

00322^A



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

72

FACULTAD DE CIENCIAS

DISPERSION DIFERENCIAL DE SEXOS EN LOS DESTINOS MIGRATORIOS DE LAS BALLENAS JROBADAS (*Megaptera novaeangliae*) DEL PACIFICO NORTE.



T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G A
P R E S E N T A :
URSULA AMARANTA GONZALEZ PERAL

DIRECTOR DE TESIS: DR. JORGE URBAN RAMIREZ



2003



TESIS CON FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

PAGINACIÓN DISCONTINUA



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MEXICO

DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Dispersión diferencial de sexos en los destinos migratorios de las ballenas jorobadas (Megaptera novaeangliae) del Pacífico Norte".

realizado por González Peral Ursula Amaranta

con número de cuenta 09350467-2 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología.

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
 Propietario

Dr. Jorge Urbán Ramírez

Propietario

Dr. Luis Medrano González

Propietario

M. en C. Efraín Tovar Sánchez

Suplente

Dr. Zenón Cano Santana

Suplente

M. en C. Paloma Ladrón de Guevara Porras

Consejo Departamental de Biología

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

FACULTAD DE CIENCIAS
 U.N.A.M.



DEPARTAMENTO
 DE BIOLOGIA

A mis padres por su amor y apoyo incondicionales

A mis hermanos por su cariño y comprensión

*A la familia Reyes González por su apoyo y por cambiar mi
manera de ver la vida*

A Doña Rosa por su amor, cuidado y sabiduría

A mi abuelo Tito por los hermosos recuerdos

*A las inmensas criaturas del mar que me
enamoraron desde antes de conocerlas*

AGRADECIMIENTOS

Primero que nada quiero agradecer a la Universidad Nacional Autónoma de México por ser tan grandiosa, por todos los privilegios de los que gocé durante la carrera, pero sobretodo por darme una formación no sólo como estudiante sino como persona y como ciudadana; por abrirme los ojos al mundo y ayudarme a comprenderlo un poco mejor dándome herramientas para enfrentar el futuro, sintiéndome siempre orgullosa de ser de la UNAM y de ser mexicana.

Agradezco a mi maestro el Dr. Jorge Urbán Ramírez por haberme abierto las puertas de su laboratorio, por haberme enseñado tantas cosas del fascinante mundo de los mamíferos marinos, por creer en mí, por aceptar ser el director de esta tesis, por todo el material y las facilidades que me brindó y por apoyarme siempre.

También agradezco a mis sinodales, el Dr. Luis Medrano, el Dr. Zenón Cano, el M. en C. Efraín Tovar y la M. en C. Paloma Ladrón de Guevara por aceptar revisar este trabajo y por sus importantes e interesantes observaciones que ayudaron a completarlo para que quedara lo mejor posible.

Quiero agradecer a las personas sin las cuales no hubiera logrado llegar hasta aquí: mis padres. Por representar para mí un apoyo incondicional ya que han estado conmigo siempre, en todas mis decisiones por más locas que estas sean, por respetarlas y por supuesto por su enorme cariño. A mi padre en particular quiero agradecerle el haberme inyectado el interés, cariño y respeto por la UNAM, y a mi madre el haberme enseñado lo que es el coraje y la valentía, pero más importante aún, el amor a la vida.

Agradezco también a mis hermanos por todo el apoyo que he recibido de ellos, por darme consuelo en los momentos difíciles, por los regañones cuando me los merecí, por los consejos cuando los necesité, por estar siempre a mi lado, por aguantarme incluso cuando no les caía muy bien, por su preocupación y cuidados a lo largo de mi vida y por todos los momentos tan alegres (y hasta simples!) que hemos pasado desde pequeños.

A Pepe por ser el mejor cuñado del mundo y porque junto con mi otro maestro de biología Armando, fueron parte importante para que tomara la decisión de estudiar esta carrera.

A Mafer por ser esa personita tan maravillosa, por traer a mi vida tantas alegrías, cambiar mi manera de ver el mundo y a Ale por reafirmarla. A toda la familia Reyes González por recibirme siempre con las puertas abiertas y una enorme sonrisa, en cualquier momento y en cualquier parte del mundo, demostrándome también un apoyo incondicional.

A mi nana por su gran corazón, ternura, cuidados, apapachos, bendiciones, su deliciosa comida por supuesto y además por sus sabios consejos.

A Rafael por su cariño, cuidados y apoyo de siempre.

A mi demás familia: mi tía Gema, Elva, Pau, Tania, Gil, los González Glez., por su cariño y por estar siempre pendientes de nosotros.

A mis amigas de toda la vida Samantha, Ingrid, Florencia y Mónica porque con ellas tuve una infancia feliz, en especial a Samy por seguir siendo mi mejor amiga a pesar del tiempo que ha pasado, la distancia y los cambios en nuestras vidas.

A mi cuñada Magda por su amistad, por haberme escuchado y servirme de desahogo en varias ocasiones y por ayudarme con los trámites horrorosos para lograr llegar a la defensa de esta tesis.

A mis amigos de la facultad Sylvia, Samantha, Erika (las dos), Maru, Leo, Maika, Kassandra, Luis, Joaco, Norman, Miguel, Juancho, Toño, Palpi y toda la demás banda chida con la que solía divertirme tanto y a la que le tomé tanto cariño. Pero sobretodo a mi amiga, cómplice, mayor apoyo y mejor compañía: Edith.

A todos los maestros que fueron parte importante de mi formación, los que representaron un ejemplo para mí y que además fueron mis amigos: Reuter, Palomino, Efraín, Salgado y por supuesto a Paloma Ladrón de G. quien me contagió su pasión por estudiar a los mamíferos marinos.

A Damián por todo su apoyo y cariño y a todos mis amigos de La Paz que son como una familia para mí: Clarita, Meche, Víctor y Sofía, Flavio, Elena y Ray, Zeida, Jossué, Charly, Nadia, Milhouse, Ballenas, Chayanne, Mich y los que además de amigos han sido mis aluminitos: Caro, Francis, Patty, Adolfo y mi colega Coco.

7

A todos mis compañeros del Laboratorio de Mamíferos Marinos de la UABCS y por supuesto a mis jefes Jorge y Alejandro porque han hecho que la experiencia de pertenecer al PRIMMA, tanto en el laboratorio como en el campo, sea constructiva, educativa y casi siempre muy divertida.

A Nuky y Paco y a Magda y Quique por prestarme sus computadoras cuando las necesité. A mi teacher Reuter por salvarme la vida prestándome esta computadora y porque siempre ha sido como mi ángel de la guarda.

A todo el equipo del Laboratorio de Mamíferos Marinos de la Facultad de Ciencias de la UNAM por toda su ayuda para lograr este trabajo, sobretodo a Luis Medrano por estar siempre dispuesto a escucharme y por guiarme siempre que lo necesité, a María de Jesús por ayudarme a buscar más fotos y datos, a Rosalba por ayudarme con los datos de las biopsias y a Axa por ayudarme con algunas fotos también.

Espero no haber olvidado a nadie en estos agradecimientos, pero si así fue pido una disculpa y por favor no se me sientan, seguramente podrán comprender que a estas alturas es por pura distracción.

González Peral, U. 2003. Dispersión diferencial de sexos en los destinos migratorios de las ballenas jorobadas (*Megaptera novaeangliae*) del Pacífico Norte. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 63 pp.

RESUMEN

La ballena jorobada se distribuye en todos los océanos del mundo ya que realiza migraciones estacionales. Durante el verano se alimenta en aguas frías de ambos hemisferios y en invierno migra hacia aguas más templadas para llevar al cabo la reproducción, nacimiento y cuidado de sus crías. En el Pacífico Norte las áreas de alimentación son los mares de Chuckchi, Okhotsk y Bering, el Golfo de Alaska, las costas de Canadá y de Estados Unidos hasta California. En el Pacífico mexicano se reconocen tres zonas de reproducción: la costa occidental del Pacífico mexicano, el extremo sur de la Península de Baja California y el Archipiélago de Revillagigedo. Los objetivos de este trabajo son determinar si el sexo de las ballenas jorobadas del Pacífico mexicano tiene relación con la elección de sus destinos migratorios de alimentación y si los movimientos migratorios de las ballenas jorobadas entre las agregaciones invernales del Pacífico mexicano varían entre machos y hembras. Para lograrlo se utilizaron la técnica de foto-identificación para la comparación de las aletas caudales de las ballenas jorobadas, así como la identificación molecular y conductual del sexo de ballenas fotoidentificadas de 1983 a 1997. Se calcularon índices de intercambio y de dispersión entre las ballenas jorobadas, machos y hembras, de las zonas de reproducción del Pacífico mexicano y las de alimentación del Pacífico Norte, y también entre las tres zonas de reproducción del Pacífico mexicano. El índice de dispersión se calculó para obtener el número efectivo de destinos migratorios por sexo, para cada zona de reproducción. Se encontraron 22 recapturas entre las zonas de reproducción y las de alimentación, presentando una notoria tendencia de las ballenas de Baja California y la Costa Continental por la zona de alimentación de California-Oregon-Washington (COW). Las ballenas de Baja California son las que presentan el mayor número efectivo de destinos migratorios y los machos los que presentan una mayor dispersión en el Pacífico Norte, presentando también una menor filopatría a sus zonas de alimentación. Se obtuvieron 21 recapturas de sexo conocido entre las zonas de reproducción, 10 machos y 11 hembras, los 10 machos se encontraron en más de una zona de reproducción, siendo la mayoría entre la zona de la Costa Continental y la de Baja California; se encontró un macho en las tres zonas de reproducción en diferentes temporadas. Se encontraron cuatro recapturas entre las zonas de reproducción, tres entre Baja California y la Costa Continental y una entre Revillagigedo y la Costa Continental. Todo esto sugiere, junto con los valores de los índices de intercambio y de dispersión, que son los machos los que presentan menor filopatría a sus áreas de reproducción, y respalda la hipótesis de que la Costa Continental y Baja California conforman una sub-población con COW como su principal destino migratorio de alimentación y Revillagigedo otra de la cual se desconoce su principal destino migratorio de alimentación. Se confirma que existen diferencias importantes entre

machos y hembras de las ballenas jorobadas en su dispersión y filopatría a sus destinos migratorios, lo cual parece obedecer a las diferentes necesidades de cada sexo para llevar al cabo sus estrategias tanto de alimentación como de reproducción asegurando así el éxito de la especie.

ABSTRACT

The humpback whale is present in all the oceans worldwide. During the summer the humpback whale find their food in the cold waters of both hemispheres and during the winter they migrate to warmer waters for mating and calving. In the North Pacific the feeding areas are the Sea of Chuckchi, the Sea of Okhotsk, the Bearing Sea, the Gulf of Alaska, Southeast Alaska and the shores of Canada and United States of America down to California. In the Mexican Pacific three wintering grounds are recognized: the west shore of the Mexican Pacific, the South of the Baja California Peninsula and the Revillagigedo Islands. The aims of this work are to determine if the sex of the humpback whales is related to the choice of their migratory destinations, and if the movements of the humpback whales among the wintering grounds are different for males and females. To achieve these objectives the photoidentification was used to compare the humpback whales flukes and their sex identification was identified by molecular analysis and data behavioral observations. An exchange Index of males and females was calculated in the feeding and breeding areas, and between the three breeding areas in the Mexican Pacific. A dispersion Index and the effective number of migratory destinations of males and females for each breeding area were calculated as well. Twenty-two matches were founded among breeding and feeding areas showing a notorious trend of the whales of Baja California and mainland towards the California-Oregon-Washington area (COW). The Dispersion Index show that the males of Baja California are the ones with the greatest effective number of migratory destinations, therefore they also show the greatest dispersion in the North Pacific. This supports that the males are less phylopatric to their feeding areas. Twenty-one matches of known sex were founded among the wintering grounds, 10 males and 11 females. The 10 males were founded in more than one zone, most of them between mainland and Baja California. One of the males was seen in the three breeding areas in different seasons. The females matches were three between Baja California and the mainland and one between Revillagigedo and the mainland. These matches and the results of the exchange and dispersion index suggests that the males shows less fidelity to their breeding areas and more dispersion, and confirms the hypothesis that the mainland and Baja California are one single sub-population with COW as a principal feeding destination, and Revillagigedo is another one with unknown principal feeding destination. This work confirms that there are important differences between males and females in the dispersion and phylopatry to their migratory destinations, due to the different needs strategies that ensures the success of the species.

ÍNDICE

I. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Descripción de la especie	1
1.2 Biología de la especie	3
1.2.1 Alimentación	3
1.2.2 Reproducción	4
1.2.3 Desplazamiento y buceo	5
1.2.4 Comportamiento durante la época reproductora	6
1.2.5 Distribución	8
1.2.6 Migración	12
1.3 Técnicas de estudio de las ballenas jorobadas	14
1.3.1 Foto-identificación	14
1.3.2 Identificación molecular	16
1.4 Antecedentes del estudio de las ballenas jorobadas en México	16
1.5 Conservación de la especie	20
II. JUSTIFICACIÓN	22
III. OBJETIVOS	23
IV. MÉTODOS	23
4.1 Obtención de datos	23
4.1.1. Comparación de fotografías	23
4.1.2 Identificación molecular del sexo	23
4.1.3 Identificación conductual del sexo	23
4.2 Análisis de datos	26
4.2.1 Índice de Intercambio	26
4.2.2 Índice de Dispersión	27

J

4.2.3 Prueba de Ji cuadrada	28
V. RESULTADOS	29
5.1 Identificación del sexo	29
5.2 Relación entre zonas de reproducción del Pacífico mexicano con cada zona de alimentación	30
5.2.1 Comparación de fotografías	30
5.2.2 Índice de Intercambio	30
5.2.3 Índice de Dispersión	31
5.3 Relación entre cada zona de reproducción con cada zona de alimentación del Pacífico Norte	32
5.3.1 Comparación de fotografías	32
5.3.2 Índice de Intercambio	33
5.3.3 Índice de Dispersión	35
5.4 Relación entre zonas de reproducción del Pacífico mexicano	38
5.4.1 Comparación de fotografías	38
5.4.2 Índice de Intercambio	38
5.4.3 Índice de Dispersión	41
VI. DISCUSIÓN	44
VII. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	50
VII. LITERATURA CITADA	53

I. INTRODUCCIÓN

En el mundo existen 117 especies de mamíferos marinos, de las cuales el 38% se encuentran representados en aguas mexicanas (manatíes, focas, lobos marinos, delfines y ballenas). Éstas pueden ser residentes o migratorias, de distribución cosmopolita o endémicas, y amenazadas o en peligro de extinción.

Dentro de las especies con movimientos migratorios, hábitos cosmopolitas y amenazadas, se encuentra la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*). Los movimientos migratorios de esta ballena dan como resultado una variación en su ubicación latitudinal a lo largo del año. La ballena jorobada es una de las ocho especies de ballenas que podemos encontrar en las aguas del Pacífico mexicano, ya sea estacional u ocasionalmente.

1.1 Descripción de la especie

Después de varias modificaciones desde que fue descrita por primera vez y nombrada *Balaena boops* en 1780, la ballena jorobada, rorcual jorobado o yubarta recibe su nombre científico hasta 1932, siendo éste *Megaptera* que viene de dos raíces griegas: *Megas* que significa grande y *pteron* que significa aleta o ala y *novaeangliae* que proviene de la raíz latina *novus* que significa nuevo y de la latinización *angliae* referente a Inglaterra, pues fue de Nueva Inglaterra, EUA, de donde proviene el espécimen con el que Borowski en 1781 realizó la descripción de la especie.

El nombre común de rorcual, que se aplica a todos los miembros de la familia Balaenopteridae, deriva del antiguo escandinavo *rorhval* que se refiere a los pliegues o surcos ventrales que se extienden desde la punta del rostro hasta el ombligo (Harrison, 1978).

La ballena jorobada pertenece al Orden Cetacea, al Suborden Mysticeti que es el de las ballenas barbadas y a la Familia Balaenopteridae donde se encuentran las ballenas barbadas con numerosos pliegues guloventrales, dentro de la cual está la Subfamilia Megapterinae que contiene una sola especie en el género *Megaptera*.

Las ballenas jorobadas presentan una coloración con algunos elementos blancos que varían en forma y tamaño en la región de la garganta, aletas pectorales, del tórax y del abdomen hasta la línea media ventral y el ano. Las hembras alcanzan una longitud máxima de 19 m, pero su longitud promedio es de 15 m, y los machos tienen en promedio 14 m y alcanzan un máximo de 17.5 m. El peso varía entre 40 y 50 toneladas; las ballenas del Hemisferio Norte son en promedio un poco más pequeñas que las del Hemisferio Sur (Tomilin, 1967; Nishiwaki, 1972; Watson, 1985 y Wynne, 1993).

Las ballenas jorobadas presentan las aletas pectorales muy largas, alcanzando una longitud hasta de la tercera parte de la longitud total de su cuerpo; la aleta dorsal es baja (menor de 30 cm) y varía de una cresta hasta una aleta ya bien formada que se encuentra en el tercer tercio posterior del cuerpo sobre una joroba que se hace más evidente al sumergirse y de la cual se deriva su nombre común; la aleta caudal presenta una gran envergadura y se caracteriza por su coloración ventral variable, y que junto con las marcas y cicatrices particulares, resulta muy útil para la foto-identificación de éstos organismos (Tomilin, 1967).

Otras características distintivas de las ballenas jorobadas son: la presencia de unas protuberancias tegumentarias en la cabeza arregladas en una línea central y dos laterales en la región dorsal; a ambos lados de la maxila y de la mandíbula y en el extremo de la mandíbula. En la región gulo-ventral presentan de 15 a 20 surcos de aproximadamente 15 cm de ancho que se extienden a todo lo largo, desde el mentón hasta el ombligo y algunos aparecen en la comisura de la boca y en la base de las aletas pectorales (Nishiwaki, 1972; Katona y Whitehead, 1981; Winn y Reichley, 1985).

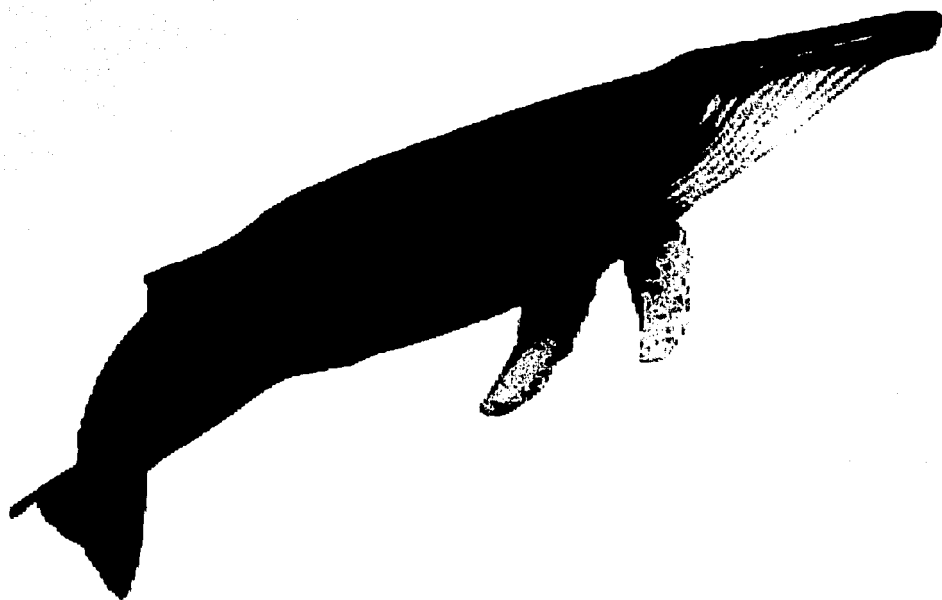


Figura 1. Morfología externa de la ballena jorobada *Megaptera novaeangliae*.

1.2 Biología de la especie

1.2.1 Alimentación. Los hábitos alimenticios de la ballena jorobada son revisados por Tomilin, 1967; Jurasz y Jurasz, 1979; Kawamura, 1980; Gaskin, 1985; Winn y Reichley, 1985, definiendo que éstos varían entre los hemisferios. En el Hemisferio Norte las ballenas jorobadas prefieren alimentarse de animales pelágicos, especialmente de eufáusidos, los que conforman el krill: *Euphausia*, *Pseudoeuphausia*, *Thysanoessa*, *Mysis*, *Pandulus* y *Eualus*, así como de cardúmenes de peces donde se encuentra bien representado el arenque (*Clupea*), la macarela (*Scomber*), el capelín (*Mallotus villosus*), el pión (*Ammodytes lanceolatus*), la anchoveta (*Engraulis*) y el bacalao del Ártico (*Boreogadus*). En el Hemisferio Sur dichas ballenas se alimentan casi exclusivamente de krill (*Euphausia*, *Thysanoessa*, *Nyctiphanes* y *Parathemisto*).

Las ballenas jorobadas suelen cambiar sus métodos de captura y el tamaño de los grupos para alimentarse dependiendo del tamaño y la velocidad de sus presas (Clapham, 2000), en general se pueden distinguir tres estrategias (Jurasz y Jurasz, 1979; Gaskin, 1985; Winn y Reichley, 1985; Winn y Winn, 1985):

- 1) *embestida*: cuando la ballena se aproxima al alimento desde el fondo o por un lado abriendo su boca justo antes de salir a la superficie tomando así el alimento y provocando el despliegue de los surcos gulares.
- 2) *red de burbujas*: cuando hay un enjambre de krill por debajo de la superficie o en la superficie del agua, las ballenas jorobadas se sumergen y van exhalando el aire por los orificios nasales formando una red de burbujas al mismo tiempo que van subiendo a la superficie nadando en forma de espiral alrededor del alimento, logrando que éste se concentre en el centro de dicha red para después nadar a través del Krill con la boca abierta.
- 3) *latigazo o golpe*: cuando la ballena levanta la aleta caudal y la deja caer dando un fuerte golpe sobre la superficie provocando que algunos eufáusidos se desplacen hacia delante de la ballena con la corriente que se formó por el golpe, para después avanzar y engullir el alimento.

Estas actividades no se llevan al cabo exclusivamente en las áreas de alimentación ya que se han reportado casos de ballenas jorobadas alimentándose en zonas definidas como áreas de reproducción tales como la Bahía de Samana, República Dominicana (Baraff *et al.*, 1991); en Maui, Hawai (Salden, 1989); y en el sur del Golfo de California (Gendron y Urbán, 1993).

1.2.2 Reproducción. Las ballenas jorobadas alcanzan su madurez sexual generalmente entre los cuatro y los seis años de edad cuando ya han alcanzado de 11.4 a 12.4 m de longitud las hembras, y los machos de 11 a 12 m; la madurez física la alcanzan a los 10 años de edad, con una talla de 13.5 m los machos y 14.5 m las hembras. El periodo de gestación tiene una duración entre los 11 y 11 y medio meses, después de los cuales las crías nacen en aguas tropicales y subtropicales durante el invierno, midiendo de 4.5 a 5 m de longitud y pesando de 1300 a 1400 kg. La lactancia dura de 6 a 11 meses, al

destete la cría mide de 8 a 9 m de longitud, y éste sucede hasta que completan la migración hacia las zonas de alimentación (Tomilin, 1967; Leatherwood *et al.*, 1983; Glockner-Ferrari y Ferrari, 1984; Winn y Reichley, 1985; Nat. Mar. Fish. Ser., 1991; Watson, 1985).

La mayoría de las hembras maduras conciben después del destete de las crías, por lo que tienen una cría cada dos años, pero también se conocen casos en los que la hembra concibe al año siguiente resultando un ciclo de tres años o también puede quedar preñada inmediatamente después del parto dando un ciclo de un año. Los intervalos promedio de reproducción varían en cada zona, siendo de 2.2 años en Hawaii (Glockner-Ferrari y Ferrari, 1984; Baker y Herman, 1987; Glockner-Ferrari y Ferrari, 1990), de 2.1 en Revillagigedo (Salas-Rodarte, 1993) y de 2.2 en Bahía de Banderas (Juárez-Salas, 2001). En las zonas de alimentación de Alaska se reporta un intervalo promedio de 2.9 años (Baker y Herman, 1987) y de 2.3 años en el Golfo de Maine (Clapham y Mayo, 1990).

El número de nacimientos en intervalos de un año es alto a pesar de que el ciclo típico reproductivo es de dos años, lo cual puede ser una respuesta de la población de ballenas a la sobreexplotación de la especie (Glockner-Ferrari y Ferrari, 1990; Salas-Rodarte, 1993). Una causa directa de que estos intervalos puedan ser posibles, es la de un periodo de alimentación exitoso, es decir, extenso y abundante, que permite que las hembras almacenen más energía para la reproducción (Lockyer y Brown, 1981). Las hembras de 9 a 14 años de edad son capaces de parir una cría cada año pero sólo una proporción de éstas pueden tener periodos de preñez anual aunque la ovulación post-parto es un evento común en las ballenas jorobadas. También las hembras de mayor edad son más hábiles en atrapar sus presas y por lo tanto, tienen mayor posibilidad de alimentarse muy bien y tener un ciclo reproductivo anual. Los animales de mayor tamaño también tienen esa posibilidad por presentar un mayor almacén de grasa (Straley, 1994).

1.2.3 Desplazamiento y buceo. Las ballenas jorobadas se desplazan solas o en grupos de tres a cuatro individuos, pero durante las temporadas de alimentación o de reproducción las podemos encontrar en grupos de hasta 15 animales. La velocidad de

nado en promedio es de 8 km/h, varía por lo general de 4 a 14 km/h, pudiendo alcanzar un máximo de 27 km/h, si son perseguidos o se encuentran heridos. Las ballenas solitarias tienden a nadar más rápido que cuando se encuentran en grupo y las hembras con cría son las que nadan más lento. (Tomilin, 1967; Leatherwood *et al.*, 1983)

En general, las ballenas jorobadas realizan inmersiones de 5 a 7 min aunque se han registrado inmersiones hasta de 30 min. Antes de iniciar una inmersión profunda, en áreas de alimentación, inspiran de cuatro a ocho veces y en áreas de reproducción solamente de dos a cuatro veces (Leatherwood *et al.*, 1983). Es característico de estas ballenas que antes de cada inmersión profunda, arquean el dorso al máximo y después sacan de la superficie del agua su aleta caudal, mostrando su coloración, marcas y cicatrices con las cuales las podemos distinguir y foto-identificar (Katona *et al.*, 1979). El soplo que realizan es angosto en su base y ancho en la parte de arriba con respecto a su altura siendo ésta de 2.5 a 5 m (Tomilin, 1967).

1.2.4 Comportamiento durante la época reproductora. Se han observado animales frotándose, recargándose o golpeándose unos a otros con la parte de la cabeza, o con las aletas pectorales o caudal. Se han observado inflando la parte de la garganta y la boca, manteniéndose sobre la superficie en posición más horizontal que vertical. Se les ha visto también nadando con la parte ventral hacia arriba o girando en el agua. También pueden golpear a manera de latigazos con la aleta caudal. Existen las conductas agresivas, sobre todo en esta temporada, entre machos y también hay despliegues de amenaza dirigidos hacia las embarcaciones, principalmente en las zonas de crianza. Los grupos de ballenas son más activos que los solitarios y generalmente cuando se observa gran actividad en superficie se trata de un grupo de una hembra con varios machos compitiendo (Herman y Antinoja, 1977; Darling, 1983; Glockner y Venus, 1983; Tyack y Whitehead, 1983; Winn y Reichley, 1985; Perry *et al.*, 1988).

Las agrupaciones que se han observado en las zonas de reproducción son (Clapham *et al.*, 1992): (a) individuos solitarios, machos y hembras; (b) machos solitarios llamados cantores; (c) parejas de juveniles y/o adultos; (d) hembras con cría;

(e) hembra, cría y una escolta, que regularmente es un macho; (f) grupos de competencia, que son varios machos en competencia, pudiéndose incluir una hembra o una hembra con cría.

La ballena jorobada puede saltar fuera del agua mostrando la mitad del cuerpo o incluso el cuerpo completo, dejando en el agua solamente la aleta caudal y en ocasiones además realizan un giro en el aire antes de caer al agua (Fig. 2), éstos saltos ocurren muy a menudo en la época reproductora (Whitehead, 1985).

Hay diferentes hipótesis del por qué saltan las ballenas jorobadas. Se sugiere que el salto está relacionado principalmente con la interacción social entre las ballenas, quizá con la comunicación y entre las ballenas jóvenes, con el juego. Así pues, un salto puede ser útil como exhibición, desafío o demostración de fortaleza, como juego o para acentuar otra comunicación visual o acústica (Whitehead, 1985)



Figura 2. Despliegue conductual característico de la ballena jorobada (salto).

Una de las conductas más sobresalientes de la ballena jorobada es la de vocalizar canciones emitidas por los machos. Aunque todos los mysticetos emiten diferentes tipos de sonidos, los que realiza la ballena jorobada comprenden sonidos graves y agudos como lamentos, llantos, gritos, gemidos y chirridos que en las zonas de reproducción son arreglados en secuencias complejas llamadas *canciones*, es decir, ninguna ballena lo hace de una forma tan definida y de forma cíclica como en el caso de las canciones de las ballenas jorobadas; así como ningún otro mysticeto es capaz de modificar continuamente su canción a lo largo del tiempo y difundir estos cambios entre los machos de la misma población (Payne y McVay, 1971; Winn y Winn, 1978).

Estas canciones son una característica exclusiva de los machos, expresada principalmente en la temporada reproductiva, aunque hay reportes de que porciones de estas canciones son emitidas al final de la temporada de alimentación (Mattila *et al.*, 1987; Straley, 1990) y durante la migración (Clapham y Mattila, 1990). Algunos autores han realizado grabaciones de canciones completas de las zonas de alimentación en Alaska, las cuales fueron similares a las grabadas en Hawai y México, las comparaciones mostraron que en la zona de alimentación las canciones son significativamente más cortas (McSweeney *et al.*, 1989).

Aun se discute la importancia de la actividad del canto durante la temporada de reproducción, se ha supuesto que es determinante para el éxito reproductivo de los machos de las ballenas jorobadas (Tyack, 1981; Darling, 1983; Tyack y Whitehead, 1983; Baker y Herman, 1984).

1.2.5 Distribución. Las ballenas jorobadas son cosmopolitas distribuyéndose en ambos hemisferios, dentro de los cuales se reconocen tres áreas principales: en el Pacífico Norte y Atlántico Norte, desde el Ecuador hasta casi los 70°N; y en el Hemisferio Sur desde el Ecuador hasta encontrarse con el margen de los hielos de la Antártica, entre los 60° y los 70°S (Winn y Reichley, 1985; Fig. 5).

Debido a la diferencia estacional entre los hemisferios, las ballenas jorobadas del Hemisferio Sur se alimentan mientras las del Hemisferio Norte se reproducen y viceversa (Clapham, 2000), lo cual ocasiona que sea poco probable el contacto entre las poblaciones boreales y australes y por ello se consideran poblaciones diferentes,

pero según estudios genéticos sobre la relación entre las poblaciones del Pacífico Norte, las del Atlántico Norte y el Océano Austral, se ha dado este contacto en el pasado (Medrano-González *et al.*, 2001).

En el Pacífico Norte, las áreas de alimentación en las que se encuentran durante el verano, son los mares de Chuckchi, Okhotsk y Bering; el Golfo de Alaska, la costa de Canadá y hasta las costas de California en los Estados Unidos (Rice, 1978; Johnson y Wolman, 1984; Nat. Mar. Fish. Ser., 1991; Fig. 3).

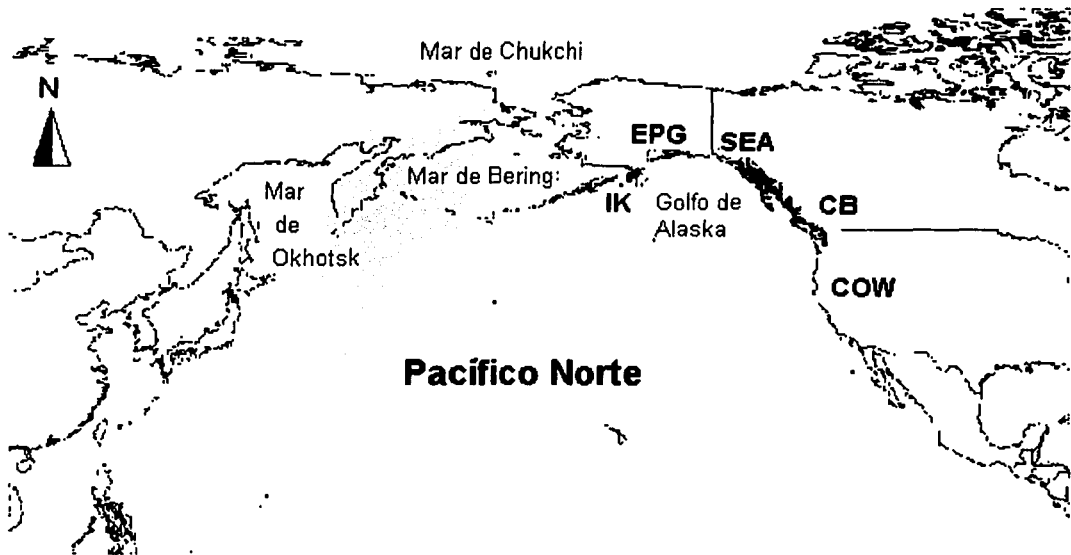


Figura 3. Localización geográfica de las Zonas de Alimentación de la ballena jorobada en el Pacífico Norte (COW= California-Oregon-Washington; CB= Columbia Británica; SEA= Sudeste de Alaska; IK= Isla Kodiak; EPG= Ensenada del Príncipe Guillermo).

En invierno, las ballenas jorobadas migran hacia regiones tropicales y subtropicales que corresponden a sus zonas de reproducción, donde llevan al cabo el apareamiento y el nacimiento y cuidado de sus crías. En el Pacífico Norte se reconocen las siguientes áreas de reproducción (Rice, 1978; Johnson y Wolman, 1984; Nat. Mar. Fish. Ser., 1991; Fig. 4): (1) las Islas Ryukyu, Taiwán, los alrededores de las Islas

Marianas, Corea del Sur y las Islas Bonin; (2) el Archipiélago de Hawai, incluyendo las islas de Kahuai, Oahu, Maui y Hawai; (3) el Pacífico mexicano.

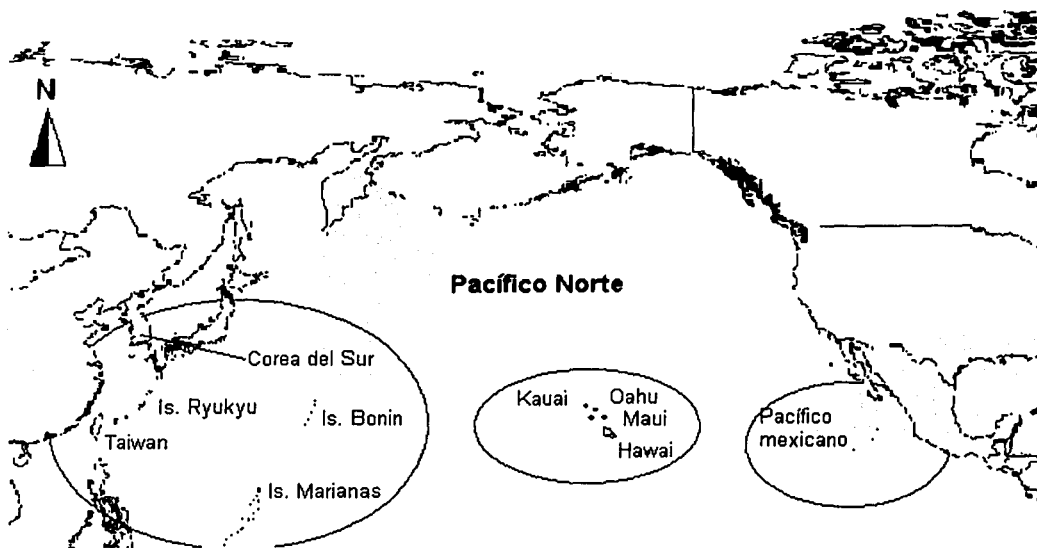


Figura 4. Localización geográfica de las Zonas de reproducción de la ballena jorobada en el Pacífico Norte.

Las ballenas jorobadas que se alimentan en Alaska migran principalmente a las Islas de Hawai (Darling y McSweeney, 1985; Baker *et al.*, 1986), mientras que aquellas de la aparentemente separada subpoblación de California se reproducen principalmente en las zonas del Pacífico mexicano (Calambokidis *et al.*, 1996).

Los movimientos de las ballenas jorobadas del Pacífico occidental no se conocen claramente, pero se han encontrado recapturas entre Hawai y Japón que indican que existen algunos individuos que llevan a cabo estos movimientos longitudinales (Darling and Cerchio, 1993; Fig. 5).

En el Hemisferio Sur las ballenas jorobadas se alimentan en los alrededores del Continente Antártico y migran para reproducirse durante el invierno austral hacia aguas tropicales o sub-tropicales en diferentes zonas de reproducción, entre las cuales están

Sudamérica, África, Madagascar y alrededor de sistemas arrecifales e islas del Pacífico Sur (Clapham, 2000; Fig. 5).

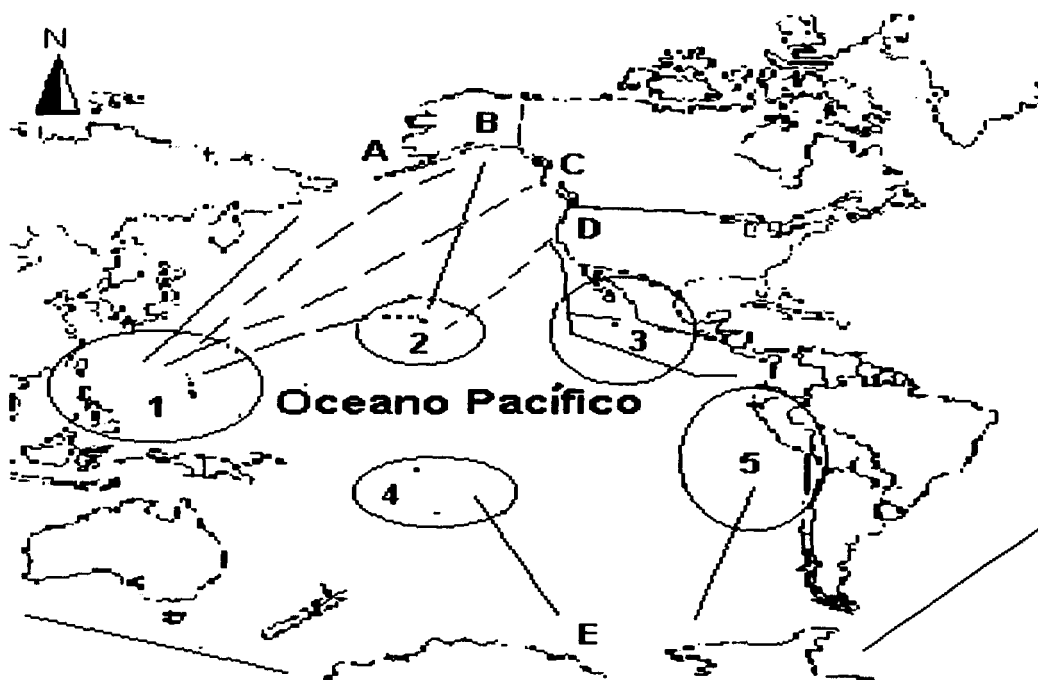


Figura 5. Movimientos migratorios de las ballenas jorobadas en el Océano Pacífico (Zonas de alimentación: A= Islas Aleutianas, B= Alaska, C= Columbia Británica, D= California-Oregon-Washington, E= Antártico; Zonas de reproducción: 1= Pacífico Occidental, 2= Pacífico Central, 3= Pacífico Oriental, 4= Islas en el Pacífico Sur, 5= Costas de Sudamérica). Modificado de Winn y Reichley (1985).

En el Pacífico mexicano se han identificado tres agregaciones (Urbán y Aguayo, 1987; Fig. 6): (a) en la Costa Occidental del Pacífico mexicano, incluyendo Isla Isabel, Islas Tres Marías, Nayarit y Bahía de Banderas, Jalisco-Nayarit (Costa Pacífica de México); (b) en el extremo sur de la Península de Baja California (Baja California); (c) en el Archipiélago de Revillagigedo, comprendiendo la Isla Socorro, la Isla San Benedicto, la Isla Roca Partida y la Isla Clarión (Islas Revillagigedo).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

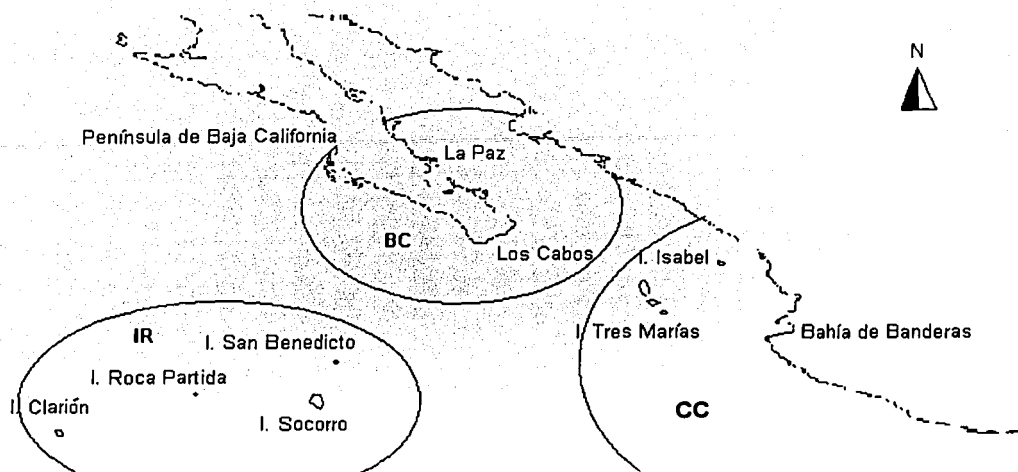


Figura 6. Localización geográfica de las Zonas de Reproducción del Pacífico mexicano de la ballena jorobada (IR= Islas Revillagigedo; BC= Baja California; CC= Costa Continental).

1.2.6 Migración. Los animales migratorios poseen un agudo sentido del tiempo y de la dirección, que les permite viajar miles de kilómetros. Existen diferentes motivos por los cuales los animales migran, pero básicamente son para huir del mal tiempo, para alimentarse o para reproducirse (Dawbin, 1966).

Muchos de ellos parecen empezar sus viajes como respuesta a cambios estacionales. Tal es el caso de la ballena jorobada que pasa el verano cerca de los polos y en otoño migra hacia el Ecuador para pasar el invierno en aguas más templadas. Dawbin (1966) menciona que la tasa de cambio de la temperatura del mar en la Antártica, durante la época de alimentación en el verano, es muy pequeña como para representar el estímulo que inicia el tiempo de la migración, y propone que un mecanismo más probable es la marcada disminución de la duración del día, ya que cuando comienzan a irse las primeras ballenas, la duración promedio del día es de 8.5 horas (a los 60°S).

Por lo tanto, el mecanismo que indica a las ballenas jorobadas el tiempo al que deben migrar es el fotoperiodo, que funciona como un calendario natural interno

controlado por diversas zonas del cerebro productoras de hormonas, incluyendo el hipotálamo, la glándula pituitaria y la glándula pineal (Day, 1992).

De entre todos los mamíferos, la migración que realizan las ballenas jorobadas en el Pacífico sudoriental es uno de los fenómenos naturales más sobresalientes ya que viajan durante su migración desde la Antártica hasta las costas Centroamericanas de Panamá y Costa Rica en un recorrido de más de 10,000 km siendo la migración más larga conocida para un mamífero (Stone *et al.*, 1990). Las ballenas jorobadas sólo subsisten y mantienen a sus crías, durante el invierno, gracias a sus reservas de grasa obtenidas durante el verano, cuando se alimentan en las altas latitudes en aguas con alta productividad (Dawbin, 1966).

Anteriormente, se planteó la posibilidad de que existe una relación directa entre las corrientes marinas y la migración de las ballenas, pero evidencias mostradas por Dawbin (1966) confirman que las rutas de las ballenas jorobadas no están relacionadas con las masas de agua ni con las corrientes marinas.

Ladrón de Guevara-Porras (2001) encontró que en el Pacífico mexicano la corriente de California y la de Costa Rica influyen de manera directa en la distribución y la abundancia de las ballenas jorobadas dentro de las zonas de agregación invernal de Baja California y la Costa Pacífica Mexicana, mas no en sus movimientos migratorios; mientras que en las Islas Revillagigedo las condiciones oceanográficas son más estables y consecuentemente, las variaciones anuales de abundancia son pequeñas.

La distribución que las ballenas jorobadas presentan al migrar es con base en las diferentes clases de sexo y edad, siendo las hembras preñadas las primeras en llegar a las zonas de alimentación, seguidas por hembras y machos juveniles, luego las hembras y machos maduros, y al final llegan las hembras recién lactando con sus crías. Estas últimas son las primeras en migrar de regreso a las zonas de reproducción seguidas por hembras y machos juveniles, luego los machos maduros, las hembras en descanso y al final las hembras preñadas (Dawbin, 1966).

La filopatría migratoria de las ballenas jorobadas se establece, al parecer, por el aprendizaje de las crías ya que permanecen junto a sus madres durante su primer año de vida y completan con ellas un ciclo migratorio. Estos animales son fieles a sus

destinos migratorios, siendo esta fidelidad más marcada hacia las zonas de alimentación (Dawbin, 1966; Baker *et al.*, 1986; Clapham y Mayo, 1987).

Existen variaciones en el ámbito de las zonas de alimentación debido a que la distribución y abundancia del alimento de las ballenas jorobadas cambia año con año, pero no son variaciones tan drásticas como para que las ballenas jorobadas cambien sus destinos migratorios de alimentación (Clapham, 2000).

Nolasco Soto (en proceso) encontró que las ballenas jorobadas del Pacífico mexicano pueden cambiar su alimentación analizando muestras de dermis para determinar la composición de ácidos grasos y el contenido calórico. Los resultados mostraron que el fenómeno de El Niño de 1998 provocó cambios en la alimentación de las ballenas en ese verano, en términos del tipo de presas y la cantidad de alimento.

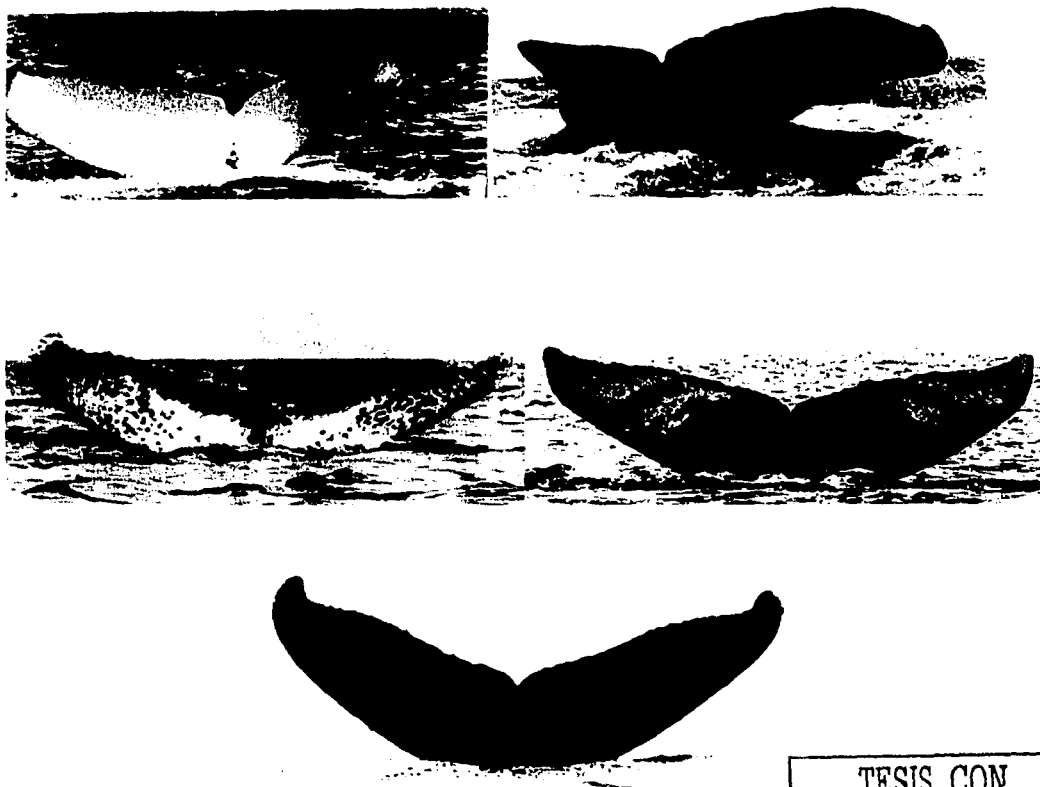
1.3 Técnicas de estudio de las ballenas jorobadas

1.3.1 Fotoidentificación. La técnica de fotoidentificación nos permite reconocer individuos diferentes a partir de sus marcas naturales constituidas por la coloración, presencia de cicatrices, muescas, mutilaciones y callosidades en alguna parte del cuerpo. En el caso de la ballena jorobada se utiliza la forma y coloración de la cara ventral de la aleta caudal. Todas estas características en conjunto forman un patrón único en cada individuo que es como una huella digital (Fig. 6); por ello, fotoidentificar a un individuo significa que puede ser reconocido posteriormente (Katona *et al.*, 1979).

Las fotografías de las ballenas jorobadas son tomadas desde embarcaciones, generalmente botes inflables tipo "zodiac" y lanchas de fibra de vidrio tipo "pangas", con cámaras Reflex de 35 mm y diferentes tipos de rollos, adaptando y haciendo la mejor combinación de diafragma y velocidad, dependiendo de las condiciones en las que sea tomada cada fotografía.

Estas fotografías se encuentran en catálogos clasificadas según el patrón de coloración de la superficie ventral de la aleta, con base en el criterio propuesto por Glockner y Venus (1983) (Fig. 7), en el cual las fotografías Tipo 1 son las aletas caudales totalmente blancas, las Tipo 2 presentan un poco de color negro y así va

aumentando la cantidad de color negro hasta la fotografía Tipo 5 en la cual la aleta caudal ya es totalmente negra.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figura 7. Ejemplos de diferentes patrones de coloración y presencia de cicatrices, muescas, mutilaciones, callosidades y variaciones en la forma de la aleta caudal que ayudan a distinguir a las ballenas jorobadas. (Fotografías del catálogo de Bahía de Banderas, del Laboratorio de Mamíferos Marinos de la Facultad de Ciencias de la UNAM).

1.3.2 Identificación molecular. Las muestras de piel de las ballenas jorobadas son obtenidas desde las embarcaciones ya mencionadas (la mayoría) disparándoles con una ballesta, flechas que tienen una punta de metal de forma cilíndrica de 7 mm de diámetro y 20 mm de largo, la cual penetra 1 cm en la piel y retiene un fragmento en su interior (algunas tienen unos ganchos metálicos que impiden que la muestra se salga del cilindro), ya que la flecha rebota en el cuerpo de la ballena. Las flechas tienen un flotador pintado con colores brillantes que permite recuperarlas en la superficie del agua.

Las muestras de piel se colocan bajo las condiciones de mayor asepsia posible y de acuerdo a los procedimientos habituales de manejo de tejidos (Mathews *et al.*, 1988).

Posteriormente, las muestras son procesadas con el método de Palsbøll *et al.* (1992) para identificar el sexo de cada individuo, la cual consiste en amplificar por PCR (Reacción en Cadena de la Polimerasa) un fragmento entre los primers ZFY1204 y ZFY0097 que es homólogo en los cromosomas X y Y, y tiene una extensión aproximada de 1100 pares de bases (pb). El producto de PCR se digiere luego con la enzima de restricción Taq I y los fragmentos se identifican por electroforesis en gel de agarosa. En el cromosoma X existe un sitio de restricción a la mitad del fragmento, que produce una sola banda de aproximadamente 550 pb y en el cromosoma Y se presenta el sitio de restricción alrededor de la posición 700, de manera que en los machos se observan las bandas de 550 y 700 pb mientras que en las hembras aparece sólo una banda de 550 pb (Medrano González, 1993).

1.4 Antecedentes del estudio de las ballenas jorobadas en México

El estudio de los cetáceos se ha desarrollado ampliamente en los últimos 200 años, con especial énfasis en la primera mitad del siglo XX, comienza alrededor de 1920 cuando la moderna industria ballenera explota a las poblaciones de algunas especies, provocando un interés científico por estudiar estos recursos (Harrison, 1978).

Después de que la Comisión Ballenera Internacional (IWC) (1966) estableció la prohibición de la captura de la ballena jorobada, se iniciaron las primeras

investigaciones para tratar de conocer el tamaño poblacional de ballena jorobada del Pacífico Nor-oriental, reconociendo tres agregaciones durante el invierno en el Pacífico mexicano: la costa oeste de Baja California, desde Isla Cedros, B.C. hasta Isla San José, B.C.S; la costa occidental de México, desde el Sur de Sonora hasta Jalisco; y el Archipiélago de Revillagigedo (Rice, 1974; Fig. 6). En este trabajo Rice infiere que la población está muy reducida ya que durante sus navegaciones contó sólo 102 ballenas en todo el Pacífico mexicano.

Posteriormente, se realizaron varios trabajos acerca de las ballenas jorobadas en el Pacífico Norte, que incluyen alguna información en aguas mexicanas; por ejemplo, Payne y Guinee (1983) indican que las canciones de las ballenas jorobadas de Hawai y de las del Archipiélago de Revillagigedo son muy similares y que van cambiando juntas a lo largo de los años sugiriendo que estas ballenas son parte de una misma población. Darling y Jurazs (1983) usando la técnica de fotoidentificación obtuvieron resultados que los llevaron a la misma conclusión.

La fotoidentificación de la ballena jorobada se ha empleado como técnica para su investigación desde finales de los 1970s, tanto en las áreas de alimentación, como en las de reproducción (Darling y Jurazs, 1983; Darling y McSweeney, 1985, Baker *et al.*, 1986; Urbán *et al.*, 1987, Steiger *et al.*, 1991; Darling y Cerchio, 1993; Darling y Mori, 1993; Calambokidis *et al.*, 1996; Darling *et al.*, 1996), obteniendo por medio de recapturas resultados que indican que a pesar de la gran distancia que existe entre las diferentes zonas, las ballenas jorobadas pueden pertenecer a una sola población y que hay intercambio en ambas direcciones entre las zonas de alimentación y las de reproducción.

El estudio de los mamíferos marinos en México fue muy limitado hasta antes de los 1980s. En 1982 se iniciaron trabajos más detallados acerca de la biología reproductiva de la ballena jorobada en el Pacífico mexicano, con el Programa de Investigación "Biología de los Mamíferos Marinos en el Pacífico Mexicano" desarrollado en el Laboratorio de Vertebrados Terrestres de la Facultad de Ciencias de la UNAM, por Anelio Aguayo Lobo. Es a partir de ese momento que comienza a obtenerse importante información sobre la abundancia y la distribución espacial y temporal de esta especie en el Pacífico mexicano, dándose a conocer las áreas de concentración que

existen durante el invierno, así como los meses que pasan las ballenas en las diferentes áreas de reproducción de México (Urbán y Aguayo, 1982, 1986, 1987; Urbán *et al.*, 1983; Morales y Aguayo, 1984; Aguayo *et al.*, 1985; Alvarez, 1987; Campos, 1989), su comportamiento reproductivo (Urbán *et al.*, 1987), la determinación de los destinos migratorios México-California Central de las ballenas jorobadas por medio de la fotoidentificación (Urbán *et al.*, 1987), y el registro de asociaciones de ballenas jorobadas con diferentes especies de cetáceos (Aguayo *et al.*, 1985).

La primer información de los destinos migratorios en invierno de las ballenas que se alimentan en las costas de California fue reportada por Baker *et al.* (1986) donde se propone que las ballenas jorobadas de Hawai se alimentan en Alaska y unas pocas en California.

En 1988 la Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS) inició sus estudios de ballena jorobada en el área de Los Cabos, Baja California Sur, los cuales también dieron importantes contribuciones para conocer mejor la distribución de las ballenas jorobadas en el Pacífico mexicano (Salinas Vargas, 2000)

Entre 1991 y 1992 se inicia una investigación enfocada a definir el grado de relación entre las dos principales agregaciones de ballenas jorobadas durante la temporada de reproducción en el Pacífico (Aguayo *et al.*, 1993). En dicho proyecto se emplearon tres técnicas diferentes para conocer esa relación: la fotoidentificación (Ladrón de Guevara Porras, 1995), la genética poblacional (Medrano González, 1993) y el estudio de los sonidos (Salinas Zacarias, 2000).

Clapham (1994) realizó un estudio basado en los patrones de asociación de hembras y machos juveniles de ballenas jorobadas, como evidencia de cambios al alcanzar la madurez. Observó que los cambios en el comportamiento social de las ballenas está muy ligado a su madurez sexual y a su preparación para adoptar el rol de adultos y concluyó que estos cambios en los patrones de asociación de las ballenas después de la madurez, debe reflejar diferencias entre sexos en su reproducción y en sus estrategias en sus historias de vida.

Urbán *et al.* (2000) hicieron una comparación fotográfica de las tres zonas de reproducción del Pacífico mexicano (Baja California, Continente y Revillagigedo) contra cinco zonas de alimentación en el Pacífico Norte (California-Oregon-Washington,

Columbia Británica, sureste de Alaska, Prince William Sound y el oeste del Golfo de Alaska) para determinar los destinos migratorios de las ballenas jorobadas del Pacífico Norte. Se encontró que existe una clara preferencia de las ballenas de Baja California y Continente por la zona de alimentación de California-Oregon-Washington y en menor medida por Columbia Británica y que las ballenas de Revillagigedo no presentaron intercambio significativo con ninguna de las zonas de alimentación estudiadas, lo que propone que existe al menos una de estas zonas no muestreada que representa el destino migratorio de dichas ballenas.

La identificación del sexo en los cetáceos por métodos moleculares, se ha llevado al cabo principalmente por medio de la hibridación de sondas radioactivas obtenidas del cromosoma Y (Baker *et al.*, 1991).

Posteriormente, los avances en los procedimientos de la reacción de polimerización en cadena (PCR) y el hallazgo de fragmentos conservados en los cromosomas sexuales, han permitido el desarrollo de un método para la identificación del sexo de los cetáceos consistente en un sencillo ensayo de restricción sobre un fragmento de DNA amplificado que es homólogo en los cromosomas X y Y (Palsbøll *et al.*, 1992). Dicho método es el más utilizado actualmente. Por ejemplo, Medrano *et al.* (1994) identificaron el sexo de 43 ballenas jorobadas de diferentes agrupaciones en el Pacífico mexicano, usando el método de PCR de Palsbøll *et al.* (1992) aportando con sus observaciones evidencias importantes de los roles que juegan los diferentes sexos de las ballenas en las agrupaciones sociales, sugiriendo también que existen patrones temporales similares en la llegada de los machos a sus áreas de reproducción y en su actividad competitiva.

Uno de los trabajos más recientes realizado en México que trata entre otros aspectos el de la identificación y diferenciación de los sexos de las ballenas jorobadas, es el de Medrano-González *et al.* (2000) en el cual además de utilizar la técnica de identificación del sexo por análisis de muestras de piel, determinaron la composición por sexos y estados reproductivos de distintas agrupaciones y la combinaron con la ocurrencia de éstas para determinar la proporción de sexos y estados reproductivos en distintas regiones y tiempos en el Pacífico mexicano. Encontraron que hay una fuerte competencia entre los machos que los obliga a desplazarse entre las zonas de

agregación invernal y a tener estrategias características de búsqueda de pareja con competencia precopulatoria. Esta competencia parece obedecer a restricciones en la reproducción de las hembras ya que algunas no alcanzan las zonas de apareamiento, otras tienen una estancia breve y otras más no son receptivas por estar en lactancia.

1.5 Conservación de la especie

Por sus hábitos costeros, las ballenas jorobadas se cazaron comercialmente durante el siglo XIX y fueron particularmente sobreexplotadas a principios del siglo XX, hasta el borde de su extinción (Katona, 1991).

En 1955 la Comisión Ballenera Internacional (IWC) prohibió su captura comercial en el Océano Atlántico Norte y fue la segunda ballena en ser protegida a nivel mundial. (Katona, 1991).

En 1963 la IWC prohibió definitivamente la caza de la ballena jorobada en el Hemisferio Sur debido a la drástica reducción poblacional que sufrió en esta zona (de 100,000 a menos de 5,000 individuos). Esta protección se extendió a las poblaciones del Pacífico Norte en 1966 (Darling, 1983; Winn y Reichley, 1985).

La población del Pacífico Nororiental fue explotada en varios episodios durante la primera mitad del siglo XX finalizando con el agotamiento comercial de la población provocado por la caza oceánica en el Golfo de Alaska y por la caza costera en California Central en las décadas de 1950 y 1960 (Rice, 1974).

La población original en el Pacífico Norte, estimada en 15,000 ballenas a partir de los datos obtenidos de las bitácoras de capturas, fue diezmada considerablemente y aunque no existen estimaciones precisas, para finales de los 1960s, la población de ballenas jorobadas se estimó en 1,400 (Gambell, 1975). Johnson y Wolman (1984) calcularon que debieron quedar 1,200 de estas ballenas. La investigación de esta especie se intensificó mundialmente durante la década de los 1980s y los 1990s, en un intento por establecer las bases que llevarán al desarrollo de un programa de conservación.

Las últimas estimaciones indican que la población ha crecido y que se encuentra en vías de recuperación gracias a todos los esfuerzos conjuntos de protección a nivel

mundial. Actualmente se estima que aproximadamente unos 2700 ejemplares se reproducen en aguas del Pacífico mexicano (Urbán *et al.*, 1994, 1999; Calambokidis *et al.*, 1998;) pero sigue causando controversia el grado de recuperación de las ballenas jorobadas, a pesar de que fue hace ya 37 años que se decretó la prohibición de su captura.

Después de todas estas disminuciones tan drásticas en el tamaño de las poblaciones de ballenas jorobadas, en todas sus áreas de distribución, esta especie fue enlistada como "en peligro de extinción" en Estados Unidos (Braham, 1984); como "amenazada" en Canadá (Whitehead, 1987); y como "especie en peligro de extinción" en la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (Klinowska, 1991). Se enlista en el Apéndice I de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies en Peligro de Extinción (CITES) de 1973 (Klinowska, 1991); y como "vulnerable" en el Informe y Estudios del Programa de Mares Regionales del Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente (PNUMA) No. 138 (Heras y Siciliano, 1991).

En México se encuentra como especie bajo protección especial en la NOM 059-ECOL-1994. Como país miembro de la Comisión Ballenera Internacional desde 1949, México acogió todos los acuerdos con relación a la protección de ésta y otras especies de cetáceos.

II. JUSTIFICACIÓN

Se sabe que las ballenas jorobadas del Pacífico Norte tienen diferentes destinos migratorios tanto de alimentación como de reproducción, pero no se sabe si la elección de estos destinos tenga que ver con el sexo de las ballenas. Esta pregunta surge del conocimiento de las diferentes necesidades que presentan los machos y las hembras de las ballenas jorobadas para lograr llevar al cabo sus estrategias de alimentación y de reproducción asegurando el mayor éxito de cada individuo. La competencia precopulatoria entre los machos los hace dispersarse entre las zonas de reproducción en busca de oportunidades para aparearse mientras que las hembras son más filopátricas en relación a las reservas energéticas para la reproducción (Lockyer y Brown, 1981). La diferencia en la filopatria entre sexos es espacial y temporal. Los tiempos de migración entre las zonas de alimentación y de reproducción, en los que las hembras permanecen poco tiempo en las zonas de reproducción o incluso pueden quedarse a lo largo de la ruta migratoria sin llegar a ninguna zona de reproducción, optimiza la asimilación de la energía de las hembras para la reproducción y las oportunidades de los machos para aparearse (Dawbin, 1966).

Considerando lo anterior, en éste trabajo se realizó la recopilación de datos obtenidos por diferentes métodos: fotoidentificación, identificación molecular del sexo y comportamiento, con el fin de determinar la relación del sexo de estas ballenas con la elección de sus destinos migratorios. Esta información será útil para comprender mejor la compleja estructura poblacional de esta especie y por lo tanto redundará en una mejor conservación de la misma.

Además, por el hecho de que las ballenas jorobadas son una especie cosmopolita, migratoria y amenazada, es importante seguir realizando diferentes estudios sobre ellas para ampliar nuestro conocimiento y comprender su abundancia, distribución, estructura poblacional, diversidad genética, comportamiento, así como el papel que juegan en los ecosistemas marinos.

III. OBJETIVO

Determinar si entre sexos de las ballenas jorobadas del Pacífico mexicano hay diferencias en la elección de sus destinos en zonas de alimentación y en la dispersión entre zonas de reproducción.

IV. MÉTODOS

4.1 Obtención de datos

4.1.1 Comparación de fotografías. Se examinaron ocho catálogos de fotoidentificación de ballenas jorobadas del Pacífico Norte de diferentes instituciones que corresponden a diferentes zonas de reproducción y de alimentación (Tabla 1).

Se compararon entre sí 1304 fotografías de zonas de reproducción del Pacífico mexicano tomadas entre 1983 y 1993 (Tablas 1 y 2) y estas mismas fotos con 1344 fotografías de cinco zonas de alimentación tomadas de 1975 a 1993 (Tablas 1 y 3).

4.1.2 Identificación molecular del sexo. Para la identificación del sexo por análisis molecular de las muestras de piel de las ballenas jorobadas se tomaron los datos de identidad de sexos generados por Medrano González (1993) y Robles Saavedra (en proceso) de la UNAM con el método de Palsbøll *et al.* (1992). Dicho análisis se realizó en el Kewalo Marine Laboratory de la Universidad de Hawaii, EUA y en la School of Biological Sciences de la Universidad Auckland, Nueva Zelanda.

4.1.3 Identificación conductual del sexo. Para identificar el sexo de las ballenas jorobadas de las tres zonas de reproducción en México a partir de caracteres conductuales, se realizó un análisis minucioso de las bitácoras de campo donde se utilizan tres criterios diferentes (Medrano *et al.*, 1994; Medrano-González *et al.*, 2001)

- Identificadas como hembras por la presencia de crías.
- Identificadas como machos por presentar conducta de cantores.

- Identificadas como machos por encontrarse como escoltas o como animales no nucleares en los grupos de competencia.

Estos datos se cotejaron posteriormente con los datos obtenidos molecularmente.

Tabla 1. Catálogos de las zonas de reproducción y de alimentación de ballenas jorobadas del Pacífico Norte (COW= California-Oregon-Washington; CB= Columbia Británica; SEA= Sudeste de Alaska; IK= Isla Kodiak; EPG= Ensenada del Príncipe Guillermo).

Zona	Año	Número de individuos	
Zonas de reproducción	1) Costa Continental	1983-1992	383
	2) Baja California	1987-1993	471
	3) Islas Revillagigedo	1986-1992	450
	Total		1304
Zonas de alimentación	4) COW	1981-1992	593
	5) CB	1975-1991	48
	6) SEA	1987-1992	429
	7) EPG	1977-1991	141
	8) IK	1992-1993	133
	Total		1344

Tabla 2. Periodos de estudio e instituciones que colaboraron para la obtención de datos para la realización de los catálogos de cada zona del Pacífico mexicano

Zona	Año	Periodo de estudio	Institución ¹
1) Costa Continental	1983	01/19/83 - 02/15/83	UNAM
	1984	10/23/83 - 02/26/84	UNAM
	1985	11/18/84 - 03/01/85	UNAM
	1986	12/20/85 - 03/04/86	UNAM
	1987	12/25/86 - 03/20/87	UNAM
	1988	01/22/88 - 02/08/88	UNAM
	1989	01/24/89 - 03/05/89	UNAM
	1990	11/25/89 - 03/21/90	CWR/UABCS/UNAM
	1991	11/28/90 - 02/26/91	UNAM
	1992	12/26/91 - 03/06/92	UNAM
2) Baja California	1987	02/10/87 - 03/05/87	CWR/UABCS
	1988	02/06/88 - 03/08/88	CWR/UABCS
	1989	01/23/89 - 03/25/89	CWR/UABCS
	1990	02/20/90 - 03/31/90	CWR/UABCS
	1991	01/24/91 - 03/23/91	UABCS
	1992	01/20/92 - 04/02/92	UABCS
	1993	01/15/93 - 04/05/93	UABCS
3) Islas Revillagigedo	1986	01/16/86 - 02/20/86	UNAM
	1987	01/20/87 - 03/05/87	UNAM
	1988	02/01/88 - 03/09/88	UNAM
	1989	01/16/89 - 03/07/89	UNAM
	1990	01/31/90 - 03/20/90	UNAM
	1991	01/15/91 - 04/25/91	UNAM
	1992	02/18/92 - 05/07/92	UNAM/UABCS

¹:UNAM: Universidad Nacional Autónoma de México, UABCS: Universidad Autónoma de Baja California Sur, CWR: Center for Whale Research

Tabla 3. Periodos de estudio e instituciones que realizaron los catálogos de las zonas de alimentación del Pacífico Norte (COW= California-Oregon-Washington; CB= Columbia Británica; SEA= Sudeste de Alaska; IK= Isla Kodiak; EPG= Ensenada del Príncipe Guillermo).

Zona	Año	Institución
4) COW	1981-1992	Cascadia Research Collective, Center for Whale Research y otros colaboradores
5) CB	1975-1990	West Coast Whale Foundation
	1990-1991	Center for Whale Research
6) SEA	1988-1993	
7) EPG	1977-1991	North Gulf Oceanic Society
8) IK	1992-1993	Nacional Marine Mammal Laboratory

4.2 Análisis de datos

4.2.1 *Índice de Intercambio*. El Índice de Intercambio que se utilizó es una variación del Índice de Petersen (Baker *et al.*, 1986) modificado por Medrano-Gonzalez, con el cual se obtiene la probabilidad de encontrar un individuo en dos zonas definidas. Se busca obtener una cuantificación relativa del intercambio de ballenas, tanto entre las zonas de reproducción, como entre las de reproducción con las de alimentación.

Se eligió este índice debido a que se necesitaba comparar muestras de distintos tamaños (valores de n diferentes). El índice de intercambio se calcula siguiendo la siguiente fórmula:

$$\text{Índice de Intercambio} = (m_{12})^2 / n_1 \times n_2 = (m_{12} / n_1) \times (m_{12} / n_2)$$

donde:

n_1 = número de ballenas fotoidentificadas en la zona 1

n_2 = número de ballenas fotoidentificadas en la zona 2

m_{12} = número de ballenas fotoidentificadas dos veces o más entre la zona 1 y la zona 2

Se conoce como *recaptura* a cualquier ballena que haya sido avistada y fotoidentificada dos veces o más.

Este índice se calculó para los tres niveles que se manejaron al analizar los resultados: entre las zonas de reproducción juntas con cada zona de alimentación del Pacífico Norte, entre cada zona de reproducción por separado con cada una de las zonas de alimentación del Pacífico Norte y entre las tres zonas de reproducción del Pacífico mexicano. En los tres casos se consideró como total el número de ballenas de sexo conocido y se realizó para hembras y machos por separado para ver si existen diferencias entre ellos en sus movimientos durante las temporadas de reproducción y en la preferencia de sus destinos migratorios de alimentación.

El total de hembras y machos de las zonas de alimentación se calculó suponiendo que la proporción de sexos en estas zonas es 1:1, que es la proporción sugerida por Baker *et al.* (1998), por lo que el total de ballenas fotoidentificadas de cada zona de alimentación se dividió entre dos.

Un alto valor del índice de intercambio está asociado a la presencia de una población pequeña o de una alta probabilidad de que el mismo individuo sea recapturado en ambas muestras, mientras que un valor bajo indica una baja probabilidad de recaptura como consecuencia de una población muy grande, o a que no haya intercambio alguno entre las dos muestras (Urbán, 2001).

4.2.2 Índice de Dispersión. Este índice es equivalente al empleado por Nei (1987) (citado en Medrano-González, 2001) para obtener el número efectivo de alelos, se ha modificado y aplicado por Medrano-González para obtener el número efectivo de destinos migratorios con la misma frecuencia de intercambio de las ballenas de las zonas de reproducción del Pacífico mexicano. El índice de dispersión se calculó para cada uno de los tres niveles antes mencionados.

Los datos indican la existencia de una frecuencia de recaptura (p_i) a lo largo del Pacífico Norte y entre las zonas de reproducción de las ballenas jorobadas. Se eligió este índice para saber si hay algún sesgo sexual de las ballenas al momento de elegir sus destinos migratorios y al moverse entre sus agregaciones invernales ya que plantea la comparación con un sistema homogéneo, es decir, que si se elige una ballena al azar

de alguna de las zonas de reproducción, existe la misma probabilidad de su recaptura en cualquiera de los destinos de alimentación y de reproducción.

El número efectivo de destinos migratorios se obtiene mediante el cálculo del Índice de Dispersión cuya fórmula es la siguiente (L. Medrano, com. pers.):

$$\text{Índice de Dispersión} = 1 / \sum_{i=1}^k p_i^2$$

donde:

p_i = número de recapturas en la zona i / $\sum_{i=1}^k$ recapturas totales

i = zona de alimentación o de reproducción

k = número de zonas

4.2.3 Prueba de Ji cuadrada. Esta prueba se realizó para ver si la diferencia que se encontró entre la cantidad de hembras y machos de las ballenas de las cuales se identificó el sexo, es significativa, de ser así no se hubieran podido utilizar esos datos para el cálculo de los índices de intercambio y de dispersión.

V. RESULTADOS

5.1 Identificación del sexo.

Se obtuvieron en total 598 animales identificados sexualmente (Tabla 4). Se observó que Baja California y la Costa Continental presentan un mayor número de machos que de hembras, e Islas Revillagigedo presenta una leve diferencia habiendo más hembras que machos.

Tabla 4. Número total de ballenas de las cuales se identificó el sexo (Nt) en cada zona de reproducción, indicando el total de machos (Nm) y de hembras (Nh) para cada zona.

Zona de reproducción	Nm	Nh	Nt
Baja California	194	171	365
Costa Continental	57	46	103
Revillagigedo	61	69	130
Total	312	286	598

La razón sexual no difirió significativamente del modelo 1:1 ($\chi^2_1 = 1.130$, $p < 0.05$) lo cual permitió realizar los cálculos del índice de intercambio y del índice de dispersión con estos datos.

De estas 598 ballenas de sexo conocido se fotoidentificaron 89 individuos: 63 machos y 26 hembras (Tabla 5)

Tabla 5. Número total de ballenas fotoidentificadas y sexadas de las zonas de reproducción del Pacífico mexicano (BC= Baja California; CC= Costa Continental; IR= Islas Revillagigedo).

	BC	CC	IR	Total
Total machos	39	13	11	63
Total hembras	14	8	4	26
Total	53	21	15	89

5.2 Relación entre zonas de reproducción del Pacífico mexicano con cada zona de alimentación

5.2.1 *Comparación de fotografías.* De la comparación de las ballenas jorobadas fotoidentificadas en el Pacífico mexicano con aquellas fotoidentificadas en las zonas de alimentación, resultaron 21 recapturas, de las cuales 10 son machos y 11 hembras, algunas de estas ballenas se han visto en más de una zona de reproducción en el Pacífico mexicano (Figs. 8 y 9).

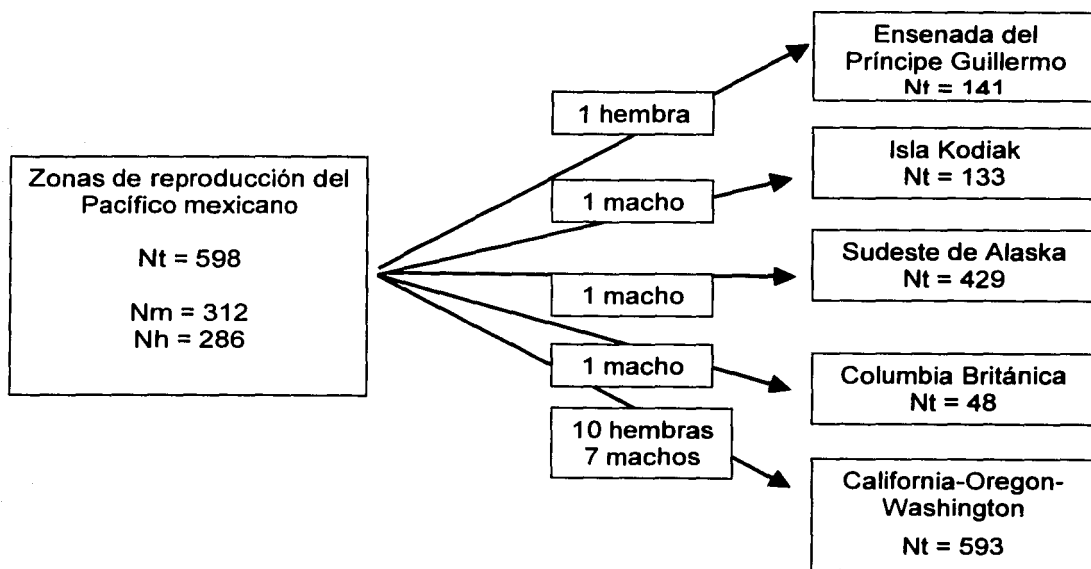


Figura 8. Esquema de recapturas de ballenas con foto y de sexo conocido entre las zonas de reproducción de México y cada zona de alimentación del Pacífico Norte (Nm= número de machos; Nh= número de hembras).

5.2.2 *Índice de Intercambio.* Para calcular el índice de intercambio entre las zonas de reproducción juntas y cada zona de alimentación (Tabla 6), se utilizó el número de ballenas de las cuales se identificó el sexo en las zonas de reproducción (Tabla 4).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Tabla 6. Índice de Intercambio entre las zonas de reproducción del Pacífico mexicano juntas y cada zona de alimentación (COW= California-Oregon-Washington; CB= Columbia Británica; SEA= Sudeste de Alaska; IK= Isla Kodiak; EPG= Ensenada del Príncipe Guillermo) ($\times 10^{-3}$)

	SEA	EPG	IK	CB	COW
Hembras	0	0.049	0	0	1.179
Machos	0.014	0	0.049	0.133	0.529

El índice de intercambio muestra que tanto hembras como machos presentan preferencia por la zona de alimentación de COW, siendo más marcado para las hembras ya que es el valor del índice de intercambio más alto.

5.2.3 *Índice de Dispersión.* Se calculó el índice de dispersión para obtener el número efectivo de destinos migratorios de todas las hembras y machos de las zonas de reproducción (Tabla 7).

Tabla 7. Valores de frecuencias de recaptura (p_i^2) de las ballenas de sexo conocido y del índice de dispersión (ID) de las zonas de reproducción juntas con cada zona de alimentación (COW= California-Oregon-Washington; CB= Columbia Británica; SEA= Sudeste de Alaska; IK= Isla Kodiak; EPG= Ensenada del Príncipe Guillermo).

	SEA	EPG	IK	CB	COW	ID
p_i^2 hembras	0	0.001		0	0.921	1.083
p_i^2 machos	0.0004	0	0.004	0.330	0.529	1.764

El valor del índice de dispersión de los machos es mayor al de las hembras, lo cual sugiere que, comparado a las hembras, los machos de las zonas del Pacífico mexicano tienen un mayor número efectivo de destinos de alimentación (Fig. 9).

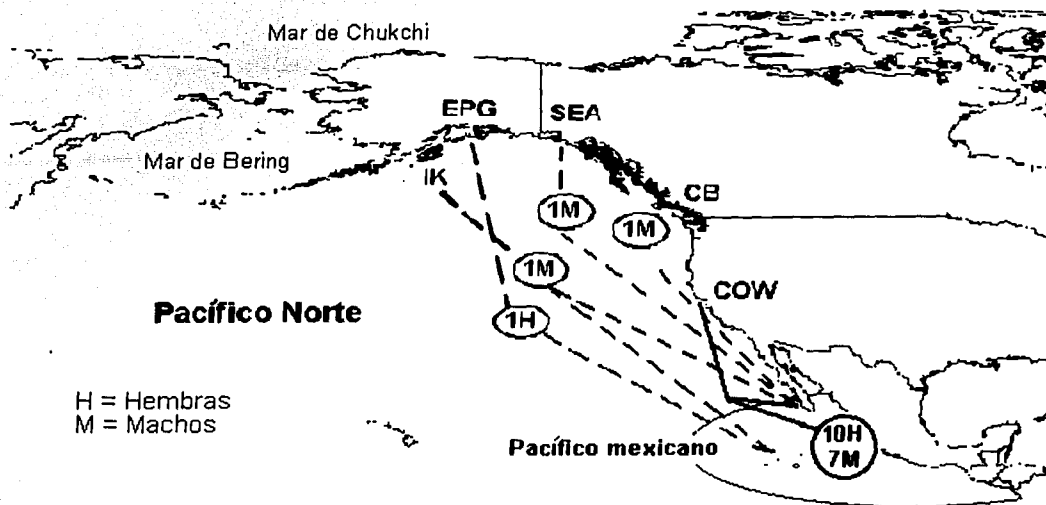


Figura 9. Recapturas y destinos migratorios de alimentación del Pacífico Norte de las ballenas jorobadas que se reproducen en el Pacífico mexicano (COW= California-Oregon-Washington; CB= Columbia Británica; SEA= Sudeste de Alaska; IK= Isla Kodiak; EPG= Ensenada del Príncipe Guillermo).

5.3 Relación entre cada zona de reproducción con cada zona de alimentación

5.3.1 *Comparación de fotografías.* En la zona de reproducción de Baja California (BC) se encontraron 12 recapturas de sexo conocido, de las cuales siete son machos y cinco son hembras. La mayoría son con la zona de alimentación de California-Oregon-Washington (COW), no hay recapturas con Ensenada del Príncipe Guillermo (EPG) y las demás zonas de alimentación presentaron una sola recaptura, las cuales son machos (Tabla 8, Fig. 10).

En la zona de la Costa Continental (CC) se encontraron 13 recapturas en total de las cuales siete son hembras y seis machos, todas ellas con la zona de alimentación de COW (Tabla 9, Fig. 10).

En la zona de las Islas de Revillagigedo (IR) se encontraron dos recapturas con las zonas de alimentación, una hembra con EPG y un macho con Isla Kodiak (IK), el cual también presenta recaptura con Baja California (Tabla 10, Figs. 9 y 10).

Tabla 8. Número de recapturas entre Baja California y cada zona de alimentación (COW= California-Oregon-Washington; CB= Columbia Británica; SEA= Sudeste de Alaska; IK= Isla Kodiak; EPG= Ensenada del Principe Guillermo).

	SEA (429)	EPG (141)	IK (133)	CB (48)	COW (593)	TOTAL (1203)
HEMBRAS (171)	0	0	0	0	5	5
MACHOS (194)	1	0	1	1	4	7

Tabla 9. Número de recapturas entre la Costa Continental y la única zona de alimentación con la que presentó recapturas (COW= California-Oregon-Washington)

	COW (593)	TOTAL (1203)
HEMBRAS (46)	7	7
MACHOS (57)	6	6

Tabla 10. Número de recapturas entre Revillagigedo y cada zona de alimentación (IK= Isla Kodiak; EPG= Ensenada del Principe Guillermo).

	EPG (141)	IK (133)	TOTAL (1203)
HEMBRAS (69)	1	0	1
MACHOS (61)	0	1	1

5.3.2 *Índice de Intercambio.* Se calculó el índice de intercambio para cada zona de reproducción por separado con las zonas de alimentación.

Los índices de intercambio en la zona de BC muestran una afinidad mayor de las hembras en relación a los machos con la zona de alimentación de COW que es su principal destino migratorio (Tabla 11).

Tabla. 11 Índice de Intercambio de las recapturas entre Baja California y cada zona de alimentación (COW= California-Oregon-Washington; CB= Columbia Británica; SEA= Sudeste de Alaska; IK= Isla Kodiak) ($\times 10^{-3}$)

Recapturas	SEA	KI	BC	COW	TOTAL
Hembras	0	0	0	3.011	1.480
Machos	0.059	0.192	0.534	0.691	1.040

El índice de intercambio de la zona de CC al igual que con la zona de reproducción de Baja California, muestra una mayor afinidad de las hembras por la zona de alimentación de COW (Tabla 12).

En la zona de las Islas de Revillagigedo sólo fueron una recaptura por zona de alimentación, una hembra en EPG y un macho en IK, la diferencia en el índice de intercambio entre sexos es muy clara (Tabla 13).

Tabla 12. Índice de Intercambio de las recapturas entre la Costa Continental y la zona de alimentación California-Oregon-Washington (COW) ($\times 10^{-3}$).

Recapturas	COW	TOTAL
Hembras	10.328	5.091
Machos	4.669	2.302

Tabla 13. Índice de Intercambio de las recapturas entre las Islas de Revillagigedo y cada zona de alimentación (IK= Isla Kodiak; EPG= Ensenada del Príncipe Guillermo) ($\times 10^{-3}$)

Recapturas	EPG	IK	TOTAL
Hembras	1.773	0	0.831
Machos	0	0.683	0.831

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

5.3.3 *Índice de Dispersión.* Se calculó el índice de dispersión para cada zona de reproducción.

En el caso de Baja California, las hembras tienen un solo destino migratorio: COW; y los machos cuatro: COW, CB, SEA e IK (Tabla 14, Fig. 12).

Como ya se mencionó, en la zona de reproducción de la Costa Continental solamente se encontraron recapturas con la zona de alimentación de COW; por esta razón al calcular el índice de dispersión para esta zona se obtuvo 1.0 como número efectivo de sus destinos migratorios, para machos y para hembras (Fig. 12)

Se encontraron dos destinos migratorios de alimentación para la zona de reproducción de las Islas de Revillagigedo (Fig.13): EPG e IK (Tabla 15).

En general, las diferencias del número de destinos migratorios de alimentación, por sexo fueron absolutas, sobretodo en las zonas de reproducción de CC y BC, ya que en realidad de IR no se encontraron datos suficientes para describir alguna tendencia (Figs.10, 11 y 12).

Tabla 14. Valores de frecuencias de recaptura (p_i^2) de las ballenas de sexo conocido y del índice de dispersión (ID) de la zona de Baja California con cada zona de alimentación (COW= California-Oregon-Washington; CB= Columbia Británica; SEA= Sudeste de Alaska; IK= Isla Kodiak).

	SEA	IK	CB	COW	ID
p_i^2 hembras	0	0	0	1	1.000
p_i^2 machos	0.2190	0.0169	0.1505	0.0524	2.278

Tabla 15. Valores de frecuencias de recaptura (p_i^2) de las ballenas de sexo conocido y del índice de dispersión (ID) de la zona de reproducción de las Islas de Revillagigedo (EPG= Ensenada del Príncipe Guillermo, IK= Islas Kodiak) ($\times 10^{-3}$).

	EPG	IK	ID
p_i^2 hembras	1	0	1.0
p_i^2 machos	0	1	1.0

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

ZONAS DE REPRODUCCIÓN

ZONAS DE ALIMENTACIÓN

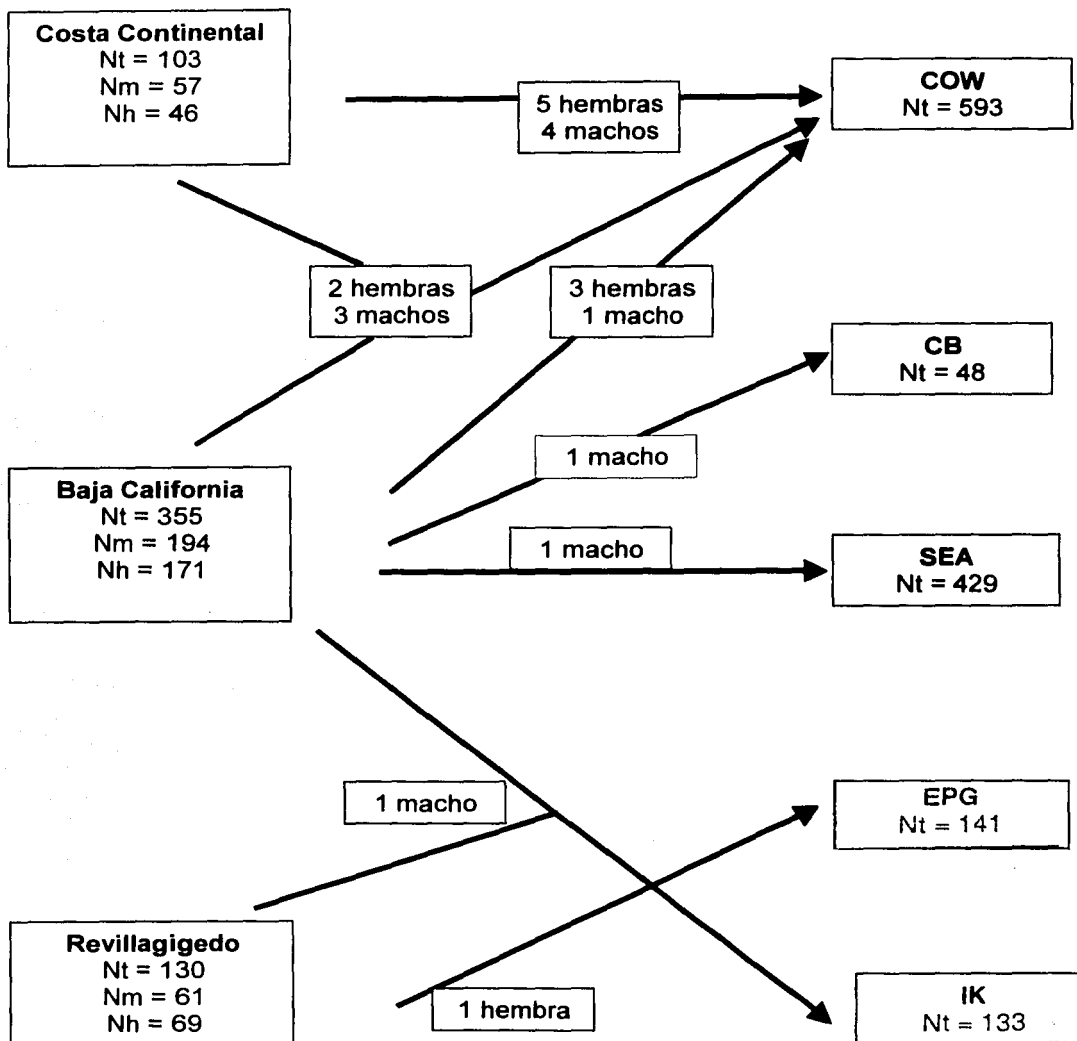


Figura 10. Esquema de recapturas por zona de reproducción con las zonas de alimentación (Nt= número de ballenas de las cuales se identificó el sexo; Nm= número de machos; Nh= número de hembras; COW= California-Oregon-Washington; CB= Columbia Británica; SEA= Sudeste de Alaska; IK= Isla Kodiak; EPG= Ensenada del Príncipe Guillermo).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

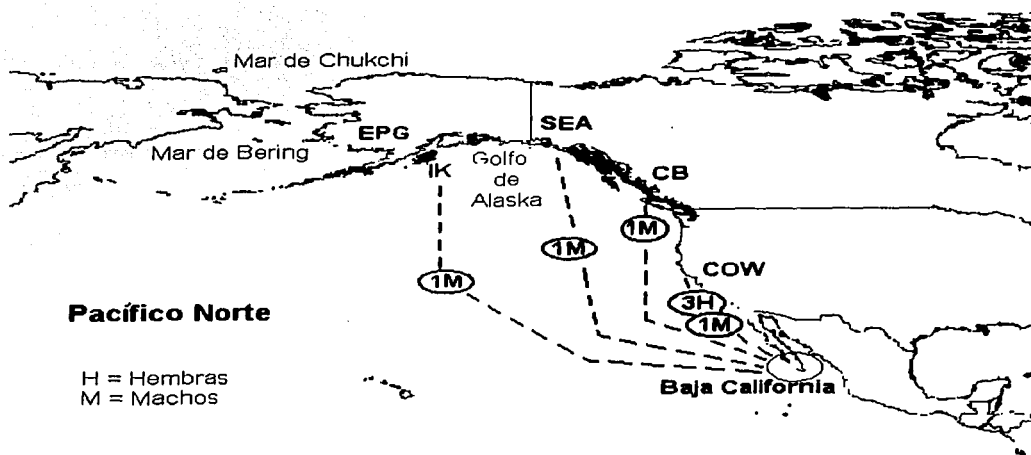


Figura 11. Destinos migratorios de alimentación y recapturas de la zona de reproducción de Baja California (COW= California-Oregon-Washington; CB= Columbia Británica; SEA= Sudeste de Alaska; IK= Isla Kodiak; EPG= Ensenada del Príncipe Guillermo).

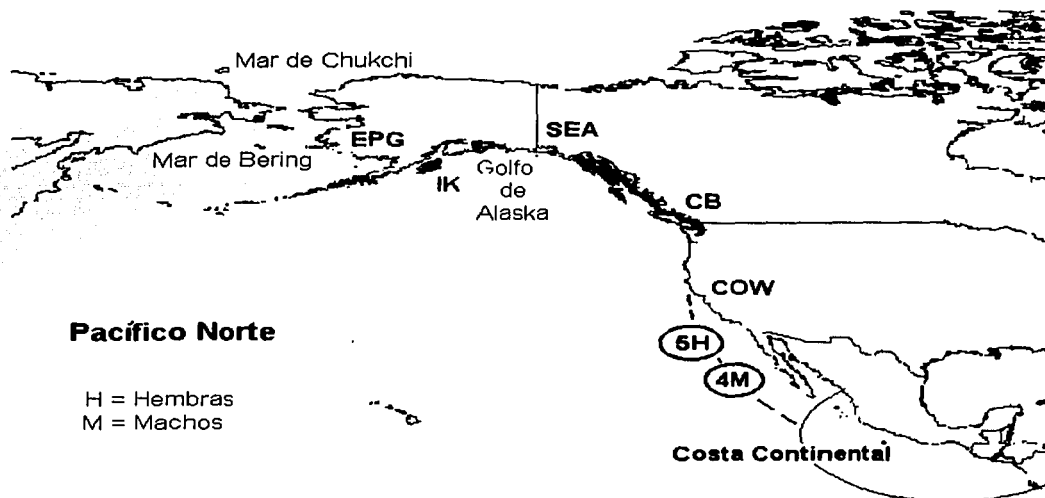


Figura 12. Destinos migratorios de alimentación y recapturas de la zona de reproducción de la Costa Continental (COW= California-Oregon-Washington; CB= Columbia Británica; SEA= Sudeste de Alaska; IK= Isla Kodiak; EPG= Ensenada del Príncipe Guillermo).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

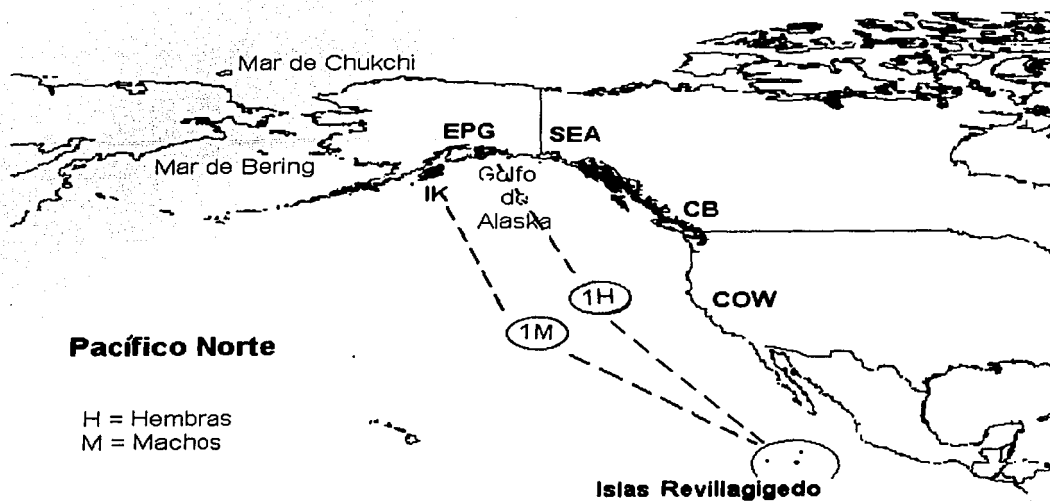


Figura 13. Destinos migratorios de alimentación y recapturas de la zona de reproducción de Revillagigedo (COW= California-Oregon-Washington; CB= Columbia Británica; SEA= Sudeste de Alaska; IK= Isla Kodiak; EPG= Ensenada del Principe Guillermo).

5.4 Relación entre las zonas de reproducción del Pacífico mexicano

5.4.1 Comparación de fotografías. Después de realizar todas las comparaciones, se encontraron 22 recapturas, ocho de ellas en la misma zona de reproducción y 14 en distinta zona de reproducción. De estas últimas, 10 fueron entre Baja California y la Costa Pacífica Mexicana: siete machos y tres hembras; dos machos entre las Islas de Revillagigedo y Baja California; una hembra entre las Islas de Revillagigedo y la Costa Pacífica Mexicana; y un macho que se encontró en las tres zonas de reproducción (Fig. 14).

5.4.2 Índice de Intercambio. Con el número total de recapturas se calculó el Índice de Intercambio entre las zonas de reproducción para hembras y machos por separado para evaluar las diferencias en los movimientos de las ballenas jorobadas durante las temporadas de reproducción. Se observa que este índice es mayor para machos que

para hembras con excepción de la comparación CC-IR, lo cual sugiere que los machos se mueven más que las hembras entre sus agregaciones invernales (Tabla 16).

Tabla 16. Índice de Intercambio entre las zonas de reproducción del Pacífico mexicano (BC= Baja California; IR= Islas Revillagigedo; CC= Costa Continental) ($\times 10^{-3}$).

	BC - CC	CC - IR	IR - BC
Hembras	1.144	0.315	0
Machos	5.787	0.287	0.760

Se compararon los valores de los índices de intercambio de hembras y machos de las ballenas jorobadas entre las zonas de reproducción y las de alimentación con los valores del índice de intercambio entre las zonas de reproducción (Fig. 15). En la gráfica se observa que el intercambio de machos es mayor entre las zonas de reproducción y el intercambio de las hembras es mayor entre las zonas de reproducción con las de alimentación.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

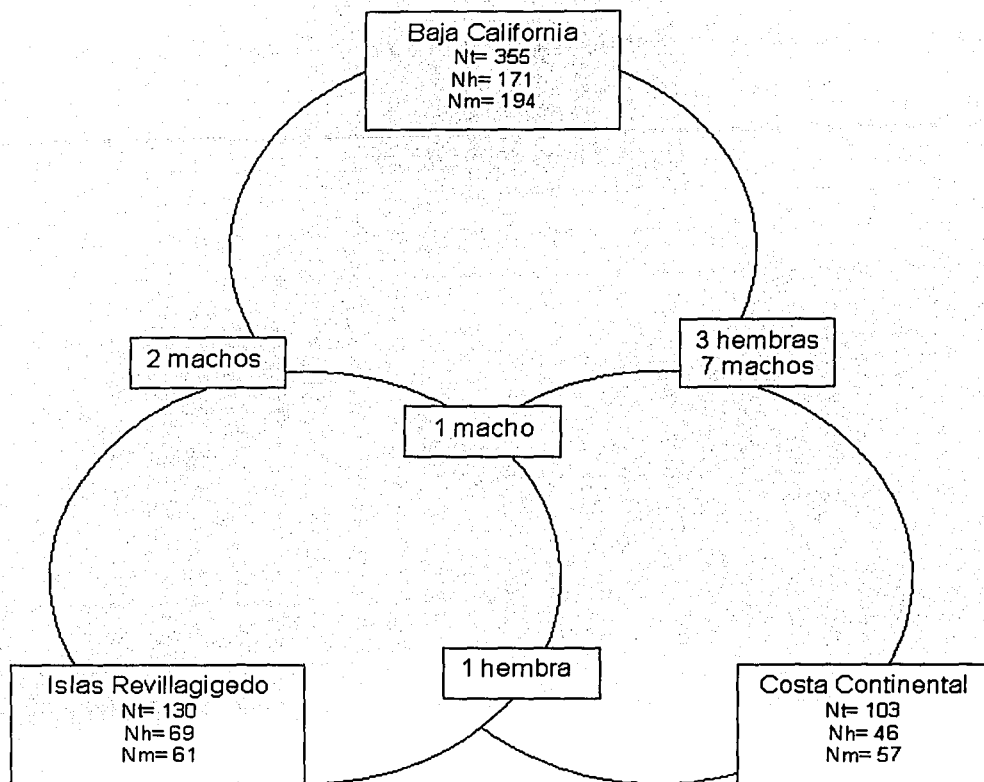


Figura 14. Esquema de recapturas por sexo entre las zonas de reproducción del Pacífico mexicano (BC= Baja California; IR= Islas Revillagigedo; CC= Costa Continental; (Nm= numero de machos; Nh= numero de hembras).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

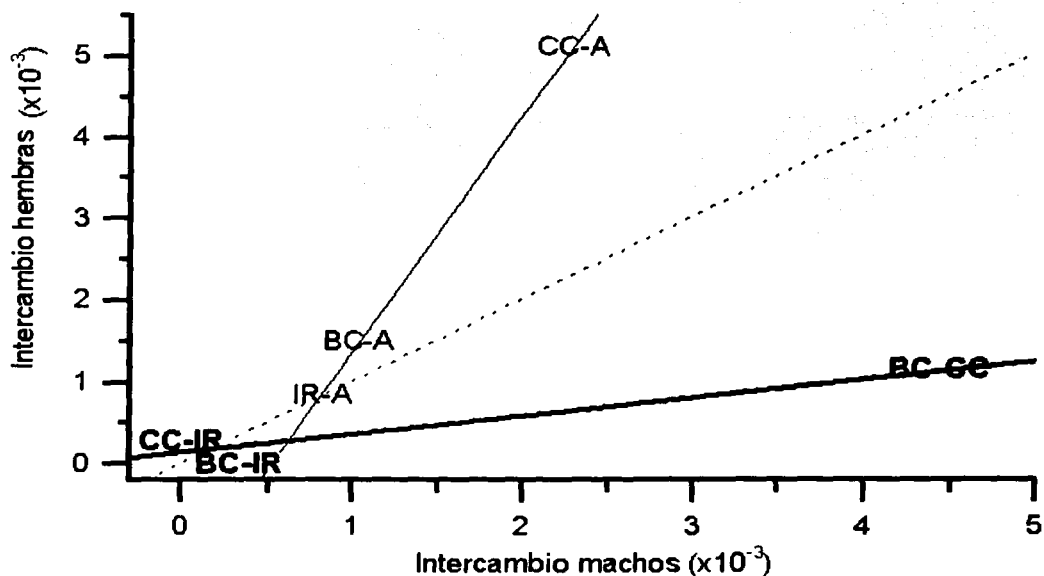


Fig. 15 Gráfica comparativa de los índices de intercambio de machos y hembras de las ballenas jorobadas entre las zonas de reproducción y entre cada zona de reproducción con las zonas de alimentación (BC= Baja California; CC= Costa Continental; IR= Islas Revillagigedo; A= Zonas de Alimentación).

5.4.3 *Índice de Dispersión.* Se calculó el índice de dispersión entre las zonas de reproducción obteniendo que a pesar de que el índice de intercambio fue mayor para los machos, el índice de dispersión fue mayor para las hembras (Tabla 17).

No se debe perder de vista que todas las recapturas encontradas entre las zonas de reproducción y con las cuales se realizó el cálculo de los índices de intercambio y de dispersión fueron en diferentes años, por lo que se puede decir que éste resultado sugiere que las hembras pueden cambiar su destino migratorio de reproducción entre temporadas y que utilizan también los diferentes sitios de reproducción del Pacífico mexicano.

Tabla 17. Valores de frecuencias de recaptura (ρ_i^2) de las ballenas de sexo conocido y del índice de dispersión (ID) de las zonas de reproducción (BC= Baja California; IR= Islas Revillagigedo; CC= Costa Continental) ($\times 10^{-3}$).

	BC - CC	CC - IR	IR - BC	ID
ρ_i^2 hembras	0.614	0.046	0	1.512
ρ_i^2 machos	0.716	0.001	0.012	1.367

No se realizó una gráfica para comparar los índices de dispersión de las zonas de reproducción con las zonas de alimentación contra los índices de dispersión de las zonas de reproducción, de la misma manera en que se compararon los índices de intercambio, debido a que las únicas ballenas jorobadas que mostraron un índice de dispersión con las zonas de alimentación mayor a 1.0 fueron los machos de BC (Tabla 14), con un valor de 2.28 como número efectivo de destinos migratorios. Estos destinos migratorios pueden ser COW, CB y SEA.

Se calculó el índice de dispersión de las zonas de reproducción juntas (Tabla 17) pero también se buscó conocer la dispersión de las hembras y machos de cada zona de reproducción, por ello se calculó este índice por separado para cada zona del Pacífico mexicano (Tabla 18).

Tabla 18. Valores del índice de dispersión (ID) de las zonas de reproducción por separado (BC= Baja California; CC= Costa Continental; IR= Islas Revillagigedo) ($\times 10^{-3}$).

	BC	CC	IR
Hembras	1.000	1.511	1.000
Machos	1.258	1.099	1.661

Al comparar el índice de intercambio contra el índice de dispersión para machos y hembras de las ballenas jorobadas de las zonas de reproducción, se obtuvo una gráfica (Fig. 16) en la que se observa que el intercambio más intenso, que es entre CC y BC, se da entre los machos; que el menor intercambio y por lo tanto la menor dispersión los presentan las hembras de IR y de BC; se observa una alta dispersión

pero bajo intercambio para los machos de IR lo cual quiere decir que estos machos no presentan intercambio pero si lo hacen pueden hacerlo a cualquiera de las otras dos zonas de reproducción, lo mismo se observa para las hembras de CC las cuales ya se ha mencionado son filopátricas a dicha zona pero presentan intercambio con las otras zonas de reproducción (Ladrón de Guevara Porras, 2001).

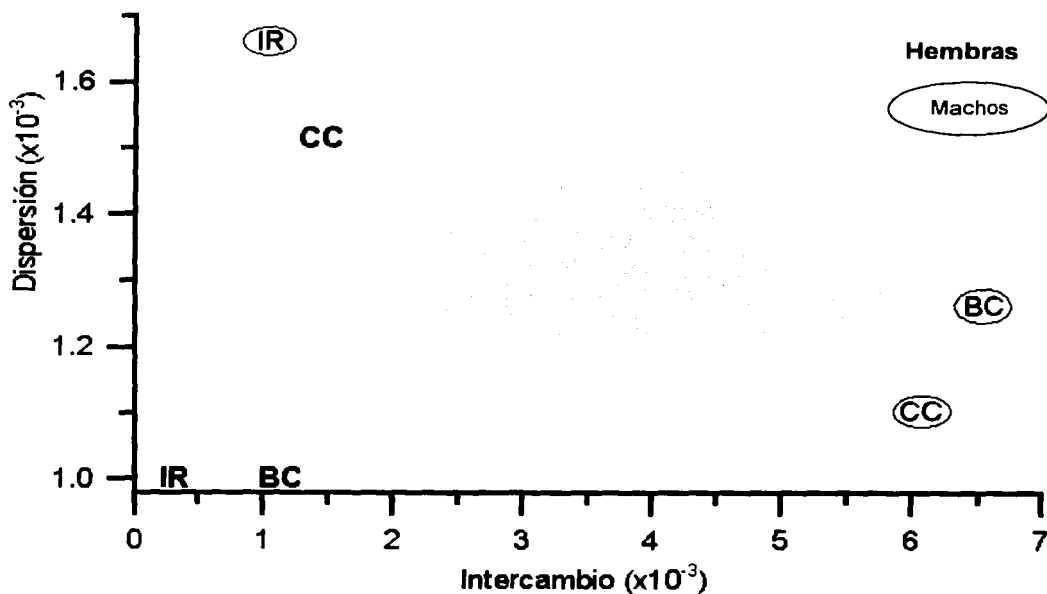


Figura 16. Gráfica comparativa del índice de intercambio y el índice de dispersión entre machos y hembras de las ballenas jorobadas del Pacífico mexicano (BC= Baja California; CC= Costa Continental; IR= Islas Revillagigedo).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

VI. DISCUSIÓN

Se conocen 107 recapturas de la Costa Pacífica Mexicana con las zonas de alimentación (Urbán *et al* 2000), de las cuales se identificó el sexo de 13; de las 58 que ellos reportan de Baja California con zonas de alimentación, se obtuvo el sexo de 10; y de las 12 recapturas de Revillagigedo con zonas de alimentación, se obtuvo el sexo de dos ballenas jorobadas. Esto es un problema de escasez de datos debido a la falta de sincronización o de organización al momento de realizar el trabajo en el campo, ya que para lograr obtener la fotografía del animal del cual se obtuvo muestra de piel, se requiere la captura de estos datos de manera casi simultánea, lo cual no se logró en la mayoría de los casos debido a que las muestras fueron tomadas para fines de fotoidentificación y análisis molecular por separado.

Los datos de las zonas de reproducción que se utilizaron para calcular los índices de intercambio y de dispersión fueron los obtenidos de la identificación del sexo (Tabla 4) ya que la diferencia entre la cantidad de machos y hembras que presentan estos datos no fue significativa según la prueba de Ji cuadrada que se aplicó y presentan una proporción 1:1. Todo esto para evitar tener un sesgo en los resultados hacia cualquiera de los sexos y no tener mayor probabilidad de encontrar más machos que hembras ya que la proporción que se conoce en las zonas de reproducción es en realidad de 2:1 (Clapham y Mayo, 1987; Baker *et al.*, 1993), lo que explica por qué se obtuvieron más machos que hembras fotoidentificados y sexados (Tabla 5). Lo anterior también puede deberse a que las hembras son más difíciles de fotoidentificar debido a que es común que no muestren la aleta caudal para obtener su fotografía y por lo tanto su registro para la comparación. Además los machos al encontrarse en grupos de competencia se pueden fotografiar y tomar muestra de piel de varios de ellos en un mismo avistamiento.

Los índices de intercambio y de dispersión permitieron detectar las tendencias de las ballenas jorobadas en los tres diferentes niveles planteados para el manejo de los datos.

Los resultados del índice de intercambio entre las zonas de reproducción juntas y las zonas de alimentación proponen que las ballenas jorobadas que se reproducen en

el Pacífico mexicano presentan cierta preferencia por el destino migratorio de COW, ya que fue el valor más alto para ambos sexos (Tabla 6). Dicho valor fue mayor para las hembras lo que sugiere que éstas presentan un mayor intercambio con la zona de COW y que los machos son menos filopátricos a este destino de alimentación (Fig. 9).

Asimismo, los resultados del índice de dispersión (Tabla 7) sugieren que los machos de las ballenas jorobadas del Pacífico mexicano presentan una mayor dispersión entre las zonas de alimentación del Pacífico Norte (Fig. 9).

Si se analiza por separado cada zona de reproducción se puede observar que para Baja California, las ballenas demuestran cierta preferencia por la zona de alimentación de COW, mientras que con las demás zonas de alimentación (CB, SEA e IK) sólo tiene una recaptura con cada una y en los tres casos se trata de un macho (Figs. 10 y 11). A pesar de ser pocas estas recapturas, este es un resultado importante ya que junto con los valores del índice de intercambio (Tabla 11) sugieren que en la zona de Baja California se pueden encontrar ballenas jorobadas de varios sitios de alimentación. Al tratarse únicamente de machos se puede decir que éstos son menos filopátricos a sus destinos de alimentación.

Esto apoya el análisis de ácidos grasos que realizó Nolasco Soto (en proceso) donde reveló que los machos del Pacífico mexicano presentan una mayor variación en la composición de éstos, lo que puede interpretarse como una mayor diversidad de zonas de alimentación y tipo de presas.

Para la zona de reproducción de la Costa Continental las ballenas jorobadas también mostraron preferencia por la zona de COW, haciéndose más notable por no presentar recapturas con ninguna otra zona de alimentación y por los resultados del índice de intercambio (Tabla 12, Fig. 12). Esto sugiere que en la CC no es tan común que se mezclen ballenas de diferentes zonas de alimentación. Al tratarse de más hembras que machos se propone de nuevo que los machos no son tan filopátricos a sus destinos de alimentación como las hembras.

Es importante mencionar que Baja California y CC comparten recapturas con COW, se trata de dos hembras y tres machos (Fig. 10), con lo que se respalda la conclusión de Urbán *et al.* (2000) quienes proponen que la zona de alimentación de

COW y las de reproducción de CC y, en menor medida de Baja California, conforman una misma subpoblación y las Islas de Revillagigedo otra.

Se utiliza el término de *subpoblación* o *stock* como unidad de manejo, es un concepto pesquero que ha sido adoptado por los autores balleneros y puede definirse como grupos de ballenas de regiones geográficas distintas en el invierno y en el verano, pero que no describe adecuadamente la estructura poblacional de estos organismos. El término fue sugerido por Baker *et al.* (1986) para describir varias manadas de alimentación o grupos ecológicos que se mezclan para reproducirse en una o más manadas invernales.

En el caso de las Islas Revillagigedo, siendo que se trata de dos recapturas aisladas, no se puede afirmar ninguna preferencia en sus destinos migratorios, pero se puede apreciar que no tiene zonas de alimentación en común con CC y Baja California (a excepción de un macho que fue visto en IR en 1986, en Baja California en 1990, 1991 y 1996, y en IK en 1993). Se puede decir que en realidad no se conoce la zona de alimentación para las ballenas de IR (Figs. 10 y 13) ya que ni en este estudio ni en otras investigaciones (Urbán *et al.*, 2000; Urbán, 2001; p. ej.) se han encontrado recapturas suficientes para detectar sus sitios de alimentación.

Se ha descartado la posibilidad de que la distancia sea un factor determinante en la elección de los destinos migratorios de las ballenas, ya que por ejemplo, las ballenas de Hawai podrían elegir una zona de alimentación más cercana, pero son filopátricas a su destino de alimentación que es Alaska (Darling y McSweeney, 1985; Baker *et al.*, 1986). La recaptura que se encontró entre las Islas Revillagigedo y las Islas Kodiak apoya esta teoría ya que se trata de una ballena que recorrió una gran distancia y tratándose de una hembra nos hace ver también que no sólo los machos realizan largas migraciones (Fig. 13).

El índice de dispersión mostró al comparar las tres zonas de reproducción que el número efectivo de destinos migratorios de las hembras y machos de Baja California son diferentes. Los machos presentan un valor del índice de dispersión de más del doble del que presentan las hembras (Tabla 14), lo cual propone que en esta zona se concentran machos provenientes de distintas zonas de alimentación, mientras que las hembras presentan una mayor filopatria a sus zonas de alimentación.

Al analizar los datos de las recapturas y del índice de intercambio entre las zonas de reproducción del Pacífico mexicano únicamente, se observa de nuevo que el mayor número de recapturas y el mayor intercambio ocurren entre la Costa Continental y Baja California (Tabla 16, Fig. 14).

Se mencionó anteriormente que ya se han hecho varios estudios acerca de los movimientos de las ballenas jorobadas entre las zonas de reproducción del Pacífico mexicano, donde proponen que las ballenas de las zonas de BC y CC son una misma subpoblación que se alimentan en la zona de COW, y que la zona IR conforma otra subpoblación de la que se desconocen sus destinos de alimentación. Los resultados que se presentan en esta tesis respaldan dichas propuestas, pero no quiere decir que se propone que se trate de poblaciones diferentes o aisladas. Es importante señalar que se encontró un macho en las tres zonas de reproducción, lo cual significa que existe intercambio génico entre las tres agregaciones invernales y por lo tanto se considera una misma población. De hecho se considera a todas las ballenas que se alimentan y se reproducen en el Pacífico Norte como una sola población debido precisamente al intercambio génico por sus movimientos migratorios, de los cuales aun queda mucho por investigar.

En cuanto a las diferencias entre los sexos de la ballena jorobada dentro de las áreas de reproducción se encontraron más recapturas de machos que de hembras (Fig. 14) De las tres recapturas de Revillagigedo con estas zonas, dos son machos y solamente una hembra. También la recaptura que se encontró entre las tres zonas de reproducción es un macho por lo que se puede decir que los datos obtenidos de fotoidentificación e identificación del sexo sugieren que los machos presentan un mayor intercambio que las hembras entre las agregaciones de reproducción del Pacífico mexicano, en diferentes temporadas reproductivas.

Con todo lo anterior se llega a la conclusión de que puede existir un mayor intercambio de los machos entre sus agregaciones invernales lo cual se debe a la competencia por las hembras receptoras. Medrano-González *et al.* (2000) encontraron una frecuencia de machos mayor a la de las hembras y proporciones bajas de machos que ocurren con proporciones altas de hembras con cría ya que hay mayor cantidad de machos cuando hay más hembras no parturientas; sugiriendo que la cantidad de

hembras receptivas en el Pacífico mexicano es muy reducida y por tanto sujeta a una competencia intensa entre los machos.

En un trabajo específico acerca del movimiento de hembras de ballena jorobada entre las zonas de reproducción de CC e IR, Ladrón de Guevara *et al.* (2000) encontraron 14 ballenas que se observaron en ambas zonas en diferentes temporadas de reproducción. Debido a que ese estudio fue exclusivo con hembras no es comparable a los resultados de este trabajo, sin embargo nos muestra que las hembras también utilizan diferentes zonas de reproducción. Lo anterior es respaldado con los resultados del índice de dispersión entre las zonas de reproducción que fue mayor para las hembras de CC (Fig. 16).

Si se tratara de recapturas entre las tres zonas de reproducción durante una misma temporada reproductiva, es decir en un mismo año, se podría hablar de movimientos de los machos entre estas zonas tal vez buscando un mayor número de hembras receptivas para aumentar la posibilidad de apareamiento o que las hembras se encuentran moviéndose entre zonas en una misma temporada. Pero en este caso todas las recapturas (de ambos sexos) entre estas tres zonas son en años diferentes, por lo que se puede suponer que ambos sexos de las ballenas jorobadas presentan una menor filopatría a sus destinos migratorios de reproducción que a los de alimentación ya que lo pueden cambiar año con año.

Un macho que fue visto en IR en 1991, en CC en 1992 y en BC en 1993, lo cual también puede deberse a que los machos al presentar una mayor movilidad durante cada invierno aumentan la probabilidad de ser encontrados en diferentes zonas de reproducción dentro de la misma temporada o en diferentes años, lo cual es respaldado por los resultados obtenidos con el índice de intercambio entre las zonas de reproducción ya que el de los machos resultó mucho mayor (Tabla 16, Fig. 14).

En la gráfica de la comparación de los índices de intercambio (Fig. 15) es claro que los machos de las ballenas jorobadas mostraron una marcada tendencia al intercambio entre BC y CC, mientras que las hembras que muestran un mayor intercambio con las zonas de alimentación es porque son más filopátricas que los machos, este intercambio es principalmente de CC (con COW específicamente como ya

se ha mencionado), mientras que las hembras de las zonas de IR y BC muestran un intercambio menor pues no tienen tan definidos sus destinos de alimentación.

En la gráfica donde se compararon los índices de intercambio contra los índices de dispersión de las zonas de reproducción (Fig. 16) se confirma una vez más que el intercambio más intenso que ya se ha mencionado es entre las zonas de BC y CC, es principalmente entre machos; que las hembras que presentan una mayor dispersión son las de CC al igual que los machos de IR al mismo tiempo que presentan un valor del índice de intercambio bajo, lo cual sugiere que estas ballenas no presentan intercambio pero si lo hacen pueden hacerlo a cualquiera de las otras dos zonas de reproducción.

Las corrientes marinas (Dawbin, 1966) o el tipo de alimento disponible en cada zona de alimentación (Clapham, 2000) no se consideran factores que influyan en la preferencia de las ballenas jorobadas por sus destinos migratorios. Se sabe que la distribución y abundancia del alimento de las ballenas jorobadas cambia año con año provocando ciertas variaciones en el rango de las zonas de alimentación (Clapham, 2000), pero no necesariamente cambian sus destinos migratorios ya que son capaces de cambiar su alimentación (Nolasco Soto, en proceso), esto explica que las hembras no necesiten cambiar sus destinos de alimentación y puedan presentar una marcada filopatría a sus destinos migratorios de alimentación.

La mayor filopatría de las hembras se asocia a la búsqueda de condiciones particulares de parto y crianza y a la minimización de la estancia invernal en regiones subtropicales (Medrano-González *et al.*, 2001).

En general existen diferencias entre los sexos debido a que las ballenas jorobadas tienen diferentes necesidades que deben de cubrir para lograr sus estrategias según si su papel es el de un macho o el de una hembra dentro de la población.

VII. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

- Los índices de intercambio y de dispersión calculado para las zonas de reproducción juntas con las de alimentación sugieren que las ballenas de las zonas de reproducción del Pacífico mexicano en general muestran preferencia por la zona de alimentación de COW, a pesar de presentar recapturas con las demás zonas de alimentación del Pacífico Norte.
- Los machos de las zonas de reproducción del Pacífico mexicano presentan una mayor dispersión entre las zonas de alimentación del Pacífico Norte lo cual quiere decir que presentan una menor filopatria a sus destinos de alimentación con respecto a las hembras.
- Las recapturas y los valores de los índices de intercambio y de dispersión calculado para cada zona de reproducción por separado con las zonas de alimentación del Pacífico Norte sugieren y apoyan la existencia de dos subpoblaciones: una conformada por las ballenas de BC y CC que se alimentan en COW, sobretodo las hembras ya que mostraron mayor filopatria a éste destino de alimentación, y otra conformada por las ballenas de la zona de IR de la cual se desconoce su o sus destinos de alimentación ya que los resultados fueron insuficientes.
- Los machos de BC son los que presentaron el valor del índice de dispersión con las zonas de alimentación más alto, lo cual sugiere que los machos de esta zona son menos filopátricos a sus destinos de alimentación y que pueden haber ballenas provenientes de diferentes zonas de alimentación del Pacífico Norte.
- Todas las recapturas entre las zonas de reproducción fueron en diferentes temporadas y la mayoría fueron machos, quienes presentaron el valor del índice de intercambio mayor, por lo que es posible que los machos presenten menor filopatria a las zonas de reproducción y mayor movilidad durante cada invierno, presumiblemente con una estrategia para un mayor éxito reproductivo con una fuerte competencia entre los machos que los obliga a desplazarse entre las zonas de agregación invernal en busca de hembras receptivas.

- El índice de dispersión entre las zonas de reproducción resultó mayor para las hembras de CC y los machos de IR pero con un bajo valor del índice de intercambio, lo cual sugiere que no presentan intercambio pero cuando lo hacen puede ser a cualquiera de las otras dos zonas de reproducción.
- Se sugiere que existen diferencias importantes entre machos y hembras de las ballenas jorobadas en su dispersión y filopatría a sus destinos migratorios, lo cual parece obedecer a las diferentes necesidades de cada sexo para llevar al cabo sus estrategias tanto de alimentación como de reproducción asegurando así el éxito de la especie.

Durante las últimas dos décadas ha aumentado considerablemente el conocimiento de la biología y comportamiento de las ballenas jorobadas gracias a estudios de identificación individual que se han realizado en colaboración entre varias instituciones e investigadores. Esto es importante ya que es difícil estudiar a los misticetos en general, debido a su hábitat, y en este caso se complica aun más por sus hábitos migratorios y su compleja y amplia distribución, por lo que es importante que se continúen realizando trabajos en colaboración, de manera organizada y sincronizada para conocer mejor los destinos de verano y de invierno de las ballenas mediante fotoidentificación así como sus linajes mitocondriales mediante técnicas moleculares. Sobre todo valdría la pena aumentar el esfuerzo de trabajo en las zonas de alimentación ya que se desconocen todavía muchos aspectos importantes de las ballenas jorobadas en estas zonas.

Es recomendable que en las investigaciones de campo se incorporen también diferentes métodos y aprovechar lo que puede ofrecer la tecnología actualmente: continuar con estudios de análisis moleculares, microsatélites, genética, ácidos grasos e isótopos estables. Así como otro tipo de herramientas muy útiles, como los transmisores vía satélite y de radio.

Se debe poner especial atención a conocer mejor la manera en la que la distribución, la conducta y la reproducción de las ballenas jorobadas se pueden ver afectadas por las variaciones ambientales, ya sean naturales o las introducidas por

el hombre, ya que esto puede contribuir a explicar la estructura e historia poblacional reciente de la especie, generar algunas expectativas y con ello desarrollar estrategias de conservación a largo plazo.

VIII. LITERATURA CITADA

- Aguayo, L. A., J. R. Urbán y M. Z. Salinas. 1985. *El rorcual jorobado (Megaptera novaeangliae), durante la estación de reproducción de Bahía de Banderas, México, y su distribución en el Pacífico mexicano*. Doc. 12, pp. 227-251. En: Memorias IX Reunión Internacional para el estudio de los Mamíferos Marinos. 29 a 31 de marzo, 1984. La Paz, B.C.S., 204 pp.
- Aguayo, L. A., M. Z. Salinas, P. P. Ladrón de Guevara y L. G. Medrano. 1993. Estudio Comparativo de Dos Áreas de Reproducción del Rorcual Jorobado, *Megaptera novaeangliae*, en el Pacífico Mexicano. Proyecto CONACyT 0037N9106. Enero a diciembre de 1992. Informe Técnico. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Alvarez, F. C. 1987. Fotoidentificación del rorcual jorobado, *Megaptera novaeangliae*, (Borowski, 1781), en las aguas adyacentes a Isla Isabel, Nayarit. (Cetacea: Balaenopteridae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F., 107 pp.
- Baker, C. S. y L. M. Herman. 1984. Aggressive behaviour between Humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) wintering in Hawaiian waters. *Can. J. Zool.*, 62: 1922-1937.
- Baker, C. S., L. M. Herman, A. Perry, W. S. Lawton, J. M. Straley, A. A. Wolman, G. D. Kaufman, H. E. Winn, J. D. Hall, J. M. Reinke y J. Ostman. 1986. Migratory movement and population structure of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the central and eastern North Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 31: 105-119.
- Baker, C. S. y L. M. Herman. 1987. Alternative population estimates of humpback whale in Hawaiian waters. *Can. J. Zool.*, 65: 2818-2821.
- Baker, C. S., R. H. Lambersten, M. T. Weinrich, J. Calambokidis, G. Early y S. J. O'Brien. 1991. Molecular genetic identification of the sex of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). *Rep. Int. Whal. Comm. (special issue)*, 13: 105-111.
- Baker, C. S., A. Perry, J. L. Bannister, M. T. Weinrich, R. B. Abernethy, J. Calambokidis, J. Lien, R. H. Lambersten, J. R. Urbán, O. Vázquez, P. J. Clapham, A. Alling, S. J. O'Brien y S. R. Palumbi. 1993. Abundant mitochondrial DNA variation and

- word-wide population structure in humpback whales. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 90: 8239-8243.
- Baker, C. S., L. Medrano-González, J. Calmbokidis, A. Perry, F. Pichler, H. Rosenbaum, J. M. Straley, J. Urbán-Ramírez, M. Yamaguchi, O. von Ziegeler. 1998. population structure of nuclear and mitochondrial DNA variation among humpback whales in the North Pacific. *Mol. Ecol.*, 7: 695-708.
- Baraff, L. S., P. J. Clapham, D. K. Mattila y R. S. Bowman. 1991. Feeding behavior of a humpback whale in low latitude waters. *Mar. Mamm. Sci.*, 7: 197-202.
- Braham, H. W. 1984. The status of endangered whales: an overview. *Marine Fishery Rev.*, 46: 2-6.
- Calambokidis, J., G. H. Steiger, J. R. Evenson, K. R. Flynn, K. C. Balcomb, D. E. Claridge, P. Bloedel, J. M. Straley, C. S. Baker, O. von Ziegeler, M. E. Dahlheim, J. M. Waite, J. D. Darling, G. Ellis and G. A. Green. 1996. Interchange and isolation of humpback whales off California and other North Pacific feeding grounds. *Mar. Mamm. Sci.*, 12: 215-226.
- Calambokidis, J., G. H. Steiger, J. M. Straley, T. J. Queen II, L. M. Herman, S. Cerchio, D. R. Salden, M. Yamaguchi, F. Sato, J. R. Urbán, J. Jacobsen, O. VonZiegeler, K. C. Balcomb, C. M. Gabriele, M. E. Dahlheim, N. Higashi, S. Ushida, J. K. B. Ford, Y. Miyamura, P. P. Ladrón de Guevara, S. A. Mizroch, L. Schlender y K. Rasmussen. 1998. *Abundance and population structure of humpback whales in the North Pacific basin*. Technical report to National Marine Fisheries Service.
- Campos, R. R. 1989. Fotoidentificación del rorcual jorobado, *Megaptera novaeangliae*, (Borowski, 1781), en las aguas adyacentes al Archipiélago Revillagigedo, México (Cetacea: Balaenopteridae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F., 134 pp.
- Clapham, P. J y C. A. Mayo. 1987. Reproduction and recruitment of individually identified humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, observed in Massachusetts Bay, 1979-1985. *Can. J. Zool.*, 65: 2853-2863.
- Clapham, P. J. y D. K. Mattila. 1990. Humpback whales songs as indicators of migration routes. *Mar. Mamm. Sci.*, 6: 155-160.

- Clapham, P. J. y C. A. Mayo. 1990. Reproduction of humpback whale *Megaptera novaeangliae* observed in the Gulf of Maine. *Rep. Int. Whal. Commn. (special issue)*, 12: 171-175.
- Clapham, P. J., K. D. Palsbøll, D. K. Matila y O. Vázquez. 1992. Composition and dynamics of humpback whale competitive groups in West Indies. *Behaviour*, 122: 182-194.
- Clapham, P. J. 1994. Maturation changes in patterns of association in male and female humpback whales, *Megaptera novaeangliae*. *The Zoological Society of London*, 234: 265-274.
- Clapham, P. J. 2000. The humpback whale. Seasonal feeding and breeding in a Baleen Whale. *En: Mann, J., R. C. Connor, P. L. Tyack y H. Whitehead (eds.) Cetacean Societies. Field Studies of Dolphins and Whales*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 173-196.
- Darling, J. D. 1983. Migrations, abundance and behaviour of an humpback whales, *Megaptera novaeangliae* (Borowski). Tesis Doctoral. Universidad de California, Santa Cruz, 147 pp.
- Darling, J. D. y C. M. Jurasz. 1983. Migratory destination of North Pacific humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). *En: R. R. Payne (ed.). Communication and Behaviour of whales*. Boulder, Westview Press, pp. 359-358.
- Darling, J. D. y D. J. MacSweeney. 1985. Observations on the migration of North Pacific humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). *Can. J. Zool.*, 63: 308-314.
- Darling, J. D. y S. Cerchio. 1993. Movement of a humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) between Japan and Hawaii. *Mar. Mamm. Sci.*, 9: 84-89.
- Darling, J. D. y K. Mori. 1993. Recent observations of humpback whale *Megaptera novaeangliae* in Japanese waters off Ogasawara and Okinawa. *Can. J. Zool.*, 71: 325-333.
- Darling, J. D., J. Calambokidis, K. C. Balcomb, P. Bloedel, K. Flynn, A. Mochizuki, K. Mori, F. Sato, H. Suganuma y M. Yamaguchi. 1996. Movement of a humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) from Japan and British Columbia and return. *Mar. Mamm. Sci.*, 12: 281-287.

- Dawbin, W. H. 1966. The seasonal migratory cycle of Humpback whales. *En: K. S. Norris (ed.). Whales, dolphins and porpoises.* University of California Press, Berkeley, pp. 145-170.
- Day, S. 1992. Migration. *Science* 56:1-4.
- Gaskin, D. E. 1982. *The Ecology of Whales and Dolphins.* Heinemann, Londres, 459 pp.
- Gambell, R. 1975. World whale stock. *Mamm. Rev.*, 6: 41-53.
- Gendron, D. y J. R. Urbán. 1993. Evidence of feeding by humpback whales *Megaptera novaeangliae* in the Baja California Breeding ground, Mexico. *Mar. Mamm. Sci.*, 9: 76-81.
- Glockner, D. A. y S. C. Venus. 1983. Identification, growth rate and behavior of humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) cows and calves in the waters of Maui, 1977-79. *En: R. Payne (ed.). Communication and Behavior of Whales.* Selected Symposia Series: 76, Westview Press, Boulder, Colorado, pp. 223-258.
- Glockner-Ferrari, D. A. y M. J. Ferrari. 1984. Reproduction in humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, in Hawaiian waters. *Rep. Int. Whal. Commn.*, (special issue), 6: 237-242.
- Glockner-Ferrari, D. A. y M. J. Ferrari. 1990. Reproduction in the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) in Hawaiian waters, 1975-1988: the life history, reproductive rates, and behaviour of known individuals identified through surface and underwater photography. *Rep. Int. Whal. Commn. (special issue)*, 12: 161-169.
- Harrison, L. M. 1978. *The Natural History of the Whale.* Columbia University Press, Nueva York, 219 pp.
- Heras, P. M. y S. Siciliano. 1991. Ballena Jorobada, *Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1781). *En: H. L. Capozzo y M. Junin (eds.). Estado de conservación de los mamíferos marinos del Atlántico Sudoccidental.* Informes y estudios del Programa de Mares Regionales del PNUMA, 138: 162-165.
- Herman, L. M. y R. C. Antinoya. 1977. Humpback whales in the an breeding waters: population and pod characteristics. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 29: 59-85.

- Johnson, J. H. y A. A. Wolman. 1984. The humpback whale, *Megaptera novaeangliae*. En: J. M. Breiwick y H. W. Graham (eds.). *The status of endangered whales*. A Special Section of the Marine Fisheries Review, 46(4). NOAA/NMFS. pp. 30-37.
- Juárez Salas, R. A. 2001. Tasas de nacimiento e intervalos entre partos del rorcual jorobado (*Megaptera novaeangliae*) en el Pacífico mexicano. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F., 90 pp.
- Jurasz, C. M. y V. P. Jurasz. 1979. Feeding modes of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, in Southeast Alaska. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 31: 69-83.
- Katona, S. K., S. Baxter, O. Brazer, S. Kraus, J. Perkins y H. Whitehead. 1979. Identification of Humpback whale by fluke photographs. En: H. E. Winn y B. L. Olla (eds.). *Behavior of Marine Animals – Current Perspectives in research*. Vol. 3 Cetaceans. Plenum Press, Nueva York.
- Katona, S. K. y H. P. Whitehead. 1981. Identifying humpback whales using their natural markings. *Polar Record*, 20: 339-444.
- Katona, S. K. 1991. Large-scale planning for assessment and recovery of humpback whales populations. *Mem. Qld Mus.*, 30: 297-305.
- Kawamura, A. 1980. A review of food Balaenopterid whales. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 32: 155-197.
- Klinowska, M. 1991. *Dolphins, Porpoises and Whales of the World*. The IUCN Red Databook. IUCN, Suiza, Cambridge, 429 pp.
- Ladrón de Guevara Porras, P. 1995. La ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) (Borowski 1781) en la Bahía de Banderas, Nayarit-Jalisco, México. (Cetacea: Balaenopteridae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM México, D. F., 155 pp.
- Ladrón de Guevara Porras, P. 2001. Distribución temporal y estructura de las agrupaciones de los rorcuales jorobados (*Megaptera novaeangliae*) en dos áreas de reproducción del Pacífico mexicano. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM México, D. F., 140 pp.
- Ladrón de Guevara P. P., M. Z. Salinas, R. S. Juárez, L. G. Medrano y J. R. Urbán, 2000. Movimientos de las hembras de rorcuales jorobados (*Megaptera novaeangliae*) entre las agregaciones invernales del continente y del

- Archipiélago de Revillagigedo, México. *En*: Resúmenes de la XXV Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos. Mayo de 2000. La Paz, B.C.S., pp. 68.
- Leatherwood, S., R. R. Reeves y L. Foster. 1983. *The Sierra Club Handbook of Whales and Dolphins*. Sierra Club Books. San Francisco, California, 302 pp.
- Lockyer, C. H. y S. G. Brown. 1981. The migration of whales. *En*: D. J. Aidley (ed.). *Animal migration*. Society of Experimental Biology Seminar Series 13. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 105-137.
- Mathews, E. A., S. Keller y D. B. Weiner. 1988. A method to collect and process skin biopsies for cell culture from free-ranging gray whales (*Eschrichtius robustus*). *Mar. Mamm. Sci.*, 4: 1-12.
- Mattila, D. J., L. N. Guinee y C. A. Mayo. 1987. Humpback whale songs on a North Atlantic feeding ground. *J. Mamm.*, 68: 880-883.
- McSweeney, D. J., K. C. Chu, W. F. Dolphin y L. N. Guinee. 1989. North Pacific humpback whales songs: a comparison of southeast Alaska feeding ground songs with Hawaiian wintering ground songs. *Mar. Mamm. Sci.*, 5: 139-148.
- Medrano González, L. 1993. Estudio genético del rorcual jorobado en el Pacífico mexicano. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F., 95 pp.
- Medrano, L., M. Salinas, I. Salas, P. Ladrón de Guevara, A. Aguayo, J. Jacobsen y C. S. Baker. 1994. Sex identification of humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, on the wintering grounds of the Mexican Pacific Ocean. *Can. J. Zool.*, 72: 1771-1774.
- Medrano-González L., A. Aguayo-Lobo, J. Urbán-Ramírez y C. S. Baker. 1995. Diversity and distribution of mitochondrial DNA lineages among humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, in the Mexican Pacific Ocean. *Can. J. Zool.*, 73: 1735-1743.
- Medrano-González, L., J. R. Urbán, M. J. C. Vázquez, M. R. S. Robles, P. P. Ladrón de Guevara, J. S. Nolasco, F. R. L. Gómez, K. L. Villavicencio, R. A. S. Juárez, J. K. Jacobsen, S. Cerchio y C. B. Scott. 2000. *Hábitos reproductivos e historia poblacional reciente de las ballenas jorobadas en el Pacífico mexicano*. Proyecto

- CONACyT 3725P-N9608. Primer Congreso Nacional de Ciencias Naturales. Veracruz, Ver.
- Medrano-González, L., C. S. Baker, M. R. Robles-Saavedra, J. Murrell, M. J. Vázquez-Cuevas, B. C. Congdon, J. M. Straley, J. Clambokidis, J. Urbán-Ramírez, L. Flores-González, C. Olavaria-Barrera, A. Aguayo-Lobo, J. Nolasco-Soto, R.A. Juárez-Salas y K. Villavicencio-Llamosas. 2001. Trans-oceanic population genetic structure of humpback whales in the North and South Pacific. *Mem. Qld. Mus.*, 47: 465-479.
- Morales, V. B. y A. L. Aguayo. 1984. *Diversidad y abundancia de los mamíferos marinos en las aguas circundantes a la Isla Rasa, Golfo de California, México, durante los meses abril, mayo y junio de 1983*. No publicado. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F., 50 pp.
- National Marine Fisheries Service. 1991. *Recovery Plan for the humpback whale (Megaptera novaeangliae)*. Prepared by the humpback whale recovery team for the National Marine Fisheries Service, Silver Spring, Maryland, 105 pp.
- Nishiwaki, M. 1972. General Biology. En: S. H. Ridgway (ed.). *Mammals of the sea. Biology and Medicine*. Charles Thomas publisher. Illinois, pp. 3-203.
- Nolasco Soto, J. En proceso. Contenido calórico y composición de ácidos grasos de la dermis de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en el Pacífico mexicano. Tesis de Maestría. UNAM, México, D. F.
- Palsbøll, P. J., A. Vader e I. Bakke. 1992. Determination of gender in cetaceans by the polymerase chain reaction. *Can. J. Zool.*, 70: 2166-2171.
- Payne, R. y S. McVay. 1971. Songs of the humpback whales. *Science*, 173: 585-597.
- Payne, R. y L. N. Guinne. 1983. Humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) songs as indicator of "stocks". En: R. Payne (ed.). *Communication and Behavior of whales*. AAAS Selected Symposium 76, Westview Press, Boulder, Colorado, pp. 33-353.
- Perry, A., J. R. Mobley, S. C. Baker y L. G. Herman. 1988. *Humpback whales of the Central and Eastern North Pacific. A catalog of individual identification photographs*. University of Sea Grant Collage Program. Honolulu, Hawai. 160 pp.

- Rice, D. W. 1974. Whales and Whales Research in the Eastern North Pacific. *En*: W. E. Schevill (ed.). *The Whale Problem*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, pp 170-195.
- Rice, D. W. 1978. The humpback whale in the North Pacific: Distribution, exploitation, and numbers. *En*: K. S. Norris y R. Reever (eds.). *Report of a Workshop on Problems Related to Humpback Whales (Megaptera novaeangliae) in Hawaii*, US. Marine Mammal Commission, Washington, D.C., pp. 29-44.
- Robles Saavedra, M. R. En proceso. Variación genética de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en el Pacífico mexicano. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional, 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 de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F., 84 pp.
- Salden, D. R. 1989. An observation of apparent feeding by a sub-adult humpback whale off Maui. Resumen. 8th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Pacific Grove, California.
- 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 de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, B. C. S., 64 pp.
- Salinas Zacarías, M. 2000. Estudio comparativo del sonido emitido por los machos del rorcual jorobado, *Megaptera novaeangliae*, durante el invierno en dos áreas de reproducción del Pacífico de México. Tesis Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F., 60 pp.
- Steiger, G. H., J. Clambokidis, R. Sears, K. C. Balcomb y J. C. Cubbage. 1991. Movement of humpback whales between California and Costa Rica. *Marine Mammal Science*, 7: 306-310.
- Stone, G. S., L. Flores-González y S. Katona. 1990. Whale migration record. *Nature*, 346: 705.

- Straley, J. M. 1990. Fall and winter occurrence of humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) in southeastern Alaska. *Rep. Int. Whal. Comm. (special issue)*, 12: 319-323.
- Straley, J. M. 1994. Seasonal characteristics of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in southeastern Alaska. Tesis de Maestría. University of Alaska, Fairbanks, 121 pp.
- Tomilin, A. G. 1967. Mammals of Eastern Europe and Adjacent Countries. En: V. G. Hepjner (ed.). *Mammals of the USSR and adjacent Countries*. Vol. IX., pp. 264-295.
- Tyack, P., 1981. Interactions between singing Hawaiian humpback whales and conspecifics nearby. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8: 105-116.
- Tyack, P. y H. Whitehead. 1983. Male Competition in large groups of wintering humpback whales. *Behavior*, 83: 132-154.
- Urbán, R. J. y A. L. Aguayo. 1982. *Observaciones de cetáceos desde el B/O EL PUMA durante el crucero de investigación ESPOCA II*. No publicado. Facultad de Ciencias, UNAM, México D. F., 7 pp.
- Urbán, R. J., M. Z. Salinas, L. B. Rojas y A. L. Aguayo. 1983. Observaciones de Cetáceos en el Pacífico mexicano durante la Campaña Oceanográfica IMP. Salina Cruz II, Diciembre de 1982. No publicado. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F., 8 pp.
- Urbán, R. J. y A. L. Aguayo. 1986. Distribución del Rorcual Jorobado (*Megaptera novaeangliae*) en las aguas del Pacífico mexicano. *En: Memorias del III Simposio de Ciencias en Sistemas Biológicos*. Junio de 1985. Depto. de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F., pp. 45-63.
- Urbán, R. J. y A. L. Aguayo. 1987. Spatial and Seasonal Distribution of the Humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, in the Mexican Pacific. *Mar. Mamm. Sci.*, 3: 333-344.
- Urbán, R. J., K. C. Balcomb, C. Alvarez, P. Bloedel, J. Cabbage, J. Calambokidis, G. Steiger y A. Aguayo. 1987. Photo-identification matches of Humpback Whales (*Megaptera novaeangliae*) between Mexico and Central California. Resúmen.

Seventh Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals. Miami, Florida. 5 al 9 de diciembre de 1987.

- Urbán, R. J., A. L. Jaramillo, M. Z. Salinas, J. Jacobsen, K. Balcomb, P. P. Ladrón de Guevara, A. L. Aguayo. 1994. Estimación de la abundancia de los rorcuales jorobados que habitan en el Pacífico mexicano durante el periodo invernal. *En: Programa y Resúmenes XIX Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos*. Mayo, 1994. La Paz, B.C.S.
- Urbán, R. J., C. F. Alvarez, M. Z. Salinas, J. Jacobsen, K. Balcomb, A. L. Jaramillo, P. P. Ladrón de Guevara y A. L. Aguayo. 1999. Population size of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, in waters off the Pacific coast of Mexico. *Fish. Bull.*, 97: 1017-1024.
- Urbán, R. J., A. L. Jaramillo, A. L. Aguayo, P. P. Ladrón de Guevara, M. Z. Salinas, C. F. Alvarez, L. G. Medrano, J. K. Jacobsen, K. C. Balcomb, D. E. Claridge, J. Calambokidis, G. H. Steiger, J. M. Straley, O. von Ziegesar, J. M. Waite, S. Mizroch, M. E. Dalheim, J. D. Darling and C. S. Baker. 2000. Migratory destinations of humpback whales wintering in the Mexican Pacific. *Journal of Cetacean Research Management*, 2: 101-110.
- Urbán Ramírez, J. 2001. Estructura poblacional, abundancia y destinos migratorios de las ballenas jorobadas que invernán en el Pacífico mexicano. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F., 84 pp.
- Watson, L. 1985. *Sea Guide to the Whales of the World*. E.P. Dutton, Nueva York, 302 pp.
- Whitehead, H. 1985. Por qué saltan las ballenas. *Investigación y Ciencia*, 104: 58-63.
- Whitehead, H. 1987. Update status of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, in Canada. *Canadian Field Naturalist*, 101: 284-294.
- Winn, H. E. y N. E. Reichley. 1985. Humpback whale, *Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1781). *En: H. Ridgway y R. Harrison (eds.). Handbook of Marine Mammals*. Vol. 3. The Sirenians and Baleen Whales. Academic Press, Londres, pp. 241-273.
- Winn, H. E. y L. K. Winn. 1978. The song of the humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the West Indies. *Mar. Biol.*, 47: 97-114.

- Winn, L. K. y H. E. Winn 1985. *Wings in the sea. The Humpback whale*. University Press of New England, 151 pp.
- Wynne, K. 1993. *Guide to Marine Mammals of Alaska*. Alaska Sea Grant College Program. University of Alaska, Fairbanks, 75 pp.