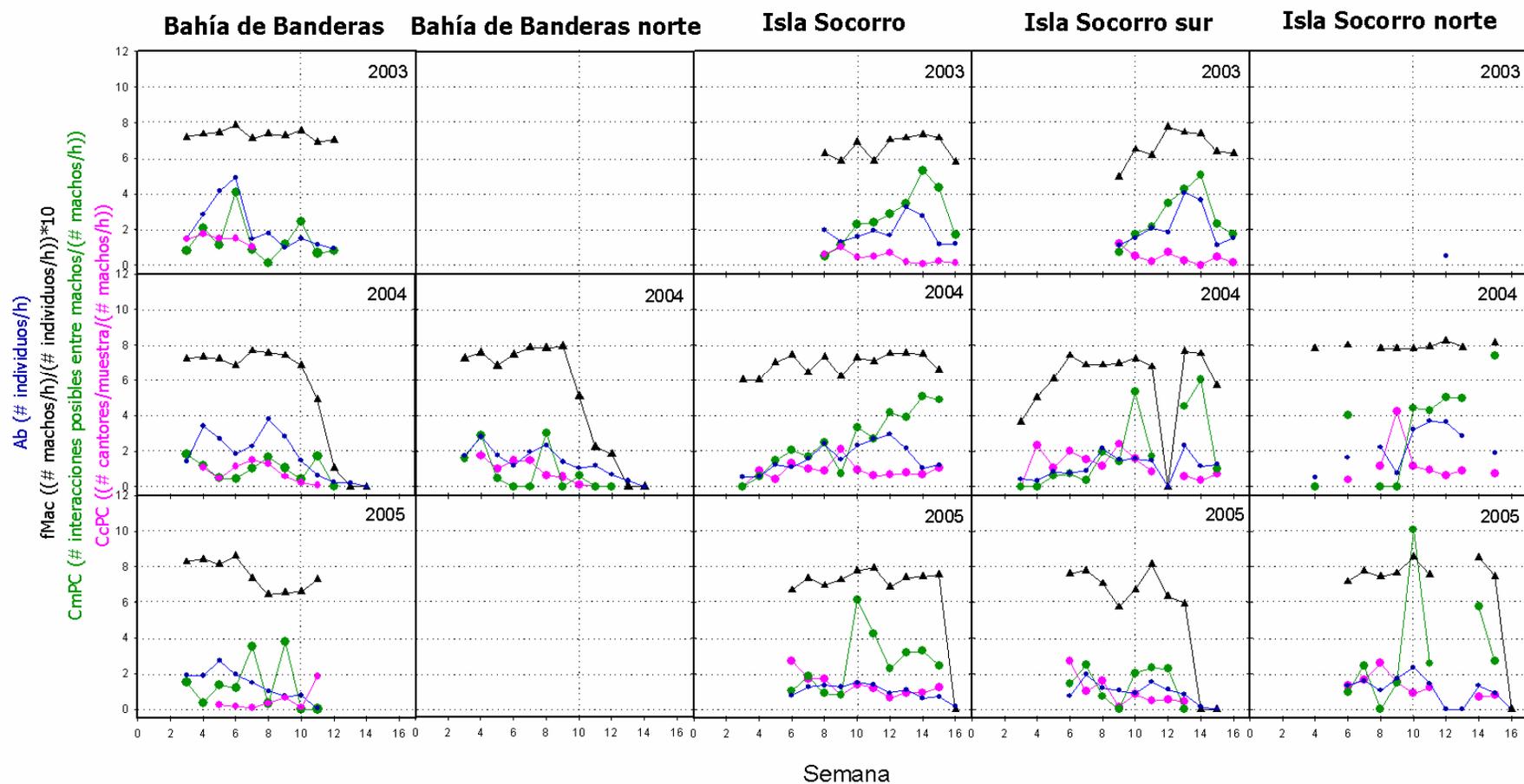


Figura 20. Variación temporal de la abundancia (Ab; líneas azules), proporción de machos (fMac; líneas negras), competencia física *per capita* (CmPC; líneas verdes) y actividad de canto *per capita* (CcPC; líneas rosas) para la Bahía de Banderas, Bahía de Banderas norte, la Isla Socorro, Isla Socorro sur e Isla Socorro norte en los tres años en que se realizó el estudio. La fMac está multiplicada por 10 para ajustar la escala. Los datos se distribuyeron a lo largo de 14 semanas; la semana tres abarca del 17 al 23 de enero y la semana 16 del 17 al 23 de abril.

Para las fluctuaciones semanales en cada localidad, la Bahía de Banderas mostró incrementos importantes en la abundancia entre las semanas 3 y 8, para después prácticamente sólo disminuir, mientras que para la Isla Socorro la abundancia aumentó en mayor medida en la semana nueve y tuvo sus descensos principales posteriores a la semana 11. Los valores más altos de abundancia en IS 2003 y 2004 se encontraron después de la semana 10, mientras que para la Bahía de Banderas ocurrieron alrededor de la semana cinco, sugiriendo un desfase temporal en las actividades invernales de las ballenas en las dos localidades.

En las subregiones, la abundancia se comportó de manera distinta en Isla Socorro sur (ISs) e Isla Socorro norte (ISn) (fig. 20). Por un lado, ISs presentó valores ligeramente más altos, pero con fluctuaciones muy parecidas a IS en el año de 2003. Sin embargo, en 2004 y 2005, ISs presentó diferencias claras del patrón de abundancia de IS. Por otro lado, ISn 2004 presentó un patrón de abundancia parecido a IS04, pero con valores más altos, particularmente a partir de la semana 10, donde además, las fluctuaciones fueron distintas a lo que se vio en ISs. BBn04 se comportó casi de la misma manera que BB04, pero con valores menores, exceptuando el periodo posterior a la semana 11, donde se vio un ligero pico en la abundancia para BBn y los valores de las semanas posteriores fueron mayores que en BB04.

Proporción de machos

La proporción de machos (f_{Mac}) mostró fluctuaciones similares a la abundancia (Ab), pero con algunos desfases temporales (fig. 20). Dado que la mayor parte de los individuos en las zonas de estancia invernal son machos, la coincidencia entre los patrones de la Ab y la f_{Mac} era de esperarse. Pero hay diferencias, como lo que se observó en la semana 12 en BB03, donde la

Ab disminuyó y la fMac aumentó. Esto resalta la necesidad de analizar a estas dos variables por separado.

Los promedios por localidad mostraron que la proporción de machos en BB tuvo los niveles más bajos en 2004 con un valor de 0.53 (equivalente a 1.13:1 machos por hembra) y su máximo en 2005 con 0.75 (3:1) (cuadro 9). La variación entre años fue menor en IS, ya que la proporción de machos anual promedio más baja fue de 0.66 (1.9:1) en 2003 y la mayor de 0.69 (2.2:1) en 2005. Las subregiones mostraron una menor concentración de machos en ISs que en ISn, mientras que no se observaron diferencias entre BB y BBn. El promedio anual máximo de la fMac por localidad y subregión se registró en ISn04 con 0.79 (3.8:1) y el más bajo en BBn04 con 0.51 (1.04:1). En términos de la proporción de machos en determinado momento de la estancia invernal, los datos semanales indicaron que en BB se alcanzó una fMac de hasta 0.86 (6.1:1) en la semana 6 de 2005, mientras que en IS llegó solamente a 0.79 (3.8:1) en la semana 11 de 2005 (fig. 20).

Competencia física

A partir de los promedios anuales se observa que la Isla Socorro presentó valores más altos de competencia física *per capita* (CmPC) que la Bahía de Banderas a lo largo de todo el estudio (cuadro 9). De hecho, el promedio máximo alcanzado en la Bahía de Banderas fue de 1.4 (en 2003), mientras que ninguno de los promedios obtenidos para la Isla Socorro tuvo un valor menor de 2.5. Una vez que se consideran las subregiones se puede ver que para ISn se encontraron los valores de la CmPC más altos, con 3.3 en ISn04 y 3.2 en ISn05. Por el contrario, BBn04 registró el promedio mínimo con 0.8.

En cuanto a la variación interanual, la Bahía de Banderas mostró los valores más altos de competencia física en la semana 6 de 2003 y en las semanas 7 y 9 de 2005. Aunque en 2004 se observaron tres picos de competencia, los valores de la CmPC fueron menores a

2, valor bajo en relación con los otros dos años donde los picos alcanzaron valores de CmPC cercanos a 4. La Isla Socorro tuvo su punto máximo de competencia en la semana 10 de 2005, pero ese año no presentó ningún otro valor de CmPC por encima de 5, mientras que en 2004, esto se observó en las semanas 14 y 15.

Actividad de canto

Al observar las fluctuaciones de la actividad de canto *per capita* (CcPC) en las dos localidades, se encontraron curvas de poca pendiente, particularmente en BB03 y BB04 (fig. 20). Los picos más notables se encontraron en la semana 11 de BB05, la semana 9 de IS04 y la semana 6 de IS05. A diferencia de lo anterior, las subregiones de la Isla Socorro mostraron varios cambios repentinos en la CcPC, especialmente entre las semanas 3 y 6 de ISs04, entre las semanas 8 y 10 de ISn04 y entre las semanas 6 y 10 de ISs05. Los valores que alcanzó la CcPC en 2004 tanto en ISs como en ISn fueron mayores que los de IS. Por otra parte, en BB04 y en BBn04 el patrón de la CcPC fue muy similar.

Relación entre la variación temporal de los estimadores

Considerando que ninguno de los cuatro estimadores ocurre de manera aislada y que pueden estar cercanamente relacionados, se inspeccionaron las similitudes entre sus cambios temporales. Esto permitió distinguir si las variaciones fueron las mismas en los cuatro casos o si los estimadores presentaron fluctuaciones particulares. La descripción de las similitudes se hizo fundamentalmente a partir de los cambios en el tiempo, pues las magnitudes de los valores no son comparables entre estimadores, ya que se manejaron con unidades distintas.

Al comparar los perfiles de abundancia (Ab) y competencia física *per capita* (CmPC), se vieron cambios similares en las dos localidades en 2003 y 2004

(particularmente en las semanas 6 y 19 de BB03 y entre las semanas 4 y 10 de BB04, 10 y 16 de IS03 y 3 y 12 de IS04) y en las tres subregiones durante los tres años. Sin embargo, en 2005, la CmPC de BB presentó picos que no se vieron en la Ab. Las curvas de la proporción de machos (fMac) también mostraron patrones muy similares a las curvas de Ab en todos los sitios y años. Por su parte, la actividad de canto *per capita* (CcPC) presentó variaciones temporales parecidas a las de Ab en BB04, BBn04 e IS05 mientras que en BB04 los cambios en CcPC también fueron similares a los de la CmPC. Sin embargo, también se observó que los cambios en la CcPC en ISs e ISn fueron distintos a los de los otros tres estimadores e incluso opuestos en varios casos (fig. 20).

Contexto social, competencia física y actividad de canto

Contexto social

A partir de la división en cuadrantes descrita en la metodología (fig. 13), existen seis situaciones de contexto social que se podrían haber presentado durante este estudio. La figura 21 muestra que los datos de la Bahía de Banderas y de la Isla Socorro se distribuyeron únicamente en cuatro de los seis cuadrantes (cada punto en la figura 21 corresponde a un valor semanal). Los dos cuadrantes vacíos indican que no hubieron situaciones con abundancias mayores a un individuo por hora donde más de la mitad de las ballenas fueron hembras. Los datos se ajustaron a una cinética de tipo Hill de tres parámetros de acuerdo con la siguiente fórmula:

$$fMac_{Hill} = \frac{(a) \cdot (Ab^b)}{(c^b) + (Ab^b)} \quad \text{(fórmula 6.1)}$$

donde el parámetro a indica la fracción máxima de machos, el parámetro b indica el orden cinético de la ecuación, esto es, el número efectivo de interacciones diferentes entre

individuos y el parámetro c indica la raíz b de la abundancia a la cual ocurre la mitad del valor a . La cinética para ambas regiones pareció similar (fig. 21) pero al ajustar los parámetros por separado se encontraron algunas diferencias regionales en las que el parámetro b fue mayor en la Isla Socorro que en la Bahía de Banderas (cuadro 10; fig. 22). El cuadro 10 muestra los valores de a , b y c obtenidos para los datos de la Bahía de Banderas (fig. 22a), la Isla Socorro (fig. 22b) y de las dos localidades juntas (fig. 21). Cabe mencionar que la exactitud de los ajustes pudo estar limitada por la falta de datos en la parte ascendente de la curva.

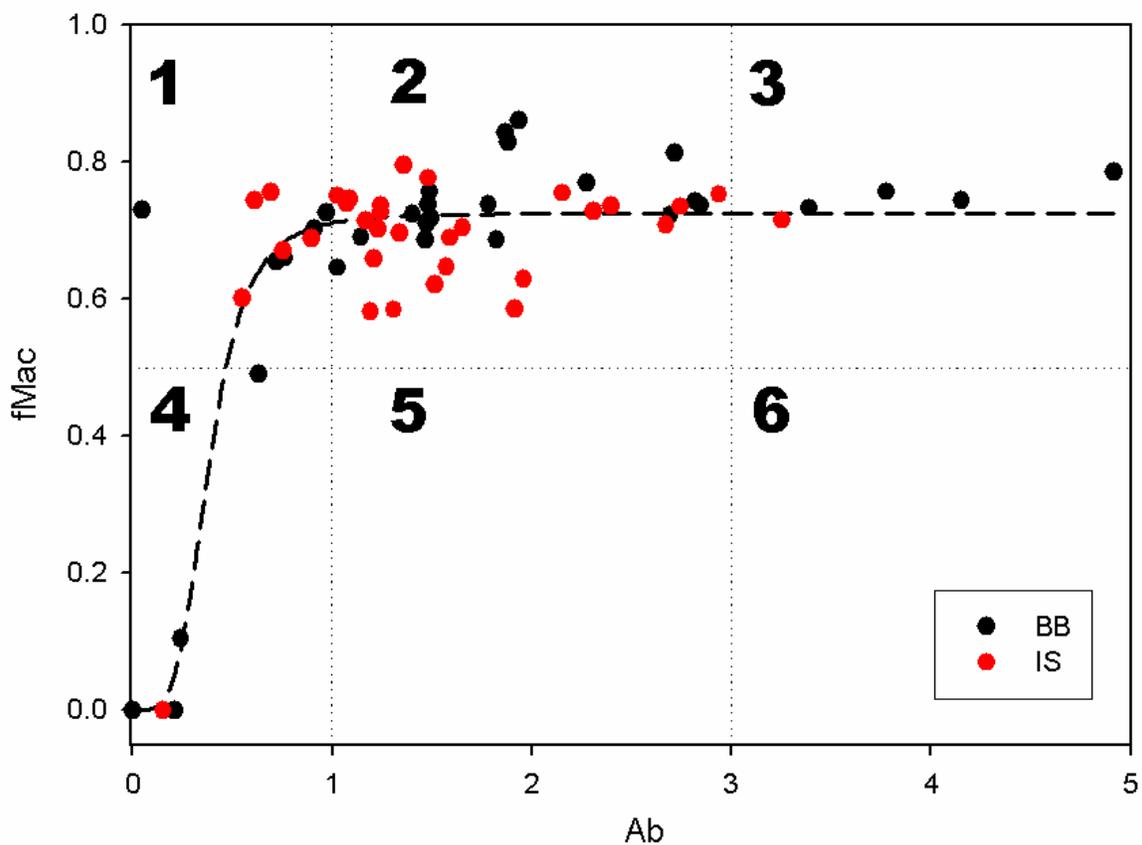


Figura 21. Relación entre la abundancia (Ab , # individuos/h) y la proporción de machos ($fMac$). El conjunto de datos de las dos localidades se ajustó a una curva de tipo Hill de tres parámetros marcada con la línea cortada ($R^2= 0.630$). Las líneas punteadas indican la separación entre los seis cuadrantes de contexto social descritos en la metodología, marcados con números negros. La Bahía de Banderas = BB y la Isla Socorro = IS.

Cuadro 10. Parámetros de la ecuación de Hill (a, b y c) para los datos de la Bahía de Banderas (BB), la Isla Socorro (IS) y de las dos localidades juntas (BB+IS). El valor de P indica la certeza con la que se obtuvo el valor del parámetro respectivo. Entre menor es el valor de P, mayor es la confianza estadística en el resultado.

Localidad	Coefficiente de ajuste (R^2)	Parámetro	Error estándar	P	
BB	0.549	a	0.891	0.161	<0.001
		b	1.000	0.486	0.0490
		c	0.381	0.183	0.0471
IS	0.837	a	0.702	0.010	<0.001
		b	38.49	114.7	0.7396
		c	0.522	0.072	<0.0001
BB+IS	0.630	a	0.725	0.017	<0.001
		b	4.138	1.308	0.0024
		c	0.385	0.056	<0.001

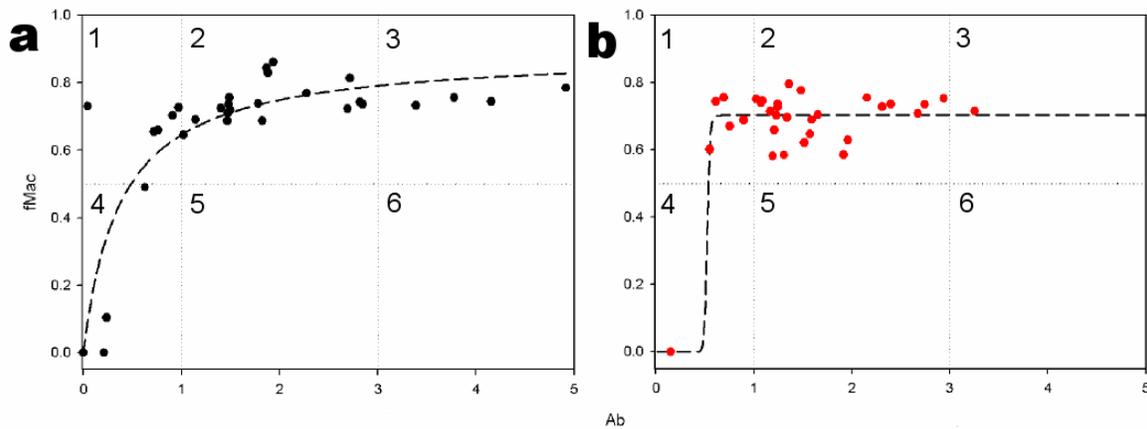


Figura 22. Relación entre la abundancia (Ab, # individuos/h) y la proporción de machos (fMac) para a) la Bahía de Banderas y b) la Isla Socorro. Los datos de cada localidad se ajustaron a una curva de tipo Hill de tres parámetros marcada con la línea cortada. Las líneas punteadas indican la separación entre los seis cuadrantes de contexto social descritos en la metodología, marcados con números negros.

La mayoría de datos se ubicaron en el cuadrante 2, cuando hay más machos que hembras y de uno hasta tres individuos por hora, haciendo que esta situación haya sido la más frecuente en ambas localidades (cuadro 11). El grado de ocupación de los cuadrantes se comportó del mismo modo si se observan las dos localidades por separado (cuadro 11). No obstante, BB presentó una mayor proporción de datos en los cuadrantes 3 y 4 que IS.

Para IS, los datos se localizaron casi totalmente en los cuadrantes 1 y 2, con sólo un dato ubicado tanto en el cuadrante 3 como en el 4 mientras que en BB se observan los valores más extremos de abundancia. Para las tres subregiones también se encontró el mayor número de datos en el cuadrante 2 (cuadro 11).

Cuadro 11. Ocurrencia de datos en cada cuadrante de contexto social para la Bahía de Banderas (BB), Isla Socorro (IS) y sus subregiones (ISs = Isla Socorro sur, ISn = Isla Socorro norte y BBn = Bahía de Banderas norte). Los valores indican qué tan frecuentes (semanalmente) fueron las 6 situaciones de contexto social en cada lugar.

Sitio	Cuadrante 1	Cuadrante 2	Cuadrante 3	Cuadrante 4	Cuadrante 5	Cuadrante 6	Total
BB	5	18	4	4	0	0	31
IS	6	25	1	1	0	0	35
Localidades	11	43	5	5	0	0	64
ISs	7	17	2	4	1	0	31
ISn	3	11	3	2	0	0	19
BBn	0	8	0	3	1	0	12
Subregiones	10	36	5	9	2	0	62

Al ver los cambios en el contexto social a lo largo del tiempo (fig. 23) se observa más claramente cómo no todos los cambios en la abundancia correspondieron con cambios en la proporción de machos en el mismo sentido. Los cambios en sentido opuesto se presentaron en todas las localidades y subregiones, aunque en mayor proporción en la localidad de la Isla Socorro (43% del total de cambios en esta región) y en las subregiones de Bahía de Banderas norte (40% del total de la subregión) e Isla Socorro sur (38% del total de la subregión), mientras que Isla Socorro norte sólo presentó una situación donde la abundancia y la proporción de machos cambiaron de manera inversa (8% del total de los cambios en esta subregión).

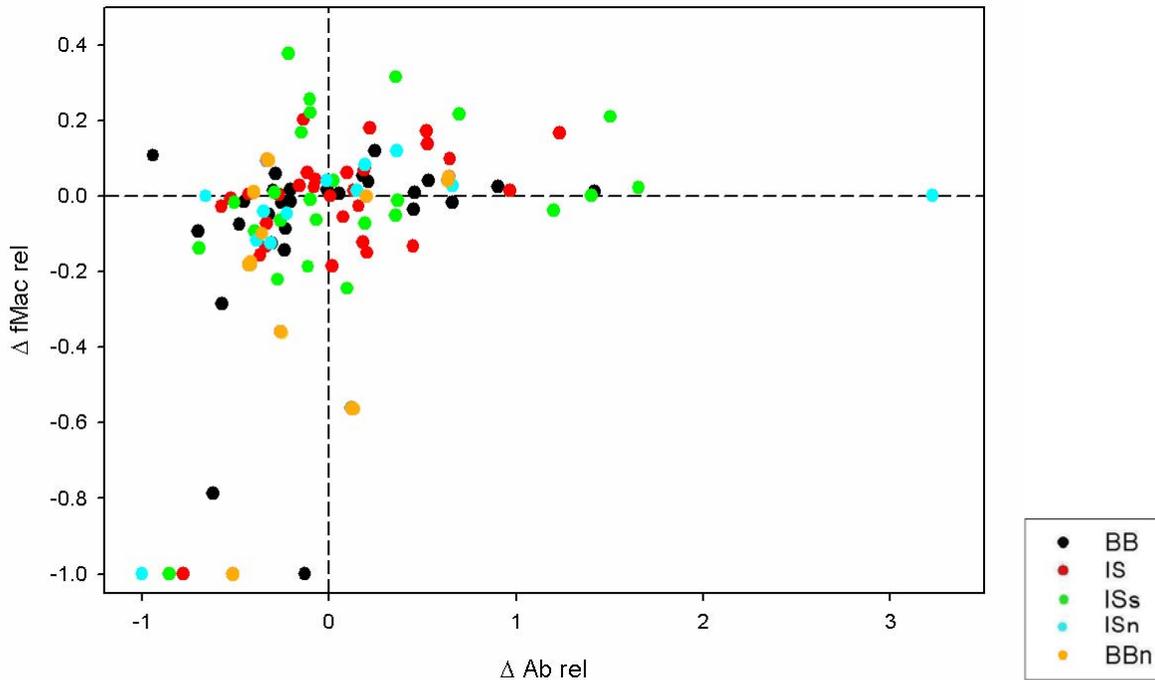


Figura 23. Cambios temporales del contexto social. El eje x indica los cambios relativos en la abundancia (ΔAb_{rel}) y el eje y presenta los cambios relativos en la proporción de machos ($\Delta fMac_{rel}$). Se entiende como cambio relativo al cambio con respecto al valor en el tiempo “t-1”, así, cada punto representa cambios en Ab y en fMac entre dos semanas consecutivas con respecto a la primera. BB = la Bahía de Banderas, IS = la Isla Socorro, ISs = Isla Socorro sur, ISn = Isla Socorro norte y BBn = Bahía de Banderas norte.

La competencia física y la actividad de canto de acuerdo con el contexto social

El cuadro 12 presenta los resultados del cálculo de la competencia física *per capita* (CmPC) para cada cuadrante del contexto social por localidad y subregión. Los valores promedio calculados con los datos de BB e IS mostraron que el cuadrante 4 presentó el valor más bajo, seguido del cuadrante 1 y el 2 y, finalmente, el valor más alto se encontró en el cuadrante 3 (fig. 24). Se observó el mismo patrón analizando los datos por localidad y subregión (fig. 25), excepto en BBn, donde no hubo datos para los cuadrantes 1 y 3. Datos en el cuadrante 5 se presentaron únicamente en ISs y BBn, siendo el valor de CmPC muy pequeño (cuadro 12; fig. 25). Los valores de CmPC del cuadrante 3 tuvieron su valor mínimo en BB y el máximo en ISs. Además de esto, el promedio subregional tuvo un valor mayor que el de las localidades (cuadro 12).

Cuadro 12. Promedios de competencia física *per capita* (CmPC) según el contexto social para cada localidad y subregión de la Bahía de Banderas (BB) y la Isla Socorro (IS). Los números en negritas muestran el valor más grande de cada localidad y subregión. ISs = Isla Socorro sur, ISn = Isla Socorro norte y BBn = Bahía de Banderas norte

Sitio	CmPC del cuadrante 1	CmPC del Cuadrante 2	CmPC del cuadrante 3	CmPC del cuadrante 4	CmPC del cuadrante 5
BB	1.144	1.126	2.013	0.859	-
IS	1.592	2.800	3.435	-	-
Promedio de localidades	1.388	2.099	2.297	0.859	-
ISn	0.894	3.601	4.563	-	-
ISs	0.730	2.410	4.644	0.000	0.721
BBn	-	1.069	-	0.000	0.000
Promedio de subregiones	0.812	2.360	4.603	0.000	0.360

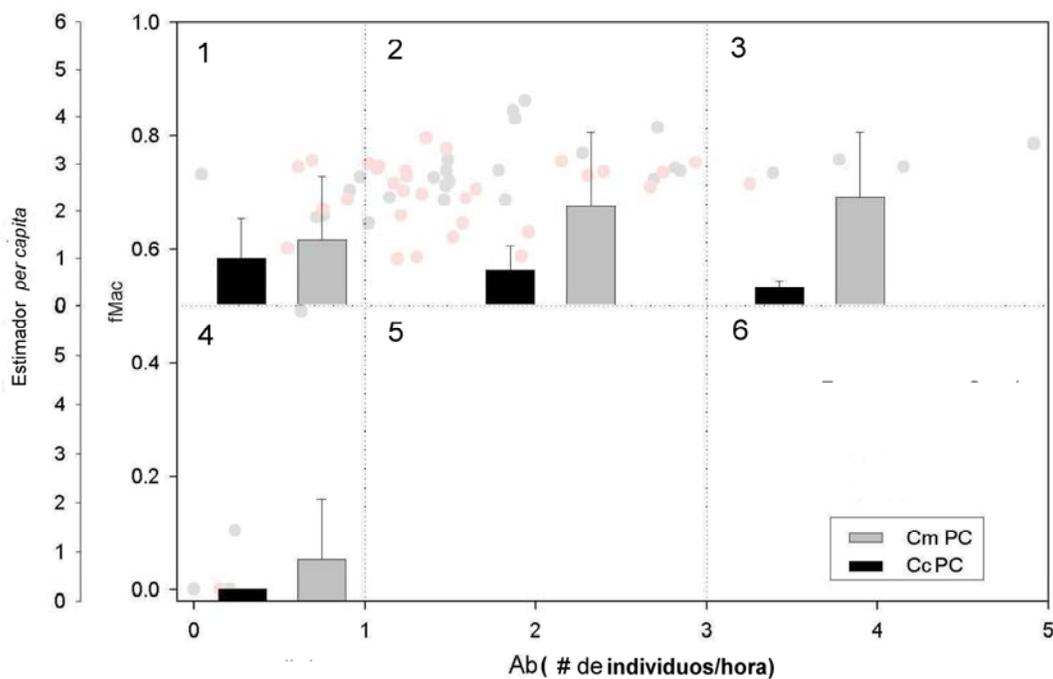


Figura 24. Promedios de actividad de canto *per capita* (CcPC) y competencia física *per capita* (CmPC) para cada cuadrante de contexto social, calculados con los datos combinados de la Bahía de Banderas y la Isla Socorro. La línea sobre las barras corresponde a la desviación estándar. Ab = abundancia y fMac = proporción de machos.

En cuanto a la actividad de canto *per capita* (CcPC) en las dos localidades, el mayor valor de CcPC correspondió al cuadrante 1 y disminuyó sucesivamente en los cuadrantes 2 y 3 hasta alcanzar el valor más bajo en el cuadrante 4 (fig. 24). Del mismo modo, la figura 25 muestra cómo en cada localidad y subregión, por separado, la actividad de canto tendió a disminuir partiendo de un valor máximo en el primer cuadrante hasta un mínimo en el

cuarto. El descenso de los valores al aumentar el valor del cuadrante no aplicó para el cuadrante 5, como lo muestran los datos de ISs (cuadro 13; fig. 25), ya que este tuvo el segundo valor más alto después del cuadrante 1. Si se observan únicamente los datos del cuadrante 1, el valor más alto de CcPC por sitio lo obtuvo ISn seguido de ISs. En términos de los valores promedio, las subregiones mostraron valores más altos de actividad de canto *per capita* que las localidades (cuadro 13).

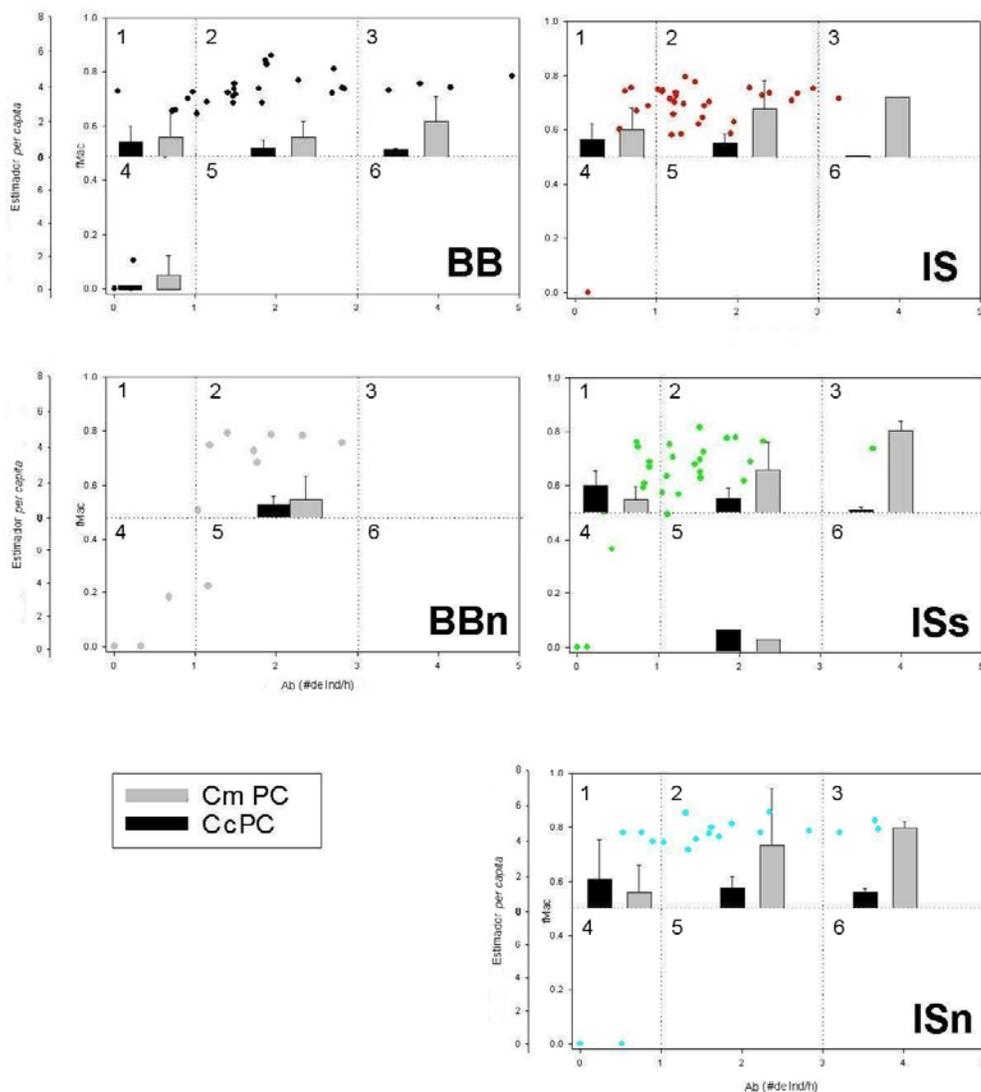


Figura 25. Promedios de actividad de canto *per capita* (CcPC) y competencia física *per capita* (CmPC) para cada cuadrante de contexto social, calculados para cada localidad y subregión. La línea sobre las barras corresponde a la desviación estándar. Ab = abundancia y fMac = proporción de machos. Cada punto representa los valores de Ab y fMac de una semana. BB = la Bahía de Banderas, IS = la Isla Socorro, BBn = Bahía de Banderas norte, ISs = Isla Socorro sur e ISn = Isla Socorro norte.

Cuadro 13. Promedios de actividad de canto *per capita* (CcPC) según el contexto social para cada localidad y subregión de la Bahía de Banderas (BB) y la Isla Socorro (IS). Los números en negritas muestran el valor más grande de cada localidad y subregión. ISs = Isla Socorro sur, ISn = Isla Socorro norte y BBn = Bahía de Banderas norte

Sitio	CcPC del cuadrante 1	CcPC del Cuadrante 2	CcPC del cuadrante 3	CcPC del cuadrante 4	CcPC del cuadrante 5
BB	0.858	0.534	0.439	0.250	-
IS	1.056	0.864	0.156	-	-
Promedio de localidades	0.990	0.757	0.383	0.250	-
ISn	1.671	1.177	0.892	-	-
ISs	1.547	0.782	0.124	0.000	1.212
BBn	-	0.753	-	-	0.000
Promedio de subregiones	1.609	0.904	0.508	0.000	0.606

El cuadro 14 muestra los resultados de la prueba de Mann-Whitney aplicada a los datos de CmPC y CcPC para comparar sus valores entre cuadrantes. Para la competencia física se obtuvo una diferencia significativa ($\alpha \leq 0.05$) entre los cuadrantes 1 y 2 de ISs, indicando mayor competencia física en el cuadrante 2, cuando hay más machos que hembras y de uno hasta tres individuos por hora.

Cuadro 14. Comparación de los valores de competencia física *per capita* (CmPC) y de actividad de canto *per capita* (CcPC), entre los cuadrantes 1, 2 y 3 de contexto social utilizando la prueba no paramétrica Mann-Whitney de dos colas. La fila debajo del número de cuadrante indica el número de datos con el que se hizo la comparación = N. Los cuadros en negro indican diferencias significativas entre cuadrantes ($\alpha \leq 0.05$), los cubos grises indican que no se encontraron diferencias significativas y los guiones representan los casos donde no fue posible hacer la comparación debido al tamaño de la muestra. BB+IS corresponde a los datos combinados de la Bahía de Banderas y la Isla Socorro; BB = Bahía de Banderas BBn = Bahía de Banderas norte, IS = la Isla Socorro, ISs = Isla Socorro sur e ISn = Isla Socorro norte.

	BB+IS			BB			IS			BBn			ISs			ISn		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
CmPC	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
N	11	43	5	5	18	4	6	25	1	0	8	0	7	17	2	3	11	3
1	[No significativa]			[No significativa]			[No significativa]			[No significativa]			[No significativa]			[No significativa]		
2	[No significativa]			[No significativa]			[No significativa]			[No significativa]			[Significativa]			[No significativa]		
3	[No significativa]			[No significativa]			[No significativa]			[No significativa]			[No significativa]			[No significativa]		
	BB+IS			BB			IS			BBn			ISs			ISn		
CcPC	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
N	8	37	5	3	12	4	5	25	1	0	7	0	7	17	2	3	11	3
1	[No significativa]			[No significativa]			[No significativa]			[No significativa]			[No significativa]			[No significativa]		
2	[No significativa]			[No significativa]			[No significativa]			[No significativa]			[Significativa]			[No significativa]		
3	[No significativa]			[No significativa]			[No significativa]			[No significativa]			[No significativa]			[No significativa]		

En el caso de la CcPC se encontraron diferencias significativas entre el cuadrante 1 y 3 de los datos combinados de BB e IS y entre los cuadrantes 1 y 2 de ISs, indicando una mayor actividad de canto en el cuadrante 1, cuando hay más machos que hembras y de cero a un individuo por hora. La comparación se hizo únicamente entre los tres primeros cuadrantes debido a que no se contaba con datos suficientes para incluir al cuadrante 4. De hecho, una gran parte de las comparaciones no rindieron resultados debido a que el tamaño de muestra no lo permitió ($20 < N < 3$).

Cambios temporales en el contexto social, la competencia física y la actividad de canto

Cambios temporales con respecto a variaciones geográficas

Al categorizar los cambios de la actividad de canto y la competencia física, una con respecto a la otra, se observaron varias combinaciones posibles, particularmente cambios en sentido opuesto (donde una aumentó mientras que la otra disminuyó). En las localidades se observó que un 48% de los cambios se dieron en dirección opuesta (porcentaje de oposición), mientras que en las subregiones se encontró que un 67% de los cambios fueron en sentido opuesto (cuadro 15). En términos de cada sitio, ISn presentó el porcentaje de oposición más alto con 73%, seguido de BBn con 71%, ISs con 62%, IS con 48% y, finalmente, de BB con 47%. ISn05 tuvo el porcentaje de oposición más grande de todos los sitios y años con 83%, mientras que BB05 e IS05 tuvieron el porcentaje más bajo con 33%.

Los cambios en la CmPC y la CcPC se dieron en todos los sentidos, ya que se obtuvieron combinaciones tanto de un cambio positivo en un estimador y un cambio negativo en el otro, como que ambos cambiaran en la misma dirección (cambios positivos y cambios negativos); en algunos casos, alguno de los estimadores no cambió (fig. 26). Los cambios con valores absolutos mayores se concentraron en las zonas de la figura 26 donde

la CmPC y la CcPC cambiaron en sentido opuesto (zonas marcadas con las letras “a” y “d” en la figura).

Cuadro 15. Cambios que se dieron simultáneamente en la competencia física *per capita* (CmPC) y la actividad de canto *per capita* (CcPC). Se describe cómo cambió una variable con respecto a la otra en un mismo periodo semanal. Las dos columnas de los cambios en dirección opuesta sólo mencionan la dirección del cambio en la CmPC, ya que la CcPC cambió en la dirección contraria (cuando baja CmPC, sube CcPC y viceversa). Durante la cuantificación de los cambios se tomaron en cuenta únicamente puntos de semanas consecutivas donde existieran datos para los dos estimadores. La diferencia en los valores tanto de CmPC como de CcPC de una semana a otra se denominó como un cambio. La columna “% oposición” presenta el porcentaje del total de los cambios que correspondió a los cambios en la CmPC y la CcPC en direcciones opuestas. BB = la Bahía de Banderas, BBn = Bahía de Banderas norte, IS = la Isla Socorro, ISs = Isla Socorro sur e ISn = Isla Socorro norte.

	# DE CAMBIOS CmPC y CcPC	CAMBIOS EN DIRECCIÓN OPUESTA		CAMBIOS EN LA MISMA DIRECCIÓN		ALGUNA DE LAS 2 NO CAMBIÓ	% oposición
		Baja CmPC	Sube CmPC	Suben las 2	Bajan las 2		
BB03	4	1	2	0	1	0	75
BB04	7	1	2	1	3	0	43
BB05	6	1	1	1	2	1	33
Total BB	17	3	5	2	6	1	47
IS03	8	1	3	3	1	0	50
IS04	12	3	4	3	2	0	58
IS05	9	2	1	3	3	0	33
Total IS	29	6	8	9	6	0	48
Total localidades	46	9	13	11	12	1	48
BBn04	7	3	2	0	1	1	71
ISs03	7	1	4	1	1	0	71
ISs04	10	2	4	1	2	1	60
ISs05	7	2	2	1	2	0	57
Total ISs	24	5	10	3	5	1	62
ISn03	0	-	-	-	-	-	-
ISn04	5	1	2	0	1	1	60
ISn05	6	3	2	1	0	0	83
Total ISn	11	4	4	1	1	1	73
Total subregiones	42	12	16	4	7	3	67

En general, los valores de cambio en la actividad de canto *per capita* ($\Delta CcPC$) fueron menores cuando los dos estimadores cambiaron en la misma dirección (zonas marcadas con las letras “b” y “c” en la figura 26) que cuando cambiaron en direcciones opuestas. Lo mismo sucedió con el cambio en la competencia física *per capita* ($\Delta CmPC$), cuyos valores máximos se observaron cuando cambió en dirección opuesta a $\Delta CcPC$. Por lo tanto, los datos sugieren que grandes cambios en alguno de los estimadores coinciden con cambios en

el otro estimador, ya sea en sentido opuesto o con valores muy cercanos a cero. El conjunto de datos de ISn mostró esta relación entre los cambios en la actividad de canto y competencia física de modo particularmente evidente, ya que presentó valores de cambio grandes mientras que la mayoría de los otros datos se concentraron cerca del cero, reflejando que predominaron los cambios relativamente pequeños (fig. 26i).

Los cambios relativos de la competencia física ($\Delta\text{CmPCrel}$) y de la actividad de canto ($\Delta\text{CcCPrel}$) también se ilustran en la figura 26. Los cambios relativos se distribuyeron fundamentalmente en las áreas “a”, “c” y “d” de la gráfica. En el área “b”, donde los dos estimadores aumentan, ningún valor del $\Delta\text{CmPCrel}$ que fue mayor a 1 correspondió con un $\Delta\text{CcCPrel}$ mayor de 1 (líneas punteadas de la figura 26). Lo mismo ocurrió para los $\Delta\text{CcPCrel}$ mayores a 1, que tampoco correspondieron con $\Delta\text{CmPCrel}$ mayores de 1. Los puntos que corresponden a BB se encontraron principalmente en la zona de disminución de la actividad de canto (por debajo de un $\Delta\text{CcPCrel} = 0$), mostrando tanto disminución como aumento en la competencia física. IS e ISs mostraron una concentración de datos por debajo de las líneas que cruzan el punto 1,1. Por su parte, ISn no mostró ningún valor de $\Delta\text{CcPCrel}$ mayor a 1. Hay pocos puntos representando a BBn, pero todos se ubicaron en la zona de disminución de la competencia física.

Cambios temporales en la competencia física y la actividad de canto con respecto al contexto social

El análisis de los cambios en el canto y la competencia física según el contexto social produjo los resultados que se muestran en la figura 26ii. Los datos están marcados de acuerdo con el cuadrante al que pertenecen de modo que se puede ver en qué situación del contexto social se dieron los cambios. La descripción se concentró en los cuadrantes 1, 2 y 3, ya que son los únicos que presentaron más de un dato.

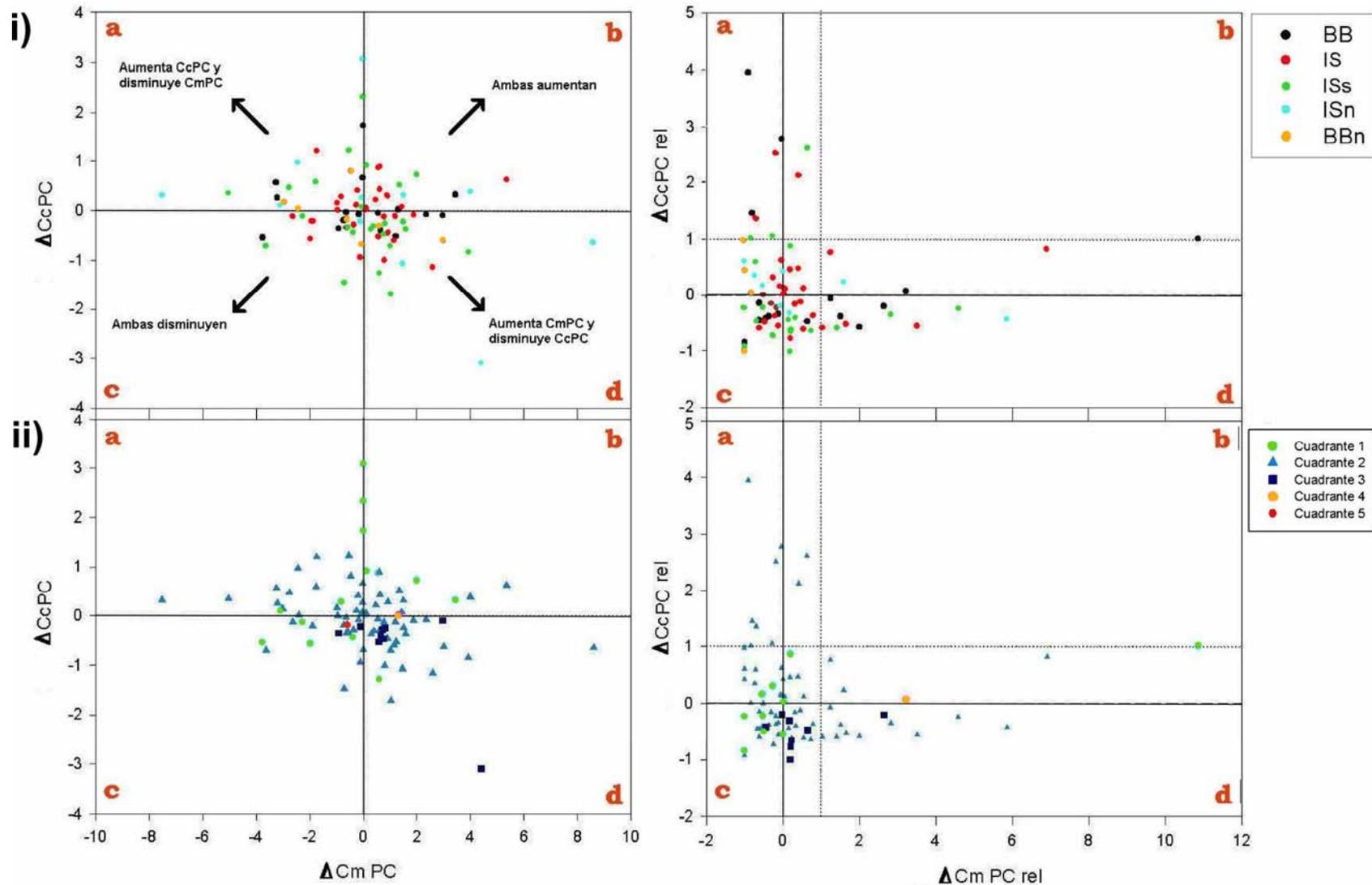


Figura 26. Tipos de cambios en la competencia física *per capita* (CmPC) y la actividad de canto *per capita* (CcPC). Las gráficas de ΔCmPC contra ΔCcPC se refieren a los cambios en los valores de la CmPC y la CcPC entre una semana y la anterior, mientras que las gráficas del $\Delta\text{CmPCrel}$ contra el $\Delta\text{CcPCrel}$ representan los cambios como una proporción del valor de la CmPC y la CcPC en un tiempo anterior. Las gráficas están divididas en cuatro secciones cada una, las cuales representan un tipo de combinación de cambios y se le asignó una letra de la “a” a la “d”. Las áreas “a” y “d” corresponden a situaciones donde la CmPC y la CcPC cambiaron de manera opuesta. El área “b” representa situaciones donde ambas aumentaron, mientras que en la zona “c” las dos disminuyeron. Las líneas punteadas se presentan como referencia. Las gráficas se presentan **i)** por localidad y subregión (BB = la Bahía de Banderas, BBn = Bahía de Banderas norte, IS = la Isla Socorro, ISs = Isla Socorro sur e ISn = Isla Socorro norte) y **ii)** por cuadrante de contexto social.

En lo que respecta a los cambios absolutos, tanto el cuadrante 1 como el 2 tuvieron datos en las cuatro zonas (a, b, c y d) de la gráfica (fig. 26). El cuadrante 3 sólo estuvo representado en las zonas c y d, es decir, todos los puntos del cuadrante 3 coincidieron con disminuciones en la actividad de canto. Los mayores aumentos en la actividad de canto ($\Delta CcPC > 1.5$) correspondieron al cuadrante 1. Los puntos del cuadrante 2 presentan una distribución ligeramente más “horizontal”, al encontrarse los valores del $\Delta CcPC$ entre -2 y 2 y con valores de $\Delta CmPC$, mayores y menores. La mayoría de los puntos del cuadrante 3 mostraron aumentos en la competencia física y, aunque todos presentaron disminuciones en el canto, los valores fueron relativamente pequeños, fluctuando entre cero y menos uno.

También se calculó el “porcentaje de oposición” para cada cuadrante (cuadro 16), tal y como se hizo para cada localidad, subregión y año (cuadro 15). Este análisis mostró si alguna combinación del $\Delta CcPC$ y del $\Delta CmPC$ predominó en alguno de los cuadrantes. En este caso, el cuadrante 1 presentó el mayor número de cambios en la misma dirección, con un porcentaje de oposición de 20%. La mayoría de los cambios de los cuadrantes 2 y 3 se dieron en direcciones contrarias, dando lugar a porcentajes de oposición de 63 y 78%, respectivamente. Sólo hubo un dato para los cuadrantes 4 y 5 y ambos datos involucraron cambios de las variables en la misma dirección.

Cuadro 16. Categorización de los cambios que se dieron simultáneamente en la actividad de canto *per capita* y competencia física *per capita*. Los datos se agruparon de acuerdo con el cuadrante de contexto social en el que se dieron los cambios. La columna “% oposición” muestra el porcentaje del total de los cambios que correspondió a cambios de la actividad de canto y la competencia física en dirección opuesta.

	# Cambios	Cambios en dirección opuesta	Cambios en misma dirección	Alguna de las 2 no cambió	“% oposición”
Cuadrante 1	15	3	11	1	20
Cuadrante 2	63	40	22	1	63
Cuadrante 3	9	7	2	0	78
Cuadrante 4	1	0	1	0	0
Cuadrante 5	1	0	1	0	0
Cuadrante 6	-	-	-	-	-
Total	89	50	37	2	56

Cambios temporales relativos del contexto social, la actividad de canto y la competencia física.

Al combinar la información de los cambios relativos en la competencia física (ΔC_{mPCrel}) y la actividad de canto (ΔC_{cPCrel}) en el tiempo con los cambios relativos del contexto social (fig. 27) se observó que la C_{cPC} presentó los aumentos más grandes cuando hubo una disminución en la abundancia, particularmente cuando la proporción de machos se mantuvo constante o aumentó. Una disminución en la actividad de canto correspondió principalmente con aumentos tanto en la abundancia como en la proporción de machos. Por otra parte, la C_{mPC} mostró los aumentos más grandes cuando aumentó la proporción de machos con cambios variables en la abundancia. La mayoría de los decrementos en la C_{mPC} se observaron en situaciones donde disminuyeron tanto la abundancia como la proporción de machos.

Optimización de las particiones de tiempo

Los resultados del análisis de optimización se presentan en el cuadro 17. La columna de “día de O_{ab+c} ” del cuadro representa el periodo óptimo de partición temporal de acuerdo con el análisis (el día en el que se alcanzó el valor máximo de O_{ab+c}), mientras que la columna “promedio de días navegados semanalmente” corresponde al periodo promedio utilizado cada año. Como se puede ver, ninguno de los datos del promedio de días navegados semanalmente fue siete, pues aunque la partición se hizo en periodos de siete días, no se navegó diariamente.

Al calcular el promedio de días navegados semanalmente tomando todos los datos, se obtuvo un valor de 4.9 días (cuadro 17). Los datos de O_{ab+c} sugieren que la partición

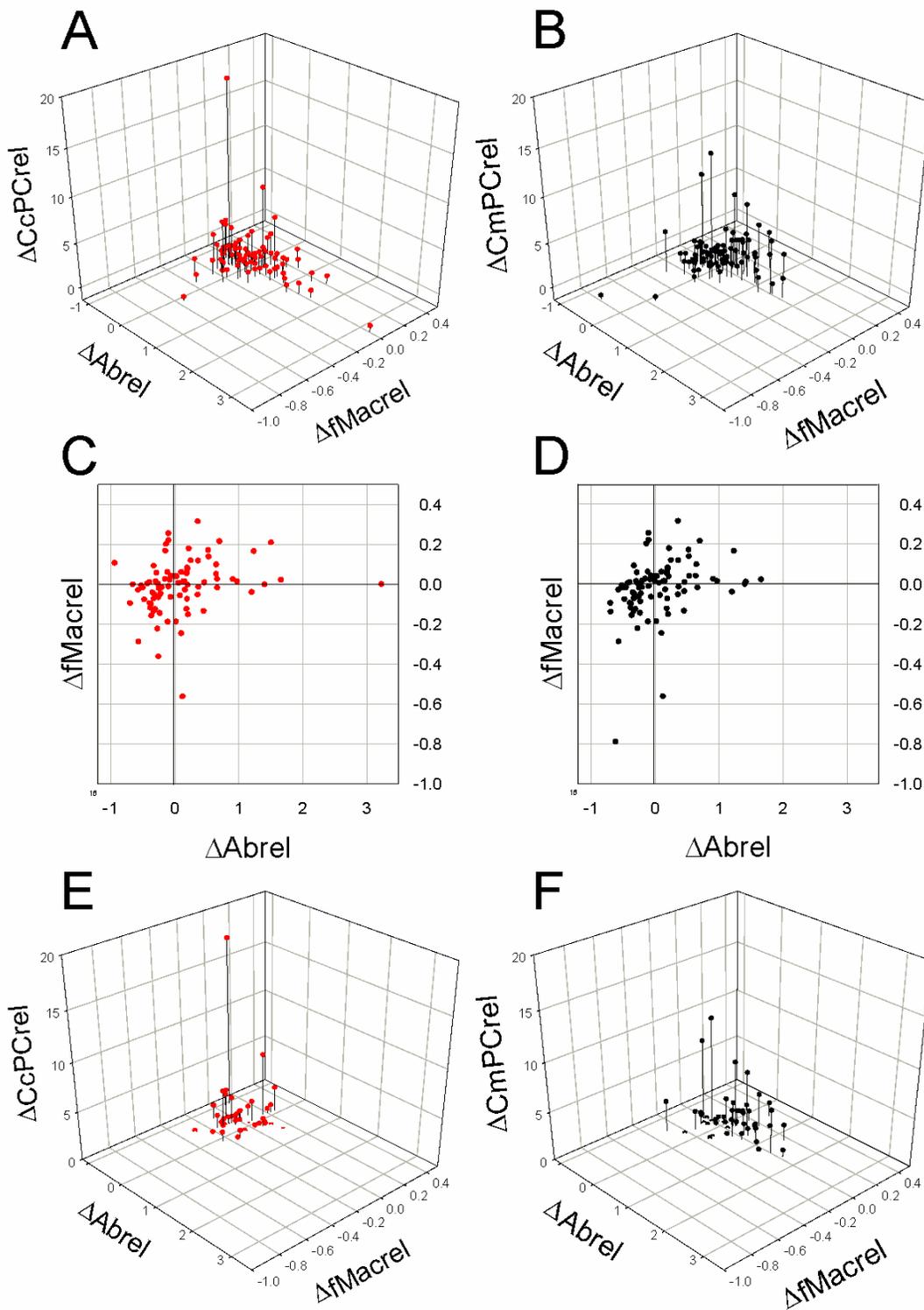


Figura 27. Cambios relativos en la actividad de canto *per capita* ($\Delta CcPCrel$; puntos rojos; A, C y E) y la competencia física *per capita* ($\Delta CmPCrel$; puntos negros; B, D y F) con respecto a los cambios relativos en el contexto social (cambios relativos en la abundancia contra cambios relativos en la proporción de machos = $\Delta Abrel$ contra $\Delta fMacrel$). A y B muestran tanto los aumentos como las disminuciones en la actividad de canto y la competencia física, mientras que E y F muestran únicamente los aumentos. C y D son una visión “aérea” de A y B, mostrando únicamente la distribución de los cambios relativos en CcPC y CmPC con respecto a la dinámica del contexto social ($\Delta Abrel$ contra $\Delta fMacrel$).

temporal promedio que combinó la mayor resolución y confianza estadística tanto para la abundancia como para la actividad de canto es de 5.8 días (cuadro 17). Si se observan los datos por sitio y año se ve que la máxima diferencia entre el valor real y el óptimo fue de 3.7 días en IS04.

Cuadro 17. Valores de optimización de la confianza estadística en los estimadores de abundancia y actividad de canto y la resolución de la partición del esfuerzo en las dos localidades de estudio, la Bahía de Banderas (BB) y la Isla Socorro (IS). O_{ab+c} = Valor de optimización combinado para abundancia y actividad de canto.

Sitio-año	Valor máximo de Optimización $ab+c$	Día de O_{ab+c}	Promedio de días navegados semanalmente	Desviación estándar del promedio de navegación semanal
BB03	0.0540	9	5.5	3.0
BB04	0.0346	2	5.5	1.5
BB05	0.0893	6	4.8	1.2
IS03	0.2886	2	3.9	1.4
IS04	0.0171	9	5.3	1.2
IS05	0.0261	7	4.6	1.8
Promedio		5.8	4.9	1.7

Las figuras 28 y 29 muestran los coeficientes de variación (CV), la confianza (C) y la optimización (O) para la abundancia y la actividad de canto, además de la resolución (R) y el valor máximo de optimización para abundancia y canto (O_{ab+c}), para cada localidad y año. Los coeficientes de variación mostraron una tendencia a estabilizarse tanto para la abundancia como para el canto; sin embargo, no pareció haber un periodo evidente tras el cual esto haya sucedido. Por ejemplo, en IS03 el CV de la abundancia parece haberse estabilizado antes de los cinco días pero, si se observa BB03, en el día veinte seguía presentando fluctuaciones grandes. Lo mismo sucedió con el CV_{canto} , el cual fue relativamente estable a partir del día seis en BB03, mientras que para BB05 hubo fluctuaciones durante los más de 40 días de muestreo. Al observar los CV para los tres años de IS pareció haber cierta tendencia a que ambos CV (CV_{ab} y CV_{canto}) alcanzaran valores similares, particularmente en IS04 e IS05.

La O_{ab+c} , también se puede ver en las figuras 28 y 29, a la par de la O_{ab} y de la O_{canto} , lo cual muestra la relación de la optimización final con cada uno de sus componentes (abundancia y canto). Por ejemplo, para BB se observó que las curvas de O_{ab+c} , fueron mucho más parecidas a la O_{canto} que a la O_{ab} como resultado de que O_{canto} presentó valores mayores.

El resultado principal del análisis indicó que en promedio, la partición de tiempo más apropiada para manejar los datos de observaciones y de muestreo acústico es de 5.8 días. El promedio del número real de días navegados por semana en las dos localidades durante los tres años fue de 4.9. Con un desfase promedio menor a un día, se consideró que los datos representaron una situación cercana al óptimo posible, dada la intención de utilizar periodos equivalentes en todos los casos para facilitar las comparaciones.

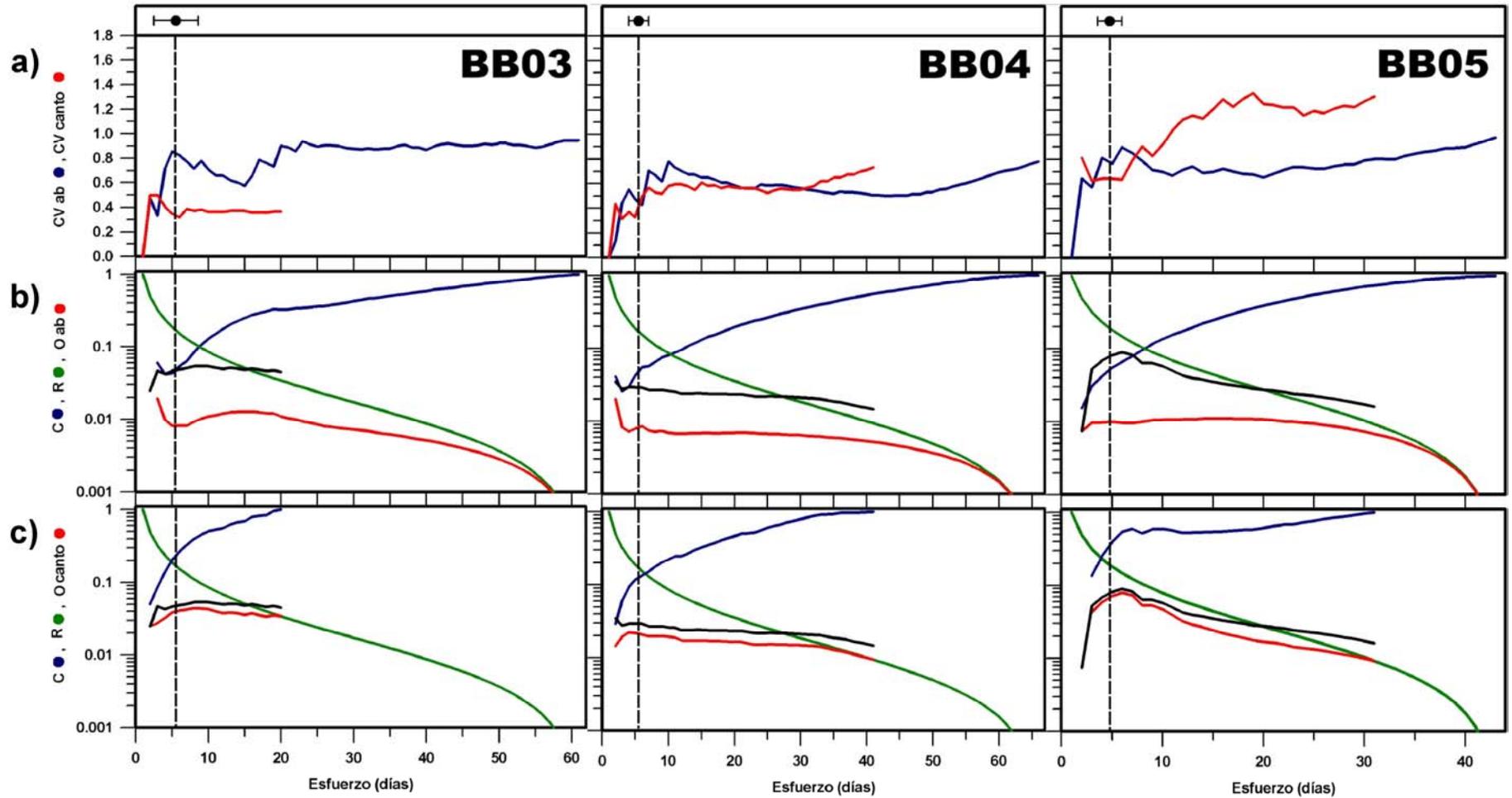


Figura 28. Para la Bahía de Banderas (BB) por año (2003, 2003 y 2005) se observa el esfuerzo contra: a) el coeficiente de variación de la abundancia (CV_{ab}) con líneas azules y el coeficiente de variación de la actividad de canto (CV_{canto}) con líneas rojas; b) los valores de optimización (O_{ab} ; con líneas rojas), la resolución (R ; en verde) y la confianza estadística (C ; en azul), con respecto a la abundancia; y c) los valores de optimización (O_{canto} ; con líneas rojas), la resolución (R ; en verde) y la confianza estadística (C ; en azul) con respecto a la actividad de canto. La línea negra en b) y c) es la suma de la optimización de la abundancia y la actividad de canto (Opt_{ab+c}). El promedio de días navegado semanalmente cada año (línea punteada vertical) se muestra en la parte superior de cada columna, con su respectiva desviación estándar.

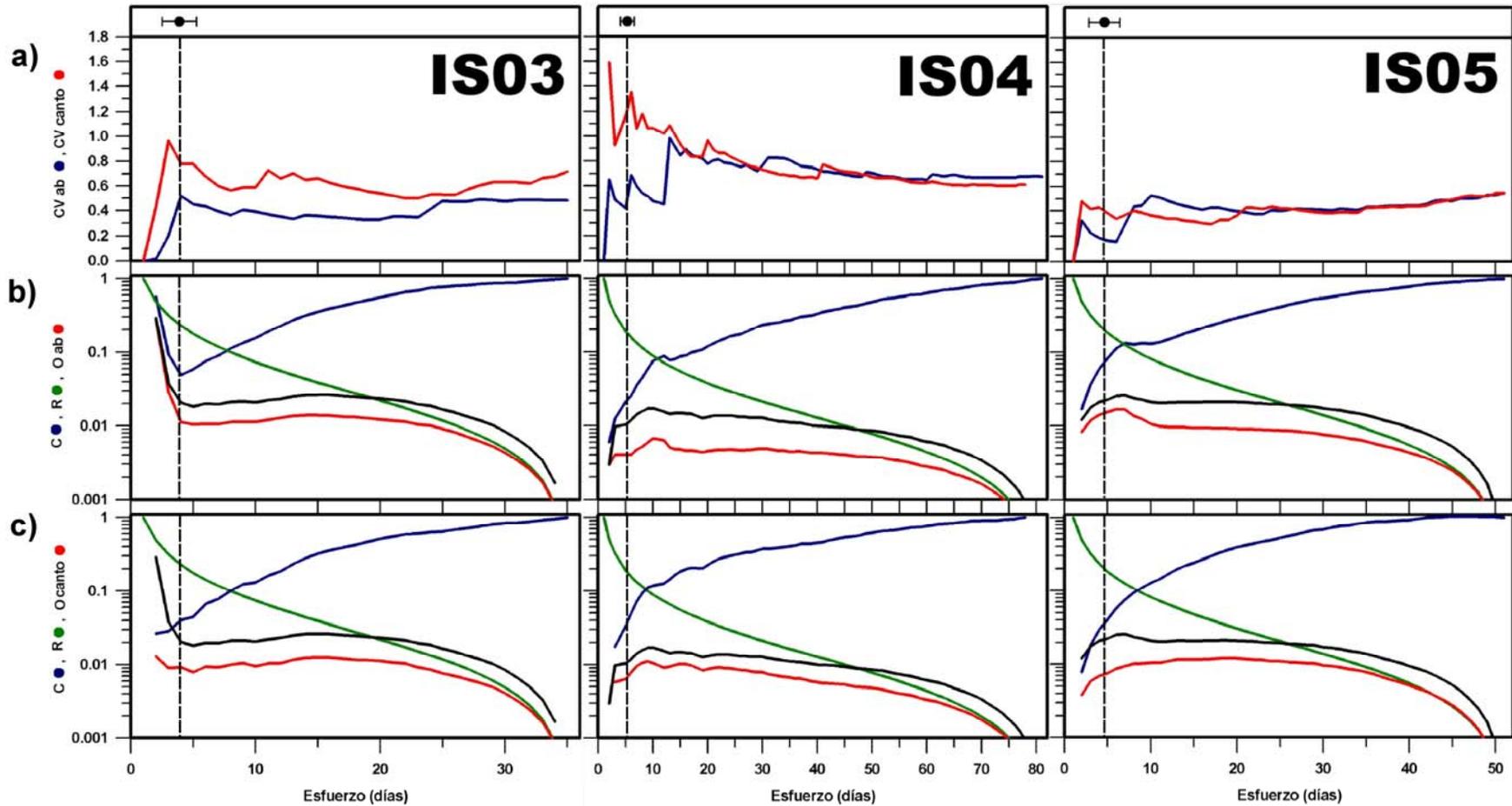


Figura 29. Para la Isla Socorro (IS) por año (2003, 2003 y 2005) se observa el esfuerzo contra: a) el coeficiente de variación de la abundancia (CV_{ab}) con líneas azules y el coeficiente de variación de la actividad de canto (CV_{canto}) con líneas rojas; b) los valores de optimización (O_{ab} ; con líneas rojas), la resolución (R ; en verde) y la confianza estadística (C ; en azul), con respecto a la abundancia; y c) los valores de optimización (O_{canto} ; con líneas rojas), la resolución (R ; en verde) y la confianza estadística (C ; en azul) con respecto a la actividad de canto. La línea negra en b) y c) es la suma de la optimización de la abundancia y la actividad de canto (Opt_{ab+c}). El promedio de días navegado semanalmente cada año (línea punteada vertical) se muestra en la parte superior de cada columna, con su respectiva desviación estándar.

Discusión

Para tratar de entender cómo se expresan y relacionan la competencia física y la actividad de canto en las zonas de reproducción de la ballena jorobada, desde un panorama poblacional, fue necesario primero describir cómo es dicho panorama. Se hizo una primera descripción de la estructura social en las dos localidades estudiadas, que indicó posibles diferencias sociales entre los dos sitios, ya que a lo largo de los tres años la Isla Socorro presentó tasas de avistamientos de grupos de más de cinco individuos y de grupos con cría mayores que la Bahía de Banderas (fig. 15). Estos datos coinciden con resultados del trabajo de Rosales Nanduca (2004), quien encontró una mayor formación y estabilidad de grupos de más de tres individuos y grupos con cría en la Isla Socorro que en la Bahía de Banderas. La mayor presencia de grupos con cría en la isla puede asociarse con las altas tasas de estro post-parto reportadas para la localidad (Juárez Salas, 2001). Además de las diferencias entre localidades, los datos de los avistamientos sugirieron que las agrupaciones no se distribuyeron de manera aleatoria hacia dentro de las localidades y que las aparentes diferencias de uso del hábitat podrían estar asociadas a la clase de sexo y estado reproductivo. Por ejemplo, se observó que en la Bahía de Banderas, las hembras con cría y hembras con cría y escolta se concentraron en la zona norte de la bahía muy cerca de la costa mientras que los grupos de tres o más individuos se observaron más hacia la boca de la bahía (figs.16 y 17). Al analizar los datos de abundancia de cada clase de sexo y estado reproductivo, se encontró algo similar ya que se observaron diferencias entre las dos subregiones de la Isla Socorro que sugirieron una mayor concentración de machos y hembras no parturientas en la subregión norte y mayor abundancia de hembras con cría en la subregión sur (fig. 18). Aunado a esto, el árbol de similitud obtenido a partir de las diferencias en los tres valores de abundancia de cada localidad, subregión y año mostró

diferencias significativas entre la subregión norte y la subregión sur de la Isla Socorro y entre la Bahía de Banderas y su subregión norte. Además, el árbol agrupó a la subregión norte de la Bahía de Banderas con Isla Socorro sur por un lado y a los datos de Isla Socorro norte con los de la Bahía de Banderas (fig. 19). Las diferencias dentro de la Isla Socorro pueden indicar que la zona norte es utilizada en mayor medida para actividades asociadas al apareamiento, mientras que la zona sur podría ser una zona de crianza. Esto último sugiere que también la zona norte de la Bahía de Banderas podría ser una zona de crianza, aunque sería conveniente analizar datos de más de un año y tener otra subregión en la Bahía de Banderas como se hizo en la Isla Socorro.

Los perfiles de abundancia, proporción de machos, competencia física *per capita* y actividad de canto *per capita* fueron un punto de partida para los análisis posteriores, ya que permitieron observar las variaciones de los cuatro estimadores en un mismo año, en años consecutivos, en localidades distintas y en subregiones de una misma localidad. Esto permitió tener una idea de los posibles intervalos de variación para distintas situaciones. Es de resaltar que las curvas de abundancia indicaron un desfase en el periodo de estancia invernal de las ballenas jorobadas en la Isla Socorro con respecto a la Bahía de Banderas, ya que, mientras la bahía tuvo picos en la abundancia entre las semanas cuatro y ocho, la isla los presentó entre las semanas 10 y 14 (fig. 20). Por otra parte, tanto la bahía como la isla presentaron la menor abundancia de ballenas jorobadas en el invierno de 2005, lo cual se pudo ver tanto en los perfiles semanales como en los promedios anuales de abundancia. Las curvas de abundancia también mostraron que las fluctuaciones en este estimador en el total de la Isla Socorro no necesariamente se reflejaron en cambios similares en las subregiones, particularmente en Isla Socorro norte, aunque Bahía de Banderas norte se comportó de manera muy similar a los datos totales de su localidad.

En cuanto a la proporción de machos, los promedios por sitio y año mostraron valores entre 0.516 (1.13:1 machos por hembra) y 0.793 (3.8:1), mientras que los datos semanales arrojaron valores de hasta 0.860 (6.1:1), mostrando un sesgo hacia los machos, lo cual, corrobora los resultados de estudios previos (Medrano-González *et al.*, 1994; Brown *et al.*, 1995; Craig y Herman, 1997; Medrano-González *et al.*, 2001; Cerchio, 2003). Por otra parte, a nivel subregional, Isla Socorro norte tuvo promedios más grandes de proporción de machos que Isla Socorro sur en todos los años (cuadro 9). Las fluctuaciones semanales en la proporción de machos fueron muy parecidas a la abundancia, lo cual era de esperarse considerando que la mayoría de los individuos en las zonas de reproducción son machos. Las curvas de competencia física *per capita* (fig. 20) también mostraron similitud con los patrones de abundancia, lo cual deriva parcialmente de que el estimador de competencia física se calculó con los datos de avistamientos y, por definición, se ve afectado por los cambios en la abundancia. Sin embargo, se encontraron varios casos donde se observaron incrementos grandes en la competencia física sin que existiera un aumento en la abundancia. De hecho, en algunas situaciones la abundancia disminuyó cuando la competencia física aumentó (como en las semanas 7 y 8 de la Bahía de Banderas en 2005). Por lo tanto, aunque se observó una relación estrecha entre la abundancia y la competencia física, deben existir otros factores que afectan la competencia de manera particular.

Los promedios anuales de competencia física *per capita* fueron mayores en la Isla Socorro que en la Bahía de Banderas en los tres años del estudio. En las subregiones, Isla Socorro norte tuvo los promedios más grandes de competencia física y Bahía de Banderas norte tuvo el valor más pequeño. Por otro lado, en varias ocasiones la actividad de canto cambió en el tiempo de manera contraria a la competencia física, ya que los aumentos en una correspondieron con descensos en la otra (*e.g.*, Isla Socorro norte en 2004, fig. 20). Para los valores anuales, la Isla Socorro tuvo promedios más altos de actividad de canto *per*

capita que la Bahía de Banderas en 2004 y 2005, pero no en 2003. Cabe recordar que durante 2003 las navegaciones en la isla estuvieron restringidas a la zona suroeste, lo cual pudo afectar el promedio de actividad de canto, particularmente reconociendo una variación de la estructura social en distintas zonas de la localidad.

Al comparar los promedios anuales de actividad de canto *per capita* con los de abundancia en la Isla Socorro, se observó un tipo de relación inversa, ya que en 2005, la isla tuvo el promedio más alto de actividad de canto de los tres años, pero también, el promedio más bajo de abundancia, mientras que en 2003, el registro de abundancia fue el más alto y el valor de actividad de canto fue el menor de la localidad (cuadro 9). La misma relación se observó en la Bahía de Banderas si se considera solamente 2004 y 2005 pero este no fue el caso al incluir 2003 pues este año tuvo los promedios más altos tanto de abundancia como de actividad de canto *per capita* de la localidad. Sin embargo, hay que ser cautelosos al comparar los promedios anuales de actividad de canto de la Bahía de Banderas, ya que el muestreo acústico se hizo con grabadoras e hidrófonos distintos cada año (anexo 1) y esto pudo afectar los datos, comprometiendo la posibilidad de compararlos.

Los promedios anuales de competencia física, proporción de machos y abundancia en las subregiones de la Isla Socorro coinciden nuevamente con la idea de que el lado norte de la isla puede ser un área de concentración de actividades asociadas al apareamiento. Además, esta idea ya se ha considerado en el pasado, pues un trabajo realizado en la isla en 2000 y 2001 (Jacobsen y Cerchio, 2001) encontró una mayor actividad de canto en la zona norte. Estos resultados llevaron a los autores a cuestionarse sobre la posible existencia de un *lek*, concentrado en esa zona de la isla, donde se agregarían los machos más dominantes y a donde las hembras acudirían a buscar pareja. De acuerdo con esto, se esperaría que la zona norte tuviera abundancias más altas de machos y hembras no parturientas y tasas más altas de competencia física y de actividad de canto que otras partes alrededor de la isla.

Esto coincide con los resultados de este trabajo obtenidos en la subregión norte de la Isla Socorro, exceptuando que la zona norte no siempre tuvo valores más altos de actividad de canto que la subregión sur. Esto se pudo deber al tipo de muestreo acústico realizado, por lo que sería interesante obtener más información sobre la actividad de canto en la zona, haciendo los muestreos acústicos en puntos fijos, tal y como hicieron Jacobsen y Cerchio (2001).

Hasta el momento, se ha establecido la importancia del panorama subregional ya que se ha visto que las subregiones no son simplemente una representación “en pequeño” de lo que sucede en la localidad. Esto sugiere que puede haber dinámicas sociales que tienen lugar a una escala subregional y que pueden perderse de vista si se analizan a una escala espacial mayor.

El contexto social de las ballenas jorobadas se definió como la combinación de la abundancia relativa de individuos juveniles y adultos y la proporción sexual. Los datos de las ballenas de cada localidad y año se distribuyeron a lo largo de la curva que se obtuvo al graficar en el plano formado por la abundancia relativa y la proporción de machos (fig. 21). Esto significa que la dinámica del contexto social fue la misma para las ballenas de ambas localidades en los tres años pero con variación en las condiciones de abundancia en que dicha dinámica operó. Se definieron seis cuadrantes del plano del contexto social en los cuales se examinó la relación entre la competencia física y el canto de los machos de distintas particiones espaciales y temporales. La curva de abundancia relativa contra proporción de machos prácticamente sólo pasó por los tres cuadrantes de abundancia con proporción de machos superior a 0.5 (cuadrantes 1, 2 y 3) y por el cuadrante de baja abundancia y frecuencia de machos menor a 0.5 (cuadrante 4). Al analizar la curva que se obtuvo con los datos combinados de la Bahía de Banderas y la Isla Socorro, se observó una relación entre la abundancia y la proporción de machos que se ajustó a una cinética de Hill

de orden $b = 4.14$ ($R^2 = 0.639$, cuadro 10, fig. 21). Este valor se denomina coeficiente de Hill e indica los efectos cooperativos de las interacciones entre dos variables (Stryer, 1995). En este caso, el coeficiente indica cómo el aumento en la abundancia favorece el incremento en la proporción de machos. Con un valor de $4.14 (\pm 1.3, P < 0.005)$, el coeficiente de Hill estaría dando información sobre el número de interacciones diferentes que se dieron entre los individuos de la población. Al separar regionalmente el ajuste de parámetros del modelo de Hill (cuadro 10, fig. 21), el coeficiente b pareció mayor en la Isla Socorro ($38.5 \pm 114.7 P = 0.7$) que en la Bahía de Banderas ($b = 1 \pm 0.5, P < 0.05$). Esto indicaría que la dinámica social en la isla estuvo asociada a una mayor diversidad de interacciones entre individuos que en la bahía, lo cual también se ha sugerido por Rosales Nanduca (2004) a partir de considerar que la mayor estabilidad de los grupos grandes en la Isla Socorro parece derivar de una mayor tasa de reencuentro entre los individuos y por lo tanto, de una dinámica social más rica que podría permitir fenómenos como la jerarquización entre machos. Considerando la estructura social de las agrupaciones de la ballena jorobada en las áreas de reproducción, se puede extraer que las interacciones se dan fundamentalmente entre machos y que son de tipo competitivo. Por lo tanto, la tasa de competencia física puede ser determinante de la dinámica del contexto social. Esto correspondería con resultados de otros trabajos que indican que un aumento grande en la competencia física puede preceder a caídas en la abundancia, como resultado del movimiento de los machos (Rosales Nanduca, 2004; Medrano-González *et al.*, 2001). Así se podrían explicar algunos de los resultados de este trabajo, donde algunos picos importantes en los perfiles temporales de competencia física correspondieron con caídas en la abundancia (fig. 20) o donde los mayores aumentos relativos en la competencia física *per capita* coincidieron con disminuciones en la abundancia (fig. 27).

Al analizar la presencia de competencia física y actividad de canto en las distintas situaciones del contexto social se encontró que los valores más altos de abundancia relativa y mayor proporción de machos (cuadrante 3) correspondieron con los valores más grandes en la competencia física y los más bajos de la actividad de canto (fig. 24). En situaciones de abundancia relativa baja y mayor proporción de machos (cuadrante 1) se registraron los valores más altos de la actividad de canto y los más bajos de competencia física. Esto podría indicar que el factor fundamental asociado con los cambios en el canto y la competencia física es la abundancia. Sin embargo, al observar el análisis de los cambios del contexto social, la actividad de canto y la competencia física en el tiempo, se observó que los aumentos en la competencia física parecen estar más asociados con aumentos en la proporción de machos (como se esperaría), ya que, tanto ante aumentos como disminuciones en la abundancia, los cambios en competencia física mostraron valores positivos (fig. 27). Es muy probable que la ausencia de una relación aparente entre la proporción de machos con la actividad de canto y la competencia física, según el análisis independiente del factor tiempo (fig. 24), se haya debido a la poca resolución del análisis ya que los cuadrantes sólo tomaron en cuenta dos situaciones de proporción de machos, una de las cuales casi no se presentó (menos machos que hembras). Esto hizo que la mayoría de la variación en la proporción de machos estuviera encasillada en un mismo cuadrante.

La relación entre los cambios de la actividad de canto y la competencia física en el tiempo (cuadro 15, fig. 26) indicó que aproximadamente la mitad de los aumentos en uno de los estimadores correspondió con decrementos en el otro, es decir, que cambiaron de manera inversa. Cuando se presentó esta relación inversa, no fue lineal, es decir, no todos los individuos que dejaron de cantar comenzaron a competir físicamente, ni viceversa. Una explicación parcial a esto es que el análisis no excluyó a los machos que estuvieran llevando a cabo otras conductas, por lo que algunos de los machos que dejaron de competir

físicamente o de cantar, pueden haber optado por alternativas como escoltar a hembras con cría, asociarse con un individuo solitario, descansar o migrar. Al observar las relaciones de los cambios temporales en términos del contexto social, se encontró que la mayoría de los cambios en direcciones opuestas correspondieron a situaciones de abundancia alta y donde la mayoría de los individuos eran machos (cuadrante 3) mientras que el cuadrante de abundancia baja y mayor número de machos tuvo un mayor número de cambios en las dos conductas en el mismo sentido (cuadro 16, fig. 26). Esos resultados sugieren que puede haber una relación inversa entre los cambios en la actividad de canto y la competencia física, limitada a ciertas condiciones de abundancia alta, con lo que se explicaría la predominancia de cambios en un mismo sentido ante situaciones de abundancia baja.

Al considerar los resultados del análisis de la expresión de la competencia física y actividad de canto según el contexto social en conjunto con el análisis de los cambios en el tiempo, se encontró que los cambios en la actividad de canto, en su mayoría, coincidieron con cambios inversos en la abundancia y que las disminuciones en la actividad de canto fueron predominantemente paralelas a un aumento en la proporción de machos. Por otra parte, los cambios en la competencia física se dieron en la misma dirección que los cambios en la proporción de machos y los descensos en la competencia física estuvieron asociados con disminuciones en la abundancia (fig. 27).

Para tratar de integrar los resultados de este trabajo en el marco del sistema de apareamiento de la ballena jorobada, se lanzó la siguiente pregunta: ¿Cómo puede influenciar la abundancia y la proporción de machos a la actividad de canto y a la competencia física (o viceversa)?

De acuerdo con Medrano-González *et al.* (2001), uno de los cambios que resultan del aumento en la abundancia es el incremento en la tasa de encuentro entre individuos y en la intensidad de la competencia entre los machos. Los datos de este trabajo indicaron que el

aumento en la densidad de individuos y, por consiguiente, en la probabilidad de encuentro, podría ser un factor fundamental en determinar las actividades asociadas al apareamiento (figs. 24 y 25). Al aumentar la posibilidad de encuentro entre individuos, particularmente entre machos, aumentaría también la probabilidad de que un macho se encuentre con una situación donde decida competir físicamente. La disminución de la actividad de canto asociada al aumento en la abundancia permite plantear que los machos no sólo cantaron menos al aumentar la abundancia sino que al menos algunos cambiaron de actividad.

¿Qué logran los cantores al cantar? Sin entrar en complicaciones del contenido de información del canto, se puede decir que los cantores logran, al menos, dar a conocer que están ahí. Esto abre la posibilidad de que se acerque algún individuo en respuesta, incluyendo las hembras. Este fue el punto de partida para plantear el esquema de apareamiento que se describe a continuación, en el cual se buscó conjuntar los resultados de este trabajo y algunos aspectos del conocimiento previo de la biología reproductiva de la especie (fig. 30).

En un escenario simplista, éste sería el proceso llevado a cabo por una pareja de ballenas jorobadas en estado reproductivo en las zonas de estancia invernal. En primer lugar, el macho podría localizar o ser localizado por una hembra y, una vez que se encuentren, se llevaría a cabo el cortejo que culminaría con la cópula. Pero la proporción operativa de sexos complica el panorama, ya que no hay una hembra para cada macho sexualmente activo. Por lo tanto, el número de intentos de apareamiento en un área de reproducción estaría restringido al número de hembras sexualmente activas disponible. La mayoría de los machos tomarán el papel de competidores, agregándose a las agrupaciones que tengan hembras o separándose de ellas para comenzar intentos de apareamiento propios o interrumpir procesos de otros machos. Cada agrupación asociada con un intento de apareamiento tendría una zona de influencia local que permitiría que otros individuos en

ella puedan saber lo que ahí acontece. La cantidad de intentos de apareamiento dependerá de la abundancia relativa, que fluctúa con el movimiento de individuos que llegan y parten de las zonas de agregación a lo largo del invierno. Algunos de estos movimientos podrían reflejarse en un descenso en la abundancia y ser el resultado de los altos niveles de competencia física (Medrano-González *et al.*, 2001). Tras disminuir la abundancia, y por lo tanto la densidad, el canto aumentaría, pues nuevamente sería un método más efectivo para localizar pareja debido a la disminución en las tasas de encuentro.

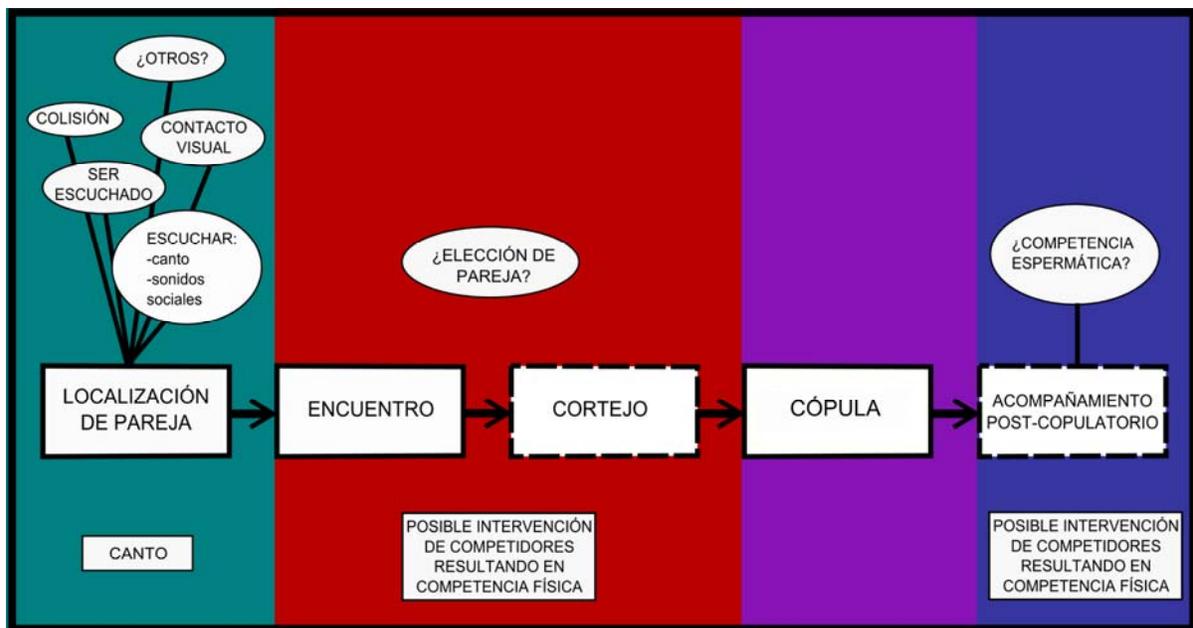


Figura 30. Esquema de apareamiento de las ballenas jorobadas. Los rectángulos centrales representan cinco posibles etapas asociadas al apareamiento de la ballena jorobada. Las fases de cortejo y acompañamiento post-copulatorio están marcadas con líneas cortadas, ya que son etapas hipotéticas. Los círculos indican algunos procesos que pueden estar participando en cada etapa. Los rectángulos inferiores muestran las etapas donde el canto y la competencia física podrían tener su papel activo.

El canto, entonces, constituiría una de varias maneras para permitir la localización de las parejas potenciales, con mayor importancia en situaciones de poca abundancia. Al aumentar la abundancia, aumentaría la probabilidad de que los machos detecten la presencia de hembras con mecanismos alternativos al canto, como escuchar sonidos sociales producidos por los grupos de competencia (donde normalmente hay una hembra),

o el contacto visual. Al haber una mayor posibilidad de encuentro con competidores, aumentaría también la probabilidad de que se desaten situaciones de competencia física, las cuales interrumpen el cortejo. Por lo tanto, los denominados “grupos de cortejo” serían más bien grupos de interrupción del mismo.

¿Pero cómo se explica que el canto está constantemente presente en las zonas de reproducción, aun en condiciones de alta abundancia? Se ha planteado que en otros rorcuales, como la ballena de aleta, el canto constituye un sistema de llamados a larga distancia que permite el encuentro entre individuos que normalmente están muy dispersos (Payne, 1995). Pero la separación entre individuos en las zonas de estancia invernal de las ballenas jorobadas no parece comparable con lo que se observa en las ballenas de aleta. De hecho, los cantores de ballena jorobada corren el riesgo de enmascarse acústicamente unos a otros, lo cual no hace raro que normalmente mantengan una separación aproximada de 5 km en las zonas de reproducción (Frankel *et al.*, 1995). Además de esto, el canto de las ballenas jorobadas presenta una mayor complejidad que el de otros rorcuales, incluyendo el uso de frecuencias de poco alcance. Por otra parte, se ha propuesto que los hábitos de agregación invernal de las ballenas jorobadas pueden asociarse a los periodos de glaciación, cuando las poblaciones se han visto obligadas a agregarse en zonas relativamente restringidas con áreas más pequeñas (Medrano González, 2003). Así, el canto de las ballenas jorobadas podría haber evolucionado a partir de los llamados a larga distancia comunes entre los rorcuales, volviéndose más complejo en su estructura como resultado de la competencia entre los machos en agregaciones invernales geográficamente pequeñas. Esto podría explicar su uso principal en situaciones de poca abundancia y mayor separación entre individuos, pero también su uso en otras situaciones de contexto social, tal vez, como mecanismo de competencia acústica. Este posible aspecto del canto podría estar asociado con la complejidad del mismo respecto a los cantos de otras especies cercanas, pero, para

abordar este problema, es necesario hacer un análisis de la estructura del canto que no se llevó a cabo en este estudio.

Conclusiones

La variación espacial y temporal de la abundancia de ballenas jorobadas observada durante los inviernos de 2002-2003, 2003-2004 y 2004-2005 en la Bahía de Banderas y la Isla Socorro corroboró observaciones previas que indican que la estancia invernal de las ballenas jorobadas está desfasada temporalmente en las dos localidades, llegando más tarde a la Isla Socorro. Tanto la Bahía de Banderas como la Isla Socorro presentaron la mayor abundancia en 2003 y los valores más bajos en 2005.

El seccionamiento parcial de las localidades de estudio permitió un análisis subregional de los datos que mostró una variación en los resultados a distintas escalas espaciales. Con esto se sugiere que una dinámica social y de competencia de las ballenas jorobadas puede quedar enmascarada si se observa de manera global, cuando realmente ocurre en una escala menor. Los resultados indicaron que las ballenas jorobadas y sus conductas no se presentaron de manera indistinta a lo largo y ancho de las dos localidades. Las hembras con cría mostraron una tendencia a distribuirse principalmente en la zona norte de la Bahía de Banderas y en los alrededores de la zona sur de la Isla Socorro. Además, los valores de competencia física y la composición de clases de sexo coincidieron con la posible existencia de un núcleo de actividades competitivas en la zona norte de la Isla Socorro, sin que sean exclusivas de la misma.

Se hizo un análisis de optimización de las particiones temporales buscando la unidad de tiempo más apropiada para manejar los datos de observaciones y de muestreo acústico en conjunto. El análisis propuso que el periodo óptimo de agrupación de datos, para el conjunto de resultados obtenidos era de 5.8 días. El promedio del número real de días navegados por semana en las dos localidades durante los tres años fue de 4.9 días. Por lo tanto, el análisis indicó que la agrupación de datos utilizada (periodos semanales)

representó una situación cercana al óptimo posible, dada la intención de utilizar periodos equivalentes en todos los años para facilitar las comparaciones.

Se encontró una dinámica de contexto social para las dos áreas de reproducción de la ballena jorobada estudiadas, que se ajusta a un modelo de tipo Hill de tres parámetros, indicando que los incrementos en la abundancia favorecen el aumento en la proporción de machos y que posiblemente derivan de la competencia física entre ellos. Las diferencias entre localidades, subregiones y años resultaron de las variaciones en las condiciones de abundancia en las que opera dicha dinámica. Los valores del coeficiente de Hill de las dos localidades sugirieron una mayor diversidad de interacciones posibles entre individuos en la Isla Socorro que en la Bahía de Banderas. Considerando también las diferencias encontradas entre los datos de estructura social, abundancia y competencia física entre las dos localidades y los reportes previos de las altas tasas de recaptura en la Isla Socorro con respecto a la Bahía de Banderas (Juárez-Salas, 2001), es posible que la dinámica de competencia en la Isla Socorro involucre un ordenamiento de jerarquías entre machos, ausente o menos evidente en la Bahía de Banderas, tal como fue planteado por Rosales Nanduca (2004).

La situación de contexto social más frecuente en las localidades y subregiones correspondió con proporciones de machos por encima de 0.5 ($> 1:1$ machos por hembra) y abundancias entre 1 y 3 individuos por hora.

Al analizar la relación del contexto social con la actividad de canto y la competencia física se encontró que los valores más altos de abundancia correspondieron con los valores mayores en la competencia física y con valores bajos de la actividad de canto. La relación temporal entre contexto social, actividad de canto y competencia física mostraron, nuevamente, que los cambios en la actividad de canto correspondieron de manera inversa con los cambios en la abundancia y que los cambios en la competencia física coincidieron

con los cambios en la proporción de machos en el mismo sentido. Además, se vio que el aumento y decremento en la competencia física y la actividad de canto no fueron independientes y mostraron una relación inversa ante condiciones de alta abundancia.

Con la evidencia obtenida se propuso un esquema del proceso de apareamiento de la ballena jorobada que consta principalmente de tres etapas, una antes de que se encuentren los individuos, otra posterior al encuentro y, finalmente, la cópula. En este esquema, la conducta del canto y la competencia física son importantes en momentos distintos del proceso de apareamiento y, más que alternativas contrapuestas, son el resultado de condiciones de abundancia distintas. La presencia permanente del canto en las zonas de reproducción, aun en situaciones de alta abundancia, sugiere que además de sistema de localización, el canto puede tener componentes de competencia acústica entre machos, pero se requiere de otro tipo de análisis para determinarlo.

Referencias

- Alcock, J. (2005). *Animal Behavior* (8ª ed.), Sinauer Associates, Sunderland, MA, EE. UU., 564 pp.
- Álvarez Sánchez, L. G., M. R. Stevenson y B. Wyatt (1978). “Circulación y Masas de Agua en la Región de la Boca del Golfo de California en la Primavera de 1970”, *Ciencias Marinas* (México), **5**(1): 57-69.
- Au, W. W. L. (1993). *The Sonar of Dolphins*, Springer-Verlag, Ciudad de Nueva York, NY, EE. UU., 277 pp.
- Au, W. W. L., A. A. Pack, M. O. Lammers, L. M. Herman, M. H. Deakosm y K. Andrews (2006). “Acoustic Properties of Humpback Whale Song”. *Journal of the Acoustical Society of America*, **120**(2):1103-1110.
- Au, W. W. L. (en preparación). *Fundamentals of Marine Bioacoustics*.
- Ávila Foucat, S. y L. Saad Alvarado (1998). “Valuación de la Ballena Gris (*Eschrichtius robustus*) y la Ballena Jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en México”, en *Aspectos Económicos de la Biodiversidad* (Benitez Díaz, H., E. Vega López, A. Peña Jiménez y S. Ávila Foucat, eds.), CONABIO y SEMARNAT, D.F., México, pp. 123-143.
- Baker, C. S. y L. M. Herman (1984). “Aggressive Behavior between Humpback Whales (*Megaptera novaeangliae*) Wintering in Hawaiian Waters”, *Canadian Journal of Zoology*, **62**(10): 1922-1937.
- 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 Eastern North Pacific”, *Marine Ecology Progress Series*, **31**: 105-119.
- Baker, C. S., L. Medrano-González, J. Calambokidis, A. Perry, F. Pichler, H. Rosenbaum, J. M. Straley, J. Urbán-Ramírez, M. Yamaguchi y O. von Ziegesar (1998). “Population Structure of Nuclear and Mitochondrial DNA Variation among Humpback Whales in the North Pacific”, *Molecular Ecology*, **7**(6): 695-707.
- Barlow, J. y P. C. Clapham (1997). “A New Birth-Interval Approach to Estimating Demographic Parameters of Humpback Whales”, *Ecology*, **78**(2): 535-546.
- Berta, A., J. L. Sumich y K. M. Kovacs (2006). *Marine Mammals, Evolutionary Biology* (2ª ed.), Academic Press, San Diego, CA, EE. UU., 496 pp.
- Borowski, G. H. (1781). *Gemeinnützige Naturgeschichte des Thierreichs*. Gottlieb August Lange, Berlin, Alemania, 1:1-21.
- Boyd, I. L. (2002). “Energetics: Consequences for Fitness”, en *Marine Mammal Biology: an Evolutionary Approach* (Hoelzel, A.R., ed.), Blackwell Publishing, Oxford, Reino Unido, pp. 247-277.
- Bradbury, J. W. y R. M. Gibson (1983). “Leks and Mate Choice”, en *Mate Choice* (Bateson, P. ed.), Cambridge University Press, Cambridge, MA, EE. UU., pp. 109-140.
- Bradbury, J. W. y S. L. Vehrencamp (1998). *Principles of Animal Communication*, Sinauer Associates, Sunderland, MA, EE. UU., 882 pp.
- Brekhovskikh, L. M. y Y. P. Lysanov (2002). *Fundamentals of Ocean Acoustics*, Springer-Verlag, Ciudad de Nueva York, NY, EE. UU., 279 pp.
- Brown, M., P. J. 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: Biological Sciences*, **259**(1355): 229-234.

- Brownell, R. L. y K. Ralls (1986). "Potential for Sperm Competition in Baleen Whales", en *Reports of the International Whaling Commission, Special Issue 8: Behaviour of Whales in Relation to Management* (Donovan, G.P. ed.), International Whaling Commission, Cambridge, Reino Unido, pp. 97-112.
- Calambokidis, J. y J. Barlow (2004). "Abundance of Blue and Humpback Whales in the Eastern North Pacific Estimated by Capture-recapture and Line-transect Methods", *Marine Mammal Science*, **20**(1):63-85.
- Calambokidis, J., 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 Ziegesar, M. E. Dahlheim, 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**(2): 215-226.
- Calambokidis, J., G. H. Steiger, J. M. Straley, T. J. Quinn, L. M. Herman, S. Cerchio, D. R. Salden, M. Yamaguchi, F. Sato, J. Urbán R., J. Jacobsen, O. von Ziegesar, K. C. Balcomb, C. M. Gabriele, M. E. Dahlheim, N. Higashi, S. Uchida, J. K. B. Ford, Y. Miyamura, P. Ladrón de Guevara P., S. A. Mizroch, L. Schlender y K. Rasmussen (1997). "Abundance and Population Structure of Humpback Whales in the North Pacific Basin", final report under contract No. 5ABNF500113 to the Southwest Fisheries Science Center, National Marine Fisheries Service. Cascadia Research Collective, Olympia, WA, EE. UU., 72 pp.
- Calambokidis, J., G. H. Steiger, J. M. Straley, L. M. Herman, S. Cerchio, D. R. Salden, J. Urbán R., J. K. Jacobsen, O. von Ziegesar, K. C. Balcomb, C. M. Gabriele, M. E. Dahlheim, S. Uchida, G. Ellis, Y. Miyamura, M. Yamaguchi, P. Ladrón de Guevara P., S. A. Mizroch, L. Schlender, K. Rasmussen, J. Barlow y T. J. Quinn II (2001). "Movements and Population Structure of Humpback Whales in the North Pacific", *Marine Mammal Science*, **17**(4): 769-794.
- Cano, P. F. A. y H. Tovilla (1991). "Oceanografía Física. Golfo de California", en *Oceanografía de Mares Mexicanos* (de la Lanza, G. E., compiladora), AGT, Ciudad de México, México, pp. 453-514.
- Castellanos, A. y A. Ortega Rubio (1994). "Características generales y el Origen del Programa de Investigación", en *La Isla Socorro, Reserva de la Biósfera Archipiélago de Revillagigedo, México* (Ortega Rubio, A. y A. Castellanos, eds.), Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C., La Paz, B.C.S., México, pp. 19-32.
- Cato, D. H., R. A. Paterson y P. Paterson (2001). "Vocalization Rates of Migrating Humpback Whales over 14 Years", *Memoirs of the Queensland Museum*, **47**(2): 481-489.
- Cerchio, S. (2003). "Paternity, Polygyny and Alternative Mating Tactics in Humpback Whales (*Megaptera novaeangliae*)", *Tesis doctoral*, University of Michigan, Ann Arbor, MI, EE. UU., 151 pp.
- Cerchio, S., J. K. Jacobsen y T. Norris (2001). "Temporal and Geographical Variation in Songs of Humpback Whales, *Megaptera novaeangliae*: Synchronous Change in Hawaiian and Mexican Breeding Assemblages", *Animal Behavior*, **62**(2): 313-329.
- Chase, W. y F. Bown (1997). *General Statistics* (3 ed.), John Wiley and Sons, Ciudad de Nueva York, NY, EE. UU., 601 pp.
- Chittleborough, R. G. (1955). "Aspects of Reproduction in the Male Humpback Whale *Megaptera nodosa* (BONNATERRE)", *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **6**(1): 1-29.

- Chittleborough, R. G. (1958). "The Breeding Cycle of the Female Humpback Whale, *Megaptera nodosa* (BONNATERRE)", *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **9**(1):1-18.
- Chittleborough, R. G. (1965) "Dynamics of Two Populations of the Humpback Whale, *Megaptera novaeangliae* (Borowski)", *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **16**(1): 33-128.
- Chu, K. y S. Nieu Kirk (1988). "Dorsal Fin Scars as Indicators of Age, Sex and Social Status in Humpback Whales (*Megaptera novaeangliae*)", *Canadian Journal of Zoology*, **66**(2):416-420.
- Clapham, P. J. (1996). "The Social and Reproductive Biology of Humpback Whales: an Ecological Perspective", *Mammal review*, **26**(1): 27-49.
- Clapham, P. J. (1999). "The Humpback Whale", en *Cetacean Societies: Field Studies of Dolphins and Whales* (Mann, J., R. Connor, P. Tyack y H. Whitehead, eds.), University of Chicago Press, Chicago, IL, EE. UU., pp. 173-196.
- 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**(12): 2853-2863.
- Clapham, P. J. y J. G. Mead (1999). "*Megaptera novaeangliae*", *Mammalian Species*, **604**:1-9.
- Clapham, P. J. y P. J. Palsbøll (1997). "Molecular Analysis of Paternity Shows Promiscuous Mating in Female Humpback Whales (*Megaptera novaeangliae*, Borowski)", *Proceedings: Biological Sciences*, **264** (1378): 95-98.
- Clapham, P. J., P. J. Palsbøll, D. K. Matilla y O. Vásquez (1992). "Composition and Dynamics of Humpback Whale Competitive Groups in the West Indies", *Behaviour*, **122**(3-4): 182-194.
- Clark C. W. y P. J. Clapham (2004). "Acoustic Monitoring on a Humpback Whale (*Megaptera novaeangliae*) Feeding Ground Shows Continual Singing into Late Spring", *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **271**(1543): 1051-1057.
- Clark, C. W. y W. T. Ellison (2002). "Potential Use of Low-Frequency Sounds by Baleen Whales for Probing the Environment: Evidence from Models and Empirical Measurements", en *Echolocation in Bats and Dolphins* (Thomas, J., C. F. Moss y M. Vater, eds.), University of Chicago Press, Chicago, IL, EE. UU., pp. 564-589.
- Clutton-Brock, T. H. (1989). "Mammalian Mating Systems", *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **236**(1285): 339-372.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (2004). *Programa de Conservación y Manejo, Reserva de la Biósfera Archipiélago de Revillagigedo, México*, Dirección General de Manejo para la Conservación, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), Ciudad de México, México, 219 pp.
- Craig, A. S. y L. M. Herman (1997). "Sex Differences in Site Fidelity and Migration of Humpback Whales (*Megaptera novaeangliae*) to the Hawaiian Islands", *Canadian Journal of Zoology*, **75**(11): 1923-1933.
- 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**(4): 745-755.
- Crisci, J. V. y M. F. López Armengol (1983). *Introducción a la Teoría y Práctica de la Taxonomía Numérica*, Monografía 26, Secretaría General de la Organización de los Estados Interamericanos, Buenos Aires, Argentina, 117 pp.
- Darling, J. D. y M. Bérubé (2001). "Interactions of Singing Humpback Whales with Other Males", *Marine Mammal Science*, **17**(3): 570-584.

- Davies, N. B. (1991). "Mating Systems" en *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (3ed.), (Krebs, J. R. y N.B. Davies, eds.), Blackwell Science, Oxford, Reino Unido, pp. 263-294.
- Dawbin, W. H. (1966). "The Seasonal Migratory Cycle of Humpback Whales" en *Whales Dolphins and Porpoises*, University of California Press, Berkeley y Los Angeles, CA, EE. UU., pp. 145-169.
- Dirección General de Investigación y Desarrollo de la Secretaría de Marina (2001). "Costa Oeste de Isla Socorro", S.M. 418 (carta oceanográfica), Secretaría de Marina, Ciudad de México, México.
- Emlen, S. T. y L. W. Oring (1977). "Ecology, Sexual Selection, and the Evolution of Mating Systems", *Science*, **197**(4300): 215-223.
- Fernández Bremauntz, A., M. Yarto Ramírez y J. Castro Díaz (2004). *Las Sustancias Tóxicas Persistentes en México*, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales e Instituto Nacional de Ecología, Ciudad de México, México, 260 pp.
- Frankel, A. S., C. W. Clark, L. M. Herman y C. M. Gabriele (1995). "Spatial Distribution, Habitat Utilization, and Social Interactions of Humpback Whales, *Megaptera novaeangliae*, off Hawai'i, Determined Using Acoustic and Visual Techniques", *Canadian Journal of Zoology*, **73**(6): 1134-1146.
- Frantzis, A. (1998). "Does Acoustic Testing Strand Whales?" *Nature*, **392**(6671): 29-29.
- Frazer, N. L. y E. Mercado III, (2000). "A Sonar Model for Humpback Whale Song", *IEEE Journal of Oceanic Engineering*, **25**(1): 160-182.
- Gilbert, P. M., D. M. Anderson, P. Gentien, E. Graneli y K. Sellner (2005). "The Global Complex Phenomena of Harmful Algal Blooms", *Oceanography*, **18**(2): 132-141.
- Glockner, D. A. (1983). "Determining the Sex of Humpback Whales *Megaptera novaeangliae* in their Natural Environment", en *Communication and Behaviour of Whales* (Payne, R. ed.), Westview, Boulder, CO, EE. UU., pp. 447-464.
- Glockner-Ferrari, D. A. y M. J. Ferrari (1990). "Reproduction in the Humpback Whale *Megaptera novaeangliae* in Hawaiian Waters 1975-1988: the Life History, Reproductive Rates and Behavior of known Individuals Identified through Surface and Underwater Photography", en *Individual Recognition of Cetaceans: Use of Photoidentification and Other Techniques to Estimate Population Parameters* (Hammond, P. S., S. A. Mizroch y G. P. Donovan, eds.), International Whaling Commission, Cambridge, Reino Unido, pp. 161-170.
- Goldberg, J. y C. Wilkinson (2004). "Global Threats to Coral Reefs: Coral Bleaching, Global Climate Change, Disease, Predator, Plagues and Invasive Species", en *Status of Coral Reefs of the World: 2004 vol.1* (Wilkinson, C., ed.), Australian Institute of Marine Sciences, Townsville, Queensland, Australia, pp. 67-92.
- Green, M. L., A. M. Zoidis y J. Pantukhoff (2001). "Singing Humpback Whales associate with Mothers and Calves", en *Abstracts of the 14th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, 28 nov.- 03 dic. 2001*, Vancouver, Canadá, p. 87.
- Gross, M. R. (1996). "Alternative Reproductive Strategies and Tactics: Diversity within Sexes", *Trends in Ecology and Evolution*, **11**(2): 92-98.
- Google Earth (2005), www.googleearth.com.
- Guinee, L. N., K. Shu y E. M. Dorsey (1983). "Changes over Time in the Songs of known Individual Humpback Whales (*Megaptera novaeangliae*)", en *Communication and Behavior of Whales* (Payne, R., ed.), Westview, Boulder, CO, EE. UU., pp. 59-78.
- Hafner, G. W., C. L. Hamilton, W. W. Steiner, T. J. Thompson y H. E. Winn (1979). "Signature Information in the Song of the Humpback Whale", *Journal of the Acoustical Society of America*, **66**(1): 1-6.

- Hoelzel, A. R., S. D. Goldsworthy y R. C. Fleischer (1999). "Population Genetic Structure", en *Marine Mammal Biology* (Hoelzel, R., ed.), Blackwell Publishing, Oxford, Reino Unido, pp. 325-352.
- Intergovernmental Negotiations Committee for a Framework Convention on Climate Change (1992). "Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático", FCCC/INFORMAL/84*, Organización de las Naciones Unidas, 29 pp.
- International Whaling Commission, Sub-Committee on Other Southern Hemisphere Whale Stocks (2004). "Annex H. Report of the Sub-Committee on Other Southern Hemisphere Whale Stocks" (Clapham, P., rapporteur), en www.iwcoffice.org/_documents/sci_com/SCRepFiles2004/56annexh.pdf, Sub-Committee on Other Southern Hemisphere Whale Stocks, International Whaling Commission, 17 pp.
- IUCN/SSC Polar Bear Specialist Group (2002). "Status of the Polar Bear", en *Polar bears: Proceedings of the 13th Working Meeting of the IUCN/SSC Polar Bear Specialist Group, 23-28 June 2001, Nuuk, Greenland* (Lunn, N. J., S. Schliebe y E. W. Born, eds.), IUCN, Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido, 21-31 pp.
- Jacobsen, J. K. y S. Cerchio (2001). "Geographic and Temporal Variation in the Distribution of Singing Humpback Whales at Isla Socorro, Mexican Pacific, 2000 and 2001", en *Abstracts of the 14th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, 28 nov.- 03 dic. 2001*, Vancouver, Canadá, pp. 106-107.
- Juárez Salas, R. A. (2001). "Tasas de Nacimiento e Intervalos entre partos del Rorqual Jorobado (*Megaptera novaeangliae*) en el Pacífico Mexicano", *Tesis de Licenciatura*, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México, 90pp.
- Jurasz, C. M. y V. P. Jurasz (1979). "Feeding Modes of the Humpback Whale, *Megaptera novaeangliae*, in Southeast Alaska", *Scientific Reports of the Whales Research Institute*, **31**:69-83.
- Katona, S. K. y J. A. Beard (1991). "Humpback Whales (*Megaptera novaeangliae*) in the Western North Atlantic Ocean", *Memoirs of the Queensland Museum*, **30**(2): 307-321.
- Larousse (2001). *Diccionario Enciclopédico* (7a ed.), Larousse, Bogotá, Colombia.
- Martineau, D., S. De Guise, M. Fournier, L. Shugart, C. Girard, A. Lagace y P. Beland (1994). "Pathology and Toxicology of Beluga Whales from the St. Lawrence Estuary, Quebec, Canada. Past, Present and Future", *Science of the Total Environment*, **154**(2-3): 201-215.
- Martins, C. C. A., M. E. Morete, M. H. Engel, A. C. Freitas, E. R. Secchi y P. G. Kinas (2001). "Aspects of Habitat use Patterns of Humpback Whales in the Abrolhos Bank, Brazil, Breeding Ground", *Memoirs of the Queensland Museum*, **47**(2): 563-570.
- Masera, O. R. (2006). "La Ecología Global desde la Perspectiva del Cambio Climático" *Ciencias*, **81**(1):4-15.
- Medrano González, L. (2003) "Aproximación a un Concepto de Dinámica Evolutiva en la Ballena Jorobada", en *Memorias de la XXVIII Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos, Bahía Banderas, Nayarit*, 12-14 Mayo, Nvo. Vallarta, México, p. 1.
- Medrano González, L. M. y J. Urbán Ramírez (2002). "La Ballena Jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en la Norma Oficial Mexicana 059-ECOL-1994, 2000. Ficha de la Especie, Categorización de Riesgo y Propuesta para un Plan Nacional de Investigación y Conservación", Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad Proyecto W024, CONABIO, Ciudad de México, México, 69 pp.

- Medrano-González, L., M. Salinas, I. Salas, P. Ladrón de Guevara y A. Aguayo (1994). "Sex Identification of Humpback Whales, *Megaptera novaeangliae*, on the Wintering Grounds of the Mexican Pacific Ocean", *Canadian Journal of Zoology*, **72**(10): 1771-1774.
- Medrano-González, L., A. Aguayo-Lobo, J. Urbán-Ramírez, y C. S. Baker (1995). "Diversity and Distribution of Mitochondrial DNA Lineages among Humpback Whales, *Megaptera novaeangliae*, in the Mexican Pacific Ocean", *Canadian Journal of Zoology*, **73**(9): 1735-1743.
- 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. Olavarría-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**(2): 465-479.
- Melville, H. (1851). *Moby-Dick*, Barnes and Noble, Ciudad de Nueva York, NY, EE. UU., 707pp.
- Mercado, E., y L. N. Frazer (1999). "Environmental Constraints on Sound Transmission by Humpback Whales", *Journal of the Acoustical Society of America*, **106**(5): 3004-3016.
- Mesnick, S.L. y K. Ralls (2002). "Mating Systems", en *Encyclopaedia of Marine Mammals* (Perrin, W. F., B. Würsig, J. G. M. Thewissen, eds.), Academic Press, San Diego, CA, EE. UU., pp. 726-733.
- Mikhalev, Y. A. (1997). "Humpback Whales *Megaptera novaeangliae* in the Arabian Sea", *Marine Ecology Progress Series*, **149**: 13-21.
- Mobley, J. y L. M. Herman, (1985). "Transience of Social Affiliations among Humpback Whales (*Megaptera novaeangliae*) on the Hawaiian Wintering Grounds", *Canadian Journal of Zoology*, **63**(4): 762-772.
- Nishiwaki, M. (1966). "Distribution and Migration of the Larger Cetaceans in the North Pacific as Shown by Japanese Whaling Results", en *Whales, Dolphins and Porpoises*, University of California Press, Berkeley y Los Angeles, CA, EE. UU., pp. 171-191.
- Noad, M., D. H. Cato, M. M. Bryden, M. Jenner y K. C. S. Jenner (2000). "Cultural Evolution in Whale Songs", *Nature*, **408**(6812): 537.
- Norris, T., M. Mc Donald y J. Barlow (1999). "Acoustic Detections of Singing Humpback Whales (*Megaptera novaeangliae*) in the Eastern North Pacific During their Northbound Migration", *Journal of the Acoustical Society of America*, **106** (1): 506-514.
- O'Hara, T. M. y T. J. O'Shea (2005). "Assessing Impacts of Environmental Contaminants", en *Marine Mammal Research, Conservation beyond Crisis* (Reynolds III, J., E., W. F. Perrin, R. R. Reeves, S. Montgomery y T. J. Ragen, eds.), John Hopkins University Press, Baltimore, MD, EE. UU., pp.63-83.
- Ortega, G. F. y R. G. Sánchez (1985). "Xenolitos Plutónicos de Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo", *Revista del Instituto de Geología, UNAM*, **6**(1): 37-47.
- Pack, A., D. R. Salden, M. J. Ferrari, D. A. Glockner-Ferrari, L. M. Herman, H. A. Stubbs ay J. M. Straley (1998). "Male Humpback Whale Dies in Competitive Group", *Marine Mammal Science*, **14**(4): 861-873.
- Palsbøll, P. J., J. Allen, M. Bérubé, P. J. Clapham, T. P. Feddersen, P. S. Hammond, R. R. Hudson, H. Jørgensen, S. Katona, A. Holm Larsen, F. Larsen, J. Lien, D. K. Mattila, J. Sigurjónsson, R. Sears, T. Smith, R. Spomer, P. Stevick y N. Øien (1997). "Genetic Tagging of Humpback Whales", *Nature*, **388**(6644): 767-769.

- Payne, K., P. Tyack y R. Payne (1983). "Progressive Changes in the Song of Humpback Whales (*Megaptera novaeangliae*): A Detailed Analysis of Two Seasons in Hawaii", en *Communication and Behavior of Whales* (Payne, R. ed.), Westview, Boulder, CO, EE. UU., pp. 9-57.
- Payne, P. M., J. R. Nicholas, L. O'Brien y K. D. Powers (1986). "The Distribution of the Humpback Whale, *Megaptera novaeangliae*, on Georges Bank and in the Gulf of Maine in Relation to Densities of the Sand Eel, *Ammodytes americanus*", *Fishery Bulletin* **84**(2):271-277.
- Payne, R. (1995). *Among Whales*, Scribner, Ciudad de Nueva York, NY, EE. UU., 431 pp.
- Payne, R. S. y S. McVay (1971). "Songs of Humpback Whales", *Science*, **173**(3997): 585-597.
- Reeves, R. y P. J. Rijnders (2002). "Conservation and Management", en *Marine Mammal Biology: an Evolutionary Approach* (Hoelzel, R., ed.), Blackwell Publishing, Oxford, Reino Unido, pp. 388-415.
- Richardson, W. J., C. R. Greene, C. I. Malme, D. H. Thomson (1995). *Marine Mammals and Noise*, Academic Press, San Diego, CA, EE. UU., 576 pp.
- Rice, D. W. (1978). "The Humpback Whale in the North Pacific: Distribution, Exploitation, and Numbers", en *Report on a Workshop on Problems Related to Humpback Whales (Megaptera novaeangliae) in Hawaii* (Norris, K. S. y R. R. Reeves, eds.), Report to the U.S. Marine Mammal Commission NTIS PB-280-794, 90 pp.
- Rice, D. W. (1998). *Marine Mammals of the World: Systematics and Distribution, Special Publications of the Society for Marine Mammals, no. 4*, The Society for Marine Mammalogy, Lawrence, KS, EE. UU., 231 pp.
- Rosales Nanduca, H. (2004). "Transiciones entre las Agrupaciones del Rorcual Jorobado (*Megaptera novaeangliae*) en el Pacífico Mexicano", *Tesis de Licenciatura*, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México, 73 pp.
- Ross, P. S., G. M. Ellis, M. E. Ikononov, L. G. Barret-Lennard y R. F. Adisson (2000). "High PCB Concentrations in Free-Ranging Pacific Killer Whales, *Orcinus orca*: Effect of Age, Sex and Dietary Preference", *Marine Pollution Bulletin*, **40**(6): 504-515.
- 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*, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México, 211 pp.
- Samuels, A. y P. Tyack, (1999). "Flukeprints: a History of Studying Cetacean Societies", en *Cetacean Societies: Field Studies of Dolphins and Whales* (Mann, J., R. Connor, P. Tyack, y H. Whitehead, eds.), University of Chicago Press, Chicago, IL, EE. UU., pp. 9-44.
- Satia, B. P. y D. M. Bartley (1997). "Introductions of Aquatic Organisms in Africa", *FAO Aquaculture Newsletter*, **17**: 14-17.
- Silber, G. K. (1986). "The Relationship of Social Vocalizations to Surface Behavior and Aggression in the Hawaiian Humpback Whale (*Megaptera novaeangliae*)", *Canadian Journal of Zoology*, **64**(10): 2075-2080.
- 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**(11): 1938-1947.
- Stevick, P. T., J. Allen, P. J. Clapham, N. Friday, S. K. Katona, F. Larsen, J. Lien, D. K. Matilla, P. J. Palsbøll, J. Sigurjónsson, T. D. Smith, N. Øien, P. S. Hammond (2003). "North Atlantic Humpback Whale Abundance and Rate of Increase Four Decades after Protection from Whaling", *Marine Ecology Progress Series B*, **250**: 263-273.

- Straley, J. M. (1986). "Fall and Winter Occurrence of Humpback Whales (*Megaptera novaeangliae*) in Southeastern Alaska", *Reports of the International Whaling Commission, Special Issue 12*: 319-323.
- Stryer, L. (1995). *Biochemistry* (4a ed.), W.H. Freeman and Company, Ciudad de Nueva York, NY, EE. UU., pp. 158-159.
- Thain, M. y M. Hickman (1994). *Dictionary of Biology* (9a ed.), Penguin Books, Londres Reino Unido, 665 pp.
- Tyack, P. (1981). "Interactions between Singing Hawaiian Humpback Whales and Conspecifics nearby", *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **8**(2): 105-116.
- Tyack, P. (1998). "Acoustic Communication under the Sea", en *Acoustic Communication in Animals: Recent Technical Advances* (Evans, C.S. y S.L. Hopps, eds.), Springer-Verlag, Heidelberg, Alemania, pp. 163-220.
- Tyack, P. y H. Whitehead (1983). "Male Competition in Large Groups of Wintering Humpback Whales", *Behaviour* **83**: 132-154.
- Urbán, J. y A. Aguayo (1987). "Spatial and Seasonal Distribution of the Humpback Whale *Megaptera novaeangliae*, in the Mexican Pacific", *Marine Mammal Science*, **3**(4): 333-344.
- Urbán, J., C. Álvarez, M. Salinas, J. Jacobsen, K. C. Balacomb III, A. Jaramillo, P. Ladrón de Guevara y A. Aguayo (1999). "Population Size of the Humpback Whale, *Megaptera novaeangliae*, in Waters off the Pacific Coast of Mexico", *Fishery Bulletin*, **97**(4): 1017-1024.
- Urbán, J., A. Jaramillo, A. Aguayo, P. Ladrón de Guevara, M. Salinas, C. Álvarez, L. Medrano, 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**(2): 101-110.
- Van Dolah, F. M. (2005). "Effects of Harmful Algal Blooms", en *Marine Mammal Research, Conservation beyond Crisis* (Reynolds III, J., E., W. F. Perrin, R. R. Reeves, S. Montgomery y T. J. Ragen, eds.), John Hopkins University Press, Baltimore, MD, EE. UU., pp. 85-99.
- Weinrich, M. (1998). "Early Experience in Habitat Choice by Humpback Whales (*Megaptera novaeangliae*)", *Journal of Mammalogy*, **79**(1):163-170.
- Weinrich, M. T., M. Martin, R. Griffiths, J. Bove y M. R. Schilling (1997). "A Shift in Distribution of Humpback Whales, *Megaptera novaeangliae* in Response to Prey in the Southern Gulf of Maine", *Fishery Bulletin*, **95**(4): 826-836.
- Wilson, E. O. (1980). *Sociobiology: The Abridged Version*, Belknap Press, Cambridge, MA, EE. UU., 366 pp.
- Winn, H. E. y L. K. Winn (1978). "The Song of the Humpback Whale *Megaptera novaeangliae* in the West Indies", *Marine Biology*, **47**(2): 97-114.
- White head, H. y J. Mann (1999). "Female Reproductive Strategies of Cetaceans: Life Histories and Calf Care", en *Cetacean Societies: Field Studies of Dolphins and Whales* (Mann, J., R. Connor, P. Tyack y H. Whitehead, eds.), University of Chicago Press, Chicago, IL, EE. UU., pp. 219-246.
- World Commission on Environment and Development (1987). *Our Common Future*, Oxford University Press, Oxford, Gran Bretaña, 400 pp.
- Wyrтки, K. (1965). "Surface currents of the eastern Tropical Pacific Ocean." *Bulletin of the Inter-American Tropical Tuna Commission*, **9**(5):271-304.

ANEXO 1

Equipo de grabación utilizado en el muestreo acústico

LUGAR	AÑO	HIDRÓFONO	GRABADORA 1	GRABADORA 2
La Bahía de Banderas	2003	BM214	SONY TC-D5M	SONY TCM-25DV
La Bahía de Banderas	2004	BM 8263-2	SONY TCM-25DV	
La Bahía de Banderas	2005	HTI-96-MIN	RadioShack CTR-121	
La Isla Socorro	2003	BM 8263-2	SONY TC-D5M	
La Isla Socorro	2004	JJ1	SONY TC-D5M	
La Isla Socorro	2005	JJ1	SONY TC-D5M	

Grabadoras

Modelo	Frecuencias de respuesta	Intervalo dinámico
SONY TC-D5M	0.02-19 kHz (con cassettes tipoIV)	58 dB
SONY TCM-25DV	0.25-6.3 kHz	No disponible
Radio Shack CTR 121	No disponible	50 dB

Hidrófonos

Modelo	Sensibilidad dB re 1V/ μ Pa	Ganancia del pre-amplificador	Direccionalidad
BM214	-162.5 (0.02-100 kHz) \pm 2.5 (con pre-amplificador)	30dB	Omnidireccional en el plano horizontal
BM 8263-2	-160 (0.02-150kHz) \pm 2 (con pre-amplificador)	35dB	Omnidireccional en el plano horizontal
HTI-96-MIN	-168.2 (0.02-30kHz) \pm i ?	-	Omnidireccional
JJ1	-200 (0.1-20 kHz) \pm 13	-	Omnidireccional



*Muchas cosas hay que destruir
para edificar el nuevo orden...*

Jorge Luis Borges, Deutsches requiem

*...hay que abrir de par en par las ventanas
y tirar todo a la calle, pero sobre todo,
hay que tirar también la ventana...*

Julio Cortázar, Rayuela