



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**PATRONES DE VENTILACIÓN Y HÁBITOS DEL  
RORCUAL JOROBADO (*MEGAPTERA NOVAEANGLIAE*)  
DURANTE SU ESTANCIA INVERNAL EN EL  
PACÍFICO MEXICANO**

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

**BIÓLOGA**

PRESENTA

**Karla Villavicencio Llamosas**

Director de tesis: Dr. Luis Medrano González  
Codirectora: Biól. María de Jesús Vázquez Cuevas



México, DF

DIVISION DE ESTUDIOS PROFESIONALES

FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION ESCOLAR

2000.

280595



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

RECIBIDO EN LA SECRETARÍA DE EDUCACIÓN PÚBLICA  
MÉXICO D.F. 1980

**MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO**  
Jefa de la División de Estudios Profesionales  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: "Patrones de ventilación y hábitos del rorcual jorobado, Megaptera novaeangliae, durante su estancia invernal en el Pacífico mexicano"

realizado por Karla Villavicencio Llamosas

Con número de cuenta 9350569-6 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de tesis

Propietario Dr. Luis Medrano González

Propietario Biól. María de Jesús G. Vázquez Cuevas

Propietario Dra. María Eugenia Gonsebatt Bonaparte

Suplente Dr. René Cárdenas Vázquez

Suplente Biól. Paloma Ladrón de Guevara Porras

FACULTAD DE CIENCIAS  
U.N.A.M.

*Edna M. Suárez*

Consejo Departamental de Biología  
Dra. Edna María Suárez Díaz



DEPARTAMENTO  
DE BIOLOGIA

**A DIOS**

**El junta como montón las aguas  
del mar,  
El pone en depósitos los  
abismos.  
Salmo 33:7**

## CONTENIDO

RESUMEN . . . . .	1
ABSTRACT . . . . .	2
INTRODUCCIÓN . . . . .	3
ANTECEDENTES . . . . .	6
La ballena jorobada. . . . .	6
Biología de las ballenas jorobadas en México . . . . .	10
Reproducción . . . . .	15
Metabolismo y tasas de ventilación . . . . .	20
PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN . . . . .	25
Objetivos. . . . .	28
ÁREA DE ESTUDIO . . . . .	29
Bahía de Banderas . . . . .	29
Isla Socorro . . . . .	30
MÉTODOS . . . . .	32
Observaciones de campo. . . . .	32
Análisis de datos . . . . .	33
RESULTADOS . . . . .	42
Estructura conductual . . . . .	42
Patrones de ventilación y conducta en distintas agrupaciones . . . . .	50
Forma de gasto de las reservas de energía . . . . .	72
DISCUSIÓN . . . . .	77
CONCLUSIONES . . . . .	84
AGRADECIMIENTOS . . . . .	86
REFERENCIAS . . . . .	89
APÉNDICES . . . . .	102
1. Forma de registro de tasas ventilatorias y conducta . . . . .	103
2. Conductas en superficie de ballenas jorobadas en México . . . . .	104
3. Agrupaciones de ballenas jorobadas observadas en México . . . . .	105
4. Índice de cuadros y figuras . . . . .	106
5. Índice de abreviaturas y fórmulas . . . . .	110

## RESUMEN

Del rorcual jorobado (*Megaptera novaeangliae*) en México, actualmente se necesita investigar más sobre sus hábitos para explicar la estructura e historia de su población de modo útil para fines de conservación. A partir de la conducta observable en superficie de diferentes agrupaciones, este estudio plantea caracterizar mejor la estructura conductual de esta ballena en fase invernal, analizar sus patrones de respiración e inferir con ello la forma del gasto de las reservas de energía de la especie durante su estancia invernal en el Pacífico mexicano en relación con el efecto de las actividades humanas.

Se visitaron la Bahía de Banderas, Nayarit-Jalisco y la Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo, México observando ballenas desde puntos fijos en tierra y desde embarcaciones. Estas dos localidades representan, respectivamente, una zona perturbada por las actividades humanas y otra casi prístina. Se hicieron observaciones individuales de la mayor duración posible registrando eventos discretos de conducta en superficie y de respiración. Con esta información se examinaron la diversidad de conductas y la distribución de las duraciones de apnea. Se definió un índice de actividad en superficie que resultó inverso a la duración de apnea y a la energía que, hipotéticamente, el conjunto de las conductas representadas necesita para realizarse. Este índice de actividad asimismo tiene relación directa con la diversidad de dichas conductas la cual es mayor en animales solitarios y crías. Se propone que, a partir de un estado indiferenciado en donde la diversidad de conductas en superficie es alta, esta diversidad disminuye en relación con el grado de interacción con otras ballenas u objetos así como con la ocupación en actividades específicas como el canto. Este proceso de diferenciación igualmente se refleja durante la maduración de los animales. Los patrones de ventilación son específicos para cada tipo de agrupación en cada región estudiada. Un análisis de varianza factorial muestra que la variación en la frecuencia ventilatoria deriva de las diferencias entre las distintas agrupaciones y el efecto específico que diferencias regionales tienen en cada agrupación. La diferencia intrínseca entre regiones es marginal. Esto sugiere fuertemente que la perturbación antropogénica en la costa pacífica mexicana afecta a las ballenas jorobadas en dependencia de las actividades que éstas realizan. Los cantores y las hembras con cría son las agrupaciones donde se observan las mayores diferencias regionales de conducta y patrón de ventilación. Aunque los patrones de ventilación son variables entre agrupaciones y regiones y el perfil estacional de las agrupaciones es variable entre años, se observa que el consumo de aire de ballenas de distinto sexo y estado reproductivo es casi invariable y con una tasa casi constante. Esto indica que los hábitos invernales de las ballenas jorobadas están restringidos por sus reservas de energía y que el consumo de energía se observa en su fase lineal. En las hembras con cría de la Bahía de Banderas la tasa ventilatoria es considerablemente menor pero, como esta tasa se encuentra dentro de la capacidad aeróbica, ello no indica necesariamente un uso distinto de energía aunque sí una forma de estrés.

## ABSTRACT

About the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) in México, more research on its habits is needed to explain its population structure and history for conservation purposes. From the behaviour of different groupings observed in the surface, this study looks for a better characterization of the behavioural structure of this whale in wintering phase, to analyze its breathing patterns and thereby, to infer the energy stores usage during its winter stay in the Mexican Pacific in relation with the effect of human activities.

Bahía de Banderas, Nayarit-Jalisco and Isla Socorro, Revillagigedo Archipelago, México were visited to observe whales from shore and boats. These localities represent, respectively, an area perturbed by human activities and another almost pristine. Individual observations of the longest possible duration were made recording discrete events of surface behaviour and breathing. With this information the behavioural diversity and the distribution of apnea durations were examined.

A surface activity index was defined and found to be inverse to apnea duration and to the energy hypothetically needed to perform the represented behaviours. This activity index has also a direct relationship with the behavioural diversity which is higher in lone animals and calves. It is proposed that, from an undifferentiated stage for which behavioural diversity is high, such a diversity decreases in relation to the interaction degree with other whales or objects as well as to occupation in specific activities such as singing. This differentiation process is also reflected in the maturing of animals.

Ventilation patterns are specific for each grouping in a given study area. A factorial variance analysis shows that the variation in ventilation rates derives from the differences between groupings and the specific effect that regional factors have in each grouping. The intrinsic difference between regions is marginal. This indicates that anthropogenic perturbation in the Mexican Pacific coast affects the humpback whales in dependence of the activities they are engaged in. Singers and cows with calves are groupings for which the greatest regional differences in behaviour and ventilation pattern are observed. Although the ventilation patterns vary between groupings and regions and the seasonal profile of groupings is variable between years, the air consumption in whales of different sex and reproductive status is almost unvariable and having a constant rate. This suggests that the humpback whales' winter habits are constrained by their energy stores and that energy consumption is observed in its linear phase. For cows with calves in Bahía de Banderas ventilation rate is considerably lower but, because such a rate is within the aerobic capacity, this does not necessarily indicate a different energy usage though it is a stress form.

## INTRODUCCIÓN

Al voltear una mirada hacia el mar y observar su inmensidad, tal vez se pueda distinguir entre la bruma un soplo de vida, vida que palpita dentro de sus aguas y reclama el aire que la cubre. El brillo de sus grandes nostrilos y el sonido que genera el aire que sale de éstos, estremece a los tripulantes de cualquier embarcación que se encuentre a su paso. El surtidor, como antes era llamado por los navegantes, se disipa poco a poco y ahí, en su medio, las olas se mueven cadenciosamente y el cielo se decora de blanco con las nubes. De pronto, del agua emerge un dorso casi como una montaña, ancho y brillante, el cual se va arqueando poco a poco hasta el punto en que la envergadura de una gran aleta queda delante de nuestros ojos, después desaparece por completo y de nuevo sólo la leve bruma cubre la superficie del océano. No se percibe más que calma y el vuelo de las aves, el sol pinta de un naranja luminoso y un ligero viento nos toca la cara. El silencio de este momento se rompe en un minuto por el salto vigoroso del animal en donde queda fuera del agua todo su cuerpo, el impacto de la caída genera tal turbulencia que no hay acción que nos deje más claro el tamaño de una ballena. Y es que no sólo es su tamaño sino el saber que esa pizca de vida que le hemos robado al océano, la sangre como menciona Asimov, después de muchos pasos evolutivos ha quedado confinada, circula por venas y arterias alrededor de todo su cuerpo y la hace poder vivir dentro de la fuente de vida. Líquido vital que al mismo tiempo para una criatura unicelular es toda su sangre ya que le provee de alimento y oxígeno.

No cabe duda que los organismos han evolucionado y han hecho de sus aparatos y sistemas estructuras más especializadas, han respondido a las necesidades de su medio y han resuelto los problemas que la misma naturaleza les ha impuesto. Los cetáceos, por ejemplo, han perdido características externas típicas de los mamíferos terrestres como el pelo; sus extremidades anteriores se han modificado como aletas y su cuerpo es fusiforme. Este grupo

se ha confundido con los peces pero es claro que tiene su origen en los mamíferos terrestres.

Las ballenas, como otros mamíferos marinos, se adaptaron a vivir en el agua conservando la respiración aérea y este hecho hace interesante su desarrollo en el medio acuático ya que presentan modificaciones no nada más en su aparato circulatorio y respiratorio sino en todo su organismo (Kooyman *et al.* 1981). Las adaptaciones al medio acuático incluyen, entre otras, la locomoción, alimentación, reproducción, orientación y comunicación. El que estos animales puedan permanecer bajo el agua por periodos prolongados sin salir a respirar o el que puedan mantener su temperatura corporal a pesar de su tamaño, sin sobrecalentarse o enfriarse demasiado son adaptaciones que hay que considerar al estudiar el metabolismo de estos organismos.

Una de las principales características adaptativas de las ballenas es poseer una gruesa capa de grasa que constituye un almacén de energía que las hace relativamente independientes de las condiciones ambientales y de los recursos alimenticios locales. Estos organismos pueden mantener una temperatura corporal similar a la de un mamífero terrestre (entre 30°C y 42°C) incluso cuando la temperatura del agua es bajo cero y vivir de tres a seis meses a expensas de la mitad de su grasa así como cubrir sus necesidades metabólicas durante las migraciones (Kanwisher y Ridgway 1983, Vaughan 1988).

El rorcual jorobado o ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) tiene una capa de grasa subcutánea que mide de 14 a 19 centímetros en las hembras (Ridgway y Harrison 1985). Esta capa actúa como reserva de energía cuando migra desde distintas zonas de altas latitudes en el Pacífico norte, donde se alimenta en el verano, a aguas tropicales y subtropicales del Pacífico mexicano, para reproducirse en el invierno lo cual incluye criar y aparearse (Locker y Brown 1981, Urbán y Aguayo 1987).

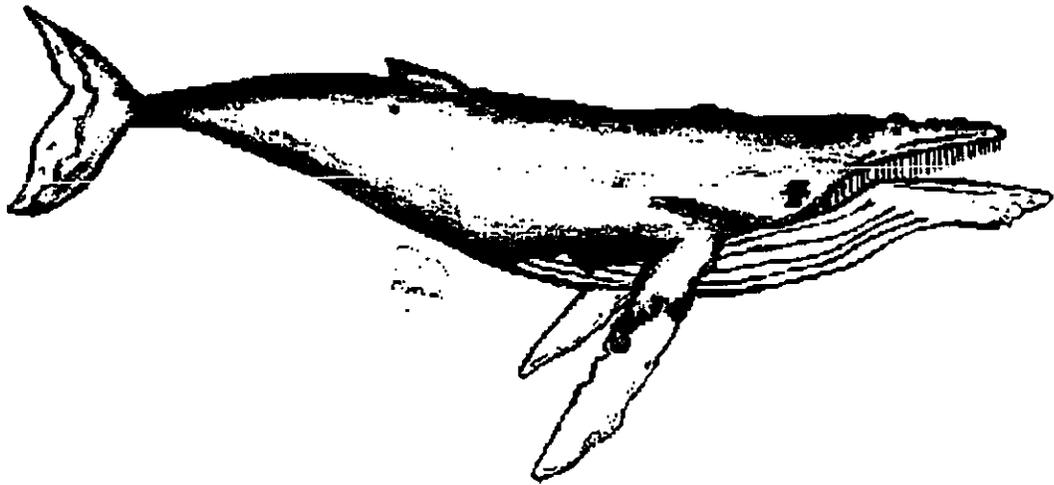
Las diferentes clases de sexo y edad de esta especie tienen un perfil temporal característico en su migración que parece estar determinado por la duración del día y por las variaciones en las condiciones oceanográficas.

Esto hace suponer que el uso de las reservas de energía en las ballenas jorobadas durante el invierno no es uniforme y que depende del sexo y estado reproductivo de los animales. Como las ballenas no se alimentan durante la etapa invernal, este posible uso diferencial de las reservas de energía puede estar restringido por su cantidad. Una primera aproximación para describir gastos de energía de las ballenas es analizar los patrones de ventilación ya que la tasa ventilatoria es proporcional a la tasa metabólica relativa en los mamíferos en condiciones basales (Schmidt-Nielsen 1984). Los patrones de ventilación se relacionan con la conducta y actividad de los animales pero esta relación no es trivial pues la asimilación de oxígeno en cada ventilación no es constante ni directamente relacionada con la conducta que se realiza simultáneamente. Este problema puede solucionarse inicialmente con registros de la mayor duración posible en los cuales la tasa ventilatoria puede corresponder a una tasa metabólica relativa promedio. En virtud del gran crecimiento de las actividades de observación de ballenas, se compararon la conducta y patrones de ventilación de las ballenas jorobadas de dos zonas de agregación en el Pacífico mexicano con distinto grado de perturbación humana.

## ANTECEDENTES

### La ballena jorobada

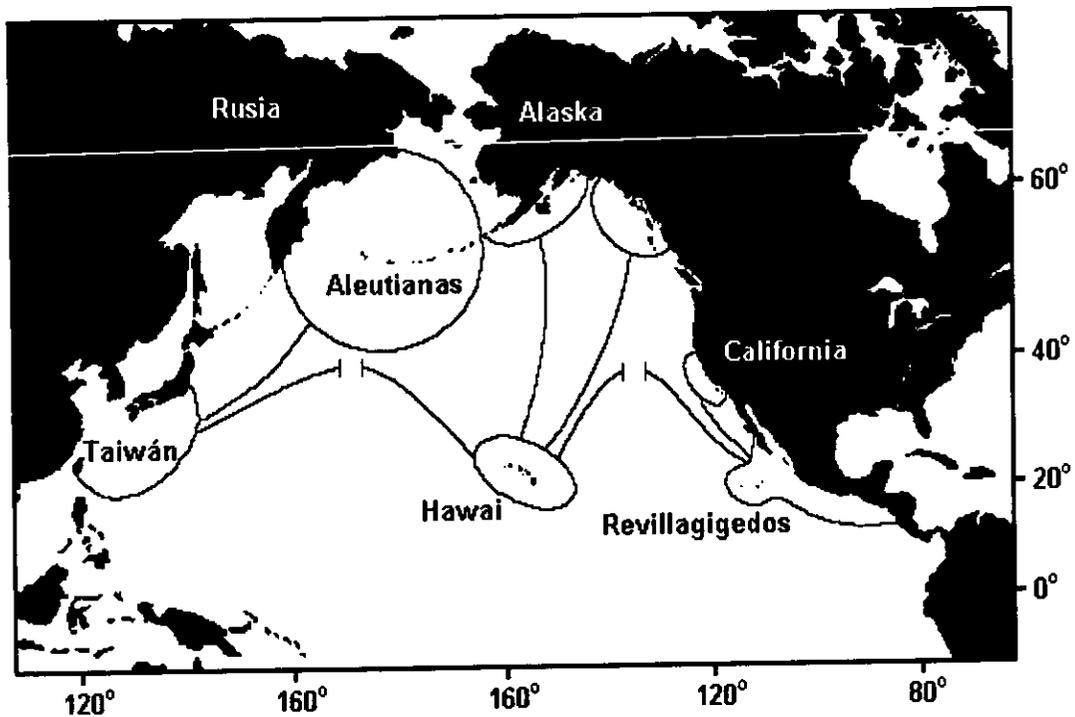
Esta especie también recibe los nombres de rorcual jorobado y yubarta. Morfológicamente se distingue de otras ballenas por tener nódulos pilosos en la cabeza y alrededor de la boca y poseer unas aletas pectorales grandes que miden un tercio de la longitud total de su cuerpo. Estas ballenas miden aproximadamente 15 metros y pesan alrededor de 35 toneladas. Su cuerpo es robusto y oscuro dorsalmente (Tomilin 1967, Leatherwood y Reeves 1983, Watson 1985). La aleta dorsal se sitúa en el tercio posterior y su forma varía individualmente al igual que la aleta caudal que posee un patrón de coloración único, que permite diferenciar a los individuos y que es base para estudios poblacionales diversos (Katona *et al.* 1979, Figura 1). Las ballenas jorobadas, como otros cetáceos, tienen un ciclo migratorio anual que comprende una etapa de alimentación en aguas frías durante el verano y una etapa de parto, crianza y apareamiento que ocurre en el invierno en aguas tropicales y subtropicales de alrededor de 25°C (Dawbin 1966, Lockyer y Brown 1981). En el mundo se distinguen tres grandes poblaciones de estos animales: la del Pacífico norte, la del Atlántico norte y la del Océano Austral. En el Pacífico norte existen tres subpoblaciones de ballenas jorobadas: la asiática, la central o hawaiana y la americana. La subpoblación asiática tiene sus áreas de alimentación en las aguas del Mar de Okhostk y alrededor de la Península de Kamchatka y se reproduce en Corea del Sur, las Islas Marianas, las Islas Ryukyu, las Islas Bonin y Taiwán. Las ballenas de la subpoblación central se alimentan frente a las costas de Alaska y se reproducen en las aguas adyacentes a las Islas Hawai. Por último, las ballenas de la subpoblación americana se distribuyen en verano frente a la costa de California, algunas aparecen frente a la Columbia Británica e incluso Alaska, y se reproducen en costas mexicanas desde Baja California Sur hasta Oaxaca, incluyendo las Islas Revillagigedo.



**Figura 1.** Rorcual jorobado, *Megaptera novaeangliae*. La palabra *Megaptera* está formada por dos raíces griegas: *me-gas* que significa grande y *pteron* que significa ala o aleta. El nombre específico *novaeangliae* deriva de la raíz latina *novus* que significa nuevo (a) y de la latinización *angliae* que se refiere a Inglaterra, esto es, Nueva Inglaterra por el origen del espécimen que sirvió para la descripción de la especie (Leatherwood y Reeves 1983). Dibujo de Rodrigo Villavicencio Llamosas.

En el Pacífico nororiental, las ballenas jorobadas llegan hasta Costa Rica (Rice 1974, Darling y McSweeney 1985, Urbán y Aguayo 1987, Steiger y Calambokidis 1991, Figura 2). No se han establecido con precisión las rutas que las ballenas siguen en el recorrido de la migración pero se sabe de la relación de muchos puntos iniciales y terminales (Urbán y Aguayo 1987, Urbán *et al.* 1994, Calambokidis *et al.* 1997). Estos animales son fieles a sus destinos migratorios siendo esta fidelidad más marcada hacia las zonas de alimentación. La filopatria migratoria se establece, al parecer, por el aprendizaje de los críos al permanecer con sus madres durante su primer año de vida y completar con ellas un ciclo migratorio (Dawbin 1966, Baker *et al.* 1986, Clapham y Mayo 1987). Durante la fase invernal las ballenas no se alimentan o lo hacen

ocasionalmente (Gendrón y Urbán 1993). Factores como las corrientes, la topografía y las propiedades fisicoquímicas de las masas de agua no parecen determinantes para la ruta migratoria pero, en el caso de las ballenas jorobadas, la etapa reproductiva se asocia claramente a aguas someras y tibias y la etapa de alimentación a zonas subpolares de productividad regularmente alta (Dawbin 1966). La fidelidad a los destinos migratorios a largo plazo ocasiona una subdivisión jerarquizada de las poblaciones y entre los grupos de reproducción que se encuentran aislados geográficamente ocurren mezclas de grado diverso (Baker y Medrano-González 1998). La organización social de las ballenas jorobadas en las zonas de alimentación se caracteriza por presentar conductas cooperativas entre los individuos a diferencia de las agregaciones invernales donde el comportamiento de los animales, principalmente el de los machos, es competitiva e incluso de agresión. Igualmente los grupos de ballenas en las zonas de alimentación son relativamente estables a lo largo de la temporada de alimentación lo que contrasta con las zonas de reproducción donde las asociaciones de ballenas son efímeras (Baker y Herman 1984b, Mobley y Herman 1985). El rorcual jorobado es una especie que estuvo en peligro de extinguirse a raíz de su captura comercial y se explotó ampliamente hasta la primera mitad del siglo XX. Las poblaciones del Atlántico norte se protegieron en 1955 y más tarde en 1965 se extendió su protección a las poblaciones del Pacífico norte y el Hemisferio sur. La Comisión Ballenera Internacional en 1966 detuvo la captura comercial de rorcuales jorobados y aunque las poblaciones se están recuperando, aún se consideran vulnerables a los efectos de la contaminación del mar y el tráfico de embarcaciones (National Marine Fisheries Service 1991). La población original del Atlántico norte se estima en 10,000 ballenas (Winn y Reichley 1985), la captura comercial redujo la población a 700 animales en 1932 (Breiwick *et al.* 1983) y para 1990 la estimación se incrementó hasta 5,505 individuos (Katona y Beard 1990). En el Pacífico norte la población se redujo hasta tal vez menos de 1,000 individuos (Mac Vay 1966, Rice 1978).

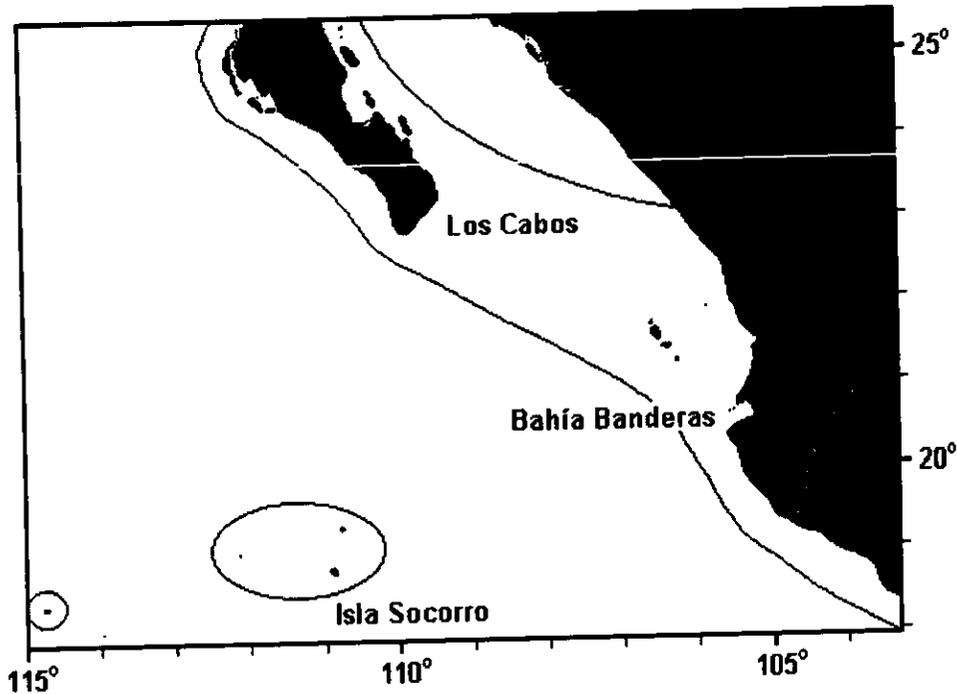


**Figura 2.** Destinos migratorios de las ballenas jorobadas en el Pacífico norte. Las líneas discontinuas indican reavistamientos de los mismos individuos en diferentes años. Tomado de Medrano-González *et al.* 1995a.

En las zonas de alimentación del Pacífico norte se estiman alrededor de 230 animales en California central (Calambokidis *et al.* 1988), 310 para el sur de Alaska (Baker *et al.* 1985), 100 para la Sonda Prince William (von Ziegesar y Matking 1986) y 1,247 para el Golfo de Alaska (Brueggeman *et al.* 1988). Datos recientes para las zonas de reproducción indican 400 ballenas en Japón, 4,000 en Hawai 900 en Revillagigedo y 1,800 en la costa pacífica mexicana (Urbán *et al.* 1994, 2000, Calambokidis *et al.* 1997). Se estima un total de 700 ballenas distribuidas en aguas adyacentes a la Isla Socorro y alrededor de 300 en aguas aledañas a la Isla Isabel (Alvarez Flores 1987, Campos Ramos 1989, Alvarez *et al.* 1990).

## Biología de las ballenas jorobadas en México

Las aguas mexicanas en el Pacífico son una zona de agregación invernal de ballenas jorobadas distinguiéndose tres subregiones: 1) La costa occidental de Baja California, desde la Isla Cedros en la parte oeste de la península hasta Loreto en el lado este; 2) La costa occidental de México, desde Mazatlán, Sinaloa hasta el Istmo de Tehuantepec incluyendo las aguas aledañas a las Islas Isabel y Marías y 3) El Archipiélago de Revillagigedo que comprende las Islas Socorro, Clarión, Roca Partida y San Benedicto. Una cuarta zona de distribución de ballenas jorobadas en México existe en la región de las grandes islas del Golfo de California. La identidad, estacionalidad y migración de estos últimos animales no se han determinado con precisión; parece tratarse de una estancia de todo el año con preferencia a la fase de alimentación en el verano. No se disponen datos sobre movimientos estacionales y/o migratorios de estos animales. La abundancia total estimada en México es de 2,700 animales (Rice 1974, Urbán y Aguayo 1987, Campos Ramos 1989, Alvarez *et al.* 1990, Gendron y Urbán 1993, Ladrón de Guevara Porras 1995, Urbán *et al.* 1994, 2000, Calambokidis *et al.* 1997, Figura 2, Figura 3). Uno de los factores determinantes en la distribución de la ballena jorobada es la extensión de la plataforma continental (Dawbin 1966, Glockner y Ferrari 1984, Baker 1985). En la Bahía de Banderas las agrupaciones con crías se distribuyen en profundidades menores a los 100 metros, de uno a cuatro kilómetros de distancia a la costa. Posiblemente esta distribución en aguas someras y poco profundas permita a las hembras con crías tener mejores condiciones para amamantarlas, mantenerlas alejadas de las fuertes corrientes profundas y del ataque de depredadores. Las agrupaciones sin cría se encuentran más alejadas de la costa, de dos a cuatro kilómetros y en aguas de 10 a más de 100 metros de profundidad. Las agrupaciones de cantores y parejas llegan a estar presentes en lugares con profundidades de 500 a 1,000 metros. Los animales solitarios son los únicos presentes en zonas con más de 1,000 metros de profundidad (Ladrón de Guevara Porras 1995).



**Figura 3.** Distribución de las ballenas jorobadas en el Pacífico mexicano indicada por la zona en gris. Las ballenas se agregan principalmente entre Los Cabos y la Bahía de Banderas pero se pueden encontrar desde Baja California hasta Costa Rica.

Los grupos de machos en competencia, parejas, solitarios y cantores se presentan alrededor de 10 kilómetros alejados de la costa. El sitio preferencial de las ballenas en esta bahía es en la parte norte y noroeste (Ladrón de Guevara Porras 1995). En la Isla Socorro las agrupaciones que presentan crías se localizan en promedio a 200 metros de distancia de la costa y en aguas con profundidades de 50 metros y las que no tienen crías se ubican en promedio a 1,000 metros alejadas de la costa (Campos Ramos 1989, Salas Rodarte 1993). La distribución de los cantores parece relacionarse con las mejores condiciones para la emisión y propagación del canto. En la Bahía de Banderas los rorcuales se distribuyen más alejados de la costa donde encuentran una pendiente suave y

un fondo arenoso. En la Isla Socorro la distribución es cerca de la costa (Campos Ramos 1989, Salinas *et al.* 1991) donde la pendiente es pronunciada y el fondo rocoso (Ortega *et al.* 1992). Este hecho es similar a lo encontrado en Silver Bank donde los cantores tienen preferencia por las zonas someras con 20 a 40 metros de profundidad y con un fondo plano y suave y donde no hay arrecifes coralinos (Whitehead 1981). La distribución de grupos de cortejo, parejas y solitarios observada en México y Hawai es de intervalos más amplios con respecto a la costa y profundidad. Esta distribución puede afectarse por el aumento de las actividades humanas realizadas en estas áreas (Glockner-Ferrari y Ferrari 1990, Ladrón de Guevara Porras 1995).

Las primeras ballenas jorobadas pueden arribar a la Bahía de Banderas desde la primera semana de octubre y las últimas pueden partir a mediados de abril. La mayor abundancia normalmente se presenta entre la primera semana de enero y la segunda semana de febrero variando cada año de acuerdo con la influencia de las corrientes frías y cálidas. En la Isla Socorro las ballenas están presentes tal vez desde diciembre pero se han observado desde mediados de enero hasta principios de mayo. Durante la segunda quincena de febrero y la primera de marzo se registra el mayor número de animales en la zona. En la región de Los Cabos, Baja California Sur, las ballenas se presentan de enero a abril y el máximo de animales ocurre durante el mes de marzo (Urbán y Aguayo 1987, Campos Ramos 1989, Ladrón de Guevara Porras 1995).

Las variaciones temporales en la temperatura superficial del mar pudieran ser un estímulo para la migración de zonas de invierno a zonas de verano, pueden afectar considerablemente los hábitos de las ballenas jorobadas e influir en la tasa de mezcla de subpoblaciones ya que las ballenas, al parecer, pueden ser capaces de modificar sus destinos migratorios en dependencia de la temperatura del mar (Ladrón de Guevara Porras. En proceso). El fotoperiodo por su parte parece un estímulo de la migración desde zonas de alimentación a zonas de reproducción. Cuando el periodo de luz de día se acorta, se inicia el movimiento a latitudes bajas donde las ballenas llegan a reproducirse (Dawbin

1966, Lockyer y Brown 1981, Day 1992).

Durante la última deglaciación (hace 10,000 años aproximadamente), el tamaño poblacional de las ballenas jorobadas en ambos océanos del Hemisferio norte se incrementó debido al retiro de los hielos. Estos cambios climáticos han favorecido la expansión de zonas de alimentación y reproducción de las poblaciones originando cambios de distribución y abundancia así como diferenciación genética (Baker y Medrano-González 1998).

En las zonas de reproducción de nuestro país, principalmente en Los Cabos y la Bahía de Banderas, en los últimos años ha aumentado la afluencia de turistas para observar a las ballenas jorobadas. Esta actividad de observación de cetáceos en vida libre se desarrolla en diferentes lugares del mundo. La conducta de los animales se afecta por estas actividades por lo que se han realizado estudios con el fin de ver el efecto de las embarcaciones turísticas en el comportamiento de diferentes especies. El rorcual común o ballena de aleta (*Balaenoptera physalus*) ignora a las embarcaciones a menos que pasen a una distancia menor de 30 metros de ellas (Watkins 1982). Las embarcaciones no afectan significativamente el porcentaje de tiempo total que las ballenas pasan en la superficie (Stone *et al.* 1992). La ballena de Minke (*Balaenoptera acutorostrata*) presenta reacciones positivas o indiferentes hacia las embarcaciones aunque ocasionalmente presenta reacciones negativas (Hoyt 1995). La ballena franca (*Eubalaena glacialis*) presenta reacciones positivas y los sonidos producidos por los motores no las perturban en un grado considerable (Watkins 1982). La ballena gris (*Eschrichtius robustus*) modifica su patrón de buceo en presencia de embarcaciones. A menor distancia entre las hembras y la embarcación, el tiempo de apnea es más prolongado (Cortez Aguilar 1997, Mosig Reidl 1997). Estudios recientes reportan que la ballena jorobada exhibe numerosas actividades de superficie en presencia de embarcaciones pero se reportan igualmente casos de evasión (Clapham y Matila 1993). Ramírez Sánchez (1995) observó una disminución en los intervalos de respiración de la ballena jorobada en presencia de embarcaciones

en Los Cabos. Baker y Herman (1982, 1989) reportan un decremento en los intervalos de respiración de la misma especie en el sureste de Alaska. El comportamiento de las ballenas en las agregaciones de alimentación en Alaska puede modificarse por embarcaciones que circulan a 4 kilómetros de distancia pero la mayoría de los cambios se registran por embarcaciones en un radio de 400 metros (Baker y Herman 1989). Un estudio prospectivo en la Bahía de Banderas demostró que, en un radio de 4 millas náuticas, hay una relación inversa entre el tráfico de embarcaciones y la actividad en superficie de las ballenas (Medrano 1993a). Otro estudio realizado en la Bahía de Banderas reporta igualmente una modificación en las pautas conductuales de las ballenas jorobadas en presencia de embarcaciones como cambio de rumbo y evasión, entre otros (Hernández Ventura 1997). Es claro que la industria turística de observación de ballenas afecta el comportamiento y los patrones de ventilación de la ballena jorobada, así como de otras especies de cetáceos, por lo que es necesario lineamientos que regulen estas actividades (Bauer *et al.* 1993, Norris 1994, Corkeron 1995, Janik *et al.* 1996, Mosig Reidl 1997, Scheifele 1997). En 1996 se publicó en el diario oficial de la federación la Norma Oficial Mexicana de emergencia para la regulación de la observación de ballenas, en particular de la ballena gris. Avila Foucat (1998) realizó una propuesta de lineamientos y estrategias para la observación turística de la ballena jorobada cuyos puntos más importantes son: 1) La expedición de permisos para la observación de ballenas (el número máximo de permisos es de 150 en la Bahía de Banderas); 2) Distancia mínima de acercamiento a las ballenas 30 metros; 3) Rutas y zonificación que limiten las zonas de observación de ballenas para evitar el acoso; 4) Horarios fijos para cada embarcación; 5) Velocidad de acercamiento de 5 a 6 nudos; 6) Número máximo de embarcaciones observando una ballena de dos y 7) No acercarse a las hembras con cría. En general, el conocimiento de estos animales en México es importante ya que nuestro país juega un papel primordial en la conservación de las ballenas jorobadas a largo plazo (Medrano-González *et al.* 1995, Baker y Medrano-González 1998).

## Reproducción

La madurez sexual de las ballenas jorobadas hembras se alcanza generalmente entre los cuatro y seis años de edad aunque en algunos animales es hasta los siete años. Observaciones del comportamiento de los machos sugieren que éstos llegan a la madurez sexual a la misma edad que las hembras pero la actividad reproductiva parece iniciarse más tarde (Clapham y Mayo 1987a, Clapham 1992). La talla aproximada de la ballena jorobada al madurar sexualmente es de 11.4 a 12.4 metros para las hembras y de 11 a 12 metros para los machos. El periodo de gestación es de 11 a 11.5 meses. Las crías nacen en aguas tropicales y subtropicales durante el invierno, miden de 4.5 a 5 metros y pesan de 1,300 a 1,400 kilogramos. La lactancia dura de 6 a 11 meses y la cría se desteta después de completar la migración a las zonas de alimentación (Chittleborough 1957).

Chittleborough (1957), al examinar 249 fetos de la costa oeste de Australia de 1949 a 1955, encontró una proporción de machos de 51.4%. Medrano *et al.* (1994) realizaron un estudio de identificación del sexo de ballenas jorobadas en el Pacífico mexicano utilizando un análisis molecular de biopsias de piel. La mayoría de las muestras de este estudio se recolectaron en grupos de competencia y por ello los machos representan el 75% de la muestra. Una corrección por la cantidad de agrupaciones muestreadas, aún indica una proporción mínima de 60% de machos lo que puede derivar de sobrestimar la proporción de los machos en las agrupaciones por su conducta defensiva. En la Bahía de Banderas, donde las agrupaciones de hembra con cría están bien representadas, se observa una proporción de sexos de 1:1. Un estudio de la composición de sexos de grupos de ballenas jorobadas durante la migración a lo largo de la costa de Australia, realizado con técnicas de genética molecular, asimismo reveló una proporción sexual de 2.4 machos por hembra que se interpretó como que aproximadamente el 50% de hembras no migran a las zonas de reproducción cada año sino que permanecen en las zonas de alimentación. El muestreo se realizó en todas las agrupaciones de ballenas lo

que descarta un sesgo en la proporción de sexos por el tipo de agrupaciones muestreadas (Brown y Corkeron 1995) aunque la proporción de machos por agrupación igualmente puede sobrestimarse (Medrano *et al.* 1994).

La mayoría de las hembras maduras conciben después del destete de la cría, resultando un nacimiento cada dos años. Alternativamente, una hembra puede concebir al año siguiente resultando un ciclo de tres años o quedar preñada inmediatamente después del parto resultando un ciclo de un año. Esto último puede presentarse por la pérdida de una cría después del parto teniendo como resultado dos preñeces en un año con sólo una cría viva o siendo exitosa la concepción y teniendo dos crías en dos años (Chittleborough 1957, Leatherwood y Reeves 1983, Glockner y Ferrari 1984, Watson 1985, Winn y Reichley 1985, Baker *et al.* 1987, Clapham y Mayo 1987, Straley 1994, Clapham 1995). En las zonas de reproducción de la ballena jorobada, el intervalo promedio de reproducción es de 2.2 años en Hawai (Glockner y Ferrari 1984, Baker *et al.* 1987, Glockner-Ferrari y Ferrari 1990) y para Revillagigedo un intervalo promedio de 2.1 años (Salas Rodarte 1993). De datos obtenidos en zonas de alimentación, se reporta para Alaska un intervalo de 2.9 años (Baker y Herman 1987) y 2.3 años en el Golfo de Maine (Clapham y Mayo 1990).

Aunque el ciclo reproductivo considerado típico es de dos años, el número de nacimientos en intervalos de un año es alto (Chittleborough 1958, Glockner-Ferrari y Ferrari 1990, Salas Rodarte 1993) y eso puede ser una respuesta poblacional a la sobrexplotación de la especie. Una causa directa de intervalos de reproducción de un año es la de un periodo de alimentación extenso y abundante que permite que las hembras almacenen más energía para la reproducción (Lockyer y Brown 1981). Es difícil distinguir entre la reproducción anual y la preñez post-parto debido a la muerte del neonato. Las hembras de nueve a 14 años de edad pueden ser capaces de parir una cría cada año. La edad estimada en la cual ocurre la ovulación post-parto es entre los 10 y 36 años. La ovulación post-parto es un evento común en las hembras de

ballena jorobada pero sólo una proporción de éstas puede tener periodos de preñez anual. Los animales de mayor tamaño tienen igualmente almacenes de grasa mayores y eso permite que puedan reproducirse anualmente. Las hembras fértiles de mayor edad son más hábiles en atrapar a sus presas y por lo tanto tienen más posibilidades de tener ciclos reproductivos anuales (Straley 1994). Ya que la madurez sexual de las jorobadas es relativamente tardía y no pueden reproducirse más que una vez al año, las tasas de reproducción poblacionales son bajas y eso impide que las poblaciones se recuperen rápidamente. Las tasas de reproducción de la ballena jorobada varían en todo el mundo lo que podría deberse a respuestas diferentes a la explotación comercial, que fue un tanto mayor en el Pacífico que en el Atlántico después del año 1900 (Winn y Reichley 1985). Estimaciones de la tasa de reproducción en Hawai son de 7.2%, 9.1% y 9.6% crías/total de individuos (Herman y Antinoja 1977, Baker *et al.* 1987). En México, para la Bahía de Banderas la tasa es de 8.4% y para la Isla Socorro de 9.9% (Salas Rodarte 1993). En el Atlántico, en Silver Bank, la tasa promedio es de 7.8% (Whitehead 1982).

Las ballenas jorobadas pueden encontrarse solitarias o formando agrupaciones distintivas con conductas más o menos estereotipadas. Las formas de agrupación y conducta observadas en las zonas de reproducción son: 1) Animales solitarios, 2) Machos solitarios en actividad de canto, 3) Parejas de adultos y/o juveniles, 4) Hembras con cría, 5) Hembras con cría y una escolta que normalmente es un macho y 6) Grupos de machos en competencia que pueden incluir una hembra o una hembra con cría (Darling 1977, Clapham *et al.* 1992). Los animales solos se han observado en la mayoría de las ocasiones en nado activo (Herman y Antinoja 1977). Se han registrado individuos solitarios con tiempos de inmersión y superficie que podrían ser identificados como cantores, pero no se reporta ningún fenómeno de canto. Las canciones, que consisten en grupos de sonidos repetidos regularmente y con una estructura, son emitidas por los machos solamente. Aunque los cantores se describen típicamente como animales estacionarios y solitarios, se han

registrado ballenas cantando y nadando en grupos. Nunca se han escuchado canciones estructuradas claramente en nado activo. La ocurrencia común de las canciones dentro del contexto reproductivo supone la idea de que el canto es un componente del sistema de apareamiento (Frankel *et al.* 1994). Medrano *et al.* (1994) han reportado que algunos machos cantores interrumpen su canto al llegar otro animal para formar parejas. En dos ocasiones este animal resultó ser una hembra y no se presentó ninguna agresión. Las parejas de ballenas jorobadas pueden desarrollar actividades sincronizadas y/o agonísticas (Mobley y Herman 1985). Entre las demás agrupaciones de sexo y edad son fácilmente distinguibles las crías por su tamaño y una estrecha relación con su madre. Regularmente, una hembra con cría se encuentra descansando y esta actividad puede suponer el amamantamiento. En algunas ocasiones se puede observar a la cría realizando despliegues como saltos y coletazos. Una hembra y su cría pueden en ocasiones estar acompañadas de una escolta que es un macho en espera de que la hembra entre en estro (Baker y Herman 1984a, Silber 1986, Brown y Corkeron 1995). El tamaño de los grupos competitivos varía de tres a 15 individuos y generalmente están formados por un animal núcleo más o menos pasivo. Hay normalmente una escolta principal que es la ballena más cercana al animal núcleo e individuos periféricos. En ocasiones se observan escoltas secundarias. El animal núcleo es, en la mayoría de las ocasiones, hembra y las escoltas principales, retadores y escoltas secundarias son machos. Estos machos compiten para copular o determinar relaciones de dominancia. El grado de agresión aumenta con la cantidad de ballenas en el grupo. En los grupos de competencia ocurren procesos de agregación y separación de individuos. El momento de mayor intercambio de miembros en los grupos coincide con la mayor densidad de ballenas en la mitad de la temporada reproductiva en donde se registra también el mayor grado de agresión. Esto puede darse como resultado del incremento en la actividad ovulatoria y en la actividad testicular que presentan las ballenas al coincidir de igual forma el arribo de machos y hembras maduras y a la tendencia de machos

competitivos a afiliarse con hembras ovulando. Las hembras pueden repeler en forma agresiva la aproximación de los machos no deseados. Algunos despliegues de los machos son los frecuentes trenes de burbujas y el agrandamiento de tamaño de los surcos guloventrales, para aparentar mayor tamaño hacia los machos competidores, además de golpes con las aletas pectorales y la aleta caudal (Baker y Herman 1984a, Mobley y Herman 1985, Clapham *et al.* 1992, Medrano *et al.* 1994, Gómez Lozano 1998). Los participantes en estos grupos no siempre son individuos sexualmente maduros, es posible que la participación de individuos juveniles sea parte del proceso de socialización y aprendizaje de los mismos (Mattila *et al.* 1989). Los sonidos sociales que son variables, erráticos y sin un patrón constante ni continuo, se han registrado exclusivamente en estos grupos (Frankel *et al.* 1995).

Las diferentes clases de sexo y edad de esta especie migran de manera distintiva. Las hembras preñadas son las primeras en llegar a las zonas de alimentación, les siguen las hembras y machos inmaduros, el resto de las hembras con los machos maduros y finalmente las hembras recién lactando y sus crías. Estas últimas son las que en el siguiente año, migran primero a las zonas de reproducción seguidas por hembras y machos inmaduros, machos maduros, hembras en anestro y hembras preñadas (Dawbin 1966). Los requerimientos energéticos por tanto también varían. Los animales jóvenes utilizan su energía principalmente para el crecimiento y las hembras consumen más energía en la lactancia y la preñez que en otra etapa de su vida (Lockyer 1984). La alimentación de una hembra define las posibilidades de que su cría nazca y se desarrolle adecuadamente. Para que la alimentación satisfaga esto, las hembras preñadas parecen recurrir a la estrategia de llegar antes que los demás individuos a las zonas de alimentación y migrar al último a las zonas de reproducción maximizando la asimilación de nutrientes para la preñez y la lactancia (Lockyer 1975, 1976). Factores como la permanencia en las zonas de alimentación, abundancia y calidad de alimento, así como la asimilación diferencial de nutrientes asociada al estado reproductivo de los animales

pueden explicar la diferencia en el grosor de la capa de grasa (Dawbin 1966, Lockyer *et al.* 1985). Esta capa de grasa resulta útil para mantener la demanda energética de estos animales en las zonas de reproducción.

### **Metabolismo y tasas de ventilación**

La tasa metabólica en los organismos se puede determinar midiendo la cantidad de calor liberada en un periodo definido. De forma indirecta, la tasa metabólica se puede medir en función de otros factores relacionados con la utilización de energía que no son la producción de calor como es el consumo de oxígeno o el gasto cardiaco. El consumo de oxígeno puede a su vez medirse con la tasa ventilatoria y en el caso de los mamíferos, esto puede hacerse en condiciones extremas de reposo en donde el volumen de oxígeno asimilado por ventilación es constante (Eckert *et al.* 1987, Schmidt-Nielsen 1984). Estas condiciones normalmente son difíciles de cumplir e irrelevantes para el estudio de la conducta. Los mamíferos marinos en particular respiran aperiódicamente, pasan hasta un 85% del tiempo bajo el agua y tienen breves intervalos en la superficie. Durante buceos prolongados, la tasa metabólica de estos organismos decrece (Kooyman *et al.* 1980) y el problema de medirla mediante la tasa ventilatoria es muy complicado ya que la tasa metabólica promedio depende del número, duración y secuencia de las apneas que ocurren durante la medición.

Se ha intentado estimar la tasa metabólica en los cetáceos mediante la proporción superficie/volumen (Lockyer 1975, 1976) y otros datos morfométricos como el peso de órganos internos y la capacidad pulmonar. De acuerdo a Scholander (1940), la capacidad pulmonar de una ballena de aleta podría ser alrededor de 2.5 a 2.8%, que es algo menor a la del hombre y a la de los odontocetos pequeños y concluyó que tanto el volumen de intercambio pulmonar como la capacidad pulmonar de los cetáceos son eficientes por la naturaleza elástica de sus tejidos lo que es más bien una adaptación al buceo.

Wahrenbrock *et al.* (1974) reportaron los volúmenes pulmonares de una cría de ballena gris a distintas edades que permaneció en cautiverio por un año. A los 14 meses de edad, la ballena pesaba 6.5 toneladas y su volumen pulmonar promedio era de 220 litros lo que corresponde a 3.5% de su peso corporal. Parry (1949) realizó una estimación del consumo de energía analizando la variación estacional en el grosor de la capa de grasa. Esta aproximación presentó varios problemas, ya que el contenido de lípidos de la capa hipodérmica en ballenas barbadas varía un 50% de una parte del cuerpo a otra además de que la capa de grasa no es el único sitio de reserva de lípidos habiendo depositación en el hígado y los huesos. Lockyer (1976) estimó la tasa metabólica basal para una ballena de 122 toneladas utilizando el 10% de la tasa metabólica en actividad basándose en la máxima velocidad al navegar que es de alrededor de 30 kilómetros por hora. El valor fue de  $3.75 \times 10^5$  kcal/día. Los estudios que reportan valores aproximados de la tasa metabólica en mamíferos marinos son pocos y algunos sugieren que la tasa metabólica de los mamíferos marinos es más alta que la tasa metabólica de los mamíferos terrestres de su misma talla. Kanwisher y Ridgway (1983) realizaron un experimento de pérdida de calor con marsopas. El contenedor lleno de agua de mar en donde se encontraba el animal experimental era como un calorímetro. Con un termistor se registró la temperatura en función del tiempo. Se demostró que las marsopas tenían una tasa metabólica dos o tres veces superior que la de mamíferos terrestres del mismo peso. Otros trabajos (Schmitz y Lavigne 1984, Lavigne 1986) reportan que la tasa metabólica de los mamíferos marinos es similar a la de los mamíferos terrestres cuando ésta es medida en condiciones similares. Estos autores determinan la tasa metabólica basal por la ecuación de Kleiber:  $M=70W^{0.75}$  donde  $M$  es la tasa metabólica en kcal/día y  $W$  el peso en kilogramos. La tasa metabólica de focas y ballenas medida con esta ecuación es alrededor de dos veces mayor que la de los mamíferos terrestres. Estas determinaciones son más elevadas porque en la mayoría de los mamíferos marinos estudiados no se cumplen los criterios de Kleiber que establecen que

la tasa metabólica debe de medirse en animales maduros y en reposo. Whittow (1987) hizo una descripción de las diferentes formas de termoregulación en los mamíferos marinos concluyendo que muchas de estas especies tienen en común un nivel alto de producción de calor metabólico pero que en otras la producción de calor es similar a las especies terrestres. Este autor reporta varios valores de producción de calor en reposo. La nutria marina (*Enhydra lutris*) es el mamífero marino más pequeño, tiene una producción relativa de calor metabólico de 1,764.46 kcal/día por lo que diariamente se alimenta del 23% de su peso corporal. El manatí (*Trichechus*) tiene el valor más bajo de producción relativa de calor metabólico que es de 1,012.34 kcal/día. Una cría de ballena gris de 5,500 kilogramos produce 116,219 kcal/día. Kshatriya y Blake (1988) proponen un modelo para calcular el costo energético de la ballena azul (*Balaenoptera musculus*) durante la migración. Este modelo describe la temperatura como dependiente del gasto metabólico a diferentes latitudes en función del peso de la ballena con la tasa metabólica variando de manera lineal en relación con la temperatura ambiente. Por debajo de la temperatura crítica, la tasa metabólica permanece constante. El costo energético de transporte (*COT*) de una ballena se define como la potencia (*P*) requerida para mover cierto peso (*W*) a cierta velocidad (*V*), esto es,  $COT = P/WV$ . El costo de transporte calculado para una ballena gris de 15 toneladas nadando a una velocidad de 2.0 metros/segundo con un gasto diario de  $285 \times 10^3$  kcal es de 0.10 kcal/kg km.

Leatherwood (1982) comenta que los patrones de ventilación de las ballenas varían en relación con factores como la duración del día, estación del año, área geográfica, condiciones ambientales, número de individuos presentes, jerarquía dentro del grupo y composición de edades en el grupo. Los patrones de ventilación de la ballena de bonete (*Balaena mysticetus*) en el mar de Beaufort se han estudiado mediante observaciones aéreas en diferentes comportamientos habiéndose reportado un promedio de duración de buceo de  $6.3 \pm 7.7$  minutos. El tiempo invertido en la superficie después de estos buceos

es de  $1.3 \pm 0.9$  minutos y el número de respiraciones durante este tiempo es de  $4.9 \pm 3.6$ . Las observaciones indican que estas ballenas invierten mucho tiempo alimentándose y se observa una tendencia a realizar series de buceos poco profundos de duración más o menos constante (Würsig *et al.* 1984). Sumich (1983) utilizó las tasas ventilatorias para estimar el costo energético de la ballena gris viajando a una velocidad promedio de 1.97 metros/segundo. Se reportó una tasa ventilatoria promedio de 0.72 respiraciones/minuto. El análisis de las duraciones de apnea de 11 individuos de esta especie indica que las ballenas grises presentan dos tipos de apneas. Unas apneas son largas, de poco más de dos minutos y al parecer representan el límite de buceo aeróbico. Otras apneas son cortas, de menos de un minuto y son dos terceras partes de las apneas totales. Cortez Aguilar (1997) reportó en la ballena gris cuatro patrones de respiración para hembras con cría. El primer patrón indica una distribución de frecuencias muy uniforme, es decir, que ninguna apnea es particularmente frecuente. El segundo patrón muestra una secuencia de apneas cortas alternadas con una apnea larga. Este buceo se realiza en trenes aislados de varias apneas de baja duración. El tercer patrón es el llamado tren de trenes, donde el patrón se vuelve más complejo involucrando series de apneas cortas y largas que se repiten con cierta periodicidad pero sin regularidad. El último patrón describe la frecuencia de apneas de cierta duración, ya sea altas o bajas.

La mayoría de las ballenas jorobadas tienen una tasa de respiración promedio alta, ( $1.15 \pm 0.97$  ventilaciones/minuto en Alaska) en comparación con la presentada por la ballena de bonete de ( $0.70 \pm 0.47$  ventilaciones/minuto). Las ballenas jorobadas que se alimentan en las aguas del Pacífico norte tienden a realizar buceos cortos de alrededor de 2.8 minutos. El tiempo total de buceo y el tiempo que invierten en superficie estas ballenas aumenta conforme la profundidad es mayor (Dolphin 1987a). La tasa de utilización de oxígeno a diferentes profundidades se ha calculado como el producto del volumen tidal ( $VT$ ), la eficiencia de extracción de oxígeno y la tasa ventilatoria promedio ( $BR$ ) en cada categoría de profundidad. La tasa de

utilización de oxígeno se calcula por la ecuación:  $V_{O_2} = VT \cdot 0.10 \cdot BR$  con unidades de litros/minuto. La capacidad vital ( $VVC$ ) de las ballenas jorobadas se calcula por la ecuación  $VVC = 56.7M^{1.03}$ , donde  $M$  es la masa corporal, siendo  $2.53 \times 10^3$  litros para ballenas de  $3.27 \times 10^4$  kilogramos. El oxígeno utilizado durante buceos restringidos a los 20 metros de profundidad es de 266 litros/minuto. En profundidades de 41 a 60 metros la tasa de utilización de oxígeno fue de un mínimo de 164 litros/minuto. La utilización de oxígeno por buceo se incrementa también con el aumento de la profundidad y tal vez esto resulta del gasto energético en termoregulación. Los buceos de 101 a 120 metros tienen un costo energético de  $4.04 \times 10^3$  kiloJoules/minuto, los buceos de 0 a 20 metros tienen un gasto de  $5.41 \times 10^3$  kiloJoules/minuto. El buceo más largo registrado por Dolphin es de 21.1 minutos con un tiempo de superficie de 13.2 minutos (Dolphin 1987ab). La energía requerida en la realización de los buceos aumenta, al igual que la utilización de oxígeno, con la profundidad con excepción a los buceos restringidos a los 20 metros. Una estimación de la energía requerida en la actividad de forrajeo o búsqueda de alimento, basada en la utilización de oxígeno por buceo, indica que, a mayor profundidad, el costo energético es mayor y que estos buceos pueden estar limitados por las habilidades de buceo individuales. Las profundidades a las que las ballenas jorobadas bucean coinciden con la profundidad a la que se localizan los parches de alimento con mayor densidad (Dolphin 1988).

Los patrones de buceo de ballenas jorobadas cantando en las agregaciones invernales del Atlántico indican que el canto exige una demanda energética que limita a los animales con mala condición física. Al parecer, algunos individuos se encuentran en mejores condiciones físicas que otros lo que se nota al comparar el tiempo de buceo y el número de respiraciones de recuperación en superficie. Los cantores en buenas condiciones físicas presentan tasas de respiración bajas y buceos largos. Existe una variación individual considerable en la capacidad buceadora de los animales (Chu 1988).

## PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN

En México existe un conocimiento considerable de las ballenas jorobadas a nivel poblacional lo que incluye su distribución espacial y temporal (Urbán y Aguayo 1987, Ladrón de Guevara Porras 1995, Salinas Zacarías y Bourillón Moreno 1988, Campos Ramos 1989, Salinas *et al.* 1991), abundancia (Alvarez *et al.* 1990, Urbán *et al.* 1994, 2000), reproducción (Salas Rodarte 1993), variación fenotípica (Jaramillo 1995), variación genética e historia poblacional reciente (Medrano 1993b, Medrano-González *et al.* 1995a). El conocimiento de la conducta y los hábitos de estos animales en nuestro país consiste de observaciones generales y poco sistematizadas (Campos Ramos 1989, Jiménez Zárate 1992, Gómez Lozano 1998) que muestran similitud con lo observado en otras zonas de distribución invernal (Baker y Herman 1984, Baker *et al.* 1986, Glockner y Ferrari 1984, Clapham *et al.* 1992). Se tiene poca información sobre la interacción de las ballenas jorobadas con las actividades humanas en nuestro país (Hernández Ventura 1997, En proceso, Avila Foucat 1998). Una caracterización mejor de la conducta y los hábitos de la especie en el Pacífico mexicano debe servir de base a una explicación de su distribución espacial y temporal y de los mecanismos de dispersión que han generado la estructura e historia de sus poblaciones. Para fines de conservación a largo plazo, igualmente debe investigarse cómo este conjunto de relaciones se modifica por el cambio climático y la influencia humana (Medrano-González 1998).

En el estudio de la conducta de los mamíferos marinos se han hecho descripciones basadas en categorizaciones subjetivas de funciones (Altman 1974) que recopilan detalles casi siempre innecesarios y que dificultan abordar preguntas específicas. Para la definición de categorías funcionales es necesario contar con un etograma característico de la especie que es la descripción discretizada de las principales pautas de comportamiento (Martin y Bateson 1986). Los etogramas varían en cuanto al grado de detalle de las descripciones y al número de categorías conductuales definidas. Algunos autores (Glockner

1983, Whitehead 1983, Baker y Herman 1984, Clapham *et al.* 1992) han hecho registros de comportamiento de ballenas jorobadas formando diferentes agrupaciones con base en etogramas sencillos que han aportado información funcional. Estos autores han observado que, en el Atlántico norte y Pacífico norte, las ballenas jorobadas tienen conductas y formas de agrupación más o menos estereotipadas de modo que los hábitos de la especie pueden describirse con la ocurrencia de estas clases distintivas de agrupación y comportamiento.

Las diferentes clases de ballenas jorobadas tienen un perfil temporal en su migración que parece estar determinado por la duración del día y se afecta por las variaciones temporales de las condiciones oceanográficas. Esto hace suponer que el uso de las reservas de energía en la especie durante el invierno no es uniforme y que depende del sexo y estado reproductivo. Como las ballenas casi no se alimentan durante la etapa invernal, este posible uso diferencial de las reservas de energía puede estar restringido por su cantidad y describir de qué forma ballenas de distinto sexo y estado reproductivo gastan energía en sus zonas de reproducción en México, es la meta primordial de este estudio. Una primera aproximación a este problema es analizar los patrones de ventilación ya que, en todos los mamíferos, la tasa ventilatoria es proporcional a la tasa metabólica por unidad de masa en condiciones basales (Schmidt-Nielsen 1984). Para un estudio de la conducta en vida libre esta relación es irrelevante aunque los patrones de ventilación dependan de la conducta y actividad de los animales. El rorcual jorobado es una de las ballenas que exhibe mayor número de conductas en superficie y la realización de todos estos despliegues exige una demanda energética al igual que un tiempo de recuperación en superficie ocasionando que la tasa de ventilación y consecuentemente de asimilación de oxígeno, no sea constante. Debe asumirse inicialmente que la acumulación de muchas respiraciones de un animal puede aproximarse a una tasa ventilatoria promedio que refleja la energía de la actividad realizada en el periodo de observación. Esto puede lograrse observando por un periodo lo suficientemente largo como para incluir etapas

de recuperación cuando hay deuda de oxígeno así como para poder registrar apneas ocasionales muy largas. Con registros individuales de la mayor duración posible y la definición de un etograma de superficie que especifica una escala ordinal, que hipotéticamente corresponde al gasto de energía, puede obtenerse una relación entre tasa ventilatoria y actividad en superficie coherente para hacer inferencias energéticas. Si hay una correlación entre actividades de superficie y subacuáticas, el etograma de superficie podría tener validez global. Los patrones de ventilación y conducta pueden entonces usarse como indicadores de gasto de energía. El gasto de energía de animales de cierto sexo y estado reproductivo puede entonces inferirse a partir de la distribución temporal de las agrupaciones sociales, las tasas ventilatorias por posición en la agrupación y la composición de sexos.

En este estudio se comparan los patrones de ventilación y conducta de diferentes clases de sexo y estado reproductivo de la ballena jorobada en la Bahía de Banderas Nayarit-Jalisco y la Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo. La primera zona tiene un grado de perturbación elevado por el creciente turismo y en la segunda la perturbación es casi nula. Esta es una comparación obligada en virtud del creciente interés por la observación turística de los mamíferos marinos y por los distintos efectos que eso tiene en las poblaciones de estos animales. Este es un tema del que debe conocerse más para generar medidas con las que se afecte lo menos posible a las ballenas y por consecuencia a los procesos de dispersión y reproducción que conforman su estructura poblacional.

## Objetivos

- 1) Caracterizar la estructura conductual de las diferentes agrupaciones de ballenas jorobadas en sus zonas de reproducción en la Bahía de Banderas, Jalisco-Nayarit y aguas adyacentes a la Isla Socorro, Revillagigedo.
- 2) Analizar los patrones de respiración y las tasas ventilatorias de las ballenas jorobadas en diferentes agrupaciones a lo largo de su temporada de reproducción.
- 3) Determinar la relación posible de factores como la conducta observable en superficie, el sexo y las actividades humanas con los patrones de respiración y las tasas de ventilación de las ballenas jorobadas.
- 4) Generar una noción de si tal análisis puede ser útil para inferir el gasto de reservas de energía de estos animales durante su estancia invernal en México.

## ÁREA DE ESTUDIO

### Bahía de Banderas

Se localiza entre los paralelos  $20^{\circ} 15'$  y  $20^{\circ} 47'$  N y entre los meridianos  $105^{\circ} 15'$  y  $105^{\circ} 42'$  W (Figura 3). Punta de Mita, Nayarit es su límite norte con una ubicación de  $20^{\circ} 46'$  N y  $105^{\circ} 32'$  S. El extremo sur es Cabo Corrientes, Jalisco con una ubicación de  $20^{\circ} 24'$  N y  $105^{\circ} 43'$  W. Puerto Vallarta, Jalisco representa el extremo oriental. Entre Cabo Corrientes y Punta de Mita existe una distancia de 23 millas náuticas. En el extremo noroccidental de la bahía se localiza un complejo de tres islas denominadas Marietas. La más grande se llama Isla Redonda y se localiza a los  $20^{\circ} 42'$  N y  $105^{\circ} 35'$  W. Al oeste de esta isla se ubica la Isla Larga en los  $20^{\circ} 41'$  N y  $105^{\circ} 36'$  W. Al oeste-suroeste de la Isla Larga a 8 millas náuticas se localiza el islote El Morro (Dirección General de Oceanografía 1979).

En Punta de Mita, Cabo Corrientes, la Isla Redonda y la Isla Larga se encuentran faros de estructura metálica que son útiles para la observación de cetáceos. Las aguas de la porción del norte son someras, de tipo costero y dentro de la plataforma continental mientras que en la mitad sur, la profundidad supera los 200 metros habiendo una pendiente pronunciada hacia las montañas que se levantan sobre el margen sureño. La profundidad máxima de la bahía es de 1,436 metros en una fosa localizada a pocos kilómetros al oeste de Puerto Vallarta. Las masas de agua que ejercen mayor influencia en la bahía son la Corriente de California y la Corriente Costera de Costa Rica. La temperatura superficial promedio del agua varía en diferentes lugares de la bahía. Durante el invierno es de  $23.7^{\circ}\text{C}$ , en primavera de  $26.7^{\circ}\text{C}$ ; en verano de  $27.5^{\circ}\text{C}$  y durante el otoño de  $26.9^{\circ}\text{C}$  (Salinas Zacarías y Bourillón Moreno, 1988).

Las primeras referencias científicas sobre cetáceos en la bahía son las de Scammon (1874). En el siglo XX, investigadores de la Facultad de Ciencias

UNAM dirigidos inicialmente por Anelio Aguayo Lobo, han desarrollado un programa de investigación de mamíferos marinos desde 1982 cuyos datos de diversidad se encuentran resumidos por Salinas Zacarías y Bourillón Moreno (1988) y por Salinas Zacarías *et al.* (1997). Desde 1994 se creó una Estación de Biología Marina y Pesquera, que opera como un Centro Regional de Investigación Pesquera desde el 2000, que ha apoyado y desarrollado investigación sobre mamíferos marinos. El turismo en esta zona ha aumentado en los últimos años registrándose un total de 500 embarcaciones de las cuales 122 pueden dedicarse a la observación turística de ballenas con fines comerciales (Avila Foucat 1998). Con el desarrollo del turismo, varios grupos particulares han iniciado también actividades de investigación sobre mamíferos marinos.

### **Isla Socorro**

Es parte del Archipiélago de Revillagigedo y se localiza a los 18° 20' N y 110° 57' W a 480 kilómetros al sur de Baja California y 716 kilómetros de Manzanillo, Colima (Figura 3). El archipiélago se conforma por otras tres islas denominadas Clarión, San Benedicto y Roca partida. La Isla Socorro tiene una superficie de 210 km<sup>2</sup> y una altitud máxima de 1,130 metros en la cima del Monte Everman. En la línea costera de la isla predominan los acantilados y las playas rocosas. La Isla Socorro se encuentra en la frontera de dos sistemas de corrientes, el Pacífico nororiental y el Pacífico tropical oriental. La isla también tiene influencia de la corriente de California en invierno trayendo aguas más frías y salinas y en verano con la condición contraria. Importa mencionar que el fenómeno de El Niño no tiene gran influencia en estas islas (Ortega y Castellanos 1994).

El archipiélago está administrado por el Gobierno Federal y en 1957 quedó a cargo de la Secretaria de Marina con el establecimiento en la Isla

Socorro de un Sector Naval. La Isla Socorro ha tenido cambios como la destrucción y perturbación de la vegetación nativa, la erosión del suelo y la reducción de las poblaciones de animales silvestres hasta el extremo de la extinción de algunas especies de aves (Castellanos y Rodríguez-Estrella 1992, Ortega *et al.* 1992). Entre las principales causas de estos fenómenos están la introducción de especies exóticas de mamíferos (borrego y gato doméstico) y el arribo de especies inmigrantes de avifauna (Castellanos y Rodríguez-Estrella 1992, Jehl y Parkes 1982, Wehtje *et al.* 1993). La afluencia turística es baja sin contar algunas embarcaciones ocasionales ya que el archipiélago está declarado como Reserva de la Biósfera desde 1994.

## MÉTODOS

Se visitó la Bahía de Banderas, Nayarit-Jalisco (BB) durante los días 7 a 25 de enero de 1996, 23 a 26 de febrero de 1997 y 21 de enero a 22 de febrero de 1998. Se incluyeron además las observaciones de cantores hechas del 13 de enero al 28 de marzo de 1999. La estancia en la Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo (IS) fue del 18 de marzo al 18 de abril de 1997.

### Observaciones de campo

Se hicieron observaciones de las ballenas jorobadas desde puntos fijos en tierra tales como faros y desde embarcaciones. Las observaciones se realizaron directamente o mediante el uso de binoculares de 7-10 x 50 y se empleó el método de triangulación de puntos fijos en tierra o un aparato de posición geográfica (GPS) para la ubicación de los animales. Por cada avistamiento y para cada día de observación, se anotaron los siguientes datos: fecha, estado del mar, nubosidad, fuerza y dirección del viento, hora del avistamiento, número del avistamiento, ubicación de los animales con respecto al observador y a la costa más cercana, número de animales, rumbo y tipo de agrupación social (Apéndice 1). En adición a los registros usuales de avistamientos, se hicieron seguimientos de animales seleccionados registrando series de conducta en superficie y de soplos como eventos discretos en tiempo con resolución de segundos utilizando un reloj digital, una libreta y una grabadora (Apéndice 1). Los eventos de conducta en superficie se registraron de acuerdo al etograma anexo (Apéndice 2) el cual consta solamente de los movimientos que hacen los animales sin ninguna interpretación de tipo funcional. Las conductas tienen un orden que corresponde hipotética y preliminarmente a la energía que requieren para realizarse (Medrano González *et al.* 1995b). El evento de respiración se registró sólo si el soplo se observó y/o escuchó. Para

evitar confusiones, los registros se concluyeron cuando el soplo no se distinguía o se confundía entre varios individuos y cuando las condiciones atmosféricas impedían una observación mínima confiable. La duración de los registros fue no menor de 25 minutos para cada individuo, aunque se hicieron registros de menor tiempo que sólo se consideraron como avistamientos. En general, el tiempo de observación mínimo para considerar un registro analizable y representativo de una agrupación fue de una hora en tanto que eso representa una tasa de aparición en superficie con un error estándar menor al 5%.

Con base en Darling (1983), Ladrón de Guevara Porras (1995) y Medrano *et al.* (1994), se consideraron las siguientes clases de agrupación, conducta y tipo de ballenas: 1) Cría (Cr); 2) Solo (So); 3) Cantor (Ca); 4) Pareja de adultos (Pa); 5) Escolta (Es); 6) Hembra con cría (Hc); 7) Hembra con cría y escolta (Hce) y 8) Grupos de adultos (Gr). Estas clases son lo que aquí se denomina agrupaciones (Apéndice 3).

### **Análisis de datos**

**Captura y procesamiento de datos:** Los datos de tiempo, ventilaciones y conducta se almacenaron en bases de datos independientes para cada registro en el programa editor de MS-DOS. Estos archivos se procesaron con el programa REG-TER3 que es una versión avanzada del programa desarrollado por Medrano *et al.* (1995b). Los resultados contienen las series de conducta y respiraciones, la diversidad de comportamientos así como las distribuciones de conductas y duraciones de apnea de registros individuales. Con excepción de las series de eventos que son individuales, REG-TER3 genera estos mismos resultados en forma global para conjuntos dados de registros. El procesamiento de información se documenta en el Apéndice 5 en las secciones de Estructura conductual y Patrones de ventilación. De cada registro se hizo una

representación gráfica en Sigma-plot 1.0 y 3.0 que muestra las series de ventilación y conducta, promedio de apnea ( $Dap$ ) y el error estándar de emersión ( $EE$ ) así como la distribución de los tiempos de apnea ( $FAC_D$ ). La Figura 7 muestra algunos ejemplos representativos.

**Eficiencia de observación y capacidad de observación simultánea:** Para todos los registros analizables ( $EE \leq 5\%$ ) se calculó la eficiencia de observación que se define como la duración total acumulada de las apneas analizables ( $t_a$ ) dividida por el tiempo real de observación ( $t_r$ ). Se midió asimismo la capacidad de hacer registros simultáneos que se define como el tiempo total de observación de todos los registros ( $t_i$ ) dividido por el tiempo real de observación ( $t_r$ , Apéndice 5).

**Distribución de los tiempos de apnea:** Para caracterizar la distribución de las duraciones de inmersión ( $fa_D$ ), se calculó el complemento de la frecuencia acumulada como  $FAC_D = 1 - \sum fa_D$ , con  $fa_D$  en orden creciente (Gentry y Kooyman 1986, Feldkamp *et al.* 1989, Apéndice 5). Ésta es una curva de tipo sobrevivencia en donde se representa logarítmicamente la fracción de apneas con duración mayor que el valor de la duración en las abscisas. La pendiente de esta curva es proporcional a la probabilidad de ocurrencia de una cierta duración de apnea y un cambio en dicha probabilidad se identifica por cualquier punto de inflexión en la misma. Esto es, las distintas pendientes en la curva muestran distintas distribuciones tipo Poisson y permiten identificar distintos regímenes de buceo. El conjunto de estos regímenes, definidos por la distribución completa de  $FAC_D$ , es a lo que se denomina aquí patrón de buceo o de apnea. Por definición, si  $D=0$  entonces  $FAC_D=1$ . La distribución del tiempo de apnea se analizó para cada registro así como para cada agrupación de ballenas y región acumulando los datos de todos los registros analizables ( $EE \leq 5\%$ , Apéndice 5).

Se hizo un análisis factorial de varianza (ANOVA II) de las duraciones de apnea promedio por registro para determinar la variación individual, entre regiones, entre agrupaciones y de la interacción región-agrupación (Sokal y Rohlf 1981).

**Diversidad de conductas:** La frecuencia de cada conducta ( $f_c$ ) se calculó como el número de eventos de la conducta  $c$  realizadas por el individuo entre el total de eventos ( $ntc$ ). La diversidad de las conductas se determinó como la riqueza ( $r$ ), que se define como el número registrado de conductas distintas, y como la diversidad probabilística que es igual a la probabilidad de seleccionar aleatoriamente dos conductas diferentes de entre el total de eventos (Krebs 1985, Apéndice 5). La diversidad probabilística ( $h$ ) se define por la ecuación:

$$h = 1 - \sum_{c=1}^r f_c^2$$

La definición de  $f_c$  implica que debe cumplirse lo siguiente:

$$\sum_{c=1}^r f_c = 1$$

**Similitudes entre agrupaciones y entre conductas:** Se hizo un análisis de cúmulos con los datos de la frecuencia de las conductas en cada región para determinar las relaciones de similitud entre las agrupaciones. La medida de disimilitud que se calculó fue la distancia euclidiana (Crisci y López 1983, Apéndice 5) donde la distancia se determina por la ecuación:

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

donde  $d_{ab}$  es la distancia entre dos agrupaciones  $a$  y  $b$ ,  $f_{ca}$  y  $f_{cb}$  son las frecuencias de la conducta  $c$  en las agrupaciones  $a$  y  $b$  y  $r$  es la riqueza combinada de ambas agrupaciones (Apéndice 5). Por definición, si  $a=b$  entonces  $d_{ab}=0$ . Con esto se construyó una matriz de distancias que se resolvió en un dendrograma con el programa MVSP versión 2.1 utilizando el algoritmo de ligamiento promedio ponderado (WPGMA). Con este mismo método se construyó un dendrograma de las conductas de acuerdo a su distribución en distintas agrupaciones.

**Índice de actividad en superficie ( $A_c$ ):** Se define como la tasa local de una actividad que es el número de actos realizados por unidad de tiempo en que se ejecuta la actividad (Martin y Bateson 1986). Este índice se calculó, en forma individual o en conjunto, como la suma de los valores ordinales de conducta por unidad de tiempo (Apéndice 5).

**Índice de consumo de aire ( $C_o$ ):** Con los datos de tasa ventilatoria, composición de sexos y ocurrencia de agrupaciones de ballenas en los años 1991, 1996 y 1999 en la Bahía de Banderas y 1991, 1997 y 1999 en la Isla Socorro, se estimó el consumo de aire de ballenas machos y hembras adultas así como hembras con cría. Para interpretar el consumo de aire como consumo relativo de energía (energía por unidad de masa o energía disponible por animal, Schmidt-Nielsen 1984), se hicieron las siguientes suposiciones: 1) Las ballenas no consumen alimento ni se encuentran creciendo durante el periodo que se analiza; 2) Cuando no se distinguen los papeles de las ballenas en las agrupaciones, las tasas ventilatorias se asumen homogéneas entre todos los animales de la agrupación. Esto se valida considerando que las ventilaciones están sincronizadas entre los distintos animales en la agrupación. Cuando esto no ocurre, como en el caso de las hembras con cría y escolta, las tasas ventilatorias son específicas para cada papel; 3) La distribución de frecuencias de las agrupaciones es la misma a lo largo de todo el día. Muy probablemente

esto no es cierto pero no se disponen de datos sobre actividades nocturnas. Posiblemente, la actividad de las ballenas en grupo disminuye y se incrementa el descanso. Esto haría que se sobrestimase el índice de consumo; 4) Aunque el consumo de oxígeno no es homogéneo entre las ventilaciones, un consumo promedio puede calcularse teniendo un error relativo de emersión menor al 5% y para lo cual se hacen observaciones lo suficientemente largas. La tasa de asimilación de oxígeno por ventilación entonces puede ser equivalente a una constante.

Para una cierta clase de sexo y estado reproductivo, el índice de consumo de oxígeno en un periodo dado ( $C_o$ ) será igual a la suma de consumos que realiza en cada agrupación. Cada término de esta suma es el producto de la tasa ventilatoria en cierta agrupación ( $V_g$ ) y la fracción de tiempo que pasa en ella ( $F_g$ ), esto es:

$$C_o = \sum V_g F_g$$

$F_g$  se calcula a partir de la frecuencia relativa de cada agrupación ( $P_g$ ), la proporción de animales de cierto sexo y estado reproductivo ( $Q_{sr}$ ) y el número de individuos promedio en cada agrupación ( $N_g$ ). Esto es:

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

La primera ecuación establece la siguiente condición:  $\sum F_g = 1$ . La tasa ventilatoria ( $V_g$ ) se calculó como el inverso del promedio de la duración de apnea ( $D_{ap}$ ). Este procedimiento pondera más el efecto de apneas largas que son menos frecuentes y que requieren de más energía para realizarse. Las crías no cuentan en ninguna contabilización pero su presencia distingue papeles y agrupaciones. La fracción de machos en las agrupaciones donde el sexo de los animales no es explícito se tomó de (Medrano *et al.* 1994, Robles Saavedra, En proceso). Para los individuos Solos es de 0.73 ( $n=11$ ), Cantores 1.0 ( $n=3$ ), Escoltas 1.0 ( $n=5$ ), Crías 0.57 ( $n=7$ ), Adulto con cría 0.0 ( $n=15$ ), Parejas de

adultos 0.78 ( $n=32$ ) y Grupos de adultos 0.87 ( $n=75$ ). Debido a la posición defensiva que suelen tener los machos en zonas de invierno, estas fracciones pueden ser una sobrestimación de la cantidad de machos. Las proporciones se basan en identificaciones moleculares del sexo en donde  $n$  es el número de muestras analizadas.

Como ejemplo, se ilustra el cálculo del consumo de aire de las ballenas jorobadas en la Isla Socorro en 1997. Se parte del número de avistamientos a lo largo de la temporada en periodos semanales de acuerdo a Ladrón de Guevara Porras (En proceso). Para el caso de los grupos, se especifica su tamaño promedio.

Fecha	# Semana	Solo (Av)	Cantor (Av)	Pareja (Av)	Hc (Av)	Hce (Av)	Grupo (Av)	Tamaño de grupo
22-28 ene	10	2	1	4	3	1	3	2.333
29-4 feb	11	0	2	3	0	0	3	4.000
5-11 feb	12	3	4	14	0	0	7	3.600
12-18 feb	13	4	2	7	0	1	6	4.400
19-25 feb	14	1	1	5	0	5	7	5.600
26-4 mar	15	4	1	6	5	5	7	4.500
4-11 mar	16	5	10	9	3	6	11	5.428
12-18 mar	17	4	4	5	7	10	14	6.400
19-25 mar	18	3	5	4	5	7	15	7.500
26-1 abr	19	9	3	6	3	0	14	5.800
2-8 abr	20	1	4	5	2	2	1	4.000
9-15abr	21	4	5	3	2	3	9	6.000
16-22abr	22	1	0	0	1	0	2	4.000
<b>Total</b>		<b>41</b>	<b>42</b>	<b>71</b>	<b>31</b>	<b>40</b>	<b>99</b>	<b>5.545</b>

\* Av: Número de avistamientos.

Se determina la abundancia relativa dividiendo por el tiempo de navegación.

# Semana	Navegación (min)	Solo (Av/min)	Cantor (Av/min)	Pareja (Av/min)	Hc (Av/min)	Hce (Av/min)	Grupo (Av/min)
10	1361	0.001470	0.000735	0.002939	0.002204	0.000735	0.002204
11	1551	0.000000	0.001289	0.001934	0.000000	0.000000	0.001934
12	2461	0.001219	0.001625	0.005689	0.000000	0.000000	0.002844
13	2264	0.001767	0.000883	0.003092	0.000000	0.000442	0.002650
14	1868	0.000535	0.000535	0.002677	0.000000	0.002677	0.003747
15	3797	0.001053	0.000263	0.001580	0.001317	0.001317	0.001844

16	3797	0.001317	0.002634	0.002370	0.000790	0.001580	0.002897
17	4411	0.000907	0.000907	0.001134	0.001587	0.002267	0.003174
18	4919	0.000610	0.001016	0.000813	0.001016	0.001423	0.003049
19	2873	0.003133	0.001044	0.002088	0.001044	0.000000	0.004873
20	2199	0.000455	0.001819	0.002274	0.000910	0.000910	0.000455
21	3075	0.001301	0.001626	0.000976	0.00065	0.000976	0.002927
22	375	0.002667	0.000000	0.000000	0.002667	0.000000	0.005333
<b>Total</b>	<b>34951</b>	<b>0.001173</b>	<b>0.001202</b>	<b>0.002031</b>	<b>0.000887</b>	<b>0.001144</b>	<b>0.002833</b>

Al normalizar estos datos con respecto a su sumatoria, se obtiene la frecuencia relativa de cada agrupación ( $P_g$ ).

# Semana	$P_{Solo}$	$P_{Cantor}$	$P_{Pareja}$	$P_{Hc}$	$P_{Hce}$	$P_{Grupo}$
10	0.142857	0.071429	0.285714	0.214286	0.071429	0.214286
11	0.000000	0.250000	0.375000	0.000000	0.000000	0.375000
12	0.107143	0.142857	0.5.00000	0.000000	0.000000	0.250000
13	0.200000	0.100000	0.350000	0.000000	0.050000	0.300000
14	0.052632	0.052632	0.263158	0.000000	0.263158	0.368421
15	0.142857	0.035714	0.214286	0.178571	0.178571	0.250000
16	0.113636	0.227273	0.204545	0.068182	0.136364	0.250000
17	0.090909	0.090909	0.113636	0.159091	0.227273	0.318182
18	0.076923	0.128205	0.102564	0.128205	0.179487	0.384615
19	0.257143	0.085714	0.171429	0.085714	0.000000	0.400000
20	0.066667	0.266667	0.333333	0.133333	0.133333	0.066667
21	0.153846	0.192308	0.115385	0.076923	0.115385	0.346154
22	0.250000	0.000000	0.000000	0.250000	0.000000	0.500000
<b>Total</b>	<b>0.126543</b>	<b>0.12963</b>	<b>0.219136</b>	<b>0.095679</b>	<b>0.123457</b>	<b>0.305556</b>

Se tienen los siguientes datos de duración de apnea promedio de cada clase de agrupación y conducta ( $Dap$ ) que se transforman en tasas ventilatorias por semana ( $V_g$ ). Se incluye información sobre la composición de clases de sexo y estado reproductivo ( $Q_{sr}$ ).

	Solo	Cantor	Pareja	Hc	Hce	Escolta	Grupo
$Dap$ (s)	173	255	191	108	137	153	99
$V_g$ (1/s)	0.005780	0.003922	0.005236	0.009259	0.007299	0.006536	0.010101
$V_g$ (1/semana)	3495.954	2371.765	3166.492	5600.000	4414.599	3952.941	6109.091
$Q_{Macho}$	0.73	1.00	0.78	0.00	0.50	1.00	0.870
$Q_{Hembra}$	0.27	0.00	0.22	0.00	0.00	0.00	0.126
$Q_{Hembra con cria}$	0.00	0.00	0.00	1.00	0.50	0.00	0.004

Con la proporción de clases de sexo y estado reproductivo ( $Q_{sr}$ ) y el número de animales de cada agrupación ( $N_g$ ), se calcula la frecuencia relativa de individuos de cierta clase edad sexo en cada agrupación ( $f_g = P_g Q_{sr} N_g$ ). Para el caso de los machos, esto es:

# Semana	$f_{Solo}$	$f_{Cantor}$	$f_{Pareja}$	$f_{Hc}$	$f_{Hce}$	$f_{Grupo}$
10	0.104286	0.071429	0.445714	0.000000	0.071429	0.434938
11	0.000000	0.250000	0.585000	0.000000	0.000000	1.305000
12	0.078214	0.142857	0.780000	0.000000	0.000000	0.783000
13	0.146000	0.100000	0.546000	0.000000	0.050000	1.148400
14	0.038421	0.052632	0.410526	0.000000	0.263158	1.794947
15	0.104286	0.035714	0.334286	0.000000	0.178571	0.978750
16	0.082955	0.227273	0.319091	0.000000	0.136364	1.180590
17	0.066364	0.090909	0.177273	0.000000	0.227273	1.771636
18	0.056154	0.128205	0.160000	0.000000	0.179487	2.509615
19	0.187714	0.085714	0.267429	0.000000	0.000000	2.018400
20	0.048667	0.266667	0.520000	0.000000	0.133333	0.232000
21	0.112308	0.192308	0.180000	0.000000	0.115385	1.806923
22	0.182500	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000	1.740000
<b>Total</b>	<b>0.092377</b>	<b>0.129630</b>	<b>0.341852</b>	<b>0.000000</b>	<b>0.123457</b>	<b>1.474167</b>

Al normalizar con respecto a la sumatoria de  $f_g$ , se obtiene la fracción de tiempo de cada clase en cada agrupación ( $F_g$ ). Para el caso de los machos, esto es:

# Semana	$F_{Solo}$	$F_{Cantor}$	$F_{Pareja}$	$F_{Hc}$	$F_{Hce}$	$F_{Grupo}$
10	0.092469	0.063335	0.395209	0.000000	0.063335	0.385653
11	0.000000	0.116822	0.273364	0.000000	0.000000	0.609813
12	0.043840	0.080074	0.437202	0.000000	0.000000	0.438884
13	0.073352	0.050241	0.274317	0.000000	0.025121	0.576969
14	0.015010	0.020562	0.160382	0.000000	0.102809	0.701238
15	0.063916	0.021889	0.204881	0.000000	0.109445	0.599869
16	0.042622	0.116773	0.163950	0.000000	0.070064	0.606591
17	0.028440	0.038959	0.075970	0.000000	0.097398	0.759233
18	0.018511	0.042264	0.052745	0.000000	0.059169	0.827311
19	0.073347	0.033492	0.104495	0.000000	0.000000	0.788666
20	0.040533	0.222099	0.433093	0.000000	0.111049	0.193226
21	0.046660	0.079898	0.074784	0.000000	0.047939	0.750719
22	0.094928	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000	0.905072
<b>Total</b>	<b>0.042738</b>	<b>0.059973</b>	<b>0.158156</b>	<b>0.000000</b>	<b>0.057117</b>	<b>0.682017</b>

Con la tasa ventilatoria semanal de cada agrupación ( $V_g$ ) y la fracción de tiempo que las clases de sexo y estado reproductivo permanecen en las agrupaciones ( $F_g$ ), se determina el consumo de aire semanal de aire en cada una de estas clases como  $Co = \sum V_g F_g$ . Para el caso de los machos, esto es:

# Semana	Índice de consumo (ventilaciones)	Consumo acumulado (ventilaciones)
10	4360.495	4360.49
11	4868.085	9228.58
12	4408.758	13637.34
13	4879.874	18517.21
14	5346.874	23864.09
15	5071.926	28936.01
16	4960.131	33896.14
17	5500.582	39396.72
18	5647.296	45044.02
19	5484.769	50528.79
20	3710.526	54239.32
21	5387.266	59626.58
22	5861.030	65487.61
<b>Total</b>	<b>5196.360</b>	

El índice de consumo ( $Co$ ) semanal en individuos machos, hembras y hembras con cría de las distintas agrupaciones de ballena jorobada se calculó para tres años distintos en cada región que corresponden a un año cálido (1991), uno con temperatura promedio (1996 ó 1997) y uno frío (1999). Estas estimaciones se hacen con las tasas ventilatorias registradas en 1997 en la Isla Socorro y de 1996 a 1999 en la Bahía de Banderas. Un estudio futuro deberá atender la investigación de variaciones anuales en las tasas ventilatorias. La ocurrencia temporal de las agrupaciones se determinó con el número de animales avistados por tiempo de navegación. Para abarcar un periodo mayor de la temporada invernal, se hizo una estimación de consumo con los mismos datos de tasas ventilatorias y datos de ocurrencia de agrupaciones a partir del número de animales fotoidentificados por tiempo de navegación promediado en los años 1989, 1990, 1991, 1992, 1993, 1995 y 1996. Los datos de ocurrencia de agrupaciones son de Ladrón de Guevara Porras (En proceso).

## RESULTADOS

El total de registros de conducta y tasas ventilatorias de ballenas jorobadas para Bahía de Banderas fue de 142 de los cuales 106 fueron analizables (error estándar del periodo entre emersiones menor a 5%). De éstos, 94 fueron tomados desde lancha y 12 desde el faro. En la Isla Socorro, el total de registros fue de 186 de los que pudieron analizarse 108. 95 registros se hicieron desde el faro y 13 desde lancha. La eficiencia de observación y la capacidad de registros simultáneos son mayores para la Isla Socorro y eso deriva de que, desde el faro, se observa mejor el conjunto de las agrupaciones sin sacrificar en mucho el detalle gracias al uso de binoculares. Igualmente, la eficiencia de observación y la capacidad de registro simultáneo son mejores en las agrupaciones de hembras con cría y escolta ya que son relativamente estacionarias y la distinción de los individuos es más sencilla. Aunque hay desbalance en el tamaño de muestra en las agrupaciones de cada zona, la cantidad de datos es razonable con excepción de los cantores y las escoltas en la Isla Socorro en donde el número de apneas registradas es menor que 100. Los tiempos de observación total, real de observación y de apneas son ligeramente mayores en la Bahía de Banderas (Cuadro 1).

### Estructura conductual

La conducta de superficie que se observa con mayor frecuencia es el arqueo pero distintas agrupaciones presentan una composición de conductas específica que además varía entre las zonas de estudio. Esta composición puede obedecer a una dinámica interpretable y por ese motivo, se denomina a dicha composición como estructura conductual. Las crías tienen una composición conductual en donde las distintas conductas tienen una frecuencia relativamente homogénea lo que puede interpretarse como un estado indiferenciado de comportamiento (Cuadro 2, Figura 4).

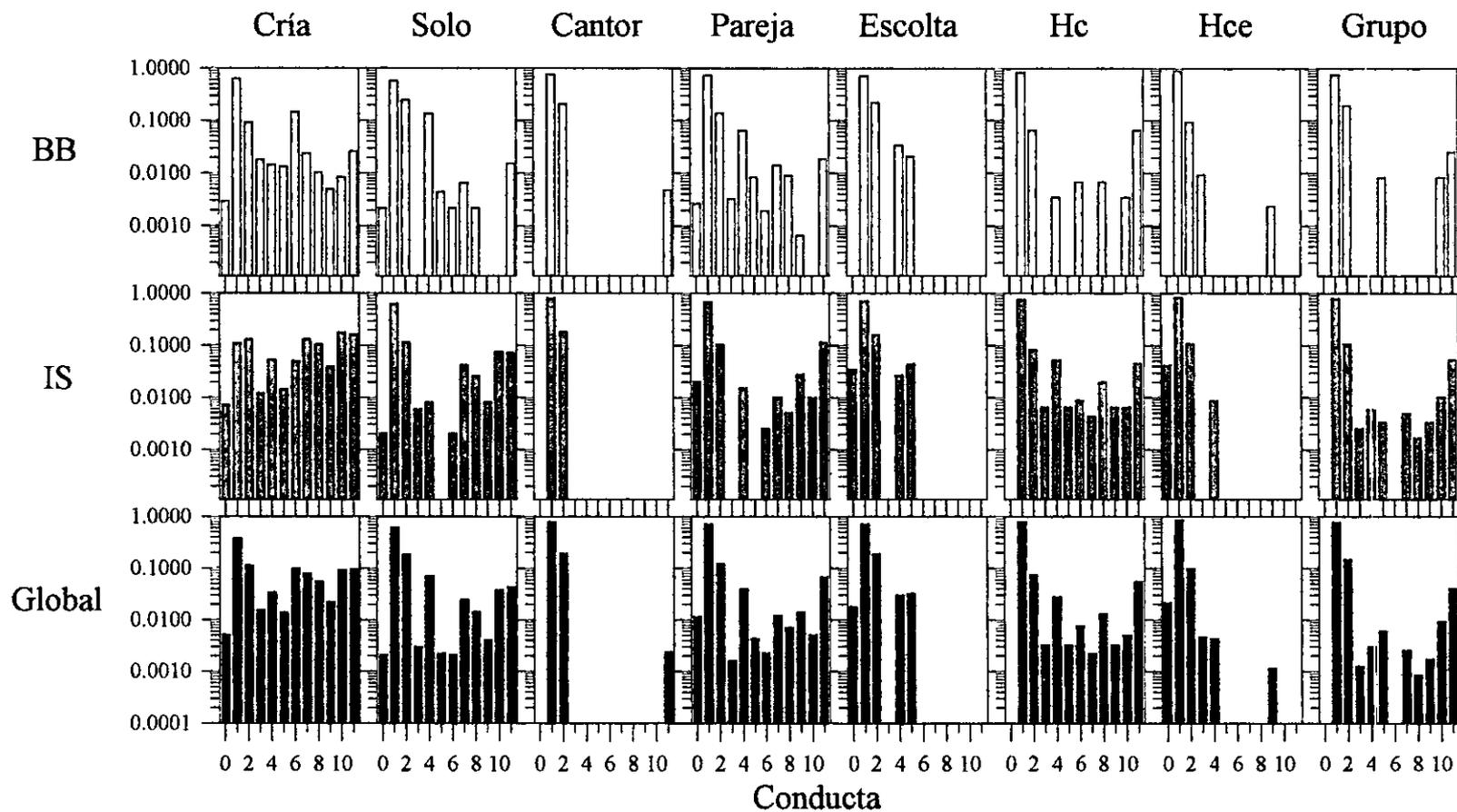
**Cuadro 1.** Esfuerzo y eficiencia de observación de conducta y tiempo de apnea de ballenas jorobadas en distintas regiones de agregación invernal del Pacífico mexicano.

Agrupación	# total registros	# registros analizables	# apneas analizables	t total obs (hr)	t real obs (hr)	t apneas (hr)	$E=t_r/t$	$C=t/t_r$
<b>Bahía de Banderas</b>								
Cría	26	19	1309	22.932	9.1620	21.138	2.307	2.503
Solo	20	12	368	18.961	18.961	12.035	0.635	1.000
Cantor	8	8	131	7.370	7.370	6.564	0.823	1.000
Pareja	46	33	1351	44.302	44.302	41.183	0.930	1.000
Escolta	10	10	222	10.293	3.4270	10.300	3.006	3.004
Hc	16	9	224	11.240	6.2530	9.7330	1.557	1.798
Hce	10	10	316	12.659	4.2190	10.480	2.484	3.000
Grupo	6	5	102	5.4790	2.8320	3.4970	1.235	1.935
<b>Total</b>	<b>142</b>	<b>106</b>	<b>4023</b>	<b>133.236</b>	<b>96.526</b>	<b>114.93</b>	<b>1.190</b>	<b>1.380</b>
<b>Isla Socorro</b>								
Cría	29	18	362	20.767	9.2110	14.732	1.599	2.255
Solo	41	19	319	25.204	25.204	15.292	0.607	1.000
Cantor	2	2	51	3.4230	3.4230	3.5000	1.022	1.000
Pareja	38	15	271	23.170	14.160	14.375	1.015	1.636
Escolta	7	5	75	3.9390	1.0370	3.1880	3.074	3.798
Hc	18	12	330	14.221	7.6730	9.9450	1.296	1.853
Hce	10	8	163	7.1590	2.5920	6.2090	2.395	2.762
Grupo	41	29	1014	31.165	10.360	27.993	0.898	3.008
<b>Total</b>	<b>186</b>	<b>108</b>	<b>2585</b>	<b>129.048</b>	<b>73.660</b>	<b>95.234</b>	<b>1.293</b>	<b>1.752</b>
<b>Global</b>								
Cría	55	37	1671	43.699	18.373	35.870	1.952	2.378
Solo	61	31	687	39.165	39.165	27.328	0.698	1.000
Cantor	10	10	182	10.793	10.793	10.064	0.932	1.000
Pareja	84	48	1622	67.473	58.462	55.555	0.950	1.154
Escolta	17	15	297	14.232	4.4760	13.488	3.013	3.180
Hc	34	21	554	25.461	13.926	19.679	1.413	1.828
Hce	20	18	479	19.818	6.8110	16.689	2.450	2.910
Grupo	47	34	1116	36.644	13.192	31.490	2.387	2.778
<b>Total</b>	<b>328</b>	<b>214</b>	<b>6533</b>	<b>257.285</b>	<b>165.198</b>	<b>210.163</b>	<b>1.272</b>	<b>1.557</b>

$t$ : tiempo.

$E$ : Eficiencia de observación.

$C$ : Capacidad de observación simultánea.



**Figura 4.** Frecuencia de conductas de superficie de las ballenas jorobadas en la Bahía de Banderas (BB) y en aguas adyacentes a la Isla Socorro (IS) en distintas agrupaciones. La frecuencia de los globales se calculó a partir de los datos individuales. El eje de las abscisas corresponde a los números que identifican cada conducta (Apéndice 2). Nótese que la escala de frecuencias en el eje de las ordenadas es logarítmica.

Los animales solitarios, las parejas y las hembras con cría tienen las composiciones de conductas más similares a este estado indiferenciado pero con una diversidad menor. Las hembras con cría tienen mayor diversidad conductual que las hembras con cría y escolta. Los cantores tienen la menor riqueza de conductas de todas las agrupaciones. Todo esto sugiere cierta similitud entre conducta indiferenciada y conducta en soledad aunque en el caso de las hembras con cría debe considerarse la presencia de esta última. En agrupaciones donde los animales están interactuando, la diversidad de conductas es considerablemente menor, particularmente en los machos cantores. Nótese, por ejemplo, el efecto que tiene la presencia de una escolta en disminuir la diversidad de conductas de las hembras con cría. Las hembras con cría de la Bahía de Banderas presentan una composición conductual similar a la de las hembras con cría y escolta de ambas zonas y cabe preguntarse si esta modificación al patrón conductual puede deberse a un efecto del tráfico de embarcaciones al inducir una actividad de atención casi equivalente al efecto de la presencia de una escolta. Esto contrasta la menor diferencia entre los patrones de los solitarios y las parejas que sugiere que, en las parejas navegando, los animales tienen poca interacción. Esta relativa independencia puede derivar de que muchas parejas están formadas por machos (Clapham 1996, Cuadro 2, Figura 4). Deberá analizarse el patrón de conducta de parejas de macho y hembra en evidente actividad de cortejo en donde se esperaría una diversidad de conductas de superficie menor a la de los animales solitarios.

La diversidad de conductas es menor en la Bahía de Banderas y eso puede derivar de un efecto de perturbación, tal vez por embarcaciones, si se considera que los animales deben prestar atención a ellas. Debe tenerse en cuenta que la mayoría de las observaciones en esta zona se hicieron justamente desde una embarcación menor (Cuadro 2, Figura 4). En general, la composición de conductas sugiere que la diversidad del comportamiento en superficie de las ballenas jorobadas en zonas de reproducción disminuye conforme al grado de

interacción con otras ballenas u objetos y/o conforme los animales se involucran en actividades específicas como el canto.

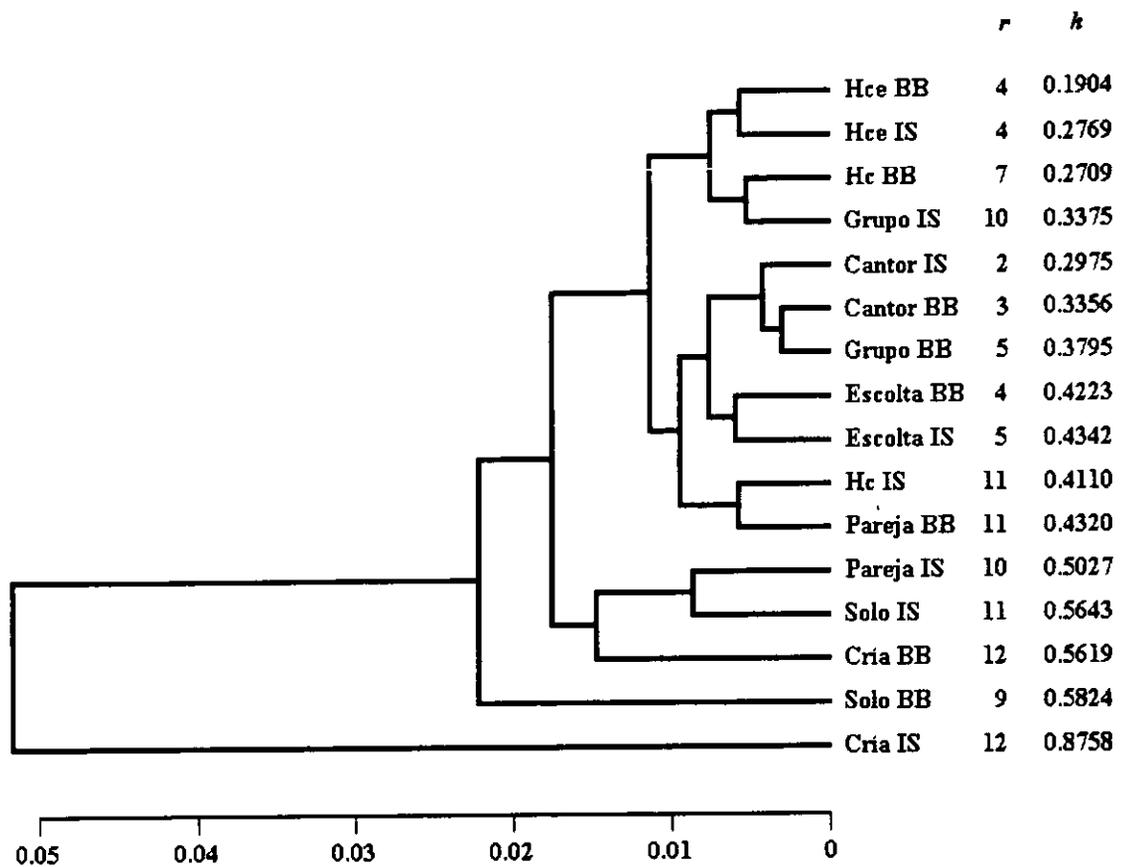
Para evaluar esta hipótesis, se hizo un análisis de cúmulos de las distintas agrupaciones en cada zona de acuerdo a la composición de conductas que se contrastó con medidas de diversidad. El dendrograma conductual de la ballena jorobada muestra, en general, una estructura por agrupaciones casi independiente de las regiones geográficas. Hay un grupo externo, con diversidad de comportamientos de superficie alta, formado por las crías los solos de ambas zonas y las parejas de la Isla Socorro. En el grupo interno, donde la diversidad conductual es menor, se insinúa cierta segregación de las agrupaciones de hembras con cría y las de cantores, escoltas y grupos. De acuerdo a la composición sexual conocida (Medrano *et al.* 1994), ésta es una distinción entre machos y hembras en actividad reproductiva. Se nota un ordenamiento de diversidad conductual y posición en el dendrograma en donde, de menor a mayor diversidad e interiorización en el dendrograma, se tiene la serie aproximada de Hce, Hc, Cantor, Grupo, Escolta, Pareja, Solo y Cría. Las excepciones (grupos y hembras con cría de la Isla Socorro) pudieran significar asimismo un ordenamiento, no muy diferente del anterior, que correspondería a condiciones poco perturbadas por el hombre, esto es: Hce, Grupo, Cantor, Escolta, Hc, Pareja, Solo y Cría (Figura 5).

El dendrograma de las diferentes conductas de la ballena jorobada de acuerdo a su ocurrencia en las distintas agrupaciones (Figura 6) muestra claramente las conductas 1 y 2 separadas de las demás conductas por ser éstas de mayor frecuencia. El resto de las conductas son menos frecuentes por lo que el patrón de uniones se hace complejo y con poca diferenciación. Se nota claramente un conjunto de conductas con valores de cero a valores intermedios con frecuencias muy similares. Las conductas que se agrupan aquí son los coletazos laterales, asomo en nado, flote y nado lateral. El promedio de conductas que exhiben las ballenas en esta rama es de 4.5.

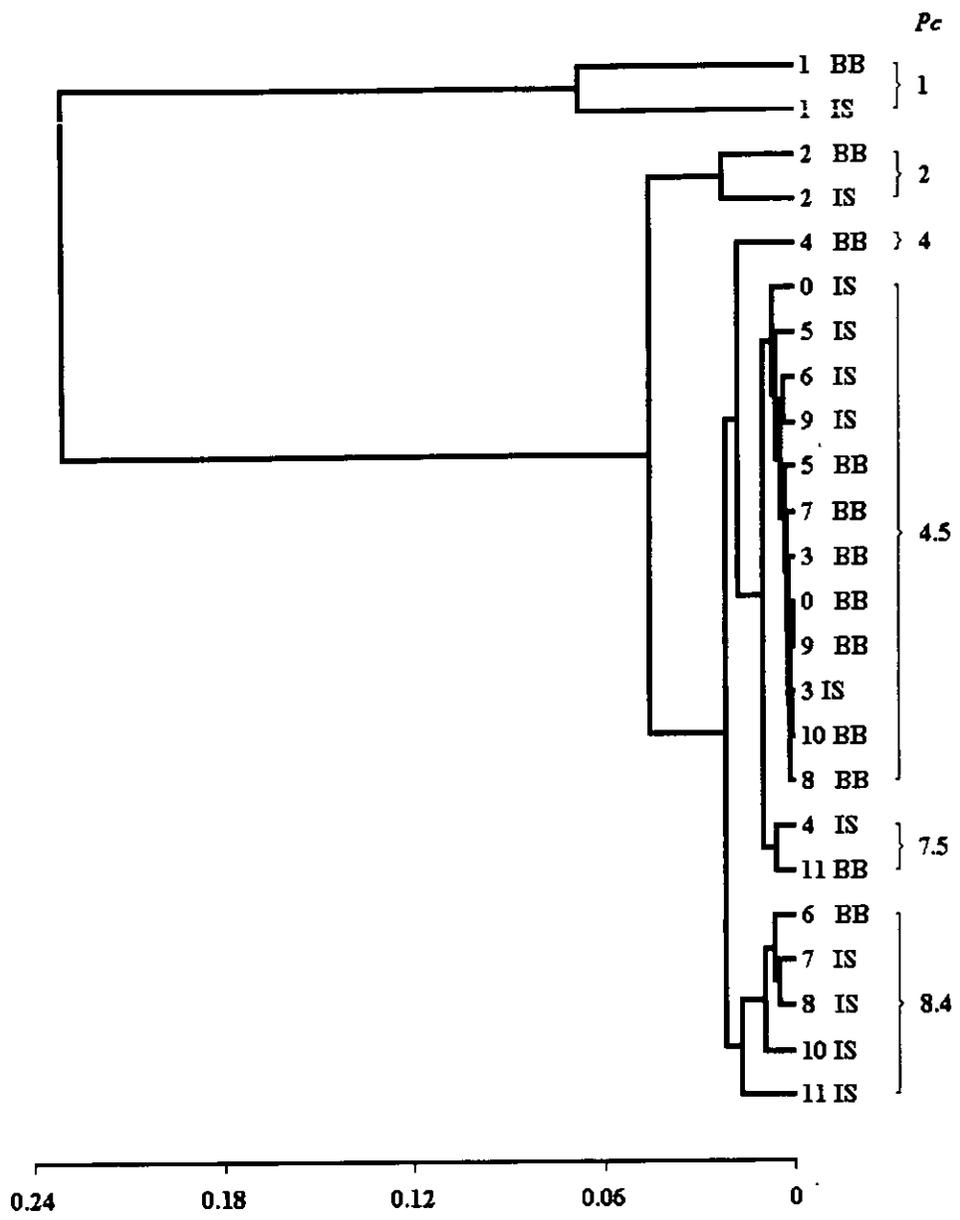
**Cuadro 2.** Riqueza ( $r$ ) y diversidad probabilística ( $h$ ) de conductas en distintas agrupaciones de ballenas jorobadas en dos regiones de agregación invernal del Pacífico mexicano.

Agrupación	Bahía de Banderas		Isla Socorro		Global	
	$r$	$h$	$r$	$h$	$r$	$h$
Cría	12	0.5619	12	0.8758	12	0.8083
Solo	9	0.5824	11	0.5643	12	0.5856
Cantor	3	0.3356	2	0.2975	3	0.3169
Pareja	11	0.4320	10	0.5027	12	0.4717
Escolta	4	0.4223	5	0.4342	5	0.4295
Hc	7	0.2709	11	0.4110	11	0.3438
Hce	4	0.1904	4	0.2769	6	0.2349
Grupo	5	0.3795	10	0.3375	10	0.3611

Los saltos completos en la Bahía de Banderas y los golpes con la aleta pectoral se asocian muy estrechamente con la rama descrita anteriormente. Finalmente, conductas de valores altos en el etograma como los coletazos dorsoventrales y los saltos no completos forman otro conjunto en el dendrograma con una conducta promedio de 8.4. Este patrón indica que las conductas se agrupan por su aparente gasto energético. Las conductas con un requerimiento energético alto se unen en la misma rama con menor similitud a las conductas de mayor frecuencia y poco requerimiento energético como el arqueo y el sondeo.



**Figura 5.** Dendrograma de las diferentes agrupaciones de ballenas jorobadas en el Pacífico mexicano de acuerdo a la ocurrencia de conductas de superficie. Estas agrupaciones se definen en el Apéndice 2. Se indican el número de conductas que los animales despliegan en cada agrupación ( $r$ ) así como la diversidad probabilística de tales conductas ( $h$ ).



**Figura 6.** Dendrograma de las diferentes conductas de ballenas jorobadas en el Pacífico mexicano de acuerdo a su ocurrencia en las distintas agrupaciones. Se indica el promedio de conductas que exhiben las ballenas ( $P_c$ ).

## Patrones de ventilación y conducta en distintas agrupaciones

Los patrones de respiración y conducta de cada registro individual se graficaron y se muestran ejemplos representativos para cada agrupación y zona (Figura 7). En las crías se observan periodos de apnea con distribución más o menos uniforme originando una caída de la curva  $FAC_D$  en forma casi constante. El promedio de apnea ( $Dap$ ) es considerablemente estable a partir de 500 segundos de registro. La cría de la Isla Socorro muestra un patrón más parecido al típico bifásico de trenes y con apneas alrededor de 150 segundos. La cría de la Isla Socorro muestra mayor actividad en superficie.

En los animales solos se nota el patrón típico de trenes de varias respiraciones intercalados con inmersiones de algunos minutos. En los solos, estas inmersiones no tienen una duración constante. El promedio de apnea puede estabilizarse entre 1,000 y 2,000 segundos. En el solo de la Bahía de Banderas, se presentan apneas de alrededor de 450 segundos mientras que el de la Isla Socorro tiene apneas cercanas a los 700 segundos.

En los cantores, el patrón bifásico de trenes está mejor definido siendo los periodos de inmersión considerablemente regulares. A diferencia de los solos y las parejas, en los cantores sólo se presentan arqueos y sondeos a menos que el canto se interrumpa por la presencia de otras ballenas o de animales como orcas. Por su distribución bimodal, el promedio de apnea se estabiliza después de una hora. Existe gran variación individual en la duración de las inmersiones, en los cantores de la Bahía de Banderas se presentan periodos de canto en inmersión alrededor de 400 segundos mientras que en la Isla Socorro estos periodos son entre 800 y 1,000 segundos.

Los adultos en pareja tienen patrones similares a los solos pero se presentan con más frecuencia periodos de respiración irregular y alta actividad en superficie. En la Isla Socorro, los adultos en pareja tienen apneas alrededor de 500 segundos y su patrón es más bimodal que en la Bahía de Banderas en donde las apneas son cercanas a los 350 segundos.

En las escoltas el patrón de trenes está muy atenuado y la caída de la curva  $FAC_D$  es casi constante. El promedio de apnea se estabiliza a partir de los 1,000 segundos. En ambas regiones, se presentan apneas alrededor de 450 segundos.

En las hembras con cría, el patrón de buceo es más irregular que el de las escoltas y con una distribución de apneas más uniforme por lo que la caída de la curva  $FAC_D$  es más constante. El promedio de apnea se estabiliza a partir de los 3,000 segundos. En las hembras con cría de la Bahía de Banderas, se presentan apneas de duración mayor a las de la Isla Socorro y en este último sitio, con más frecuencia ocurren periodos de actividad elevada en superficie.

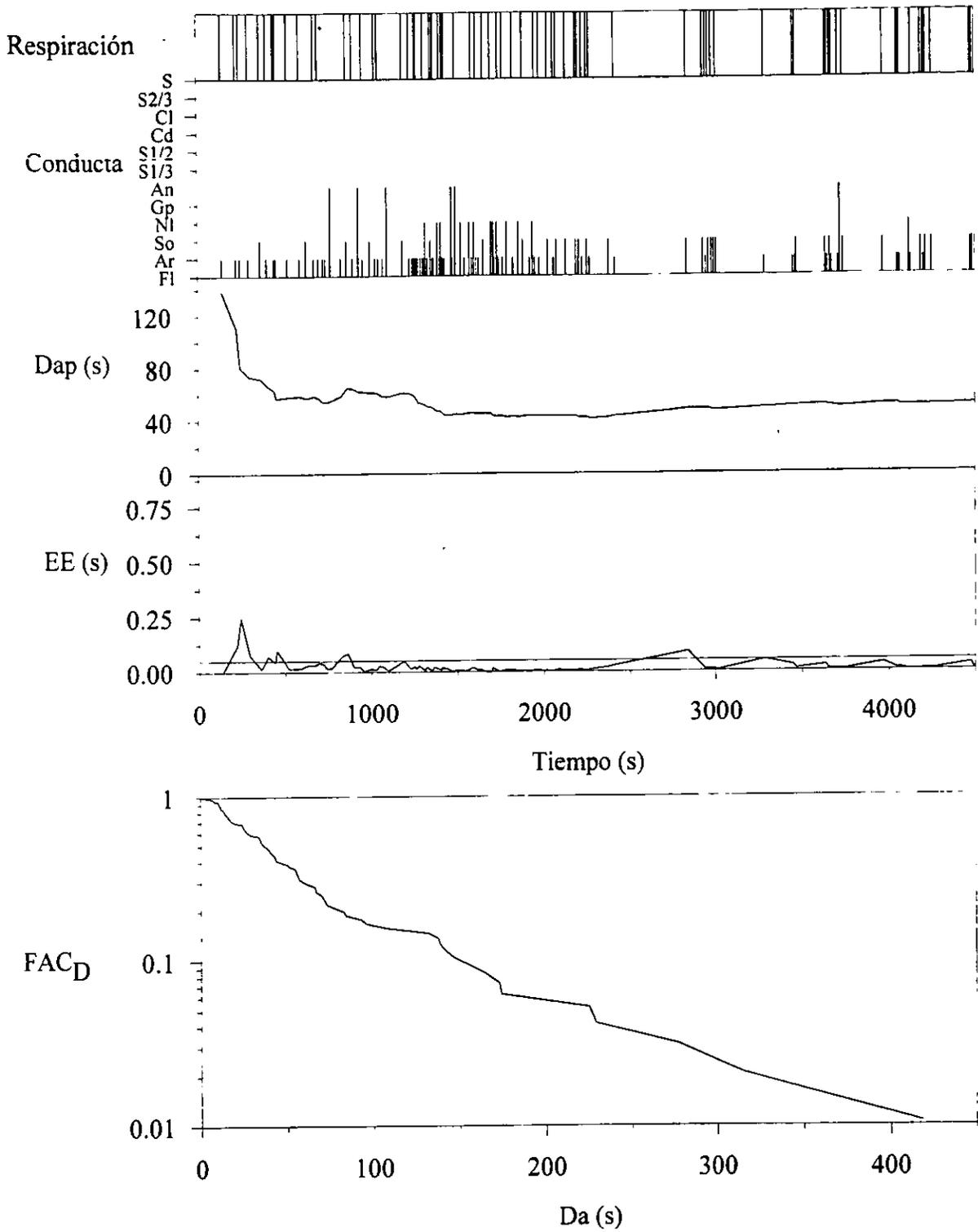
En las hembras con cría y escolta, se vuelve a presentar un patrón bifásico de trenes y casi no hay conductas energéticas en superficie. El promedio de apnea se estabiliza a partir de los 1,000 segundos. En la Isla Socorro, el patrón es más bimodal y con apneas más largas comparado al de Bahía de Banderas.

En los grupos, el promedio de apnea es estable a partir de los 1,000 segundos. En la Isla Socorro el patrón de trenes está más o menos definido con apneas de 300 a 400 segundos. En la Bahía de Banderas, el patrón de ventilación es más irregular, con distribución de apneas más uniforme y consecuentemente con una caída casi constante de la curva  $FAC_D$ .

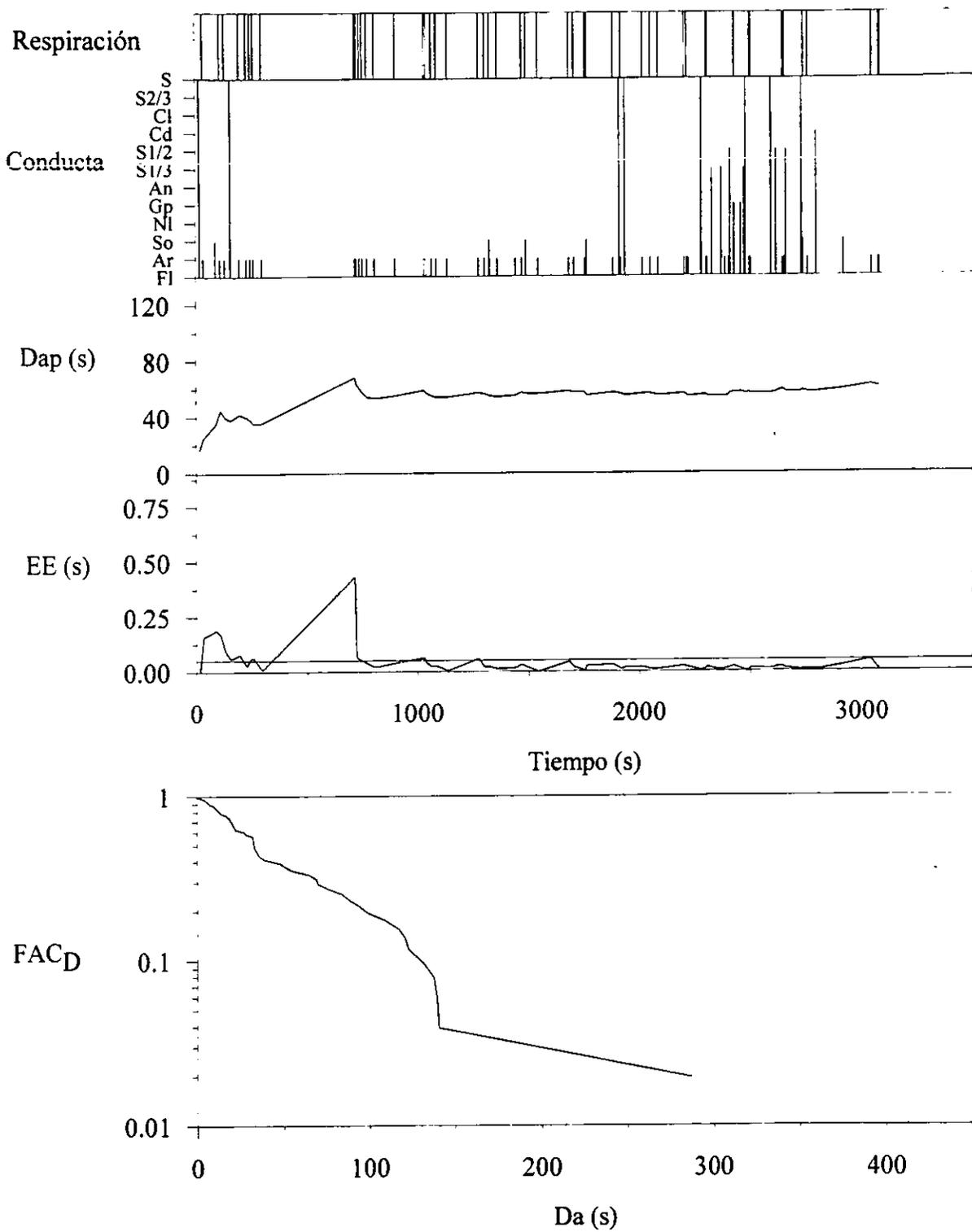
Importa mencionar que los periodos de mayor actividad en superficie no necesariamente coinciden con tasas ventilatorias elevadas observándose periodos de reposo en donde hay ventilaciones frecuentes.

**Figura 7.** Patrones representativos de ventilación y conducta y distribución de apneas de distintos estados de agrupación y actividad de ballenas jorobadas en la Bahía de Banderas (BB) y la Isla Socorro (IS). Se muestran los eventos de respiración, la serie de conductas de superficie, el promedio de apnea a lo largo del registro ( $Dap$ ), El error estándar del periodo entre emersiones ( $EE$ ) y la distribución de apneas descrita como la frecuencia acumulada complementaria ( $FAC_D$ ).

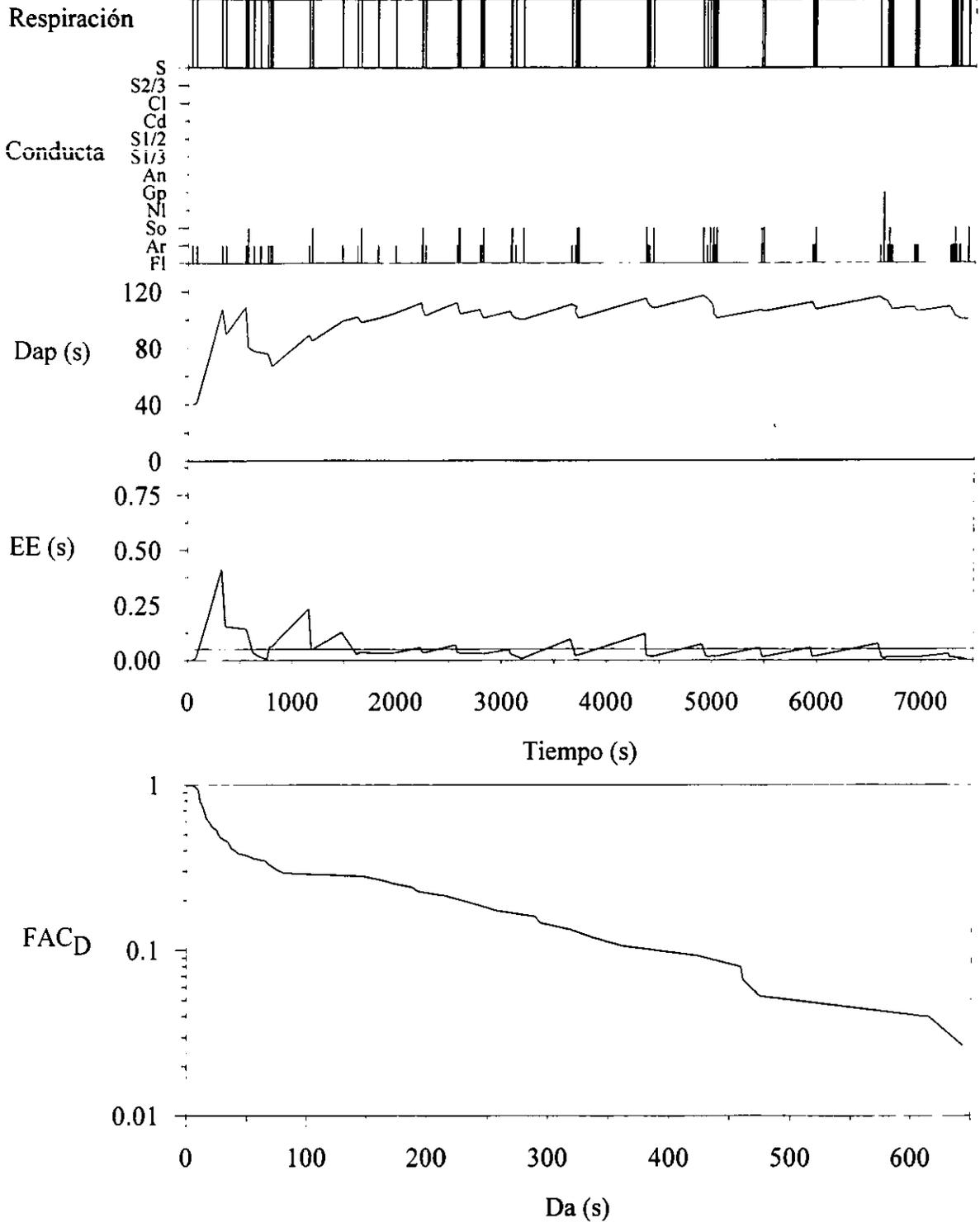
# CríaBB



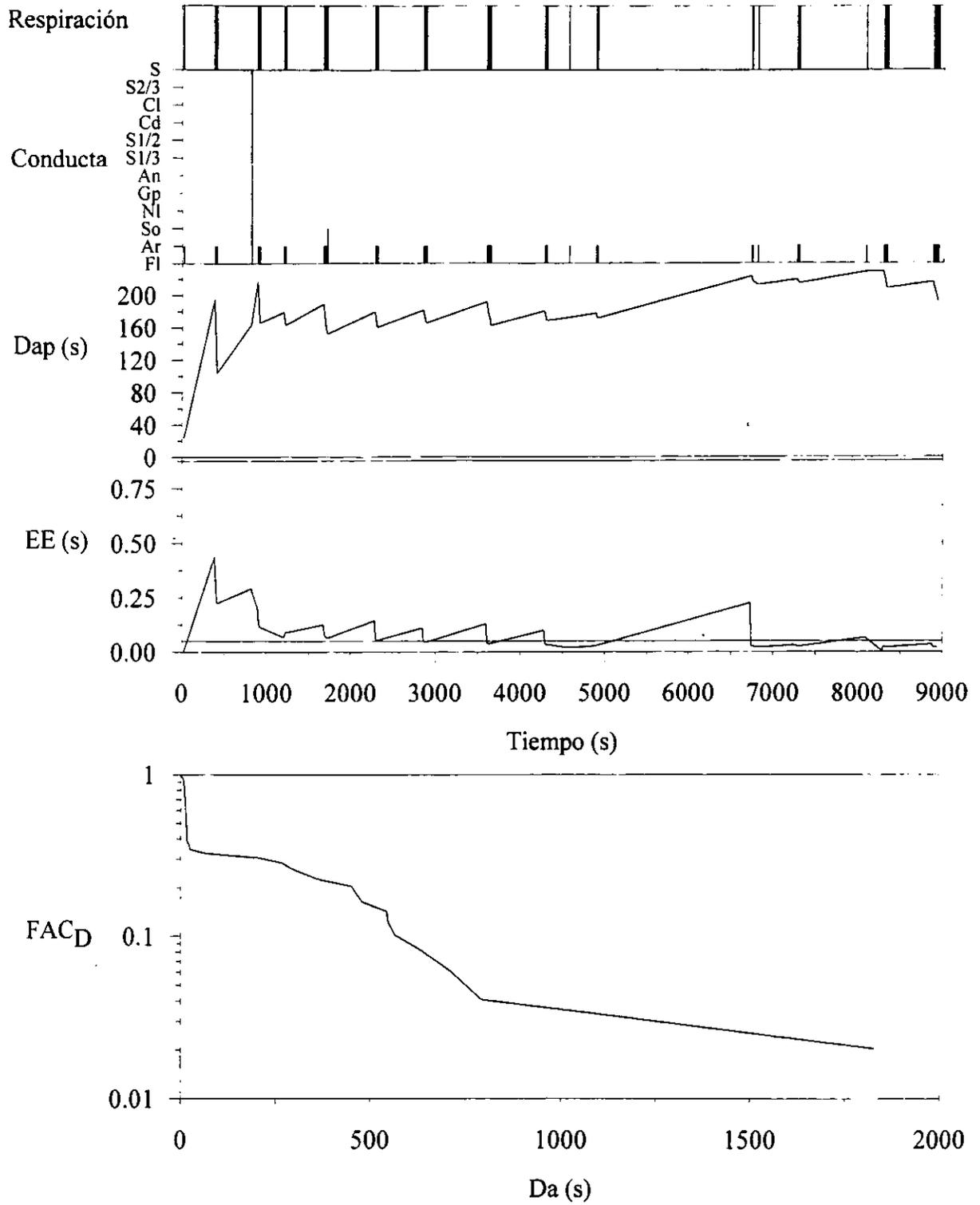
# Crías



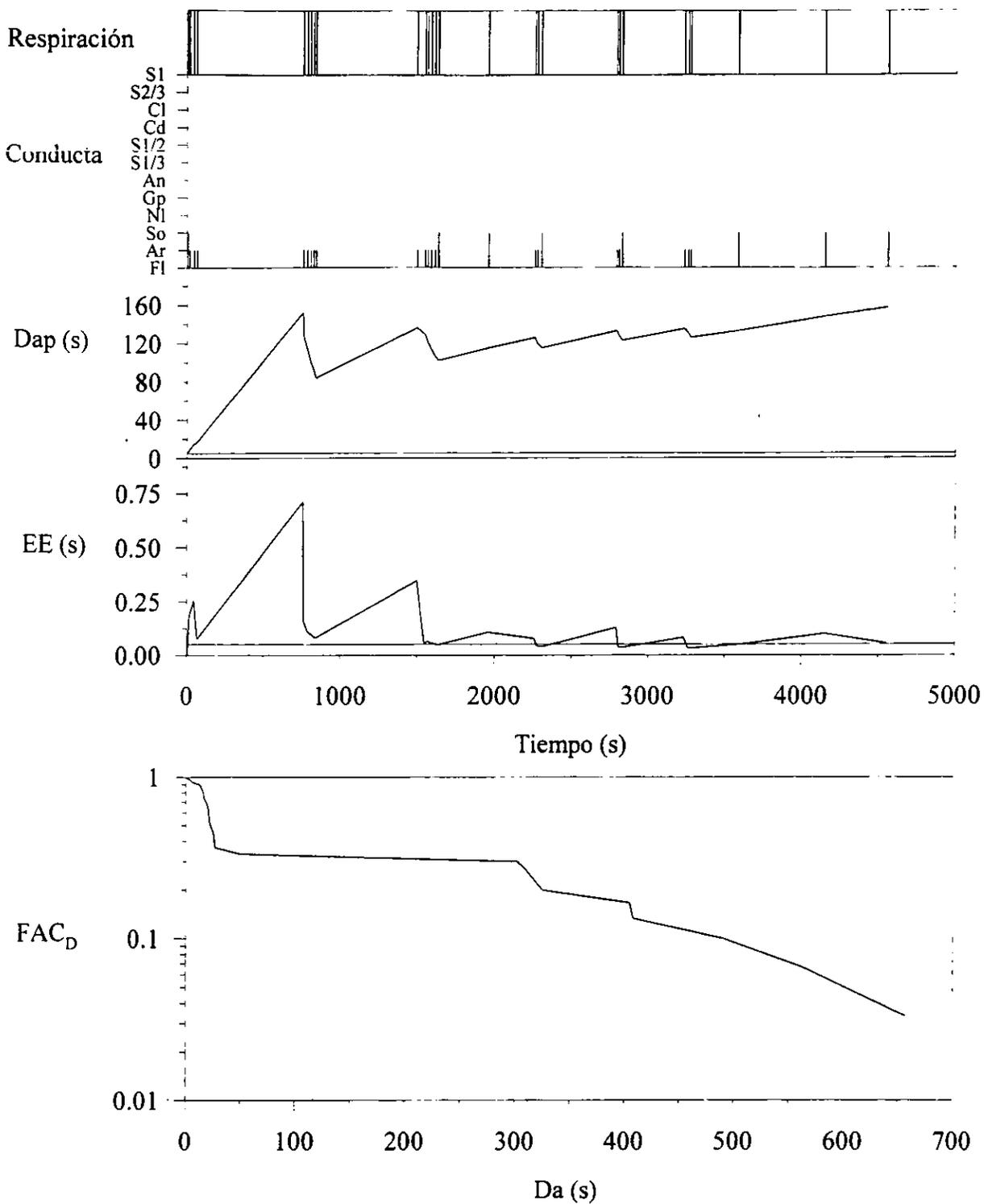
# SoloBB



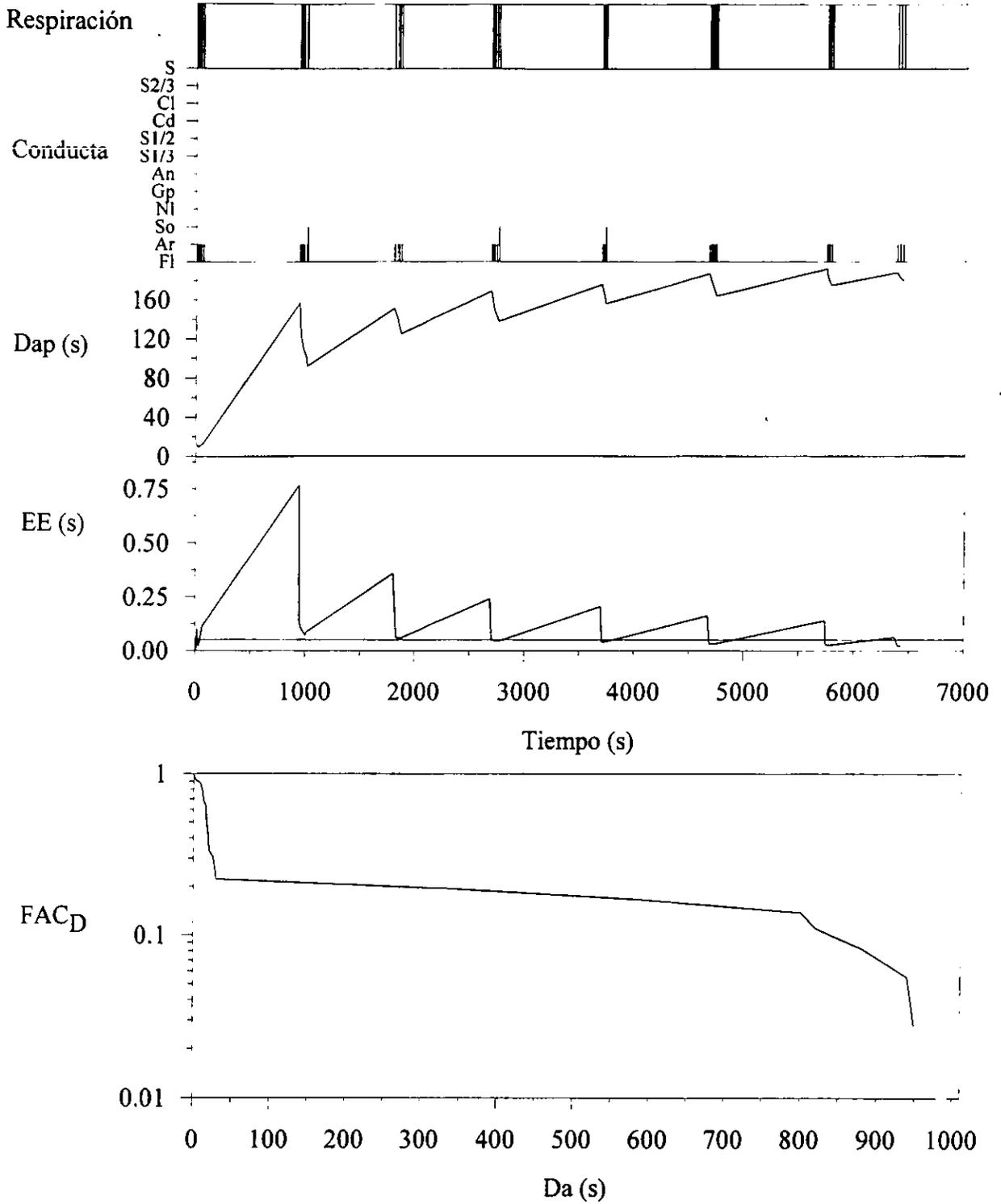
# SoloIS



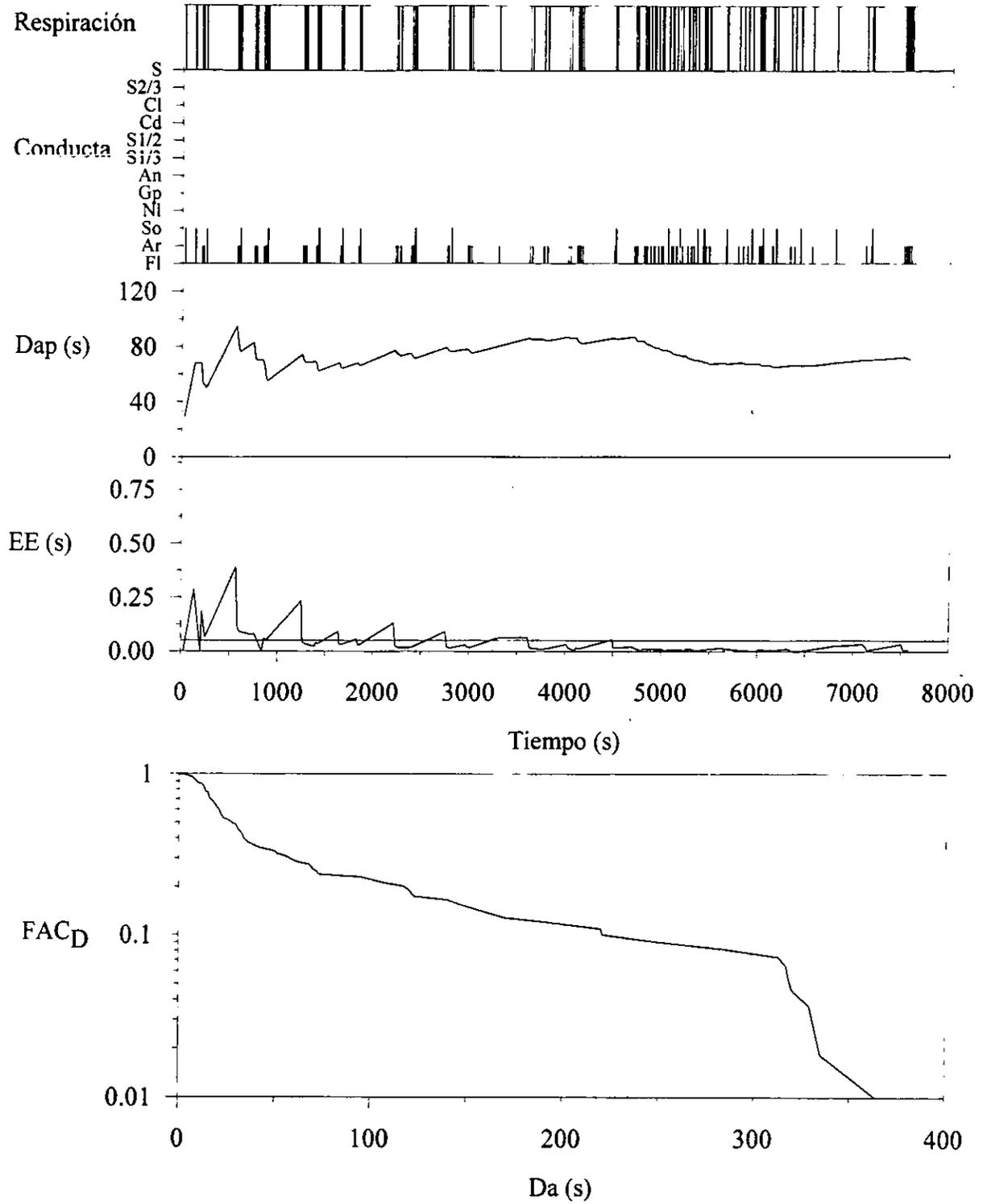
# CantorBB



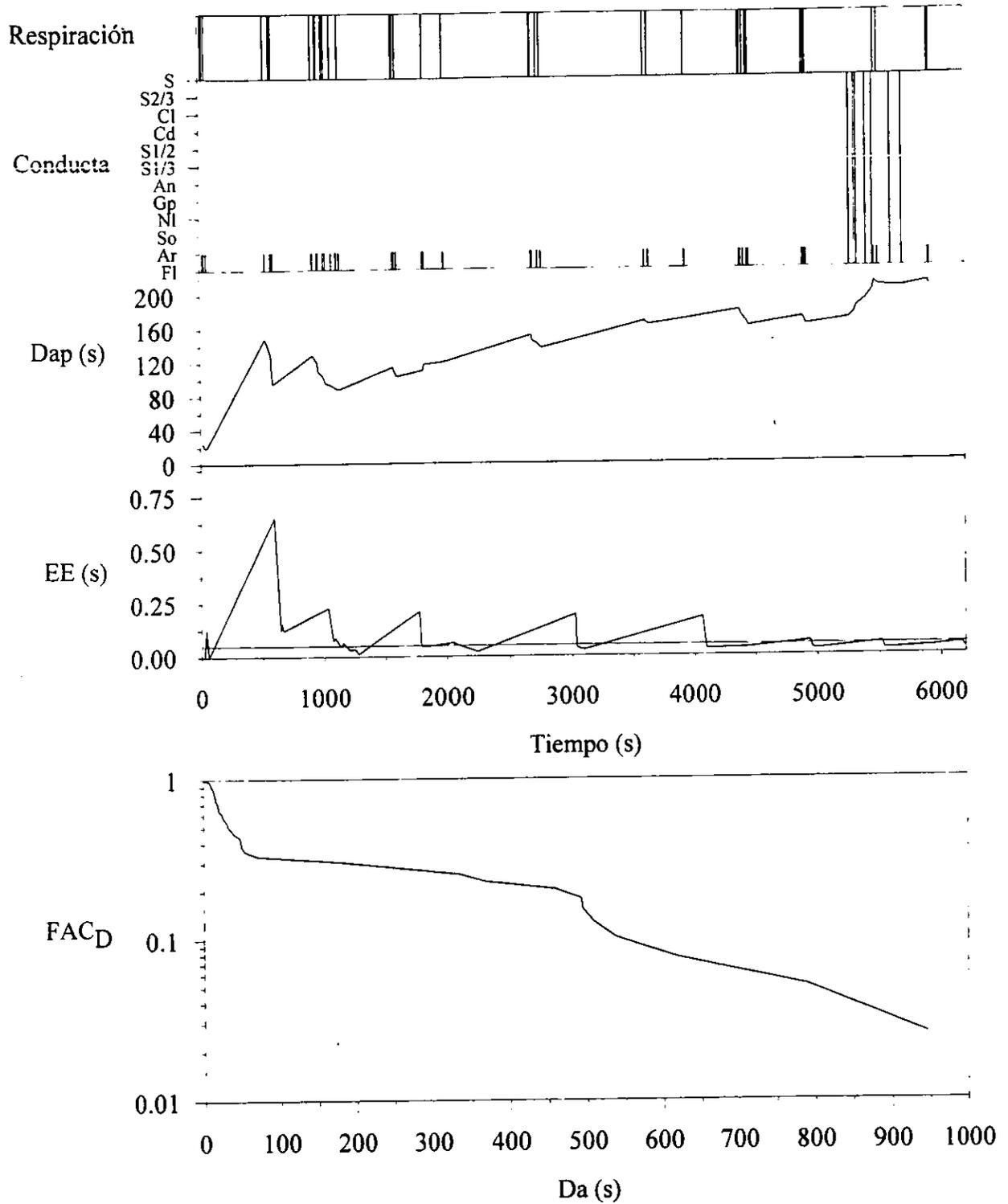
# CantorIS



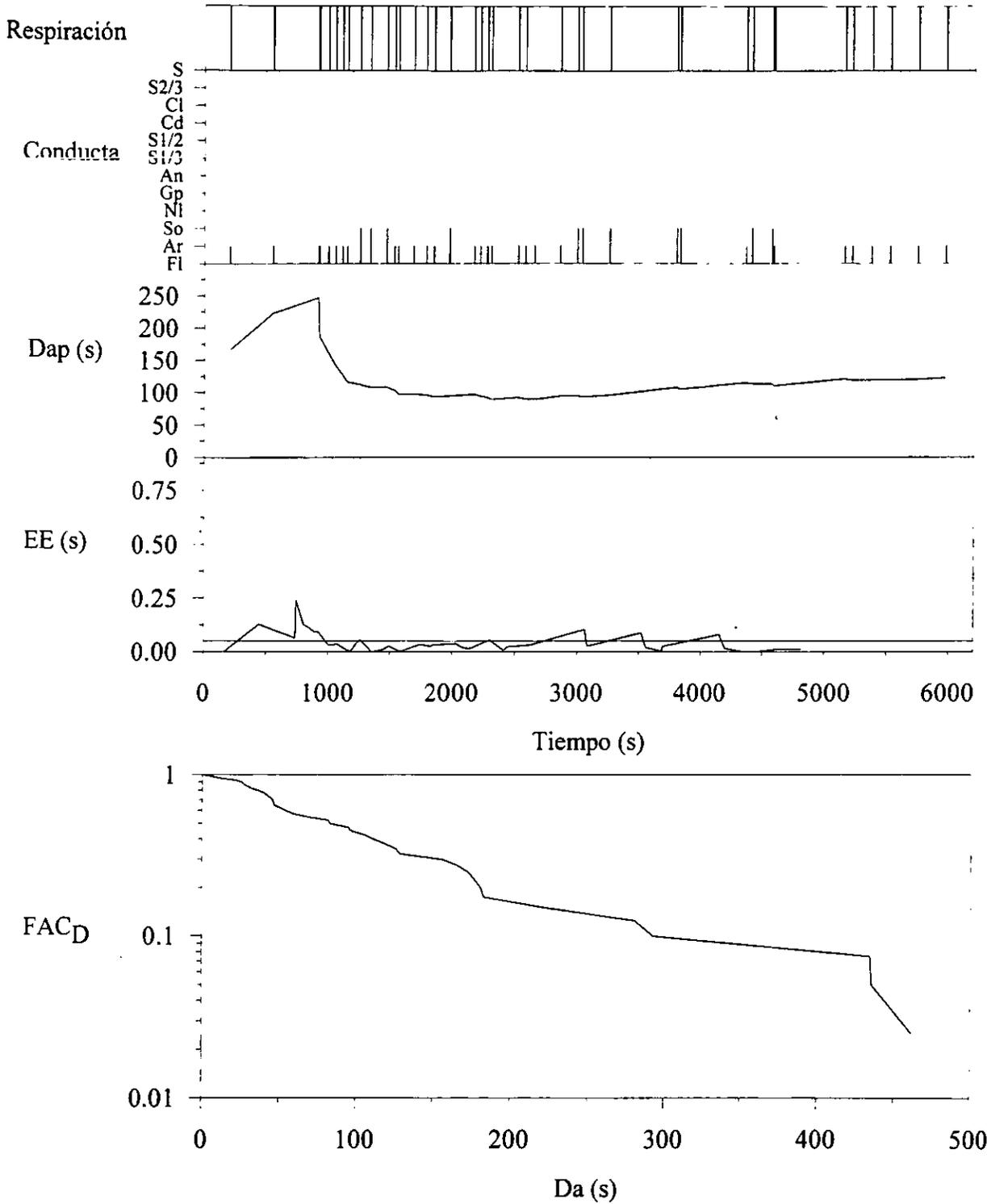
# ParejaBB



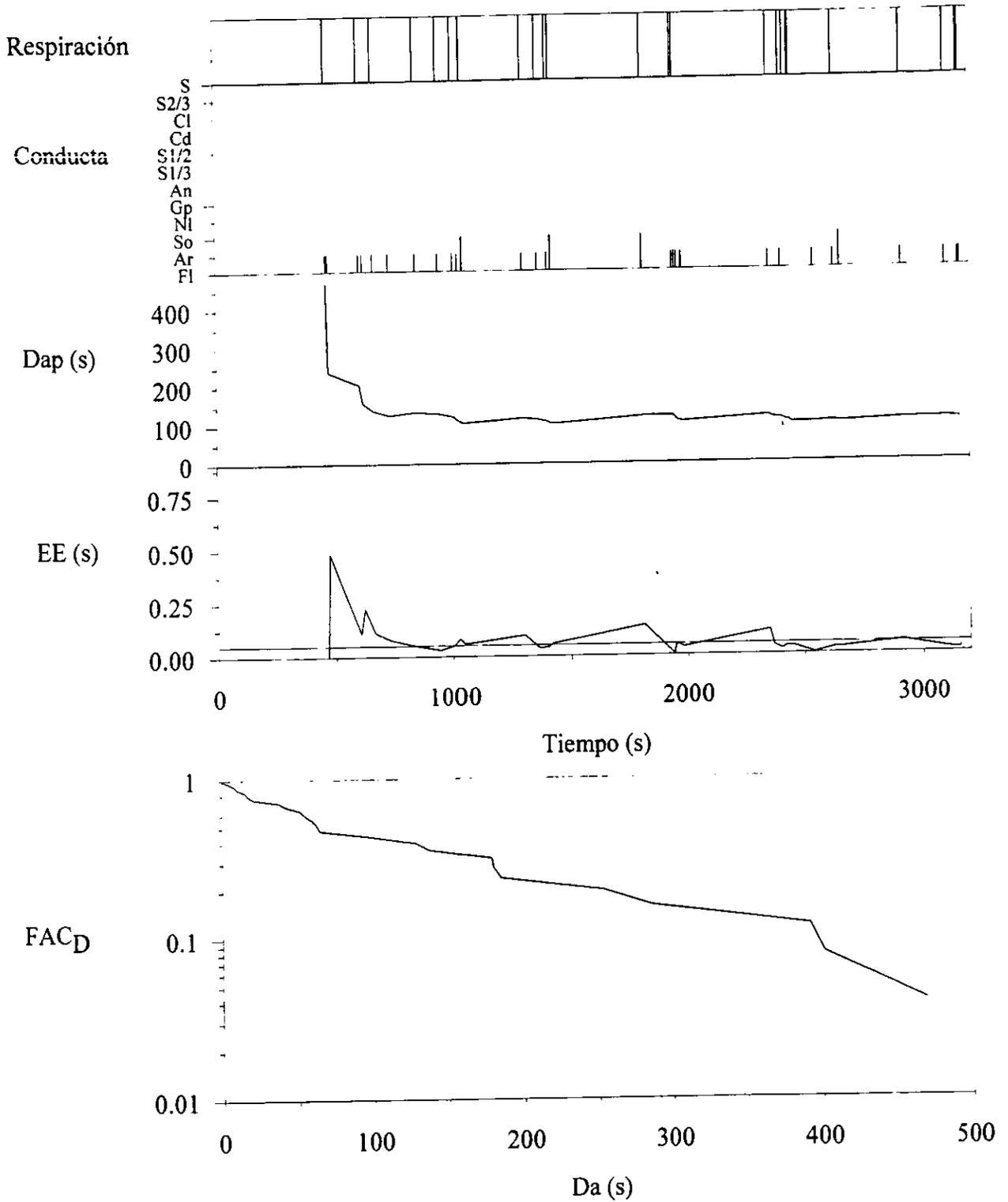
# ParejaIS



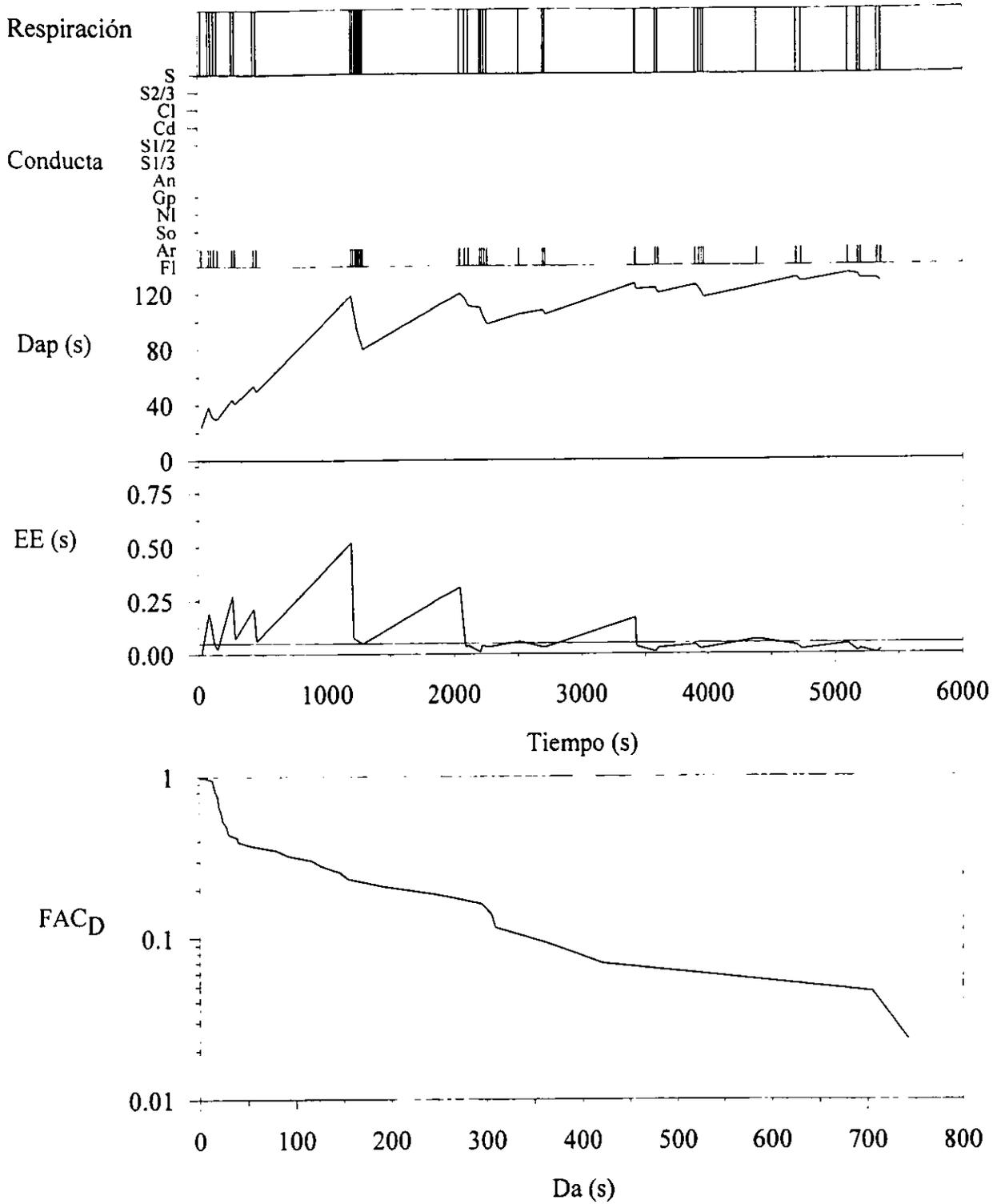
# EscoltaBB



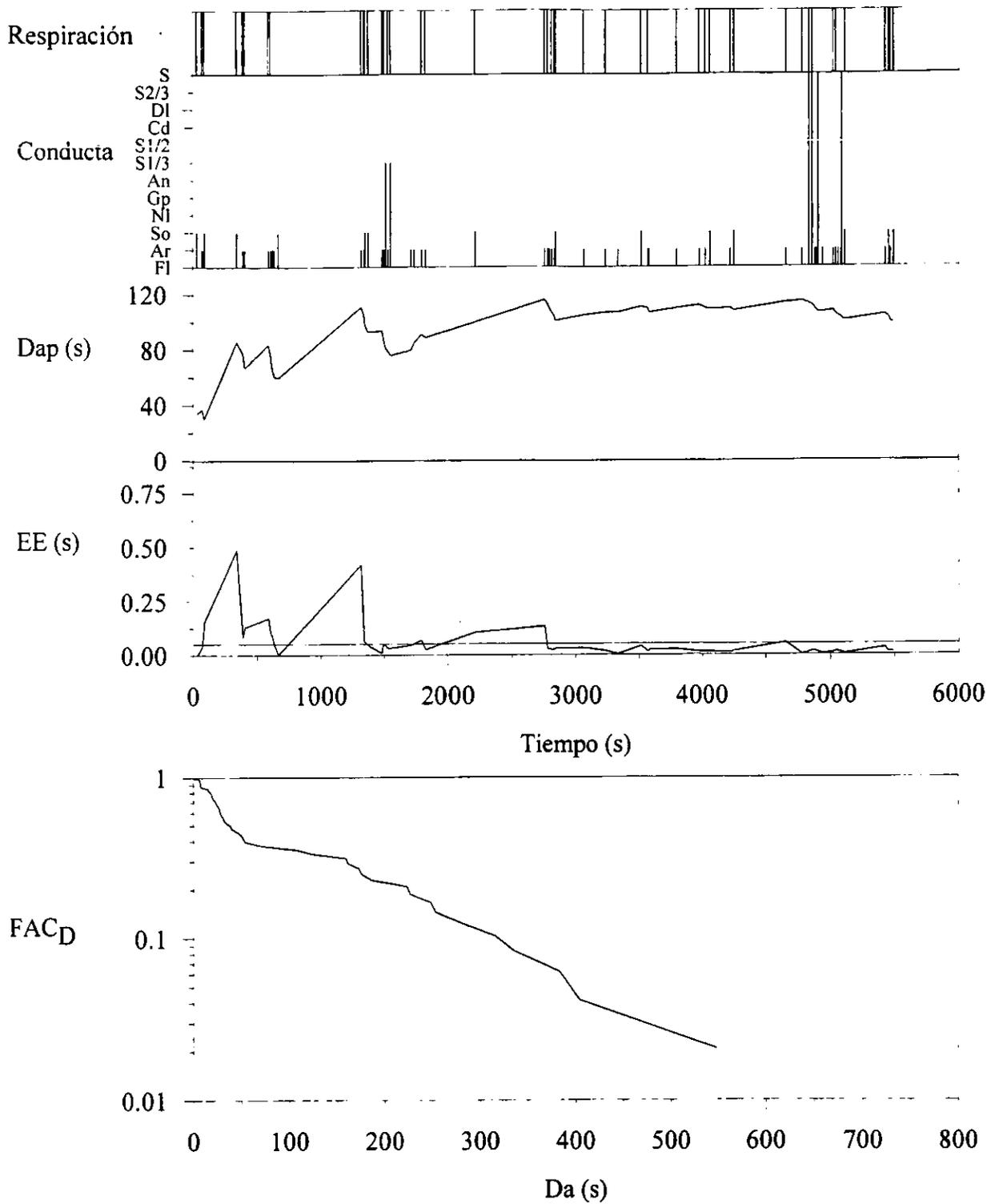
# EscoltaIS



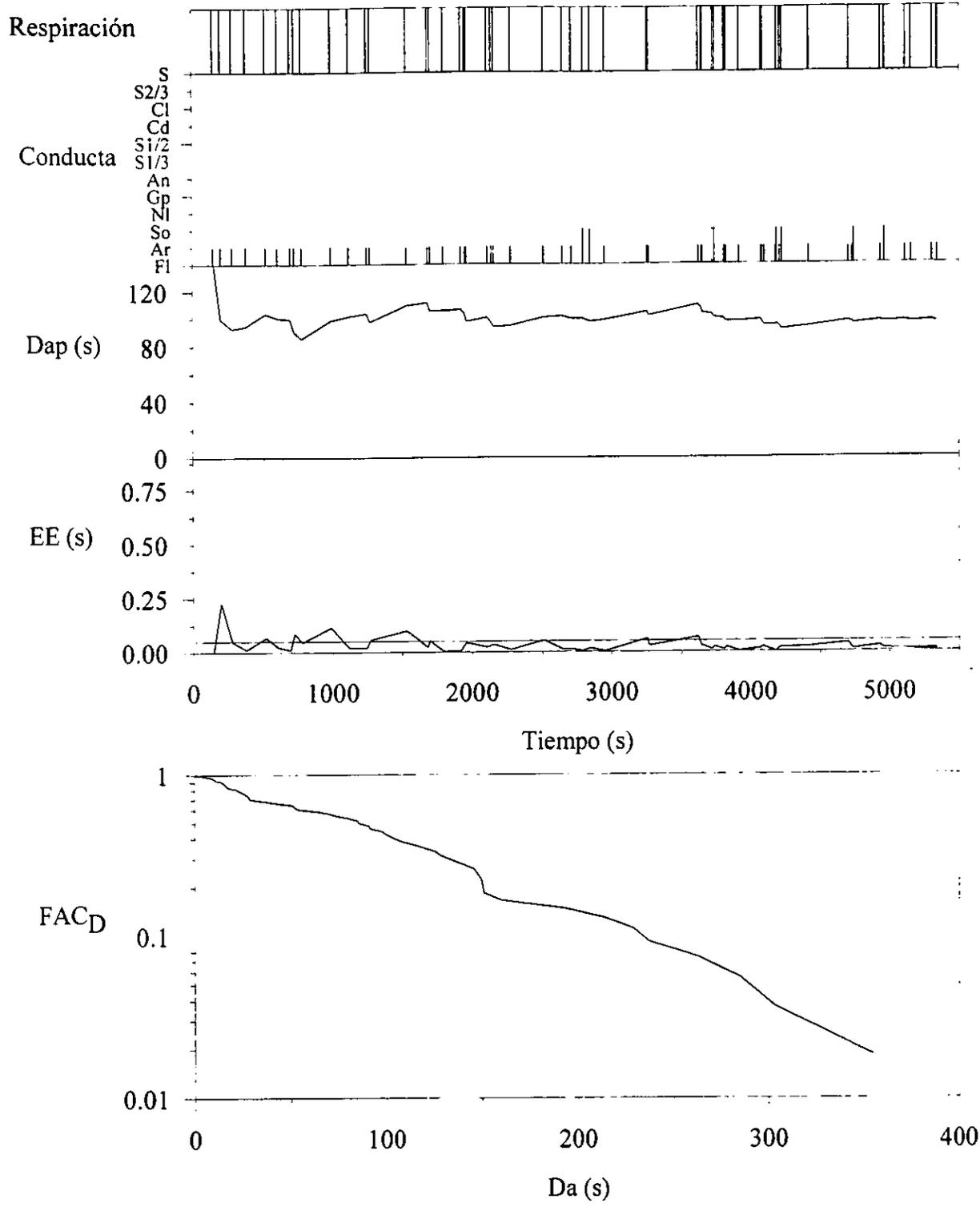
# Hembra de HcBB



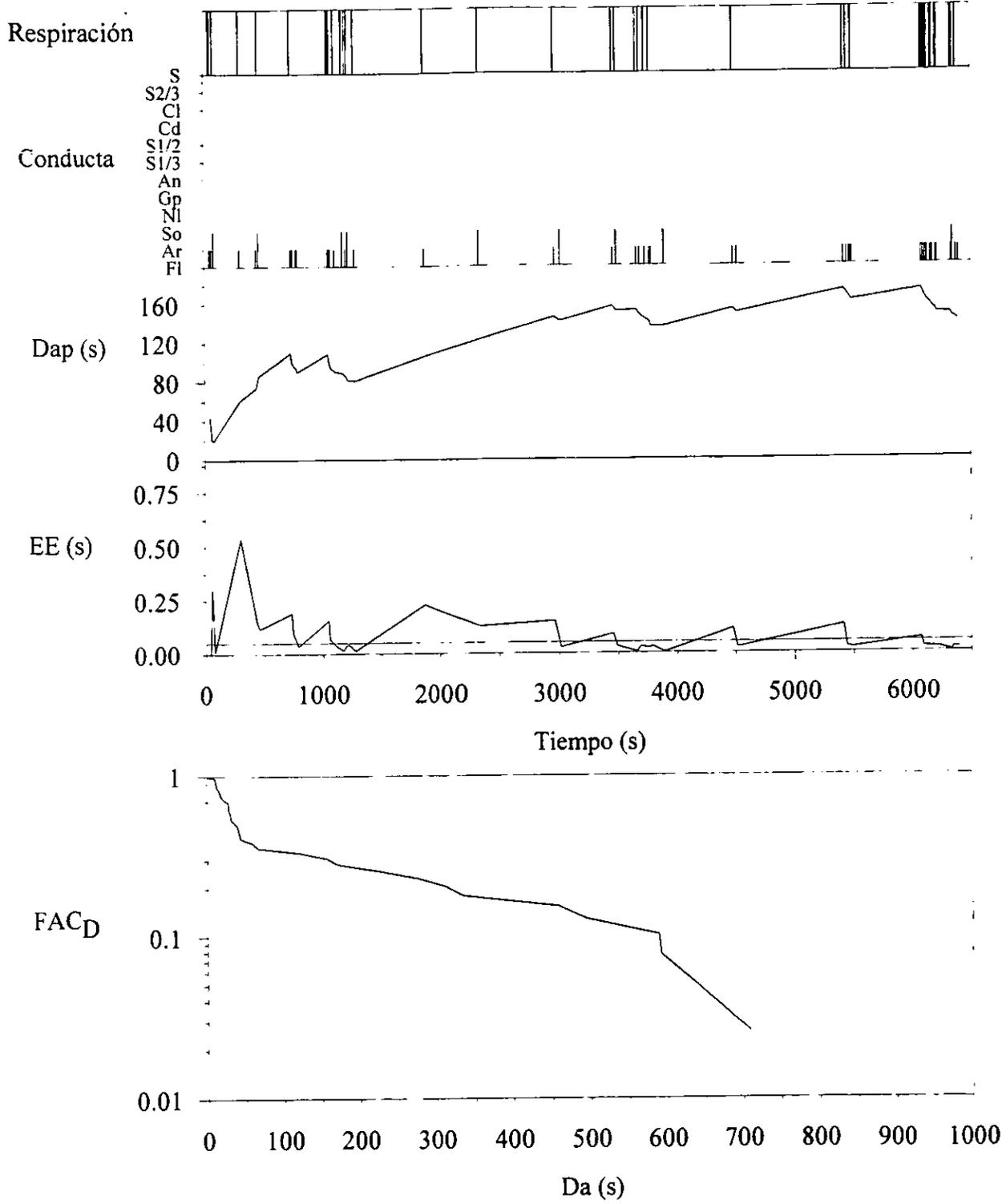
## Hembra de HcIS



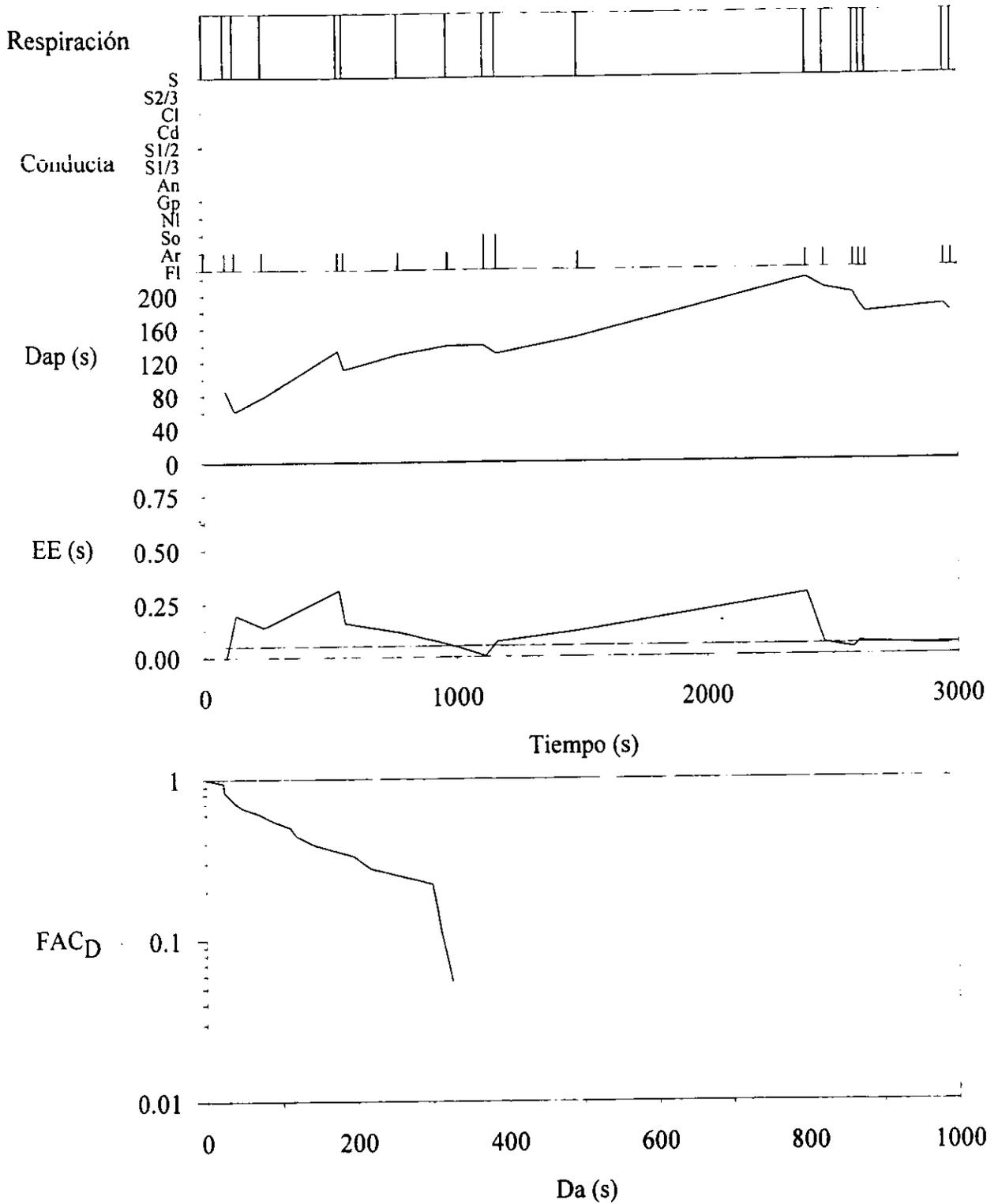
# Hembra de HceBB



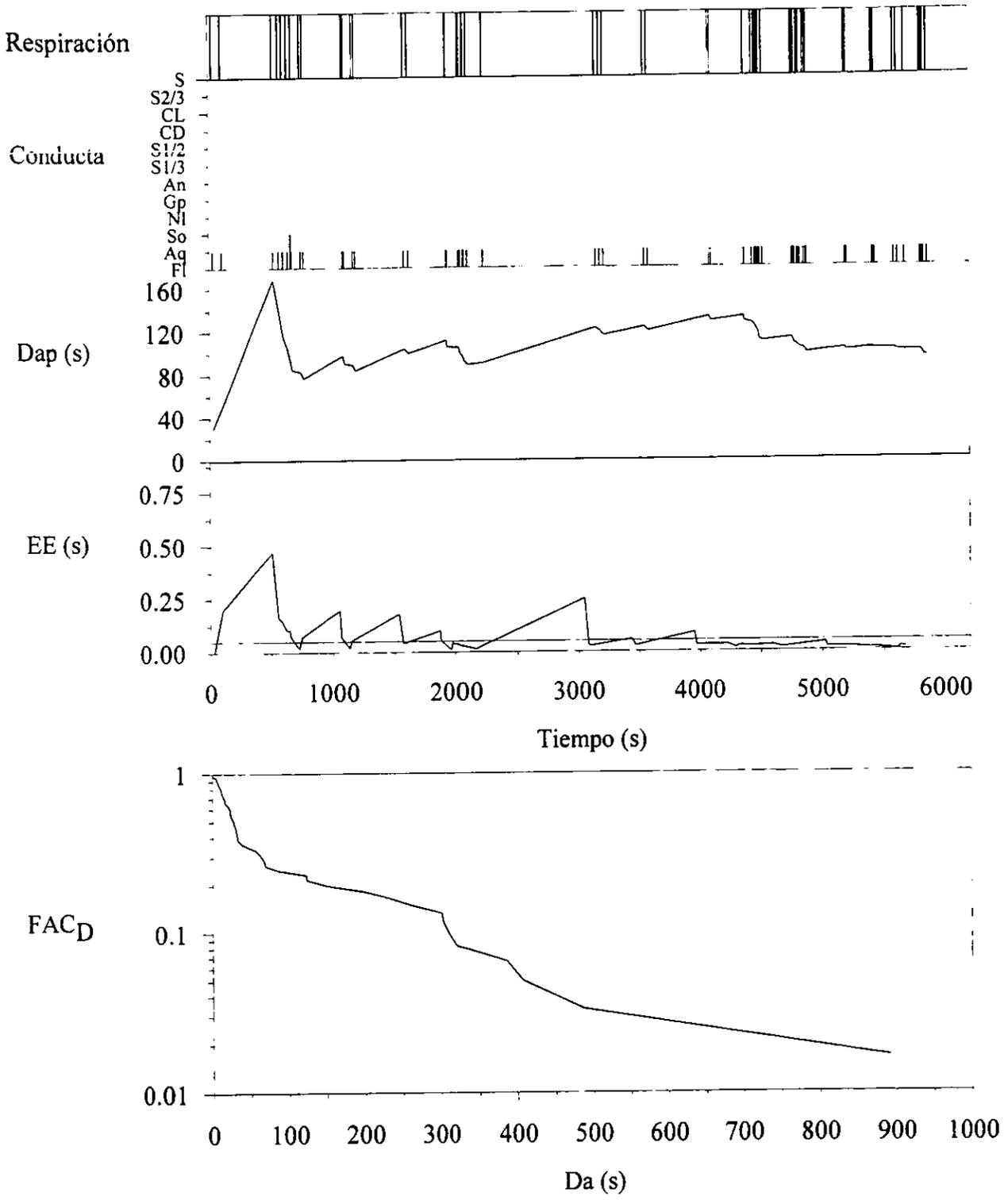
### Hembra de HceIS



# GruposBB



# GruposIS



**Cuadro 3.** Número de apneas (*nta*) y valores promedio de apnea (*Dap*) en distintas agrupaciones de ballenas jorobadas en dos regiones de agregación invernal del Pacífico mexicano.

Agrupación	Bahía de Banderas		Isla Socorro	
	<i>nta</i>	<i>Dap</i> (s)	<i>nta</i>	<i>Dap</i> (s)
Cría	1309	58	362	146
Solo	368	118	319	173
Cantor	131	180	51	255
Pareja	1351	110	271	191
Escolta	222	172	75	153
Hc	224	156	330	108
Hce	316	119	163	137
Grupo	102	123	1014	99

Como se intuyó en la Figura 7, en general los promedios de apnea son mayores en la Isla Socorro con excepción de las escoltas, hembras con cría y grupos. Las crías de la Isla Socorro tienen particularmente un promedio de apnea mayor a las crías de la Bahía de Banderas y eso puede derivar de que sean crías más crecidas. La misma diferencia ocurre con los cantores en donde los periodos de apnea tienen una considerable variación individual determinada por la condición de los machos (Chu 1988, Cuadro 3).

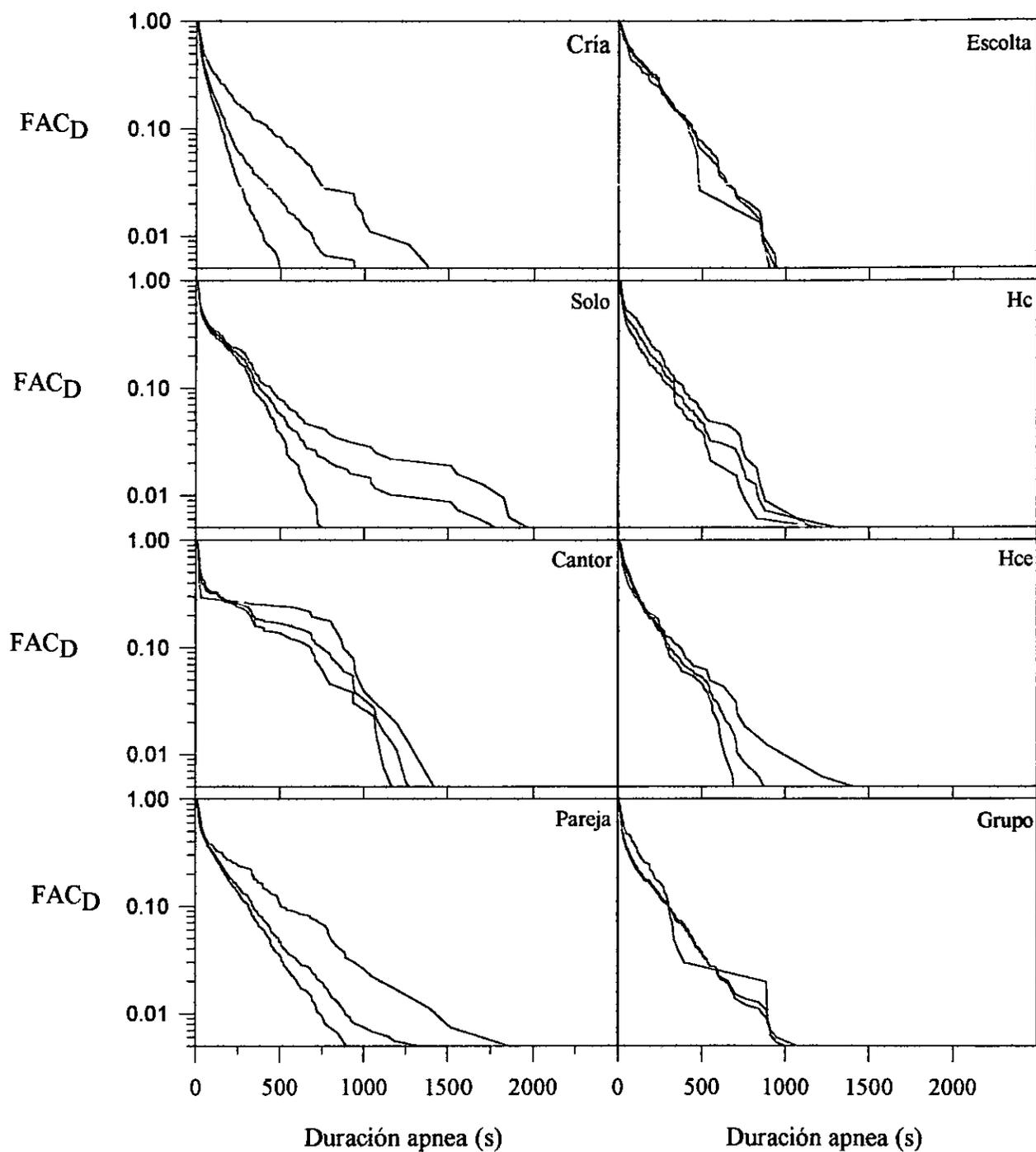
Se conjuntaron las duraciones de apnea de todos los registros analizables y se construyeron curvas de distribución  $FAC_D$ . Como se describió en la Figura 7, los solos y cantores tienen distribuciones bifásicas de trenes mientras que las escoltas y hembras con cría tienen distribuciones más o menos uniformes. Las crías pueden tener ambos patrones, tal vez en dependencia de su crecimiento y experiencia mientras que los patrones de buceo de las parejas, grupos y hembras con cría y escolta son más complejos que las distribuciones uniforme y bimodal. En estos patrones se observan las apneas breves entre ventilaciones previas a una inmersión y periodos de buceo muy variables. Los solos, cantores y parejas asimismo tienen apneas ocasionales considerablemente largas (alrededor de 1,500 segundos).

**Cuadro 4.** Análisis factorial de varianza tipo II entre agrupaciones de ballenas jorobadas y regiones. Se indican los grados de libertad (*GL*), la suma de diferencias de cuadrados con respecto a la media (*SS*), el promedio de diferencias de cuadrados con respecto a la media (*MS*), el valor de la distribución *F* y su probabilidad asociada (*p*).

	<i>GL</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p(F)</i>
Entre regiones	1	30373	30373	3.1422	0.0778290
Entre agrupaciones	7	304835	43548	4.5051	0.0001111
Interacción	7	45893	45894	4.7478	0.0000594
Entre individuos	198	1913920	9666		
Total	213	2570384	12067		

En la Isla Socorro se observan curvas  $FAC_D$  con duraciones de apnea mayores a excepción de las hembras con cría en donde la duración es mayor en la Bahía de Banderas. Las mayores diferencias regionales en la duración de apnea se observan en las crías, solos y parejas mientras que en los cantores y grupos se observa una diferencia ostensible en la forma de la distribución siendo bimodal en la Isla Socorro y más uniforme en la Bahía de Banderas (Cuadro 3, Figura 8).

Mediante un análisis factorial de varianza tipo II, se determinó el grado de variación individual, por regiones y por agrupación de las duraciones de apnea utilizando los promedios de los registros como datos elementales. Se observa que la mayor variación se encuentra en las diferencias entre agrupaciones ( $p(F)=0.0001$ ) y en la interacción agrupación-región ( $p(F)=0.00006$ ). Las diferencias entre regiones son marginales ( $p(F)=0.08$ ) y la variación individual es pequeña comparada a éstas (Cuadro 4). Una interpretación a este resultado es que la duración de apnea depende de las actividades que realizan los animales definidas en el tipo de agrupación y conducta.



**Figura 8.** Distribuciones de la frecuencia acumulada complementaria ( $FAC_D$ ) de las duraciones de apnea de distintas agrupaciones de ballenas jorobadas en el Pacífico mexicano. El color verde corresponde a la Bahía de Banderas, el rojo a la Isla Socorro y el negro a los datos globales.

**Cuadro 5.** Índice de actividad en superficie ( $s^{-1}$ ) en distintas agrupaciones de ballenas jorobadas en dos regiones de agregación invernal del Pacífico mexicano.

<b>Agrupación</b>	<b>Bahía de Banderas</b>	<b>Isla Socorro</b>	<b>Global</b>
Cría	0.061944	0.041192	0.053005
Solo	0.020978	0.024445	0.023049
Cantor	0.007613	0.005274	0.006820
Pareja	0.017972	0.021085	0.018794
Escolta	0.009337	0.014290	0.010401
Hc	0.009782	0.023988	0.017264
Hce	0.011254	0.010815	0.011099
Grupo	0.012870	0.021616	0.020497

Un factor de diferencia regional, probablemente la perturbación antropogénica, afecta de modo específico la duración de apnea de las distintas agrupaciones.

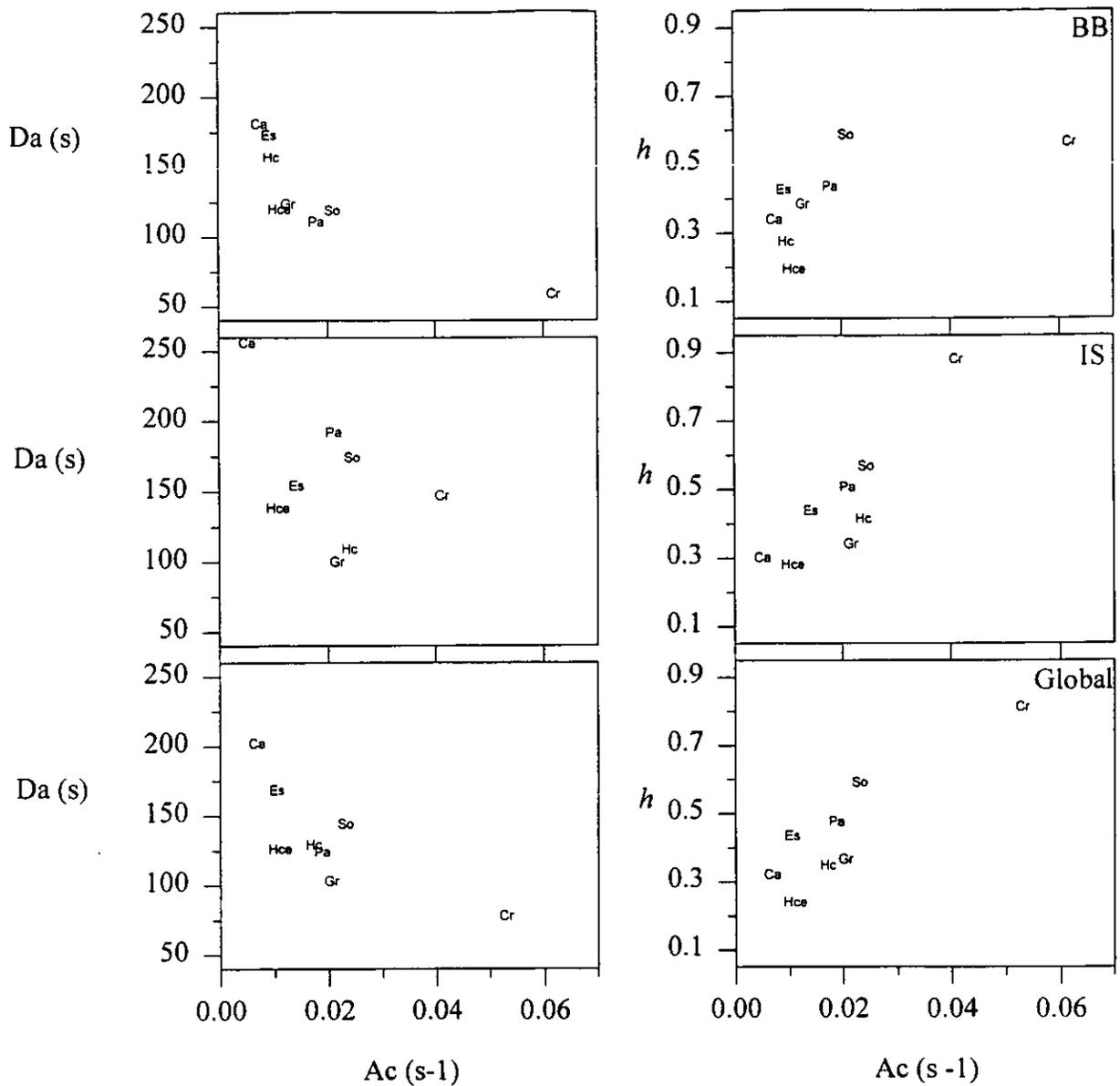
Se definió un índice de actividad que es mayor en las crías y solos y menor en los cantores (Cuadro 5). En los promedios por agrupación, se observa que en la Bahía de Banderas hay una relación inversa entre el índice de actividad y la duración de apnea. En la Isla Socorro, esta relación es evidente entre cantores, parejas, solos y crías. Las escoltas, hembras con cría y grupos manifiestan una relación poco clara en donde pudiera interpretarse una curva decadente entre los cúmulos Es, Hce y Hc, Gr. La localización de estos conjuntos es similar a la de Bahía de Banderas y parece solamente que el conjunto Ca, Pa, So, Cr en la Isla Socorro se desplaza a duraciones de apnea más altas en comparación a la Bahía de Banderas. Debe recordarse que la relación inversa entre duración de apnea y actividad en superficie no necesariamente se observa si las apneas se hacen dentro de la capacidad aeróbica. De hecho, si se grafican los datos de los registros individuales (no mostrado), se observan cúmulos de puntos a lo largo de toda la escala de las ordenadas habiendo una relación inversa con el índice de actividad solamente

en los puntos máximos (Figura 9). Todo esto indica que el ordenamiento energético del etograma es correcto al menos globalmente y que la actividad en superficie de las agrupaciones refleja aproximadamente su actividad bajo el agua. Este esquema, sin embargo, no es suficiente para determinar si la actividad en superficie de los cantores corresponde o no a la energía que requiere este comportamiento. Si la duración de apnea de los cantores se aproxima a la capacidad aeróbica, puede esperarse una gran variación individual definida por la condición de los animales como sugiere Chu (1988).

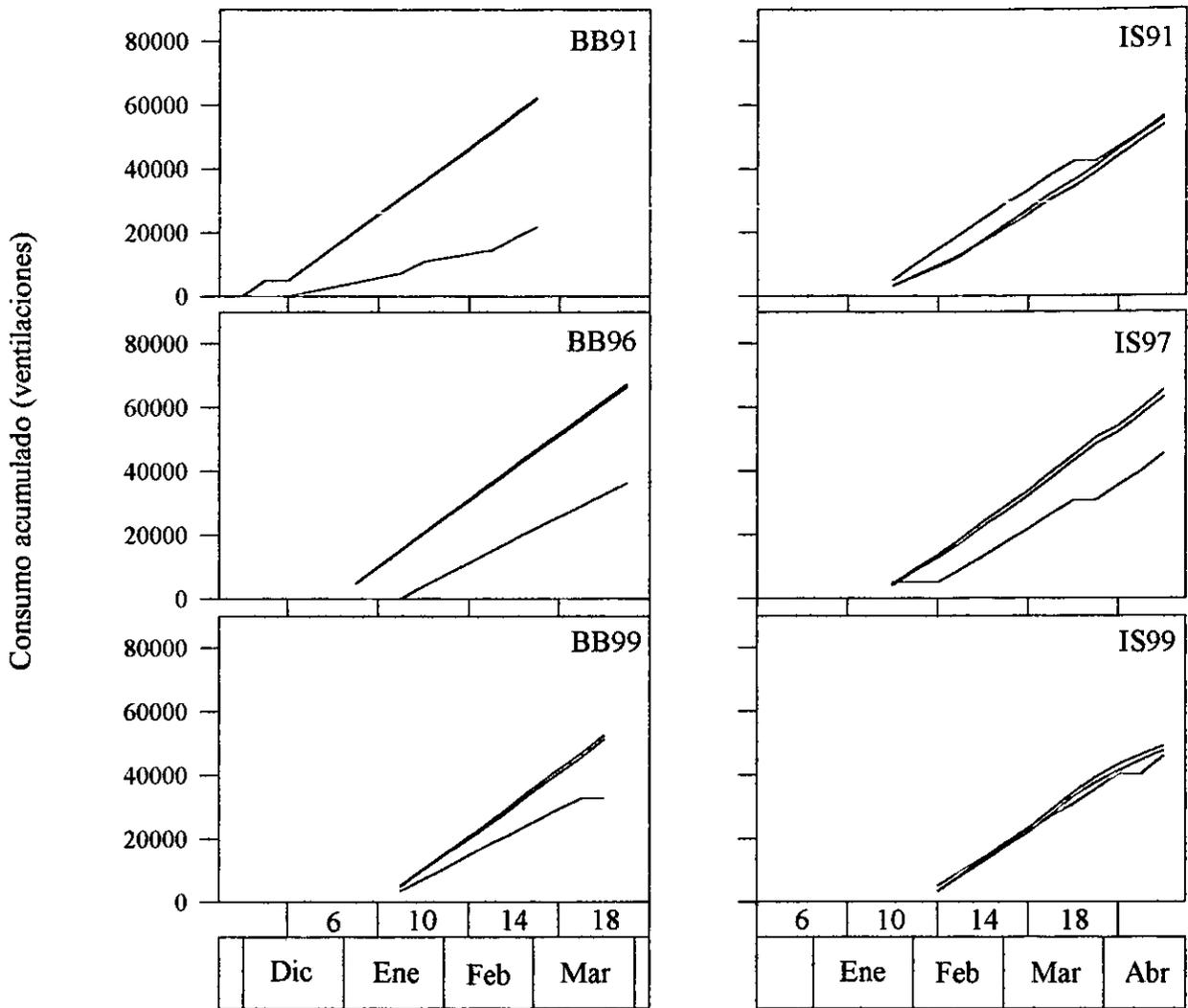
El índice de actividad en superficie asimismo tiene una relación directa con la diversidad probabilística de comportamientos. Es curioso que el incremento en diversidad conductual paralelo a la actividad en superficie sea mayor en la Isla Socorro. Similar a la separación de grupos en las gráficas *Ac vs Dap*, en la Isla Socorro se nota una segregación del conjunto Ca, Es, Pa, So y Cr, que forman una línea recta, del conjunto Hc, Hce y Gr que parecen formar una curva monotónica ascendente (Figura 9).

### **Forma de gasto de las reservas de energía**

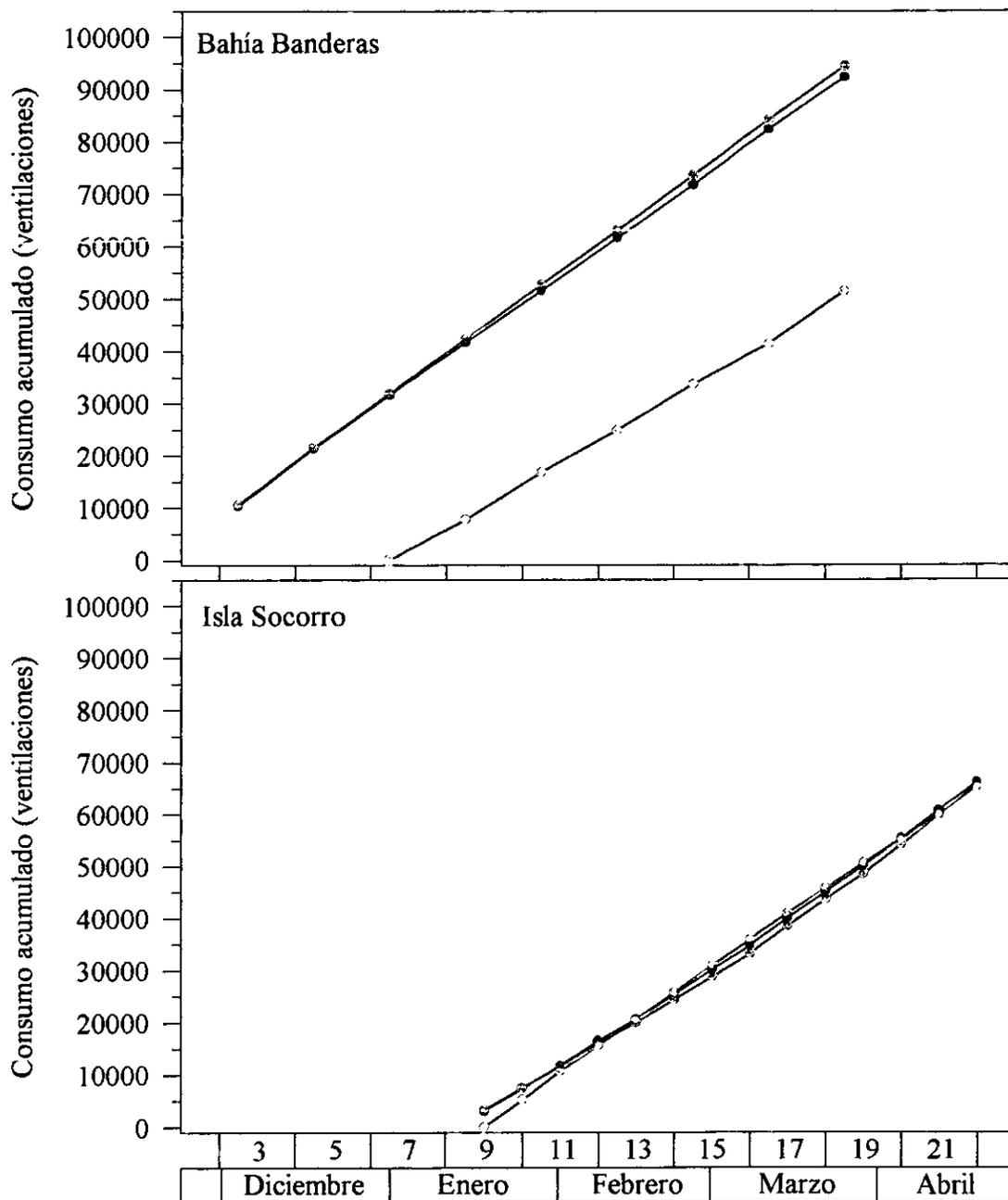
Debe recordarse que la interpretación de la tasa ventilatoria como consumo de energía es relativa a la masa de los individuos (Schmidt-Nielsen 1984) o, en el caso de animales que no se alimentan, equivalente a una cierta fracción de energía disponible. Sin datos de la asimilación de oxígeno por ventilación, capacidad pulmonar y cociente respiratorio, la tasa ventilatoria no puede hacer referencia a cantidades absolutas de energía. A pesar de que la ocurrencia de las agrupaciones de ballenas jorobadas en invierno es variable como lo son las tasas ventilatorias de las clases de agrupación y conducta, se observa que el consumo de aire es casi constante en el tiempo y muy similar entre machos, hembras y hembras con cría. Entre años, el consumo es más variable en la Isla Socorro.



**Figura 9.** Relación del índice de intensidad de actividad ( $Ac$ ) con la duración de apnea ( $Da$ ) y la diversidad de conductas ( $h$ ) en las diferentes agrupaciones de sexo y edad de ballenas jorobadas de la Bahía de Banderas (BB) y la Isla Socorro (IS).



**Figura 10.** Índice de consumo ( $C_o$ ) acumulado de distintas clases de sexo y estado reproductivo de ballenas jorobadas en el Pacífico mexicano. Se indican las zonas y años de estudio. La línea negra representa los machos, la línea verde las hembras y la línea roja las hembras con cría. La numeración de las semanas corresponde a la usada por Ladrón de Guevara Porras (En proceso).



**Figura 11.** Índice de consumo ( $C_o$ ) acumulado en las distintas clases de sexo y estado reproductivo de ballenas jorobadas en el Pacífico mexicano estimado con datos de número promedio de animales fotoidentificados en los años 1989, 1990, 1991, 1992, 1993, 1995 y 1996. La línea negra es de los machos, la verde de las hembras y la roja de las hembras con cría.

**Cuadro 6.** Índice de consumo semanal ( $C_o$ ) en distintas temporadas de reproducción de ballenas jorobadas en dos regiones de agregación invernal del Pacífico mexicano (ventilaciones/semana) de acuerdo a los datos de la Figura 10. El promedio corresponde a los datos de la Figura 11.

		<b>Machos</b>	<b>Hembras</b>	<b>Hc</b>
1991	BB	5173	5200	3601
1991	IS	4273	4124	4316
1996	BB	5102	5164	3652
1997	IS	5038	5557	3495
1999	BB	5125	5242	3655
1999	IS	4482	4338	4178
Promedio BB		5135	5249	4291
Promedio IS		4722	4681	4655

En los machos se observa consistentemente un consumo ligeramente mayor en la Bahía de Banderas y en las hembras con cría de esta zona, el consumo es considerablemente menor (Cuadro 6, Figura 10). Los datos de fotoidentificación y promedio de varios años muestran los mismos resultados (Figura 11). Las diferencias regionales observadas pueden obedecer a que puede existir una zonificación de hábitos en la que la Bahía de Banderas es una zona con mayor actividad de apareamiento (Salas Rodarte 1993). Adicionalmente, estas diferencias pueden deberse a un efecto de estrés por la mayor perturbación antropogénica en la costa.

## DISCUSIÓN

La diversidad de conductas que exhiben las ballenas es mayor en animales solitarios y crías y se sugiere que, partiendo de un estado indiferenciado en donde se despliega una diversidad alta de comportamientos en superficie, al tener los animales más interacciones con otros animales u objetos o involucrarse en actividades específicas como el canto, la diversidad conductual de superficie es menor (Cuadro 2, Figuras 4, 5). Al clasificar las conductas, éstas se diferencian por su frecuencia la que a su vez tiene una relación inversa con la energía necesaria para realizarse. Conductas que requieren menos energía son más frecuentes. La conducta de flote y conductas de energía media son las menos frecuentes (Figuras 4, 6). Al comparar el índice de intensidad de actividad con la duración promedio de apnea por agrupación se observa una relación inversa en la Bahía de Banderas y en la Isla Socorro se segregan dos conjuntos de agrupaciones también con una relación inversa, uno formado por los cantores, parejas, solos y crías y otro formado por grupos, escoltas, hembras con cría y hembras con cría y escolta (Figura 9). La diversidad de conductas tiene una relación directa con el índice de intensidad de actividad en superficie (Figura 9). Estos resultados demuestran que, globalmente al menos, el orden de las conductas en el etograma corresponde a la energía que éstas requieren. Los resultados asimismo sugieren que, en parejas de animales navegando, los individuos son relativamente independientes lo cual coincide con la idea de que muchas parejas están formadas por machos. Datos de identidad de sexo demuestran esto (Medrano *et al.* 1994, Robles Saavedra, En proceso).

Se observan diferencias regionales de conducta entre las agrupaciones en las que la diversidad es, en general, menor en la Bahía de Banderas (Cuadro 2, Figura 4). Existen diferencias regionales asimismo en los patrones de ventilación (Figuras 7, 8). En la Isla Socorro, las agrupaciones de solo, cantor, cría, hembra con cría y escolta y parejas tienen duraciones de apnea mayores

comparadas a la Bahía de Banderas y las agrupaciones de escolta, hembra con cría y grupos tienen duraciones de apnea menores (Cuadro 3). Esta distinción entre agrupaciones corresponde casi a la presentada en la Figura 9 y por lo tanto, puede reflejar la sensibilidad de distintas agrupaciones ante la perturbación por el hombre. Puede hipotetizarse entonces que los efectos de perturbación antropogénica en los hábitos de las ballenas dependerán de la capacidad de respuesta de éstas lo que a su vez depende de las actividades que los animales estén realizando al momento de interactuar con alguna actividad humana y de la naturaleza de la misma. En el plazo de una temporada de reproducción, los animales tendrán encuentros con humanos, o productos de su actividad, en distintas condiciones y la perturbación global dependerá más bien de su sexo y estado reproductivo. Hay que considerar que la perturbación año con año es diferente. En la Bahía de Banderas, el número de embarcaciones que acuden a observar a las ballenas va en aumento. Avila Foucat (1998) reportó un total de 500 embarcaciones turísticas incluyendo veleros de diferentes tamaños y lanchas con motor fuera de borda de las cuales 122 siguen diariamente a las ballenas. De acuerdo a la idea de una estructura conductual, interacciones entre animales y perturbaciones causadas por el hombre pueden ser equivalentes. Nótese, como ejemplo, la semejanza de los valores de diversidad entre las hembras con cría de la Bahía de Banderas y las hembras con cría y escolta de la Isla Socorro (Cuadro 2, Figura 4). Las diferencias de conducta y patrones de ventilación entre las dos regiones estudiadas pueden ser diferencias regionales de hábitos invernales y muy probablemente involucran los efectos de la perturbación humana relacionada con el turismo. El análisis de varianza de la duración de apnea demuestra que las tasas ventilatorias derivan de diferencias entre agrupaciones y que dichas tasas se modifican por el efecto que algún factor regional, la perturbación por las actividades humanas posiblemente, tiene específicamente sobre cada agrupación (Cuadro 4).

Se deduce que hay una estructura de la conducta en la que existe un comportamiento indiferenciado que ocurre en crías y animales solos (no cantores) en donde no hay interacciones cercanas aparentes y un despliegue amplio de conductas de superficie. La interacción de las ballenas con otros animales u objetos estimula comportamientos específicos que se reflejan en una menor diversidad de conductas de superficie. Esta estructura es una de las características distintivas de esta especie a la que, al menos desde Melville (1851), clásicamente se ha descrito como la más juguetona y acrobática de las ballenas. Esta estructura conductual corresponde a la estrategia de los animales para buscar pareja en los lugares de su distribución invernal, que son regiones costeras de aguas tibias y es parte de los elementos que conforman su estructura poblacional y evolución (Medrano-González *et al.* 1995c). La composición de conductas de superficie, la relación del índice de actividad con la duración de apnea y la diversidad conductual así como la curva de distribución de  $FAC_D$ , muestran consistencias distinguiendo agrupaciones en donde las crías, solos, cantores y parejas tienen características de ventilación y conducta claramente distintas de las hembras con cría. Las hembras con cría y escolta tienen más similitud con el segundo conjunto. Los grupos y escoltas tienen características intermedias. Esta es una distinción muy aproximada de clases de sexo y estado reproductivo en donde agrupaciones mixtas tienen características intermedias por lo que puede pensarse que la estructura conductual concebida arriba corresponde a una diferenciación sexual. Muy cerca del nacimiento, las ballenas jorobadas tienen pocos comportamientos de superficie y patrones de buceo con distribuciones uniformes de  $FAC_D$ . Pronto en su desarrollo, las crías manifiestan un despliegue amplio de conductas en superficie y distribuciones bimodales de duraciones de apnea. Al crecer y madurar, los machos mantienen más estas características mientras que las hembras desarrollan una conducta con menos despliegues en superficie y distribuciones más uniformes de duraciones de apnea. Al interactuar animales de distinto sexo y estado reproductivo, como en algunos grupos y en

agrupaciones de hembra con cría y escolta, estos patrones pueden modificarse. Algunas perturbaciones pueden tener efectos equivalentes a interacciones naturales, es decir, los animales responden inicialmente a una perturbación de acuerdo a un conjunto de respuestas más o menos definidas en su conducta prístina. Será necesario investigar efectos a largo plazo de las actividades humanas en el mar en la conducta y buceo de las ballenas.

Los patrones de ventilación de la ballena jorobada varían en diferentes regiones invernales lo que coincide con lo descrito por Leatherwood (1982) quien plantea que los patrones de ventilación de las ballenas varían en relación con factores como el área geográfica, las condiciones ambientales, el número de individuos, jerarquía dentro del grupo y composición de edades. Este estudio concuerda con los estudios que se han realizado con el fin de ver el efecto de las embarcaciones en los patrones de conducta y de ventilación de varias especies de cetáceos (Bauer *et al.* 1993, Norris 1994, Corkeron 1995, Hoyt 1995, Janik *et al.* 1996, Mosig Reidl 1997, Scheifele 1997). Clapham y Matila (1993) reportan casos de evasión de las ballenas jorobadas. En este estudio se observaron evasiones muy marcadas en hembras con cría, hembras con cría y escolta y parejas en la Bahía de Banderas. Norris (1994) reportó que los individuos cantores de ballena jorobada modifican la estructura de frecuencia de algunas unidades de sus canciones por el paso de embarcaciones largas. Este trabajo muestra que el patrón de ventilación de los cantores en la Bahía de Banderas presenta periodos de canto más cortos que en la Isla Socorro (Figuras 7, 8). Baker y Herman (1982, 1989) reportaron que las ballenas jorobadas incrementan sus tiempos de buceo en presencia de embarcaciones al igual que lo descrito por Cortez Aguilar (1997) y Mosig Reidl (1997) sobre la ballena gris (*E. robustus*). La ballena jorobada presenta duraciones de apnea en general más largas en la Isla Socorro donde el grado de perturbación es casi nulo. En la Bahía de Banderas, donde existe mayor interacción con embarcaciones y el grado de perturbación es mayor, las duraciones de apnea son más cortas con excepción de las escoltas, hembras con

cría y los grupos (Cuadro 3). En general, la respuesta ante la perturbación depende de la actividad que realizan los animales y de la naturaleza de la perturbación (Figura 9). Los resultados de este estudio reafirman lo descrito por Medrano González (1993a) y Hernández Ventura (En proceso). Las ballenas jorobadas modifican su comportamiento individual, grupal y en escala de varias agrupaciones dispersas en una zona, por la sola presencia de embarcaciones.

Las tasas ventilatorias son variables entre agrupaciones y regiones pero, al estimar el consumo de aire como número de ventilaciones semanales por clases de sexo y estado reproductivo, se observa que dicho consumo ocurre con una tasa constante (Figuras 10, 11) lo cual indica que se está en la fase lineal de uso de las reservas de energía de las ballenas. Un mejor entendimiento del uso de reservas requeriría de observar las etapas migratorias. En el caso de la Bahía de Banderas es notable la constancia entre años en las distintas clases de sexo/estado reproductivo a diferencia de la Isla Socorro en donde la variación de hembras y machos es inversa a la de las hembras con cría. En la Isla Socorro, el consumo de machos, hembras y hembras con cría es muy semejante y en la Bahía de Banderas las hembras con cría tienen un consumo menor (Cuadro 6, Figuras 10, 11). A pesar de que hay variaciones entre tasas de ventilación por agrupación y de que el perfil temporal de las agrupaciones también varía a lo largo del periodo invernal y entre años (Ladrón de Guevara Porras, En proceso), la semejanza y constancia del consumo de aire sugiere fuertemente que las reservas de energía regulan las actividades de las ballenas. Los machos y hembras parecen más activos en la Bahía de Banderas y esto puede resultar de una zonificación de hábitos en las agregaciones costeras en la que la Bahía de Banderas es un área de apareamiento más que de crianza (Salas Rodarte 1993, Ladrón de Guevara Porras, En proceso). Adicionalmente, puede interpretarse la diferencia regional como producto de la mayor perturbación antropogénica en la costa. Comparada a la Bahía de Banderas, la variación en el consumo de aire en las ballenas de la Isla Socorro contrasta con

la estabilidad oceanográfica en esta región. Esto sugiere que las tasas de consumo de aire de las ballenas no dependen mucho de las variaciones regionales en sus zonas de invierno sino más bien de una dinámica de interacción de animales de distinto sexo y estado reproductivo para formar las diferentes clases de agrupación y conducta.

Machos y hembras no parturientas tienen patrones de uso de energía similar en ambas regiones. Las hembras con cría tienen variaciones características (inversas a las de machos y hembras en la Isla Socorro y con un consumo menor en la Bahía de Banderas). Esto puede resultar de una respuesta conductual distinta ante variaciones ambientales, naturales o antropogénicas. El consumo de aire aparente en las hembras con cría es menor en la Bahía de Banderas y esto puede tener implicaciones en el crecimiento de las crías (Reiss 1989) ya sea como efecto de su propia actividad o del uso de las reservas de grasa por parte de la hembra. El menor consumo en la Bahía de Banderas de las hembras con cría puede derivar de inexactitudes de los datos tales como distintos tiempos de observación y esfuerzos no uniformes así como índices inadecuados de abundancia. De acuerdo a la Figura 11, el índice de consumo promedio entre hembras con cría de las dos regiones no es tan distinto y es más acusado el mayor consumo en machos y hembras de la Bahía de Banderas discutido arriba. Una causa posible del menor consumo de las hembras con cría en la Bahía de Banderas puede ser la diferencia regional en los hábitos de crianza. Un factor que puede contribuir a ello es la depredación que es mayor en la Isla Socorro y que puede exigir mayor actividad a las hembras con cría. Cortez Aguilar (1997) igualmente encontró en las ballenas grises (*E. robustus*) que la presencia de embarcaciones cercanas a las hembras con cría incrementa la duración de apnea. Como las crías cambian mucho en talla, capacidad de buceo y movilidad a lo largo de su estancia invernal, se esperaría que también los cuidados de la hembra cambiasen. Un estudio futuro detallado similar al de Cortez Aguilar (1997) sería necesario para tratar este problema. Igualmente se requerirá de un estudio en donde se evalúe el estado de las reservas de energía

como el trabajo de Nolasco Soto (En proceso) sobre el contenido calórico y de ácidos grasos de muestras de dermis. Las diferencias regionales en el consumo de aire de las hembras con cría no implican por necesidad un uso distinto de las reservas de energía ya que las apneas se encuentran en fase aeróbica. Si este es el caso, la asimilación de oxígeno por ventilación sería un parámetro de diferencia regional que puede interpretarse inicialmente como un signo de estrés ante la perturbación por las actividades humanas.

## CONCLUSIONES

Existe una estructura de la conducta de las ballenas jorobadas durante el invierno en la que hay un estado indiferenciado, que ocurre en crías y animales solos, en donde no hay interacciones cercanas aparentes y un despliegue amplio de conductas de superficie. La interacción de las ballenas con otros animales u objetos estimula comportamientos específicos que se reflejan en una menor diversidad de conductas de superficie. Esta estructura es una de las características distintivas de esta especie y corresponde a la estrategia de los animales para buscar pareja en los lugares de su distribución invernal y es parte de los elementos que conforman su estructura poblacional y evolución. Se sugiere que esta estructura corresponde a una diferenciación sexual y que, al interactuar animales de distinto sexo y estado reproductivo, los patrones de conducta y ventilación característicos pueden modificarse. Algunas perturbaciones causadas por humanos pueden tener efectos equivalentes a interacciones naturales, es decir, los animales responden inicialmente a una perturbación de acuerdo a un conjunto de respuestas más o menos definidas en su conducta prístina.

Existen diferencias regionales en la conducta y los patrones de ventilación que parecen asociadas a la perturbación humana y factores naturales como la depredación, y segregación espacial de actividades. En general, la respuesta ante una perturbación depende de la actividad que realizan los animales y de la naturaleza de dicha perturbación. Los resultados de este estudio reafirman la idea de que las ballenas jorobadas modifican su comportamiento individual, grupal y en escala de varias agrupaciones dispersas en una zona, por la sola presencia de embarcaciones.

A pesar de que hay variaciones entre tasas de ventilación por agrupación y de que el perfil temporal de las agrupaciones también varía a lo largo del periodo invernal y entre años, el consumo de aire es constante y semejante entre animales de distinto sexo y estado reproductivo de diferentes regiones.

Esto sugiere fuertemente que las reservas de energía restringen las actividades invernales de las ballenas jorobadas. Los machos y hembras parecen un poco más activos en la Bahía de Banderas y esto puede resultar de una zonificación de hábitos en las agregaciones costeras. Adicionalmente, puede interpretarse la diferencia regional como producto de la mayor perturbación antropogénica en la costa. Se sugiere que las tasas de consumo de aire de las ballenas no dependen mucho de las variaciones ambientales en sus zonas de invierno sino más bien de una dinámica de interacción de animales. Las hembras con cría de la Bahía de Banderas presentan tasas de consumo de aire sensiblemente menores y eso podría indicar un uso distinto de energía pero como las apneas se encuentran dentro del límite de capacidad aeróbica, si el uso de la energía no es distinto, la menor tasa de consumo de las hembras con cría en la Bahía de Banderas es al menos un signo de estrés.

Este estudio comprobó que los patrones de ventilación de las ballenas pueden dar una noción de la forma en que estos animales gastan energía durante su estancia invernal en el Pacífico mexicano. Es necesario que estudios futuros se enfoquen a perfeccionar este método para estimar cantidades absolutas de energía y aplicar su uso en otras especies.

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco sinceramente a todas las personas que estuvieron involucradas en este trabajo. Por el apoyo brindado en todo momento. Gracias ...

...A la Universidad Nacional Autónoma de México a la que le debo la parte más importante de mi formación además de bellos momentos desde mi infancia hasta la fecha.

...Al Laboratorio de Mamíferos Marinos de la Facultad de Ciencias en especial al Dr. Luis Medrano González por haberme aceptado en el laboratorio y por dirigir este trabajo.

...A la Armada de México, a todos los miembros del Sector Naval de la Isla Socorro, por todas sus atenciones además de un reconocimiento a la labor de todos los marinos, particularmente a Santiago Casiano Salinas (†) por su apoyo, por su compañía y por enseñarme a ver el mar de otra manera.

...A la Estación de Biología Marina Dr. Enrique Beltrán de la SEMARNAP por permitir la estancia y desarrollo de este trabajo en sus instalaciones, a la Maestra Susana Sánchez, Pablo del Monte, Juan González, Sherman Hernández, Aurelio Solís y Lupita Hernández por toda su ayuda.

...A la Coordinación de la Reforma Universitaria por apoyar la difusión de este trabajo, en especial al Dr. José Narro Robles.

...Al proyecto de CONACYT número 3725P-N9608 por el financiamiento de esta investigación y otras que se realizan en el Laboratorio de Mamíferos Marinos.

...A la Fundación UNAM por otorgarme la beca tesis de licenciatura con la que se apoyó la realización de este trabajo.

...Al Laboratorio de Informática de la Facultad de Ciencias en particular a Ubaldo Gúzman por su valioso tiempo.

...A Jeff Jacobsen, Salvatore Cerchio, Janet Nolasco y Ricardo Gómez por los datos de esfuerzo de navegación y avistamientos en la Isla Socorro que complementaron el análisis de este trabajo.

...A Paola Acuña, Iván Canec, Delia Constantino, Mauricio Cortez, Gloria Eunice Panecatí, Ricardo Juárez, Paloma Ladrón de Guevara, Janet Nolasco, Isabel Salas y María de Jesús Vázquez por la ayuda en la toma de datos de frecuencias respiratorias.

...A María Eugenia Gonsebatt, René Cárdenas, Paloma Ladrón de Guevara, María de Jesús Vázquez y Luis Medrano González por la revisión del trabajo.

...A mis amigos "La ballena banda"

...A Sherman por todos los "salió" que dijiste, por todas las bromas y por hacer más amena la estancia en el mar.

...A Aurelio por enseñarme a manejar la lancha, por tus continuos ánimos y por ese carácter especial tuyo que me enseñó a ser más práctica.

...A Ricky por tu paciencia, por tu silencio y por ser el compañero de trabajo más sincero y dedicado.

...A Janet por compartir algunas mareadas y empapadas en el océano, por tu amistad y porque sé que comprendes como yo el sentir de un salto completo.

...A Iván por hacerme coro siempre, por tu serenidad y tranquilidad. Por diseñar el dibujo de la ballena saltando.

...A Juan Angel por ayudarme con todo lo que no entendía de la computadora y por ser un muy buen amigo.

...A Gloria por tu continuo apoyo y ánimo en el trabajo de gabinete, por ayudarme con el inglés y por correr conmigo, brazo con brazo, esta carrera de la ciencia.

...A Paloma por ser "mamá Paloma" por estar siempre pendiente de cada detalle, por enseñarme todo lo que sabes del mar y de las gordas y prietas ballenas.

...A Luis y Rosalba por todas sus atenciones y gran apoyo en esta tesis, por su cordialidad, por todos sus comentarios y todos sus consejos.

...A Martha Yañez por ser un constante aliento en mi vida, por escucharme, ser mi maestra, por disipar las arañas de mi cabeza y por ser mi amiga.

...A Angeles Salazar por tantas y tantas cosas, por ser mi amiga en las buenas y en las malas.

...A Luis Manuel Corona por permitirme imprimir el original de este trabajo en su impresora.

...A todos los que contribuyeron en algún momento sólo con estar conmigo en el desarrollo de este trabajo: Celia, Tere, Alma, Rita, Rosa, Balbina... en fin nunca terminaría, gracias amigas y amigos.

...A mis padres José Oscar y Carolina por apoyarme en esta locura de seguir el mar y luchar por ver un atardecer en sus playas.

...A José Oscar por prestarme tu computadora y por ser como eres, a Isaac por estar conmigo, escucharme y por tus consejos, a Rodrigo Iván por tu tierna sonrisa y el abrazo cuando terminé este trabajo, por dibujar la ballena y por ser mi hermano.

Gracias a Dios por darme la oportunidad de ver las ballenas, y de constatar día con día su gran amor.

He allí el grande y anchuroso mar,  
En donde se mueven seres innumerables,  
Seres pequeños y grandes.

Salmo 104:25

Karla Villavicencio Llamosas.

## REFERENCIAS

- Ackman, R. G., Hingley, J. H. Eaton, J. C., Sipes J. C. y Mitchell, E. D. 1975. Blubber fat deposition in mysticeti whales. *Canadian Journal of Zoology* 53: 1332-1339.
- Adem, J. (ed). 1960. La Isla Socorro, Archipiélago de las Revillagigedo. Monografía 2. Instituto de Geofísica, UNAM. México, D.F. 233pp
- Aguayo Lobo, A. y Esquivel Macías, C. 1991. Origen y evolución de los cetáceos. *Ciencias* 22: 17-27.
- Altman, J. 1974. Observational study of behavior: Sampling methods. *Behavior* 49: 227-265.
- Alvarez Flores, C. M. 1987. Fotoidentificación del rorcual jorobado, *Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1781), en la aguas adyacentes a Isla Isabel, Nayarit. (Cetacea: Balaenopteridae). Tesis profesional. Facultad de Ciencias UNAM. México, D.F. 107pp.
- Alvarez, C., Aguayo, A., Rueda, R. y Urbán, J. 1990. A note on the stock size of humpback whales along the Pacific Coast of Mexico. *Reports of the International Whaling Commission (special issue)* 12: 191-193.
- Asimov, I. 1994. El río viviente. Limusa. México, D.F. 203pp.
- Avila Foucat, V. S. 1998. Propuesta de lineamientos y estrategias para la observación turística de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en la Bahía de Banderas, Nayarit-Jalisco. Tesis profesional. Facultad de Ciencias UNAM. México, D.F. 143 pp.
- Baker, C. S. 1985. The population structure and social organization of humpback whales *Megaptera novaeangliae* in the central and eastern North Pacific. Tesis doctoral. University of Hawaii. Honolulu, Hawaii.
- Baker, C. S. y Herman, L. M. 1981. Migration and local movement of humpback whale *Megaptera novaeangliae* through Hawaiian waters. *Canadian Journal of Zoology* 59: 460-469.
- Baker, C. S. y Herman, L. M. 1984a. Aggressive behavior between humpback whale *Megaptera novaeangliae* wintering in Hawaiian waters. *Canadian Journal of Zoology* 62: 1922-1937.
- Baker, C. S. y Herman, L. M. 1984b. Seasonal contrasts in the social behavior of the humpback whale *Cetus* 5: 14-16.
- Baker, C. S. y Herman, L. M. 1987. Alternative population estimates of humpback whale in Hawaiian waters. *Canadian Journal of Zoology* 65: 2818-2821.

- Baker, C. S. y Herman, L. M. 1989. Behavioral responses of summering humpback whales to vessel traffic: experimental and oportunistic observations. Technical report NPS-NR-TRS-89-01. 50pp.
- Baker, C. S., Herman, L. M., Perry, A., Lawton, W. S., Straley, J. M. y Staley, J. M. 1985. Population characteristics and migration of summer and late-season humpback whale *Megaptera novaeangliae* in southern Alaska. *Marine Mammal Science* 1: 304-323.
- Baker, C. S., Herman, L. M., Perry, A., Lawton, S. W., Straley J., Wolman A., Kaufman G., Winn. H., Hall D. H., Reinke, M. J. y Ostman J. 1986. Migratory movement and population structure of humpback whale *Megaptera novaeangliae* in the central and eastern, North pacific. *Marine Ecology Progress Series* 32: 105-119.
- Baker, C. S., Perry, A. y Herman L.M. 1987. Reproductive histories of female humpback whales *Megaptera novaeangliae* in the north Pacific. *Marine Ecology Progress Series* 41: 103-114.
- Baker, C. S. y Medrano-González. 1998. World-Wide distribution and diversity of humpback whale motochondrial DNA lineages. En: Pfeiffer C. J. (Ed). *Molecular and cell biology of marine mammals*. Krieger Publishing Co. Melboure. Fl. En prensa.
- Bauer, G. B., Mobley, J. R., Herman, L. M. 1993. Responses of wintering humpback whales to vessel traffic. *Journal of the Acoustic Society of America* 94: 1848.
- Bauer, G. B., Mobley Jr. J. R., Frankel, A. S., Helweg, D. A. y Herman, L. M. 1995. Behavior characteristics of humpback whales in Hawaii. pp 9. En: Abstracts of Eleventh Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals. December. Orlando, Florida.
- La Santa Biblia. Revisión 1960. Broadman y Holman Publishers. Nashville, Tennessee. 923pp.
- Blond G. 1958. *Vida y Muerte de las ballenas*. Garriaga S.A. Madrid. 231pp.
- Breiwick, J. M. Mitchell, E. y Reeves, R. R. 1983. Simulated population trajectories for northwest Atlantic Humpback whales, 1865-1980. pp 14. En: Abstracts of Fifth Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Boston.
- Brodie, P. F. 1975. Cetacean Energetics, and overview of intraspecific size variation. *Ecology* 56: 152-161.
- Brown, M. R. y Corkeron, P. J. 1995. Pod characteristics of migrating humpback whales *Megaptera novaeangliae* off the east Australian coast. *Behavior* 132: 163-179.

- Brueggeman, J. J., Green, G. A., Tressler, R. W. y Clapman, D. G. 1988. Shipboard surveys of endangered cetaceans in the northwestern Gulf of Alaska. Envirosphere Co., Bellevue, Washington. Final Report to Mineral Management Service, Alaska OCS Office y NOOffice of Oceanography and Marine Assessment, Alaska Office. OCSEAP Unit 673. 59pp.
- Calambokidis, J., Cabbage, J. C., Balcomb, K. C., Steiger, G. H. y Bloedel, P. 1988. Humpback whale *Megaptera novaeangliae* distribution and abundance in Gulf of Farallones National Marine Sanctuary, 1987. Annual report to Gulf of the Farallones National Marine Sanctuary, NOAA, for Contract CX 8000-6-0003. Cascadia Research Collective Olympia Washington. 65pp.
- Calambokidis, J., Gretchen, H., Steiger, M. J., Terrance, J. Q., Herman, L. M., Cerchio, S., Salden, R. D., Manami, Y., Fumihiko, S., Urbán, R., Jacobsen, J., von Ziegesar, Balcomb, C. K., Gabriele, M. C., Dahlheim, E. M., Higashi, N., Uchida, S., Ford, K. B. J., Miyamura, Y., Ladrón de Guevara, P. P., Mizroch, S. A., Schelender, L. y Rasmussen, K. 1997. Abundance and population structure of humpback whales in the north Pacific Basin. Final Report. Cascadia Research Collective Olympia Washington. 72pp.
- Campos Ramos, R. 1989. Fotoidentificación y comportamiento del rorcual jorobado, *Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1781) en las aguas adyacentes al Archipiélago de Revillagigedo, México. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México D. F. 134pp.
- Castellanos, A. y Rodríguez-Estrella. 1992. La situación del zenzontle de Socorro (*Mimodes graysoni*). Ciencia y Desarrollo 64: 64-65.
- Chu, K. C. 1988. Dive times and ventilation patterns of humpback whales *Megaptera novaeangliae*. Canadian Journal of Zoology 66: 1322-1327.
- Chittleborough R. G. 1957. The breeding cycle of the female humpback whale *Megaptera nodosa* (Bonaterre). Australian Journal of Freshwater and Marine Research 9: 1-18.
- Clapham, P. J. 1992. Age at attainment of sexual maturity in humpback whale *Megaptera novaeangliae*. Canadian Journal of Zoology 70: 1470-1472.
- Clapham, P. J. 1995. Sex ratio of the Gulf of Maine humpback whale population. Marine Mammal Science 11: 227-231.
- Clapham, P. J. y Matila D. K. 1993. Reactions of humpback whales to skin biopsy sampling on a West Indies breeding ground. Marine Mammal Science 9: 328-391.
- Clapham, P. J. y Mayo, C. A. 1987a. The attainment of sexual maturity in two female humpback whales. Marine Mammal Science 3: 279-283.

- Clapham, P. J. y Mayo, C. A. 1987b. Reproduction and recruitment of individually identified humpback whales *Megaptera novaeangliae*, observed in Massachusetts Bay. 1979-1985. Canadian Journal of Zoology 65: 2853-2863.
- Clapham, P. J. y Mayo, C. A. 1990. Reproduction of humpback whale *Megaptera novaeangliae* observed in the Gulf of Maine. Reports of the International Whaling Commission (special issue) 12: 171-175.
- Clapham, P. J., Palsboll, J. P. y Matila, D. K. 1993. High- Energy Behaviors in humpback whales as a source of sloughed skin for molecular analysis. Marine Mammal Science 9: 213-220.
- Clapham, P. J., Palsboll, K. D., Matila y Vazquez, O. 1992. Composition and dynamics of humpback whale, competitive groups in west Indies. Behavior 122: 182-194.
- Corkeron, P. J. 1995. Humpback whales *Megaptera novaeangliae* in Hervey Bay, Queensland: behaviour and responses to whale watching vessels. Canadian Journal of Zoology 73: 1290-1299.
- Cortez Aguilar, M. 1997. Patrones de buceo de hembras y crías de ballena gris (*Eschrichtius robustus*) en la Laguna de San Ignacio, Baja California Sur, México. Tesis profesional. ENEP Iztacala. UNAM. México D.F. 70pp.
- Crisci, J. V. y López, A. M. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, D.C. 132pp.
- Darling, J. D. y Jurasz C. M. 1983. Migratory destination of North Pacific humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) pp 359-368 En: R. Payne, R. (Ed). Communication and Behavior of whales. Boulder, Westview Pres.
- Darling, J. D. y D. J. Mc Sweney. 1985. Observations on the migrations of north Pacific Humpback whales *Megaptera novaeangliae*. Canadian Journal of Zoology 63: 308-314.
- Darling, J. D. y H. Morowitz. 1986. Census of Hawaiian humpback whale *Megaptera novaeangliae* by individual identification. Canadian Journal of Zoology 64: 105-111
- Darling, J. D. y Mori, K. 1993. Recent observations of humpback whale *Megaptera novaeangliae* in Japanese waters off Ogasawara and Okinawa. Canadian Journal of Zoology 71: 325-333.
- Day, S. 1992. Migration. New Scientist 56: 1-4.

- Dawbin, W. H. 1966. The seasonal migratory cycle of the humpback whales. pp 145-170. En: Norris K. S. (Ed). Whales, dolphins and porpoises. University of California Press. Berkeley, CA.
- Dirección General de Oceanografía. 1979. Derrotero de las costas sobre el Océano Pacífico de México, América Central y Colombia. Publicación de la Secretaría de Marina 102. México, DF. 209 pp.
- Dolphin, W. F. 1987a. Ventilation and dive patterns of humpback whale *Megaptera novaeangliae* on their Alaskan feeding grounds. Canadian Journal of Zoology 65: 83-90.
- Dolphin, W. F. 1987b. Dive behavior and estimated energy expenditure of foraging. Canadian Journal of Zoology 65: 354:362.
- Dolphin, W. F. 1988. Foraging dive patterns of humpback whale *Megaptera novaeangliae* in southeast Alaska: acost-benefit analisis. Canadian Journal of Zoology 66: 2432-2441.
- Durán Lizarraga, M. E. 1994. Dinámica del buceo y de la frecuencia cardíaca en humanos y lobo marino común *Zalophus californianus californianus* . Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México D. F. 53pp.
- Eckert, R., Randall, D. y G. Agustine. 1987. Fisiología Animal. Interamericana-Mc Graww Hill. México D.F. 683pp.
- Edds, P. L., Mac Farlane, J. A. F. 1987. Ocurrence and general behavior of balenopterid cetaceans summering in the St. Lawrwnce Estuary, Canada. Canadian Journal of Zoology 65: 1363-1376.
- Eisner, R. Wickham. L.L 1988. Implications from physiological studies of marine mammals. Marine Mammal Science 4: 34-43.
- Feldkamp, S. D., Delong, R. L. y Antonelis, G. A. 1989. Diving patterns of California sea lions. *Zalophus californianus*. Canadian Journal of Zoology 67: 872-883.
- Frankel, A. S., Smultea, M. A., Gabriele, C. M. Kieckhefer, T. R, Clark, C. W. 1995 Humpback whale behavior and vessel effects from the 1994 Hawai shore-based atoc baseline study. pp 9, 39. En: Abstracts of Eleventh Biennal Conference on the Biology of Marine Mammals. December. Orlando, Florida.
- Frankel, A. S. Clark, C. W., Herman, L.M. y Gabriele, C. M. 1995. Spatial distribution, habitat utilization, and social interactions of humpback whale *Megaptera novaeangliae*, of Hawai determined using acoustic and visual techniques. Canadian Journal of Zoology 73: 1134-1146.

- Gendrón, D. y Urbán, J. R. 1993. Evidence of feeding by humpback whales *Megaptera novaeangliae* in the Baja California Breeding ground, México. *Marine Mammal Science* 9: 76-81.
- Gentry, R. L. y Kooyman, G. L. 1986. Methods of dive analysis. pp 220-264. En: *Fur seals: Maternal strategies on land and at sea*. Princeton University Press. Princeton, N. J.
- Glockner, F. D. 1983. Determining the sex of humpback whale *Megaptera novaeangliae* in their natural environment. pp 447-464. En: R. Payne, R. (Ed). *Communication and behavior of whales*. Boulder, Westview Press.
- Glockner, F. D. y Ferrari, J. M. 1984. Reproduction in humpback whales, *Megaptera novaeangliae* in Hawaiian waters. *Reports of International Whaling Commission (special issue)*6: 237-242.
- Glockner- Ferrari, F. D. y Ferrari J. M. 1990. Reproduction in the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) in Hawaii waters, 1975-1988: The life history, reproductive rates and behavior underwater photography. *Reports of International Whaling Commission. (special issue)*12: 161-169.
- Gómez Lozano, F. R. 1998. Identificación de las conductas en superficie de la ballena jorobada *Megaptera novaeangliae* en el área reproductiva del Archipiélago de Revillagigedo, Mexico. Tesis profesional. Escuela de Biología. Universidad Simón Bolívar. México D. F. 63pp.
- Herman, L. M. y Antinofa C. R. 1977. Humpback whales in the Hawaiian Breeding waters :Population and Pod Characteristics. *Scientific Reports of Whales Research Institute of Japan* 29: 59-85.
- Hernández Ventura, S. En proceso. Efecto de embarcaciones turísticas sobre el comportamiento del rorcual jorobado *Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1781) en el área reproductiva de Bahía de Banderas, México. Tesis profesional.
- Hernández Ventura, S. 1997. Efecto de embarcaciones turísticas sobre el comportamiento del rorcual jorobado *Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1781) en el área reproductiva de Bahía de Banderas, México. (Enero-Febrero, 1997). pp 34. En: *Resúmenes XXII Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos*. Nuevo Vallarta, Nayarit, México.
- Hoyt, E. 1995. Behavior of Cetaceans in the presence and absence of boats. A review. 13pp.
- Hubbs, C. 1965. Data on speed and underwater exhalation of a humpback accompanying. *Ships. Hvalradets skrifer* 48: 42-44.

- Janik, M. K. 1996. Changes in surfacing patterns of bottlenose dolphins in response to boat traffic. *Marine Mammal Science* 12: 597-602.
- Jaramillo Legorreta, A. M. 1995. Relación entre las agregaciones invernales del rorcual jorobado (*Megaptera novaeangliae*) en el Pacífico mexicano en base a la fotoidentificación y morfología caudal. Tesis profesional. UABCS. La Paz. B.C.S.
- Jehl, J. R. Jr. y Parkes, K. C. 1982. The status of the avifauna of the Revillagigedo Islands, México. *Wilson Bulletin* 94: 1-19.
- Jiménez Zárate, E. 1992. Descripción de las pautas conductuales y seguimiento de las hembras con cría del rorcual jorobado *Megaptera novaeangliae*, en la Bahía de Banderas, Nayarit, durante la temporada reproductiva. Tesis profesional. UAM. Xochimilco. México D. F. 52pp.
- Jiménez, C. Servin, R., Catellanos, A., Arnaud, G., Díaz, S. 1990. El suelo de la Isla Socorro. Cuadernos de Investigación ambiental. CIBBCS.
- Kanwisher, K. 1960. Physiological measurements on a live whale. *Science* 131: 1379-1380.
- Kanwisher, J.W. y S.H. Ridway. 1983. The physiological Ecology of Whales and porpoises. *Scientific American* 248: 102-111.
- Kashatriya, M. y Blake, R. W. 1988. Theoretical Model of migration energetics in the blue whale, *Balenoptera musculus*. *Journal of theoretical biology* 133: 479-498.
- Katona, S. B. Baxter, O. Brazier, S. Kraus, J. Perkins y H. Whitehead. 1979. Identification of Humpback whales by fluke photographs. pp 33-44. En :H. Winn y B.L. Olla (Eds) *The behavior of Marine Animals, Vol.3*. New York and London. Plenum Press.
- Katona, S. B. y Beard J. A. 1990. Population size, migrations and substock structure of the humpback whale *Megaptera novaeangliae* in the western North Atlantic Ocean. *Reports of the International Whaling Commission (special issue )*12: 295-305.
- Kooyman, G. L., Kerem, D. H., Cambell, W. B., Wright, J. J. 1973. Pulmonary gas exchange in freely diving Wedell seals, *Leptonychotes wedelli*. *Respiratory Physiology* 17: 283-290.
- Kooyman, G. L., Wahrenbrock, E. A., Castellini, M. A., Davis, R. W., Sinnett, E. E. 1980. Aerobic and anaerobic metabolism during voluntary diving in Wedell seals: evidence of preferred pathways from blood chemistry and behavior. *Journal of Comparative Physiology* 138: 335-346 .
- Kooyman, G. L., Castellini, M. A, Davis R. W. 1981. Physiology of diving in marine mammals. *Annual Review of Phisiology* 43: 343-356.

- Kopelman, H. M. 1995. Ventilatory rate diferencies between surface-feeding and non-surface-feeding fin whales (*Balenoptera physalus*) in the waters off eaastern long islad , New York, USA. *Marine Mammal Science* 11: 200-208.
- Krebs, J. C. 1985. Ecología- Estudio de la distribución y la abundancia. Harla,, S. A. de C. V. México, D. F.
- Ladrón de Guevara Porras, P. 1995. La ballena Jorobada *Megaptera novaeangliae* (Borowski 1781) en la Bahía de Banderas, Nayarit-Jalisco, México (Cetacea: Balenopteridae). Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México D. F. 155pp.
- Ladrón de Guevara Porras, P. En proceso. Distribución temporal y estructura de las agrupaciones de los rorcuales jorobados (*Megaptera novaeangliae*) en dos áreas del Pacífico mexicano. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. México D. F.
- Lavigne, D. M. S, Innes, G. A. J., Worthy, K. M., Kovacs. O. J., Schmitz, y P Hickie. 1986. Metablic rates of seals and whales. *Canadian Journal of Zoology* 64: 279-284.
- Letherwood, S. K., Goodrich, Kinter, A. L. y Truppo, R. M. 1982. Respiration patterns and sightability of whales. *Reports of the International Whaling Commission* 32: 601-613.
- Leathewood, S., Reeves, R. R. 1983. *The Sierra Club Handbook of Whales and Dophins*. Sierra Club Books. San Francisco, Cal. 302pp.
- Lockyer, C. H. 1975. Estimate of growth and energy budget for the sperm whale, *Physeter catodon* FAO of the UN, Scientific Consulation on Marine Mammals, Bergen, Norway, 31 August-9 September 1976, document ACMRR/MM/SC/38.
- Lockyer, C. H. 1976. Growth and energy dudget of large baleen whales from the southern hemisphere, FAO of The UN, Scientific Consulation on Marine Mammals, Bergen, Norway, 31 August-9 September 1976, document ACMRR/MM/SC/41.
- Lockyer, C. H.,1984. Review of baleen whale (Misticeti) reproduction and implications for mangament. *Reports of the International Whaling Commission (special issue )*6: 27-50.
- Lockyer, C. H. y Brown, S. G. 1981. The Migration of whales. Pp 105-107 En: Aldley (Ed) *Animal migration*. Society of experimental biology seminar series 13. Cambridge University Press.
- Lockyer, C. H., Mc.Connell, y Waters T. D. 1984. The biochemical composition of fin whale Bluber. *Canadian Journal of Zoology* 62: 2353-2562.
- Lockyer, C. H., Mc.Connell, y Waters T. D. 1985. Body condition in terms of anatomical and biochemical assessment of body fat in north Atlantic fin and sei whales. *Canadian Journal of Zoology* 63: 2328-2338.

- Matila, D. K., Clapham, P. J. Katona S. K. y Stone, G. S. 1989. Population composition of humpback whale *Megaptera novaeangliae* on Sibelr Bank.1984. Canadian Journal of Zoology 67: 281-285.
- Martin, P. y Bateson, P. 1986. La medición del comportamiento. Alianza. Madrid, España. 235pp.
- Medrano González, L. 1993a. Estudios genéticos de mamíferos marinos en el Pacífico mexicano. Reporte al Instituto Nacional de Ecología. México, D.F.
- Medrano González, L. 1993b. Estudio genético del rorcual jorobado en el Pacífico mexicano. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 95pp.
- Medrano, L., Salinas, M., Salas I., Ladrón de Guevara, P. Aguayo, A. Jacobsen, J. y Baker, C. S. 1994. Sex identification of humpback whale, *Megaptera novaeangliae* on the wintering grounds of the Mexican Pacific Ocean. Canadian Journal of Zoology. 72: 1771-1774.
- Medrano-González. L., Aguayo-Lobo, A., Urbán-Ramírez, J. y Baker, C. S. 1995a. Diversity and distribution of mitochondrial DNA lineages among humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, in the Mexican Pacific Ocean. Canadian Journal of Zoology. 73: 1735-1743.
- Medrano González, L., Durán Lizarraga, M. E., Cosío, G. G., Fiordeliso Coll, T., Hernández Vázquez, M. M., Magaña, C. E. y Peimbert Torres, M. 1995b. Fisiología de la conducta de buceo en mamíferos y tortugas acuáticas. Reporte de la Biología de Campo. Facultad de Ciencias UNAM. México D.F.
- Medrano-González, L. 1998. A focus on humpback whales: from molecular to biosphere evolution. New Zealand molecular ecology meeting. Tongariro National Park. Diciembre.
- Melville, H. 1851. Moby Dick. Fernández editores.1988.
- Mobley, J. R. Jr. y Herman, L. M. 1985. Transience of social affiliationsamong humpback whales, on the Hawaiian wintering grounds. Canadian Journal of Zoology 63: 762-772.
- Mosig Reidl, P. 1997. Efectos del turismo en la abundancia y comportamiento de la ballena gris (*Eschrichtius robustus*) en la laguna San Ignacio, B.C.S., México D. F. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM.
- National Marine Fisheries Service. 1991. Final Recovery plan for the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*). Silver Spring, MD.

- Nolasco Soto, J. En proceso. Contenido calórico y composición de ácidos grasos de la dermis de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en aguas adyacentes a la Isla Socorro (1998-1999). Tesis de maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. México D.F.
- Norris, T. 1994. Effects of boat noise on the singing behavior of humpback whale *Megaptera novaeangliae*. *Journal of the Acoustic Society of America* 96: 3251.
- Ortega R. A. , Castellanos, A., Arnaud G., Maya Y., Rodriguez, R., Leon, J. L., Cacino J., Jiménez C., Llinas, J. L., Alvarez, S., Galina, P. Breceda, A., Troyo, E., Salinas, F., Díaz S., Servin, R., Romero, H. Rodriguez, A., Coria, R. 1992. Recursos Naturales de la Isla Socorro, Revillagigedo, México. 45: 175-184.
- Ortega R. A. y Castellanos V.A. 1994. La Isla Socorro, Reserva de la Biosfera Archipiélago de Revillagigedo, México . Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. 359pp.
- Parry, D. A. 1949. Swimming in whales and a discussion of Gray' paradox'. *Journal of Experimental Biology*. 36: 24-34.
- Ramírez Sánchez, S. 1995. Efecto de las embarcaciones sobre el comportamiento del rorcual jorobado *Megaptera novaeangliae* en Baja California Sur, México. Tesis profesional. UABCS. México. 55pp.
- Rice, D. W. 1974. Whales and whale research in the eastern North Pacific. pp 170-195. En: Schevill W.E. de. *The whale problem*. Harvard University Press. Cambridge, MA.
- Rice, W. D. 1978. The humpback whale in the north Pacific: Distribution, Exploitation and numbers. pp 29-74. En: Norris K.S. y Reeves R. (Ed). *Report on a workshop on problems related to humpback whales (Megaptera novaeangliae) in Hawaii*. US Marine Mammal. Commission Washington D. C.
- Ridgway, S. H. y Harrison, R. 1985. *Hand book of marine mammals*. Academic Press. London.
- Robles Saavedra, M. R. En proceso. Variación genética de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en el Pacífico Mexicano. Tesis de maestría. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. IPN. México D. F.
- Salas Rodarte, I. V. 1993. Intervalos de reproducción y tasas de nacimiento de las ballenas jorobadas (*Megaptera novaeangliae*) identificadas, en dos áreas de reproducción del Pacífico mexicano, 1986-1991. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México D.F. 84pp.
- Salinas Zacarias, M. A. y Bourillón Moreno, L. 1988. *Taxonomía, Diversidad y Distribución de los Cetáceos de la Bahía de Banderas, México*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México D. F. 211pp.

- Salinas, Z. M., Ladrón de Guevara, P. P. y Aguayo, L. A. 1991. Distribución y tiempo de estancia de las hembras con cría del rorcual jorobado (*Megaptera novaeangliae*) en el Pacífico Mexicano. IV Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar. Coquimbo, Chile. 1991.
- Salinas, V. J. C., Flores, R. S. y Urbán, R. J. 1997. Distribución espacio temporal de agrupaciones sociales del rorcual jorobado (*Megaptera novaeangliae*) en el área de los Cabos, B.C.S. México en las temporadas 1989 y 1993. pp 28. En: Resúmenes XXII Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos. Nuevo Vallarta, Nayarit, México.
- Salinas Vargas, J. C. 2000. Distribución espacio-temporal y abundancia relativa del rorcual jorobado, *Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1781), en las aguas adyacentes a los Cabos, B. C. S., México 1989-1993. Tesis profesional. UABCS. 68pp.
- Scheifele, P. M. 1997. Potential impacts of low-frequency anthropogenic noise on the hearing of subarctic beluga whales in the Saint Lawrence estuary. *Journal of the Acoustic Society of America* 101: 3164.
- Schmidt-Nielsen, K. 1984. *Scaling. Why animal size is so important?* Cambridge University Press. 241pp.
- Schmitz, O. J. y Lavigne, D. M. 1984. Intrinsic rate of increase, body size, and specific metabolic rate in marine mammals. *Oecología*. 62: 305-309.
- Sholander, P. F. 1940. Experimental investigations on the respiratory function in diving mammals and birds. *Hvalrad.skr* 22: 1-131pp.
- Silber, G. 1986. The relationship of social vocalizations to surface behavior and aggression in the Hawaiian humpback whale (*Megaptera novaeangliae*). *Canadian Journal of Zoology* 64: 2075-2080.
- Silber, G. 1994. The relationship of social vocalizations to surface behavior and aggression in the Hawaiian Humpback whale. *Canadian Journal of Zoology* 64: 2075-2080.
- Smultea, M. A. 1994. Segregation by humpback whale *Megaptera novaeangliae* cows, with calf in coastal habitat near the island of Hawaii. *Canadian Journal of Zoology* 72: 805-811.
- Smultea, M. A y Purcell E. 1990. Distribution of Hawaiian Humpback whales in relation to depth and distance from shore. En: Resúmenes XV Reunión Internacional para el estudio de los Mamíferos Marinos. La Paz, B.C.S.
- Sokal, R. R. y Rohlf, F. J. 1981. *Biometry*. W. H. Freeman and company. New York. 859pp.

- Steiger, H. G. y Calambokidis, J. 1991. Movement of humpback whales between California and Costa Rica. *Marine Mammal Science* 7: 306-310.
- Stone, G. S., Katona, S. K., Mainwaring, A., Allen, J.M. y Corbet, H.D. 1992. Respiration and surfacing rates of fin whales (*Balenoptera physalus*) observed from a light house tower. *Reports of the International Whaling Commission* 42: 739-745.
- Straley, M. J. 1994. Annual Reproduction by individually identified humpback whale in Alaskan waters. *Canadian Journal of Zoology* 10: 87:92.
- Sumich, J. L. 1983. Swimming velocities, breathing patterns, and estimated cost of locomotion in migrating gray whales *Eschrichtius robustus*. *Canadian Journal of Zoology* 61: 647-652.
- Sumich, J. L. 1994. Oxygen extraccion in free-swimming gray whale calves. *Marine Mammal Science* 10: 226-230.
- Tomilin, A.G. 1967. Mammals of the U.S.S.R. and adjacent countries. Vol. IX. Cetacea. Israel Program for Scientific Translations. 717pp.
- Urbán, R. J., Jaramillo, L. A., Salinas, Z. M., Jacobsen, K. J., Balcomb, K., Ladrón de Guevara, P. P. y Aguayo L. A. 1994. Estimación de la abundancia de los rorcuales jorobados que habitan en el Pacífico mexicano durante el período invernal. En: Programa y Resumenes XIX Reunión Internacional para el estudio de los mamíferos marinos. Mayo. 1994. La Paz, B.C.S.
- Urbán, R. J. y Aguayo, L. A. 1987. Spatial and seasonal distribution of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, in the mexican Pacific. *Marine Mammal Science* 3: 333-334.
- Urbán, R. J., Alvarez, F. C., Salinas Z. M., Jacobsen, J., Balcomb III, K. C., Jaramillo, L. A., Ladrón de Guevara. P. P. y Aguayo, L. A. 2000. Population size of humpback whale *Megaptera novaeangliae*, in waters off the Pacific coast of Mexico. *Fishery Bulletin*. 97: 1017-1024.
- Vaughan, A. T. 1988. Mamíferos. Interamericana McGraw-Hill. México. 587pp.
- von Ziegesar, O. y Matkin, C.O. 1986. Humpback whales in Prince William Sound, Alaka in 1985: a contract report. Cantract No. 41 USC 252, NMSF, National Marine Mammal Laboratory, Seattle.
- Watkins, W. A. 1982. Correlation of activities and under water sounds of fin whales (*Balenoptera physalus*). *Scientific. Reports of the whales Research Institute, Tokyo* 33: 83-117

- Watkins, W. A. 1986. Whale reactions to human activities in Cape Code waters. *Marine Mammal Science* 2: 251-262.
- Watson, L. 1985. *Sea Guide to the whales of the world*. E.P. Dutton, New York. 302pp.
- Wehtje, W., Walter, H. S., Rodríguez, R., Llinas, J. y Catellanos, A. 1993. An annotated checklist of the birds of Isla Socorro, México. *Westwrm Birds*. 24: 1-16.
- Wenrich, M. T. 1991. Stable social associations among in the Southern Gulf of Maine. *Canadian Journal of Zoology* 69: 3012-3018.
- Wenrich, M.T., Dove, J. y Miller, N. 1993. Return and survival of humpback whale *Megaptera novaeangliae* calves born to a single female in tree consecutive years. *Marine Mammal Science* 9: 325-328.
- Whitehead, H.. 1981. The behaviour and ecology of the Humpback whale in the Northwest Atlantic. Tesis doctoral. University of Cambridge.
- Whitehead, H. 1982. Populations of humpback whales in the Northwest Atlantic. *Reports of the International Whaling Commission* 32: 345-353.
- Whitehead, H. 1983. Structutre and stability of humpback whale groups off Newfoundland. *Canadian Journal of Zoology* 61: 1391-1397.
- Whitehead, H. 1985. Porque saltan las ballenas. *Investigación y Ciencia* 104: 58-63.
- Whittow, G. C. 1987. Termoregulatory adaptations in marine mammals: interacting effects to exercise and body mass.a review. *Marine Mammal Science* 3: 220-241.
- Winn, H. E. y Reichley, N. 1985. Humpback whale-Megaptera novaeangliae. pp 241-274. En: *The Sirenians and Baleen Whales*. London, Academic Press.
- Würsig, B. R, Dorsey, M. A., Fraker, R. S. Payne, W. J. Richardson, y R. S. Wells. 1984. Behavior of bowhead *Balaena mysticetus*, summering in the Beaufort Sea: Surfacing, respiration, and dive characteristics. *Canadian Journal of Zoology* 62: 1910-1921.
- Würsig, B. R. 1988. El comportamiento de las ballenas. *Investigación y Ciencia*. 141: 78-86
- Würsig, B. R. Wells, y D.A. Croll. 1986. Behavior of gray whales summering near St. Lawrence Island, Bering Sea. *Canadian Journal of Zoology* 64: 611-621.

## **APÉNDICES**

### **1. Forma de registro de tasas ventilatorias y conducta**

## FORMA 4. REGISTRO DE TASAS VENTILATORIAS Y CONDUCTA

Fecha: 20 03 97 Hora: 10:02-11:10 Lugar: Faro Isla Socorro No. Registro: 9 Av. 15Observadores: Ma J. Vazquez y Karla Villavicencio Especie: M. novaeangliaeIndividuo: Hembra Mno 200397IS-I1 Condiciones: Beaufort 1, Nubosidad 50%  
Viento moderado.

## Comentarios:

He 3 navegando a los 210° del Faro, a una distancia de 0.5 mn  
La hembra realizó arqueos y sondeos

Tiempo	Evento	Tiempo	Evento	Tiempo	Evento
10:03:30	—	10:34:51	—	10:51:50	?
10:04:06	—	10:38:09	—	10:52:03	—
10:05:42	—	10:38:24	—	10:53:20	?
10:07:32	?	10:38:26	—	10:55:06	—
10:07:54	?	10:39:09	—	10:55:54	?
10:09:10	?	10:42:00	?	10:56:39	— 2 ✓ 3
10:10:32	—	10:42:08	?	10:59:45	—
10:11:54	2r	10:42:28	—	10:59:55	?
10:10:46	?	10:42:50	—	11:02:29	—
10:12:00	—	10:43:11	?	11:03:20	—
10:14:11	?	10:44:36	?	11:06:22	?
10:17:24	—	10:45:24	?	11:09:31	?
10:18:01	?	10:46:05	?	11:10:00	FIN
10:18:11	?	10:46:35	?		
10:18:25	?	10:47:03	?		
10:20:14	?	10:47:10	?		
10:22:31	?	10:47:11	?		
10:32:14	?	10:50:53	?		
10:34:03	?	10:51:26	?		
10:34:28	?	10:51:38	?		

## 2. Conductas en superficie de ballenas jorobadas en México

Valor ordinal	Abreviatura	Descripción
0	Fl	<b>Flote:</b> El animal permanece casi inmóvil y en la superficie del agua.
1	Ar	<b>Arqueo:</b> Asomo del dorso arqueado cuando el animal nada.
2	So	<b>Sondeo:</b> Asomo del dorso con un arqueo muy marcado previo a que el animal realice una inmersión normalmente prolongada. Puede o no haber asomo de la aleta caudal.
3	Nl	<b>Nado lateral:</b> Nado del animal mostrando un costado y casi siempre manteniendo una de las aletas pectorales suspendida en el aire verticalmente.
4	Gp	<b>Golpe de aleta pectoral:</b> Estando sobre su costado o su dorso, el animal golpea la superficie del agua con una o ambas aletas pectorales.
5	An	<b>Asomo en nado:</b> Nado en donde la ballena muestra parte de la cabeza y el cuerpo sin interrumpir su avance.
6	S <sub>1/3</sub>	<b>Salto de un tercio de cuerpo:</b> La ballena emerge del agua mostrando la cabeza y parte de las aletas pectorales.
7	S <sub>1/2</sub>	<b>Salto de medio cuerpo:</b> La ballena emerge mostrando la cabeza y la mitad del cuerpo. Usualmente, las aletas pectorales sobresalen por completo del agua.
8	Cd	<b>Coletazo dorsoventral:</b> Golpe con la aleta caudal sobre la superficie del agua mediante movimientos dorsoventrales del tronco.
9	Cl	<b>Coletazo lateral:</b> Golpe con los bordes de la aleta caudal sobre la superficie del agua mediante movimientos laterales del tronco.
10	S <sub>2/3</sub>	<b>Salto de dos tercios de cuerpo:</b> Salida de más de la mitad del cuerpo de la ballena a la superficie. No se observa la aleta caudal.
11	S <sub>1</sub>	<b>Salto de cuerpo completo:</b> Emersión total de la ballena fuera del agua. Se observa la aleta caudal claramente.

### 3. Agrupaciones de ballenas jorobadas observadas en México

Agrupación	Abreviatura	Descripción
Cría	Cr	Animal recién nacido (4-6 m) siempre acompañado de un adulto que es su madre
Solo	So	Hembra o macho joven (10-11 m) ó adulto (>13 m) que nada solitario. Puede estar en un área determinada sin emitir cantos.
Cantor	Ca	Animal solitario, casi siempre adulto, que se mantiene en un área determinada y está bajo la superficie por periodos prolongados emitiendo los sonidos denominados cantos. Hasta donde se conoce, estos animales son machos.
Pareja	Pa	Agrupación compuesta por dos animales, adultos o jóvenes, que nadan y salen a superficie juntos. Hasta donde se ha observado, las parejas pueden estar formadas por macho y hembra o por dos machos.
Escolta	Es	Animal adulto que acompaña a una hembra con cría teniendo normalmente una posición defensiva. Hasta donde se sabe, éste es un macho que espera copular con la hembra.
Hembra con cría	Hc	Animal adulto que acompaña de cerca a un animal recién nacido (4-6 m). Se observan conductas que indican cuidado y una relación estrecha.
Hembra con cría y escolta	Hce	Una hembra con cría acompañada de un animal escolta.
Grupos	Gr	Agrupación de tres o más animales que nadan juntos. Usualmente existe mucha actividad en superficie y conductas agonísticas. Estos son machos en competencia. Normalmente existe un animal núcleo que es una hembra la que, a su vez, puede o no tener una cría.

#### 4. Índice de cuadros y figuras

- Cuadro 1.** Esfuerzo y eficiencia de observación de conducta y tiempo de apnea de ballenas jorobadas en distintas regiones de agregación invernal del Pacífico mexicano.
- Cuadro 2.** Riqueza ( $r$ ) y diversidad probabilística ( $h$ ) de conductas en distintas agrupaciones de ballenas jorobadas en dos regiones de agregación invernal del Pacífico mexicano.
- Cuadro 3.** Número de apneas ( $nta$ ) y valores promedio de apnea ( $Dap$ ) en distintas agrupaciones de ballenas jorobadas en dos regiones de agregación invernal del Pacífico mexicano.
- Cuadro 4.** Análisis factorial de varianza tipo II entre agrupaciones de ballenas jorobadas y regiones. Se indican los grados de libertad ( $GL$ ), la suma de diferencias de cuadrados con respecto a la media ( $SS$ ), el promedio de diferencias de cuadrados con respecto a la media ( $MS$ ), el valor de la distribución  $F$  y su probabilidad asociada ( $p$ ).
- Cuadro 5.** Índice de actividad en superficie ( $s^{-1}$ ) en distintas agrupaciones de ballenas jorobadas en dos regiones de agregación invernal del Pacífico mexicano.
- Cuadro 6.** Índice de consumo semanal ( $Co$ ) en distintas temporadas de reproducción de ballenas jorobadas en dos regiones de agregación invernal del Pacífico mexicano (ventilaciones/semana) de acuerdo a los datos de la Figura 10. El promedio corresponde a los datos de la Figura 11.

**Figura 1.** Rorcual jorobado, *Megaptera novaeangliae*. La palabra *Megaptera* está formada por dos raíces griegas: *me-gas* que significa grande y *pteron* que significa ala o aleta. El nombre específico *novaeangliae* deriva de la raíz latina *novus* que significa nuevo (a) y de la latinización *angliae* que se refiere a Inglaterra, esto es, Nueva Inglaterra por el origen del espécimen que sirvió para la descripción de la especie (Leatherwood y Reeves 1983). Dibujo de Rodrigo Villavicencio Llamosas.

**Figura 2.** Destinos migratorios de las ballenas jorobadas en el Pacífico norte. Las líneas discontinuas indican reavistamientos de los mismos individuos en diferentes años. Tomado de Medrano-González *et al.* 1995a.

**Figura 3.** Distribución de las ballenas jorobadas en el Pacífico mexicano indicada por la zona en gris. Las ballenas se agregan principalmente entre Los Cabos y la Bahía de Banderas pero se pueden encontrar desde Baja California hasta Costa Rica.

**Figura 4.** Frecuencia de conductas de superficie de las ballenas jorobadas en la Bahía de Banderas (BB) y en aguas adyacentes a la Isla Socorro (IS) en distintas agrupaciones. La frecuencia de los globales se calculó a partir de los datos individuales. El eje de las abscisas corresponde a los números que identifican cada conducta (Apéndice 2). Nótese que la escala de frecuencias en el eje de las ordenadas es logarítmica.

**Figura 5.** Dendrograma de las diferentes agrupaciones de ballenas jorobadas en el Pacífico mexicano de acuerdo a la ocurrencia de conductas de superficie. Estas agrupaciones se definen en el Apéndice 2. Se indican el número de conductas que los animales despliegan en cada agrupación ( $r$ ) así como la diversidad probabilística de tales conductas ( $h$ ).

**Figura 6.** Dendrograma de las diferentes conductas de ballenas jorobadas en el Pacífico mexicano de acuerdo a su ocurrencia en las distintas agrupaciones. Se indica el promedio de conductas que exhiben las ballenas ( $Pc$ ).

**Figura 7.** Patrones representativos de ventilación y conducta y distribución de apneas de distintos estados de agrupación y actividad de ballenas jorobadas en la Bahía de Banderas (BB) y la Isla Socorro (IS). Se muestran los eventos de respiración, la serie de conductas de superficie, el promedio de apnea a lo largo del registro ( $Dap$ ), El error estándar del periodo entre emersiones ( $EE$ ) y la distribución de apneas descrita como la frecuencia acumulada complementaria ( $FAC_D$ ).

**Figura 8.** Distribuciones de la frecuencia acumulada complementaria ( $FAC_D$ ) de las duraciones de apnea de distintas agrupaciones de ballenas jorobadas en el Pacífico mexicano. El color verde corresponde a la Bahía de Banderas, el rojo a la Isla Socorro y el negro a los datos globales.

**Figura 9.** Relación del índice de intensidad de actividad ( $Ac$ ) con la duración de apnea ( $Da$ ) y la diversidad de conductas ( $h$ ) en las diferentes agrupaciones de sexo y edad de ballenas jorobadas de la Bahía de Banderas (BB) y la Isla Socorro (IS).

**Figura 10.** Índice de consumo ( $Co$ ) acumulado de distintas clases de sexo y estado reproductivo de ballenas jorobadas en el Pacífico mexicano. Se indican las zonas y años de estudio. La línea negra representa los machos, la línea verde las hembras y la línea roja las hembras con cría. La numeración de las semanas corresponde a la usada por Ladrón de Guevara Porras (En proceso).

**Figura 11.** Índice de consumo ( $C_o$ ) acumulado en las distintas clases de sexo y estado reproductivo de ballenas jorobadas en el Pacífico mexicano estimado con datos de número promedio de animales fotoidentificados en los años 1989, 1990, 1991, 1992, 1993, 1995 y 1996. La línea negra es de los machos, la verde de las hembras y la roja de las hembras con cría.

## 5. Índice de abreviaturas y fórmulas

Abreviatura	Definición	Fórmula	Comentarios
<b>Área de estudio</b>			
BB	Bahía de Banderas		
IS	Isla Socorro		
<b>Eficiencia de observación</b>			
<i>C</i>	Capacidad de observación simultánea	$C = t_i/t_r$	
<i>E</i>	Eficiencia de observación	$E = t_a/t_r$	
<i>t<sub>a</sub></i>	Tiempo total de apneas analizadas		
<i>t<sub>r</sub></i>	Tiempo real de observación		
<i>t<sub>i</sub></i>	Tiempo total de observación de todos los registros		
<b>Estructura conductual</b>			
<i>c</i>	Valor ordinal de conducta	(Apéndice 2)	
<i>r</i>	Riqueza de conductas		
<i>f<sub>c</sub></i>	Frecuencia de conducta <i>c</i>	$f_c = n_c/ntc$	$\Sigma f_c = 1$
<i>n<sub>c</sub></i>	Número de conductas <i>c</i>		
<i>ntc</i>	Número total de conductas por registro o agrupación		
<i>h</i>	Diversidad probabilística	$h = 1 - \Sigma f_c^2$	
<i>d<sub>ab</sub></i>	Distancia euclidiana entre agrupaciones <i>a</i> y <i>b</i>	$d_{ab} = [\Sigma (f_{ca} - f_{cb})^2]^{1/2}$	
<i>f<sub>ca</sub></i>	Frecuencia de conducta <i>c</i> en agrupación <i>a</i>		
<i>f<sub>cb</sub></i>	Frecuencia de conducta <i>c</i> en agrupación <i>b</i>		
<i>Ac</i>	Índice de actividad en superficie	$Ac = (\Sigma c / t)$	
<i>Pc</i>	Valor promedio de conducta	$Pc = (\Sigma c / ntc)$	
<i>t</i>	Tiempo de un registro o de varios registros de una agrupación		Por agrupación, $t = t_i$

Abreviatura	Definición	Fórmula	Comentarios
<b>Patrones de ventilación</b>			
$g$	Tipo de agrupación	(Apéndice 3)	
$Da$	Duración de una apnea		
$Dap$	Promedio de duración de apneas por registro o por agrupación	$Dap = \Sigma Da / nta$	
$V_g$	Tasa ventilatoria de la agrupación $g$	$V_g = 1/Dap$	$Dap$ de agrupación
$fa_D$	Frecuencia de apneas de duración $D$	$fa_D = na_D / nta$	$\Sigma fa_D = 1$
$na_D$	Número de apneas de duración $D$		
$nta$	Número total de apneas por registro o por agrupación		
$FAC_D$	Frecuencia acumulada complementaria de apneas de duración $D$	$FAC_D = 1 - \Sigma fa_D$	$fa_D$ en orden creciente
$EE$	Error estándar de duración entre emersiones		
<b>Forma de gasto de las reservas de energía</b>			
$Co$	Índice de consumo de aire de la clase $sr$ (Ventilaciones/ $\Delta t$ )	$Co = \Sigma V_g F_g$	$\Delta t = 1$ semana
$sr$	Animales de cierta clase de sexo y estado reproductivo	{Macho, Hembra, Hembra con cría}	
$F_g$	Fracción de tiempo de individuos de la clase $sr$ en la agrupación $g$	$F_g = P_g Q_{sr} N_g$	$\Sigma F_g = 1$
$P_g$	Frecuencia relativa de la agrupación $g$	$P_g = n_g / ntg$	$\Sigma P_g = 1$
$n_g$	Número de avistamientos de agrupaciones $g$ en el periodo $\Delta t$		
$ntg$	Número total de agrupaciones avistadas en el periodo $\Delta t$		
$Q_{sr}$	Proporción de animales de la clase $sr$ en la agrupación $g$	(Medrano <i>et al.</i> 1994 y datos no publicados)	$\Sigma Q_{sr} = 1$ para cada $g$
$N_g$	Número promedio de individuos de todas las clases $sr$ en cada $g$		En el periodo $\Delta t$
$n$	Número de registros		
<b>Análisis de varianza</b>			
$GL$	Grados de libertad		
$SS$	Suma de cuadrados		
$MS$	Media de cuadrados		
$F$	Valor de la variable estadística F	$F = MS_1 / MS_2$	
$p(F)$	Probabilidad asociada de F		