

Informe final* del Proyecto W024

La ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en la Norma Oficial Mexicana 059-ECOL-2000

Responsable: Dr. Luis Medrano González
Institución: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias
Departamento de Biología
Dirección: Apartado Postal 70-399, Coyoacán, México, DF, 04510 , México
Correo electrónico: lmg@hp.fciencias.unam.mx
Teléfono/Fax: Tel 5622 4918, Fax 56224828
Fecha de inicio: Mayo 31, 2001
Fecha de término: Septiembre 24, 2002
Palabras clave: Ballena, cetáceos, *Megaptera novaeangliae*
Principales resultados: Base de datos, Ficha de la especie, categorización de riesgo y propuesta para un plan nacional de investigación y conservación

Resumen:

Como es en otras especies migratorias, la conservación de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*, Figura 1) en México representa una responsabilidad internacional. En la Norma Oficial Mexicana 059-ECOL-2000, la ballena jorobada está sujeta a protección especial y ello reclama el desarrollo de un plan específico de investigación y conservación como existe en otros países. En este proyecto se integrará la investigación que el Laboratorio de Mamíferos Marinos, Facultad de Ciencias, UNAM y el Laboratorio de Mamíferos Marinos, Universidad Autónoma de Baja California Sur desarrollan continuamente desde 1986. Se planea revisar la información pública disponible sobre la especie en México y el resto del mundo e integrarla a los resultados de investigaciones apoyadas por el CONACyT que se están concluyendo. Existe el compromiso con el CONACyT de generar una propuesta para un plan nacional de investigación y conservación de la especie que puede acompañar a la ficha convocada por la CONABIO en tanto que los proponentes consideramos que ambas labores son complementarias. Se refieren la mayoría de las tesis, publicaciones y reportes desarrollados por ambos grupos de investigación para delinear la información base del proyecto que se realizará con la participación de estudiantes de posgrado.

* El presente documento es un informe final que no necesariamente contiene los principales resultados del proyecto correspondiente o la descripción de los mismos. Los proyectos apoyados por la CONABIO así como información adicional sobre ellos, pueden consultarse en www.conabio.gob.mx

**Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad
Proyecto W024**

La ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en la Norma Oficial Mexicana 059-ECOL-1994, 2000

**Ficha de la especie, categorización de riesgo y propuesta para un
plan nacional de investigación y conservación**



Luis Medrano González

Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México
Circuito exterior, Ciudad Universitaria. México, DF. 04510
Tel: (55) 5622 4918, Fax: (55) 5622 4828
Ema: lmg@fciencias.unam.mx

Jorge Urbán Ramírez

Departamento de Biología Marina, Universidad Autónoma de Baja California Sur
Apartado postal 19-B. La Paz, BCS. 23081
Tel: (612) 128 0440 (x 119), Fax: (612) 128 0801
Ema: jurban@uabcs.mx

México, DF. Abril de 2002

CONTENIDO

| | |
|---|----|
| RESUMEN..... | 1 |
| ABSTRACT..... | 1 |
| INTRODUCCIÓN..... | 2 |
| FICHA..... | 4 |
| 1. Descripción..... | 4 |
| 2. Sistemática..... | 6 |
| 2.1. Nombre y ubicación sistemática. | |
| 2.2. Origen y filogenia. | |
| 3. Colecciones de referencia..... | 9 |
| 4. Filogeografía..... | 10 |
| 4.1. Distribución mundial. | |
| 4.2. Distribución en México. | |
| 4.3. Estructura filogeográfica e historia poblacional. | |
| 5. Ambiente..... | 16 |
| 5.1. Hábitat y macroclima. | |
| 5.2. Refugios. | |
| 5.3. Situación actual del hábitat con respecto a las necesidades de la especie. | |
| 6. Historia natural de la especie..... | 18 |
| 6.1. Hábitos, conducta y uso de hábitat. | |
| 6.2. Alimentación. | |
| 6.3. Reproducción y fenología. | |
| 6.4. Historia de vida. | |
| 6.5. Asociaciones con otras especies, depredadores, comensales y parásitos. | |
| 6.6. Relevancia de la especie. | |
| 7. Ecología poblacional..... | 30 |
| 7.1. Demografía. | |
| 7.1.1. Tamaño poblacional. | |
| 7.1.2. Estructura de edades y sexos. | |
| 7.1.3. Tasa de reproducción y de crecimiento poblacional. | |
| 7.2. Genética poblacional. | |
| 7.2.1. Diversidad genética. | |
| 7.2.2. Diferenciación poblacional y patrones de flujo génico. | |

| | |
|--|------------|
| 8. Usos, interacción con los humanos y factores de riesgo..... | 38 |
| 8.1. Cacería comercial y de subsistencia. | |
| 8.2. Enmallamiento en artes de pesca. | |
| 8.3. Colisiones con barcos. | |
| 8.4. Perturbación acústica y otras formas de acoso. | |
| 8.5. Degradación del hábitat por contaminación química y desarrollo urbano. | |
| 8.6. Competencia con los humanos y otros mamíferos marinos por recursos. | |
| 8.7. Cambio climático. | |
| 9. Conservación..... | 46 |
| 9.1. Categorías de riesgo. | |
| 9.2. Conservación en México y el mundo. | |
| EVALUACIÓN DEL RIESGO DE EXTINCIÓN DE LA ESPECIE..... | 47 |
| 1. Criterio A. Amplitud de la distribución del taxón en México. | |
| 2. Criterio B. Estado del hábitat con respecto al desarrollo natural del taxón. | |
| 3. Criterio C. Vulnerabilidad biológica intrínseca del taxón. | |
| 4. Criterio D. Impacto de la actividad humana sobre el taxón. | |
| 5. Valor MER para la especie estudiada. | |
| 6. Propuesta de reclasificación de la especie en el Proyecto NOM-059-ECOL-2000. | |
| ESTADO ACTUAL Y PERSPECTIVAS DE LA INVESTIGACIÓN SOBRE LA BALLENA JOROBADA EN MÉXICO..... | 51 |
| PROPUESTA PARA UN PLAN NACIONAL DE INVESTIGACIÓN Y CONSERVACIÓN..... | 55 |
| 1. Objetivos..... | 55 |
| 1.1. Objetivos biológicos. | |
| 1.2. Objetivos biológico-sociales. | |
| 1.3. Objetivos sociales. | |
| AGRADECIMIENTOS..... | 58 |
| REFERENCIAS..... | 59 |

Pies de figuras (W024)

Figura 1. La ballena jorobada. Ilustración de L. Foster tomada de Leatherwood y Reeves (1983).

Figura 2. Ejemplos de coloración caudal y de recapturas de ballenas jorobadas en la Bahía de Banderas tomadas del catálogo de la Facultad de Ciencias UNAM.

Figura 3. Vista dorsal del cráneo de la ballena jorobada.

Figura 4. Filogenia del intrón 1 de las actina de los mysticetos utilizando el método de máxima verosimilitud con el delfín de Hector (*Cephalorynchus hectori*), la orca (*Orcinus orca*), la marsopa de anteojos (*Australophocaena dioptrica*) y el zifio de Cuvier (*Ziphius cavirostris*) como grupo externo. Se indica la clave de cada ejemplar en los bancos de tejidos de C.S. Baker en la Universidad de Auckland y de L. Medrano en la UNAM. La longitud de las ramas es proporcional al número de cambios indicados en ellas. Se muestran los dos principales clados de ballenas jorobadas identificados inicialmente por Palumbi y Baker (1984). La longitud promedio de las secuencias es de 1355 pb (1325 - 1367) y para los mysticetos el marcador evoluciona con una tasa de sustitución de 0.15 - 0.20% por millón de años. Datos no publicados de L. Medrano y C.S. Baker.

Figura 5. Distribución de las ballenas jorobadas en el mundo. En negro se indican las conexiones migratorias de las zonas de alimentación en verano (azul) con las zonas de reproducción invernales (rojo). Se desconoce la conexión migratoria de las ballenas de Revillagigedo con sus zonas de alimentación. En morado se indica la población del Océano Índico que parece residir ahí todo el año.

Figura 6. Distribución de la ballena jorobada en México y regiones aledañas. En rojo se indican zonas de estancia invernal y en azul zonas de alimentación durante el verano. La densidad del coloreado como reflejo de abundancia es subjetiva y puede estar sesgada por el esfuerzo diferencial entre localidades.

Figura 7. Dendrograma de similitud genética entre distintas agregaciones de verano e invierno de las ballenas jorobadas de todo el mundo (Rojo, Pacífico norte; Verde, Océano Austral; Azul, Atlántico norte) obtenido por el método WPGMA aplicado a datos de diferenciación nucleotídica mitocondrial (Φ_{st}). Los asteriscos indican niveles de diferencias estadísticamente significativas. Datos más extensos del Atlántico norte muestran una diferencia significativa entre las agregaciones de alimentación occidentales (costa oriental de América y Groenlandia) y orientales (Islandia y Noruega). Tomado de Baker y Medrano-González (2002).

Figura 8. Perfiles temporales de abundancia relativa de ballenas jorobadas de distinto sexo y estado reproductivo en el Pacífico mexicano durante 1999. Los bloques numerados muestran las semanas transcurridas desde el 1 de enero. Tomado de Medrano-González *et al.* (2001).

Figura 9. Perfiles temporales de capturas soviéticas mínimas de ballenas jorobadas en el Pacífico norte de 1961 a 1972 y de longitud promedio por sexos. Datos de Doroshenko 2000.

Figura 10. Cambios de composición de clases de sexo y estado reproductivo de las ballenas jorobadas capturadas por la flota ballenera soviética entre 1963 y 1965 en el Pacífico norte. I: Inmaduros, D: Hembras en descanso, L: Hembras lactantes, P: Hembras preñadas, M: Machos maduros. Datos de Doroshenko (2000).

Figura 11. Distribución mundial de los tres principales clados mitocondriales de las ballenas jorobadas. En paréntesis se indica el tamaño de muestra. Tomado de Baker y Medrano-González (2002).

Figura 12. Flujo génico de machos (M_m) y hembras (M_f) en distintas escalas de estructura poblacional en el Pacífico oriental medidas con la diferenciación genética (F_{st}) nuclear, dada por cuatro loci de microsatélites. El flujo génico por sexos se calculó al contrastar la diferenciación nuclear que se hereda biparentalmente y la diferenciación mitocondrial que se hereda vía materna. Tomado de Medrano-González *et al.* 2001.

Figura 13. Composición de los cinco patrones de coloración caudal de las ballenas jorobadas en las Antillas (Ant), Australia occidental (AO), Australia oriental (AE), Baja California (BC) y Hawai (Hi). El dendrograma indica relaciones de similitud basadas en un modelo de crecimiento de la aleta caudal. Nótese la similitud con la Figura 7. Tomado de Medrano *et al.* (1994a) sobre datos compilados por Rosenbaum *et al.* (1995).

Figura 14. Ocurrencia suavizada de ballenas en superficie y embarcaciones en tránsito, sin seguimiento de ballenas, en la zona alrededor de Punta de Mita y las Islas Marietas, Nayarit. Las observaciones se hicieron el 20 de enero de 1993 en el faro de Punta de Mita en el periodo de mayor paso de embarcaciones que en su mayoría eran de pesca deportiva. Nótese la ocurrencia de ballenas preferentemente en los periodos de menor tránsito de embarcaciones Tomado de Medrano González (1993b).

Figura 15. Perfil de consumo de aire promediado entre años en ballenas jorobadas, juveniles y adultas, de distinto sexo y estado reproductivo en el Pacífico mexicano. Los números indican las semanas transcurridas desde el arribo inicial de las ballenas a mediados de noviembre. La tasa ventilatoria determinada con observaciones de larga duración (más de una hora) puede aproximarse a la tasa metabólica relativa. La constancia de la tasa sugiere una posible restricción en el uso de reservas de energía. El patrón de años individuales es casi el mismo. Tomado de Villavicencio Llamosas (2000).

Figura 16. Contenido calórico de ácidos grasos en la dermis superficial de ballenas jorobadas de distinto sexo y estado reproductivo en aguas adyacentes a la Isla Socorro durante el invierno de 1998 (superior) y el invierno de 1999 (inferior). La disminución en el contenido calórico de la dermis superficial en el invierno de 1999, que es el posterior al verano de El Niño 1998, refleja una disminución en el grosor y/o contenido de grasas en la capa conjuntiva subcutánea. Nótese que las hembras no parturientas y los machos del invierno 1999 tienen contenidos calóricos menores siendo notable la homogeneidad en las hembras. Tomado de Nolasco Soto (En elaboración).

RESUMEN

En la Norma Oficial Mexicana (NOM) 059-ECOL-1994, 2000, la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) está actualmente sujeta a protección especial. Este trabajo revisa los conocimientos científicos sobre la especie en México dentro del contexto de su distribución mundial y de su evolución e historia reciente y concluye que la especie debe recategorizarse como amenazada lo que es acorde con su situación en otros países e instituciones internacionales. Esta información se usa entonces para generar la propuesta de un plan nacional de investigación y conservación que tiene las siguientes características:

1. Es un plan único pero permite diferenciar unidades de manejo y considera objetivos a corto y largo plazo.
2. Se desarrolla en el marco de la legislación mexicana pero está ligado a la política y derecho internacionales. Asimismo, este plan buscará insertarse en un marco más completo de conservación e investigación de los recursos naturales de nuestro país.
3. Procura optimizar un balance entre las necesidades de recuperación de la especie y el uso del hábitat que hacen los humanos, particularmente la población ribereña de escasos ingresos.
4. Basa las acciones de conservación en investigación científica continua cuyo eje es la biología evolutiva. Actualmente se necesitan estudiar algunos aspectos críticos de la ecología poblacional y los efectos poblacionales de la interacción de la especie con los humanos.
5. Como toda tarea científica, el plan debe mantenerse en actualización constante mediante la vigilancia de un comité el cual en principio debe permitir la participación de distintos sectores.

ABSTRACT

In the Mexican Official Norm (NOM) 059-ECOL-1994, 2000, the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) is currently under special protection. This work reviews scientific knowledge of the species in México within the context of its distribution worldwide as well as of its evolution and recent history. It is concluded that humpback whales must be recategorized in the NOM as threatened in accordance with its situation in other countries and international institutions. This information is then used to propose a national plan for research and conservation having the following characteristics:

1. The plan is unique but establishes different management units and takes into account short and long term goals.
2. It is developed under Mexican legislation though it is linked to international politics and law. Also, this plan will look forwards to be inserted in a more complete effort of research and conservation of the natural resources in our country.
3. It looks to optimize a balance between the needs of the species for its recovery and the use that humans make of it, especially by the riparian people of short income.
4. It sets conservation actions on continuous scientific research whose very core is evolutionary biology. Currently, the study of some critic aspects of population ecology and the populational effects of the interaction between humans and the species, are priority.
5. As any scientific task, the plan must be constantly actualized by vigilance of a committee which, in principle, must allow participation of people from different sectors.

INTRODUCCIÓN

Como otros mamíferos marinos, la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) se sobreexplotó comercialmente hasta casi extinguirse. La especie se protege por la Comisión Ballenera Internacional (CBI) desde 1966 y actualmente las poblaciones de ballenas jorobadas de todo el mundo parecen recuperarse. No obstante, se necesita estudiar y proteger en forma específica a estos animales porque sus hábitos costeros los hacen particularmente vulnerables a los efectos de perturbación antropogénica tales como contaminación química, tráfico de embarcaciones, turismo, desarrollo urbano, pesquerías, al cambio climático y a agentes de mortalidad natural como mareas rojas y epizootias. Por ello, a la especie se le considera amenazada en países como los Estados Unidos de América y Canadá y en instancias como la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) y la Convención del Tratado Internacional para el Tráfico de Especies Amenazadas (CITES), (Chittleborough 1991, Harwood y Hall 1990, Medrano-González *et al.* 2001, National Marine Fisheries Service 1991, Perry *et al.* 1999). Al incluir a los rorcuales jorobados en una categoría de riesgo dentro de la legislación nacional, se requiere desarrollar un plan de conservación propio en el cual se definan objetivos para proteger la especie así como métodos de validez científica para monitorear los resultados y diseñar estrategias adecuadas de acción en el ámbito de nuestro país. Porque la ballena jorobada es una especie migratoria de distribución mundial, la conservación de estos animales en México debe también necesariamente ser un esfuerzo en el contexto del derecho y la política internacionales.

La información biológica se necesita para conocer el estado de una especie en todo momento y estimar el modo en que puede responder ante variaciones ambientales naturales y antropogénicas. Por eso, el plan de conservación de una especie como la ballena jorobada debe serlo también de investigación. El objetivo general de un plan de esta naturaleza para una especie en riesgo de extinción por los humanos debe ser el de procurar que ésta se recupere en términos de abundancia, distribución y calidad de diversas variables biológicas así como tratar de que esta recuperación minimice los efectos causados por los humanos en la evolución de la especie, esto es, debe tratarse de volver la especie al estado más cercano al prístino que sea posible. Por ello, un plan de investigación y conservación debe contener objetivos a corto plazo, normalmente aplicados a escala poblacional y objetivos a largo plazo que en el caso de la ballena jorobada son de escala mundial o al menos hemisférica si se consideran unidades de significancia evolutiva, *sensu* Moritz (1994), aisladamente. La biología evolutiva, por tanto, resulta imprescindible si se quiere hacer una conservación sustentable y sostenida. Porque la conservación es una tarea humana, ésta debe ser humanista y debe pensarse en ella como una labor de optimización más que de reconquista. No puede esperarse en la situación actual de nuestra sociedad que la recuperación de muchas especies en riesgo de extinción sea completa y que su ambiente se vuelva a su estado original. Este es al menos el caso de la ballena jorobada cuyo hábitat es ocupado y usado de modos diversos por los humanos, incluidos los mexicanos. Tampoco, puede hacerse una conservación a ultranza combativa en contra de todo interés humano porque en países como México, una gran parte de la población ribereña que interactúa con las ballenas jorobadas es también uno de los sectores más pobres de nuestra sociedad y no es responsable de la situación de riesgo de la especie.

El primer registro científico de la ballena jorobada en México es el de Scammon (1874) quien la refiere en la Bahía de Banderas y muy poco o nada se supo de esta especie en nuestro país después. En los Laboratorios de Mamíferos Marinos de la Facultad de Ciencias, UNAM

(FCUNAM) y de la Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS) estudiamos al rorcual jorobado sistemática y continuamente desde 1986 con varios colaboradores extranjeros. En el año 2000 concluimos un proyecto apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) que tuvo los objetivos de integrar la información existente sobre esta especie en México y contextualizarla en el ámbito mundial de su investigación y conservación (Proyecto 3725P-N9608, Medrano González *et al.* 2000). La convocatoria de la CONABIO para revisar las especies listadas en la Norma Oficial Mexicana 059-ECOL-1994, 2000 es una coyuntura ideal para comunicar y aplicar nuestro trabajo. Actualmente, la ballena jorobada está sujeta a protección especial en la NOM-059-ECOL pero nuestra aplicación del método de evaluación de riesgo (MER, Diario Oficial de la Federación 2000) indica que ésta debe recategorizarse como amenazada debido fundamentalmente a la combinación de su vulnerabilidad intrínseca, la intensidad de su interacción con los humanos y lo restrictivo de su hábitat. Aunque se conoce mucho de la biología básica de la ballena jorobada en el mundo y en México, se conoce poco de los efectos que a corto y largo plazo ha tenido y tiene la interacción de estos animales con los humanos. Asimismo, se desconocen varios aspectos críticos de la ecología poblacional. En México y otros países, la investigación de estos dos aspectos de la biología de la ballena jorobada es aún muy superficial y resulta prioritario tratarlos con un alto nivel académico en el futuro próximo.

Por lo anterior, este proyecto contempla una propuesta inicial para un plan nacional de investigación y conservación de la ballena jorobada además de una ficha detallada y la evaluación de su categorización en la Norma. Los autores pensamos que si la propuesta de este plan es procedente, deberá establecerse un comité que de seguimiento al plan en las labores de investigación y conservación y lo actualice continuamente. Este comité debería estar formado al menos por distintas instancias del Gobierno Mexicano, particularmente del Poder Ejecutivo Federal y de los Estados así como por representantes de la comunidad científica nacional. La participación en el plan de científicos, sociedades científicas y agencias gubernamentales extranjeros así como de organizaciones no gubernamentales y de prestadores de servicios particulares relacionados con la especie debe ser posible pero nos parece que, mientras no haya una intención oficial de realizar el plan, no puede definirse en qué modo puede ser tal participación. Asimismo, es claro que los esfuerzos que se hagan por organizar la investigación y la conservación de la ballena jorobada deberían insertarse en un esquema más amplio de investigación y conservación de los recursos naturales de México.

FICHA

1. Descripción

La ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) tiene un aspecto característico (Figura 1). Su cuerpo es robusto, comparado al de otros balenopteridos y se adelgaza en forma abrupta hacia los extremos. Las hembras adultas tienen una longitud promedio de 15 m y un máximo de 19 m. Los machos adultos tienen una longitud promedio de 14 m, con un máximo de 17.5 m. Estos animales pesan 30 - 40 toneladas alcanzando un máximo de 53 toneladas. Como otros mamíferos marinos, los animales del Hemisferio Sur son de mayor tamaño que los del norte. La cabeza es ancha y redondeada vista dorsalmente y ocupa aproximadamente casi un tercio de la longitud total. La mandíbula es 10 - 30 cm más larga que la maxila. Frente al orificio nasal hay tres líneas de protuberancias, una media y dos en el margen dorsal de la maxila, en las que hay una vibrisa táctil de 1 - 3 cm de largo. En el extremo anterior de la mandíbula hay una protuberancia mayor. En cada lado del paladar, las ballenas jorobadas presentan 270 - 400 barbas de color cenizo a café y con un tamaño que rara vez excede 80 cm. Como otros rorcuales, las ballenas jorobadas presentan surcos guloventrales que en el caso de esta especie son 15 - 20 con un ancho aproximado de 15 cm cada uno en su estado no expandido. Los surcos se extienden desde el mentón hasta el ombligo habiéndolos también cerca de la comisura de la boca y de la base de las aletas pectorales. Las aletas pectorales son muy largas, aproximadamente un tercio de la longitud total y de esta característica deriva el nombre del género. El borde anterior de las aletas pectorales es irregular con alrededor de nueve protuberancias que se forman de las uniones carpo-metacarpales y de las falanges del primero y segundo dígitos. Las aletas pectorales son muy flexibles. Existe una aleta dorsal situada en el tercio posterior de altura cercana a 30 cm y forma muy variable. La aleta dorsal se encuentra sobre una giba de longitud y robustez variables, de la que deriva el nombre común de estos animales y que es más evidente durante el arqueado del dorso antes de una inmersión. El borde dorsal posterior a la aleta dorsal presenta comunmente protuberancias que parecen derivadas de las apófisis vertebrales. La aleta caudal tiene una envergadura relativamente grande, aproximadamente un tercio de la longitud total y su borde anterior está marcadamente curvado hacia atrás. El margen posterior puede ser aserrado y presenta una muesca central de forma y profundidad variables. La coloración es toda negra en el dorso y con extensiones variables de blanco en el vientre, aletas pectorales y aleta caudal. La coloración blanca puede ocupar los costados bajo la aleta dorsal. Las aletas pectorales son blancas en su cara ventral y con una extensión variable de blanco en el dorso desde los bordes hacia el centro. La aleta caudal tiene extensión y forma variables de blanco en su cara ventral desde la punta de las hojas de la aleta caudal hacia la parte media. Especialmente en esta parte, hay marcas diversas e irregulares de coloración negra y blanca así como marcas de cicatrices. En lugar de la coloración negra ocasionalmente pueden presentarse tonos grisáceos y pardos. Las ballenas jorobadas también presentan epibiontes, como balanos, en los bordes de las aletas pectorales, dorsal y caudal así como en la cabeza. Sobre todo en las regiones de alimentación del Océano Austral, en la piel también pueden crecer algas microscópicas, como diatomeas, que pueden formar manchas de tonos amarillentos, anaranjados y cafés evidentes en las superficies blancas (Leatherwood y Reeves 1983, Nishiwaki 1972, Tomilin, 1967, Watson 1985, Winn y Reichley 1985). La variación en la forma y coloración de las aletas caudal y dorsal y la conducta de mostrar la aleta caudal antes de una inmersión, permiten identificar individuos mediante fotografías y aplicar con ello técnicas de captura y recaptura. Las hembras presentan un lóbulo posterior al ano que, al verlo de perfil, permite identificar el sexo de los animales (Glockner 1983, Katona y Whitehead 1981, Figura 2).



Figura 1. La ballena jorobada. Ilustración de L. Foster tomada de Leatherwood y Reeves (1983). Yubarta2.bmp.

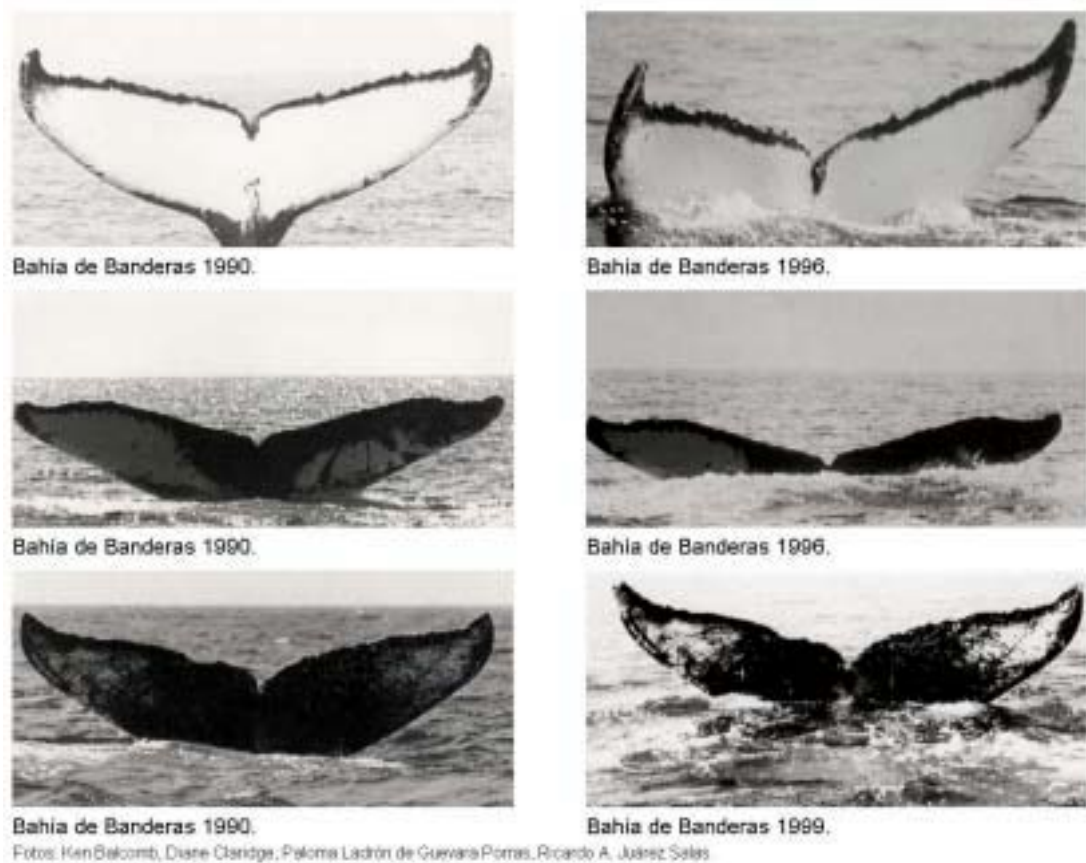


Figura 2. Ejemplos de coloración caudal y de recapturas de ballenas jorobadas en la Bahía de Banderas tomadas del catálogo de la Facultad de Ciencias UNAM. MnoFotoID.jpg.

El cráneo de la ballena jorobada se distingue por ser más ancho y aplanado al compararlo con el cráneo de otros balenopteridos. La anchura del proceso cigomático es la mayor entre los balenopteridos siendo 57 - 67% de la longitud condilomaxilar. Ya que el cráneo crece más en longitud que en anchura, la proporción del ancho cigomático disminuye con la edad. La columna vertebral está formada por 7 vértebras cervicales, 14 torácicas, 10 - 11 lumbares y 21 caudales para un total de 52 - 53. Hay 14 pares de costillas y solamente el primer par se articula al esternón. La fórmula de falanges es I3, II7, IV7 y V2 variando en uno o dos elementos en cada dígito. Existe una cintura pélvica rudimentaria de 23 cm aproximadamente y fémures vestigiales de 9 - 12 cm de largo. La laringe de los machos tiene un divertículo característico rodeado por musculatura desarrollada y arreglada en forma compleja. Esta estructura parece la base anatómica de la emisión de los sonidos estructurados denominados cantos (Barnes y McLeod 1984, Kellogg 1922, Quayle 1991, 2001, Winn y Reichley 1985, Figura 3).

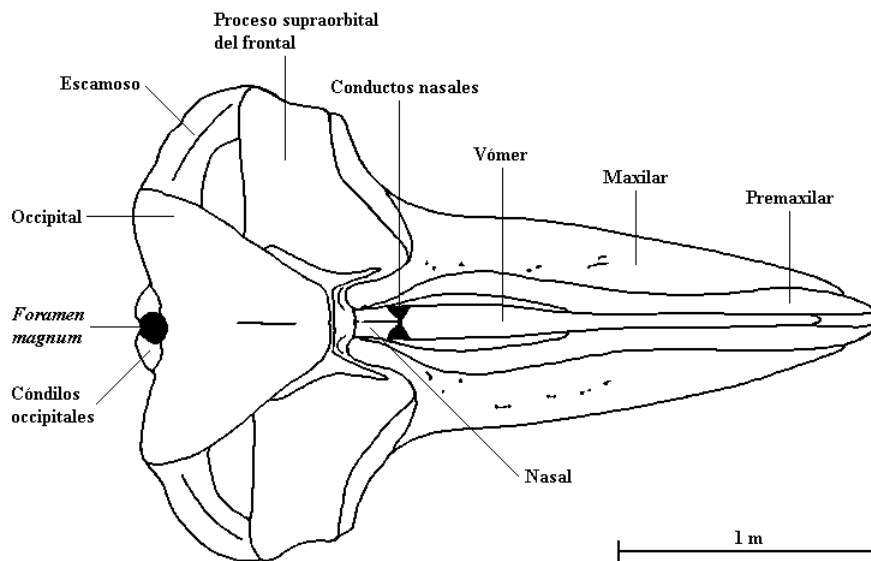


Figura 3. Vista dorsal del cráneo de la ballena jorobada. MnoCraneo.bmp.

2. Sistemática

2.1. Nombre y ubicación sistemática.

Ballena jorobada, *Megaptera novaeangliae* (Borowski 1781).

Nombres comunes: Ballena jorobada (español), Yubarta (español), Rorcual jorobado (español, académico), Baleia jubarte (portugués), Baleine à bosse (francés), Megatteera (italiano), Humpback whale (inglés), Buckelwal (alemán), Knílhaval (noruego), Hrafneydar (islandés),

Gorbach (ruso), Zatō kujira (japonés), Aghvesiiq (esquimal Yupiq),
Keporkak (esquimal de Groenlandia).

Reino: Animalia.
Phylum: Chordata.
Subphylum: Vertebrata.
Superclase: Amniota.
Clase: Mammalia.
Subclase: Theria.
Infraclase: Eutheria.
Orden: Cetacea.
Suborden: Mysticeti.
Familia: Balaenopteridae.
Subfamilia: Megapterinae.
Género y especie: *Megaptera novaeangliae* (Borowski 1781).

Algunas sinonimias: *Megaptera nodosa* (Bonaterre 1789),
Megaptera longimana (Gray 1846),
Megaptera lalandii (Gray 1864),
Megaptera gigas (Cope 1865),
Megaptera bellicosa (Cope 1871).

(Hershkovitz 1966, Kellogg 1932, Leatherwood y Reeves 1983, Rice 1998, Tomilin, 1967, Watson 1985, Winn y Reichley 1985).

2.2. Origen y filogenia.

El registro fósil más antiguo de la familia Balaenopteridae es del Mioceno tardío (hace 10 - 12 millones de años) en distintos lugares del mundo y está relacionado con los extintos cetotéridos (Barnes *et al.* 1985). En el Mioceno tardío de California se tiene el primer registro de *Megaptera* en la especie *M. miocaena* (Kellogg 1922). Distintos estudios sobre la filogenia del DNA mitocondrial indican que la ballena jorobada se relaciona cercanamente con el rorcual común, *Balaenoptera physalus* (Baker *et al.* 1993, Árnason *et al.* 1993), lo que sugiere que no debe distinguirse entre las subfamilias Balaenopterinae y Megapterinae. Las filogenias de DNA mitocondrial muestran que la ballena gris, *Eschrichtius robustus*, tradicionalmente reconocida en una familia aparte, tiene una relación cercana con el clado formado por *Megaptera* y *B. physalus*. El primer registro fósil de la ballena gris se encuentra dentro del Pleistoceno de California con una edad superior a 100,000 años (Barnes y McLeod 1984). Resultados similares se han obtenido estudiando el DNA satélite (Árnason *et al.* 1992).

Una filogenia del intrón 1 de la actina de los misticetos (datos no publicados de L. Medrano y C.S. Baker, Figura 4) sugiere que *Megaptera*, *Eschrichtius* y *B. physalus* forman un clado monofilético soportado por varias sinapomorfias que se originó hace 6 - 10 millones de años. La especie *M. novaeangliae* en esta filogenia de DNA nuclear parece haberse originado durante el Mioceno tardío o Plioceno temprano hace 4 - 6 millones de años. También en la filogenia del intrón 1 de la actina, se distinguen en la ballena jorobada dos clados principales (Palumbi y Baker 1984) cuya divergencia es cercana a la de los tres principales clados mitocondriales (2 - 4 millones de años, Baker y Medrano-González, en prensa). Estos resultados sugieren que la especie ancestral a la ballena gris y a la jorobada es el rorcual común y que el origen de la ballena gris debe ser más antiguo que lo indicado por el registro fósil.

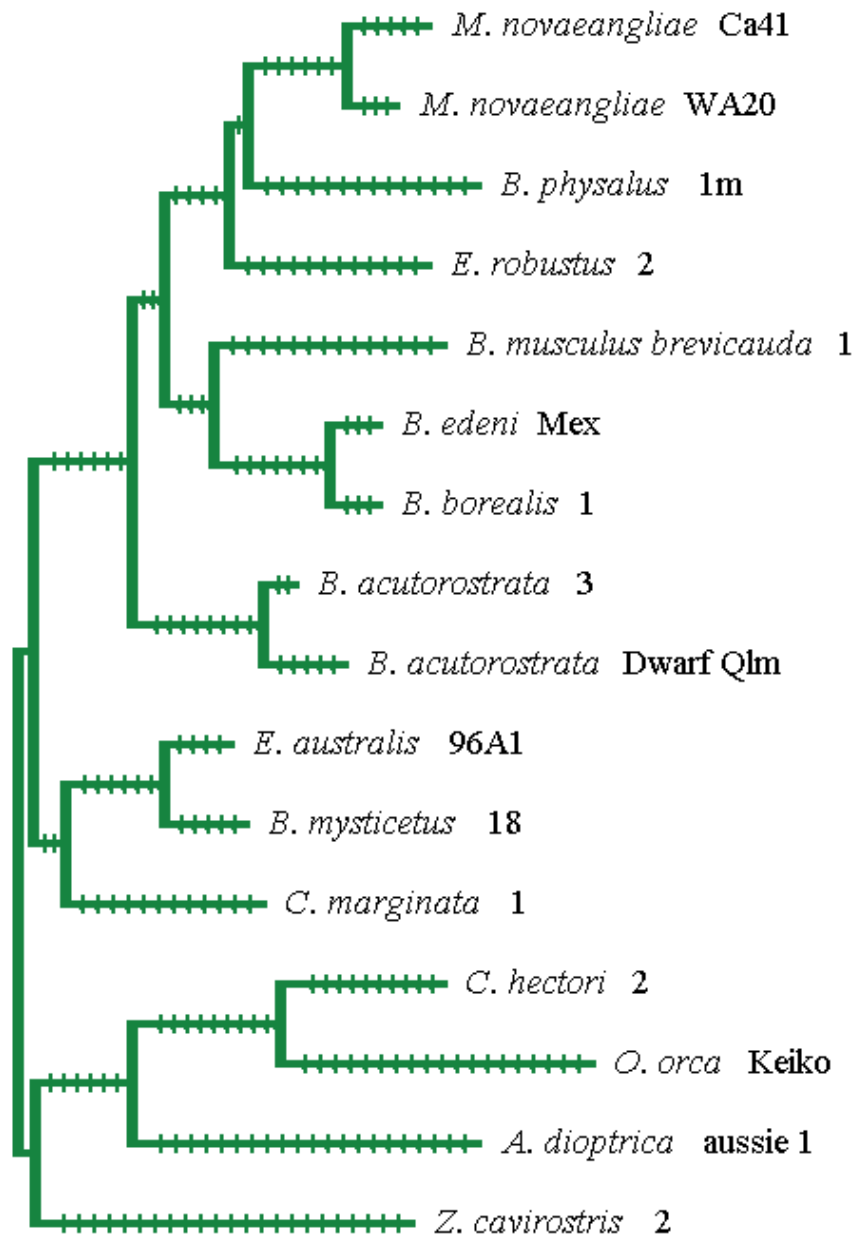


Figura 4. Filogenia del intrón 1 de las actina de los mysticetos utilizando el método de máxima verosimilitud con el delfín de Hector (*Cephalorynchus hectori*), la orca (*Orcinus orca*), la marsopa de anteojos (*Australophocaena dioptrica*) y el zifio de Cuvier (*Ziphius cavirostris*) como grupo externo. Se indica la clave de cada ejemplar en los bancos de tejidos de C.S. Baker en la Universidad de Auckland y de L. Medrano en la UNAM. La longitud de las ramas es proporcional al número de cambios indicados en ellas. Se muestran los dos principales clados de ballenas jorobadas identificados inicialmente por Palumbi y Baker (1984). La longitud promedio de las secuencias es de 1355 pb (1325 - 1367) y para los mysticetos el marcador evoluciona con una tasa de sustitución de 0.15 - 0.20% por millón de años. Datos no publicados de L. Medrano y C.S. Baker (Medrano González *et al.* 2002). MystActML.bmp.

3. Colecciones de referencia

En el mundo se encuentran varios especímenes, como fetos, esqueletos, cráneos, huesos y órganos como la laringe, de ballenas jorobadas de diversos lugares. Algunos sitios en que se han depositado estos materiales son el Museo Nacional de Ciencia en Tokyo, el Instituto Smithsonian en Washington y el Museo de Queensland en Brisbane. También existen diversas colecciones de muestras de piel y grasa subcutánea para análisis genéticos y toxicológicos, catálogos de fotografías de aletas caudales y dorsales para identificación individual y grabaciones de los sonidos denominados cantos. Colecciones importantes de esta naturaleza son las del proyecto internacional YONAH (Years of the North Atlantic Humpback whale). Materiales de ballenas jorobadas de México, hasta donde conocemos los autores, se encuentran en los siguientes sitios:

Facultad de Ciencias UNAM: Fotografías y grabaciones de cantos de Nayarit, Jalisco y Revillagigedo, muestras de piel y dermis superficial de Baja California Sur, Nayarit, Jalisco y Revillagigedo así como cortes histológicos de piel, muestras de grasa subcutánea y huesos de Nayarit y Jalisco.

Instituto de Biología UNAM: Huesos del sur del Pacífico mexicano.

Universidad Autónoma de Baja California Sur: Fotografías de todo el Pacífico mexicano incluyendo el Golfo de California, muestras de piel, un cráneo incompleto y grabaciones de cantos de Baja California Sur.

Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas IPN: Grabaciones de cantos de Nayarit, Jalisco y Revillagigedo.

Instituto Tecnológico del Mar 6: Fotografías de Nayarit y Jalisco.

Centro Regional de Investigación Pesquera de La Cruz de Huanacastle: Fotografías, cráneos, huesos y tejidos blandos de Nayarit y Jalisco.

Centro Regional de Investigación Pesquera de La Paz: Cráneo completo identificado como de *Balaenoptera physalus*.

Cielo Abierto, Ecotours, Wildlife Connection y Vallarta Adventures: Fotografías de Nayarit y Jalisco.

University of Michigan: Fotografías, grabaciones de cantos y muestras de piel y dermis superficial de las Islas Revillagigedo.

Humboldt State University: Fotografías y grabaciones de cantos de las Islas Revillagigedo.

University of California at Berkeley: Muestras de piel de Baja California Sur.

Cascadia Research Collective: Fotografías del sur del Pacífico mexicano.

National Marine Mammal Laboratory: Fotografías de Baja California Sur, Nayarit, Revillagigedo y sur del Pacífico mexicano.

Smithsonian Institution: Muestras de tejidos y lugares no especificados.

University of Auckland: Muestras de piel y dermis superficial de Baja California Sur y depósito temporal de muestras de piel y dermis superficial de Nayarit, Jalisco y las Islas Revillagigedo como parte de una colección de muestras de todo el mundo.

(Hernández Ventura *et al.* 2001, Katona 1991, Miyazaki 1986, Mizroch, 1994, National Marine Fisheries Service 1991, Paterson y Van Dyck 1991, Quayle 1991, 2001, Vidal 1991).

4. Filogeografía

4.1. Distribución mundial.

Las ballenas jorobadas son cosmopolitas y su distribución se extiende desde los trópicos hasta el margen de los hielos subpolares. Como otros misticetos, las ballenas jorobadas tienen un ciclo migratorio anual. Durante el verano se alimentan en altas latitudes en zonas de alta productividad y durante el invierno migran a regiones subtropicales de aguas someras con temperatura superficial cercana a 25 °C cerca de costas continentales, islas y bancos en donde se reproducen, esto es, se aparean, paren y crían a sus recién nacidos durante sus primeros meses de vida. Se considera que las ballenas jorobadas en las tres principales cuencas oceánicas de su distribución constituyen sendas poblaciones, esto es: Pacífico norte, Atlántico norte y Océano Austral. Según las conexiones migratorias entre las zonas de distribución invernal (subtropical y tropical) y de verano (subpolar), cada población a su vez se subdivide en stocks, en la terminología de la Comisión Ballenera Internacional, que corresponden a subpoblaciones, esto es, unidades demográficas relativamente aisladas entre las que hay flujo génico. Diversas investigaciones muestran que las ballenas jorobadas son más fieles a sus destinos de alimentación que a los de reproducción. La distribución actual de la especie es en general la original pero algunos estudios sugieren algunos cambios en la distribución de zonas de alimentación posteriores a la etapa de captura comercial del siglo XX (Figura 5). En el Atlántico norte existe una subpoblación occidental que se alimenta frente a las costas de Norteamérica, con límite austral en Massachusetts y Groenlandia y se reproduce en aguas adyacentes a las Antillas, especialmente en costas de la República Dominicana y las Antillas menores. Existe asimismo una subpoblación oriental que se alimenta en aguas adyacentes a Islandia, Noruega y las Islas Británicas y que tal vez se reproduce alrededor de Archipiélagos del Atlántico nororiental como el de Cabo Verde. Estas subpoblaciones se han definido fundamentalmente por el estudio de las ballenas en sus zonas de alimentación y no se conoce con certeza la relación de éstas con las zonas de reproducción. Ocasionalmente, las ballenas jorobadas pueden verse en el Mar Mediterráneo y Golfo de México. En el Pacífico norte existe una subpoblación occidental o asiática que se alimenta tan al sur como la Isla de Honshu, alrededor de las Islas Kuriles, el Mar de Okhotsk, la Península de Kamchatka, el Mar de Chukchi y las Islas Aleutianas occidentales. Esta subpoblación se reproduce en las costas al sur de Japón, sur de China y Corea y alrededor de islas como las Ryukyu, Taiwán, las Filipinas orientales, las Mariana y las Marshall. La subpoblación

hawaiana o central se alimenta frente a las costas de Alaska y las Islas Aleutianas orientales y se reproduce alrededor de las Islas Hawai, especialmente Maui y Hawai. La subpoblación americana u oriental se alimenta frente a las costas de Washington, Oregon y California y se reproduce frente a las costas del sur de Baja California hasta América central. Existe una subpoblación también alrededor de las Islas Revillagigedo cuyo destino de verano principal no se ha identificado habiendo unos pocos avistamientos de estos animales desde Vancouver hasta la costa occidental de Alaska. Las ballenas jorobadas pueden verse también regularmente en el Golfo de California inclusive durante el verano.

En el Océano Austral se considera la existencia de seis subpoblaciones que corresponden a las seis regiones antárticas reconocidas por la Comisión Ballenera Internacional. Durante el verano, las jorobadas se alimentan al sur de la Convergencia Antártica ($\sim 60^\circ$ S) y hasta el margen de los hielos. La región antártica I alrededor de la Península antártica es el destino de verano de ballenas jorobadas que migran desde las costas de Ecuador, Colombia, Panamá e inclusive Costa Rica y posiblemente de Brasil. La región antártica II (60° W - 0°) corresponde a ballenas cuyo destino de invierno es la costa occidental de África en el Golfo de Benguela. Las ballenas de la región antártica III (0° - 70° E) se reproducen en la costa oriental de África desde Madagascar hasta Etiopía. La región antártica IV (70° - 130° E) es la zona de alimentación de ballenas jorobadas que se reproducen en la costa occidental de Australia. La región antártica V (130° E - 170° W) corresponde a ballenas jorobadas que se reproducen en la costa oriental de Australia, especialmente Queensland, el Mar de Coral, islas diversas de la Polinesia como Tonga Fiji y las Cook así como la Nueva Caledonia. Finalmente, la región antártica VI (170° - 120° W) puede ser el destino de verano de jorobadas de las áreas V y I e islas como Tahtí, las Tuamotú y las Marquesas. Existe un grupo de ballenas jorobadas en el Océano Índico cuyas migraciones y relación demográfica con otras poblaciones no están bien establecidas. La distribución de estos animales abarca el Golfo de Aden, Golfo Pérsico, Golfo de Omán, Mar Árabe, costas de la India y Sri Lanka y Bahía de Bengala. La presencia de estos animales durante todo el año en la región sugiere que ésta es una población diferente de las tres principales (Baker *et al.* 1998, Dawbin 1966, Doroshenko 2000, Johnson y Wolman 1984, Leatherwood y Reeves 1983, National Marine Fisheries Service 1991, Nishiwaki 1972, Perry *et al.* 1990, Perry *et al.* 1999, Rice 1998, Tomilin 1967, Townsend 1935, Watson 1985, Winn y Reichley 1985).

4.2. Distribución en México.

En México, las ballenas jorobadas pueden encontrarse en todo el Pacífico mexicano fundamentalmente de octubre a mayo y en el Golfo de California durante todo el año. No se ha documentado la presencia de ballenas jorobadas en aguas mexicanas del Golfo de México o Mar Caribe pero, de ocurrir, se trataría de eventos ocasionales fuera de la distribución regular. El primer registro científico de la ballena jorobada en México es el de Scammon (1874) quien la refiere particularmente en la Bahía de Banderas y cuyas observaciones le llevaron a inferir el ciclo migratorio anual de esta especie (Figura 6). La distribución invernal de las ballenas jorobadas se asocia a aguas sobre la plataforma continental con temperatura superficial cercana a 25° C. A estos animales se les encuentra durante el invierno en las costas desde el sur de Baja California hasta América central y alrededor de las Islas Revillagigedo. En Baja California se encuentran desde la Isla Cedros bordeando hacia el sur hasta Loreto del lado oriental de la península. La ocurrencia de jorobadas es mayor en la región de Los Cabos en donde su presencia se ha documentado al menos desde noviembre hasta abril con mayor abundancia en marzo.

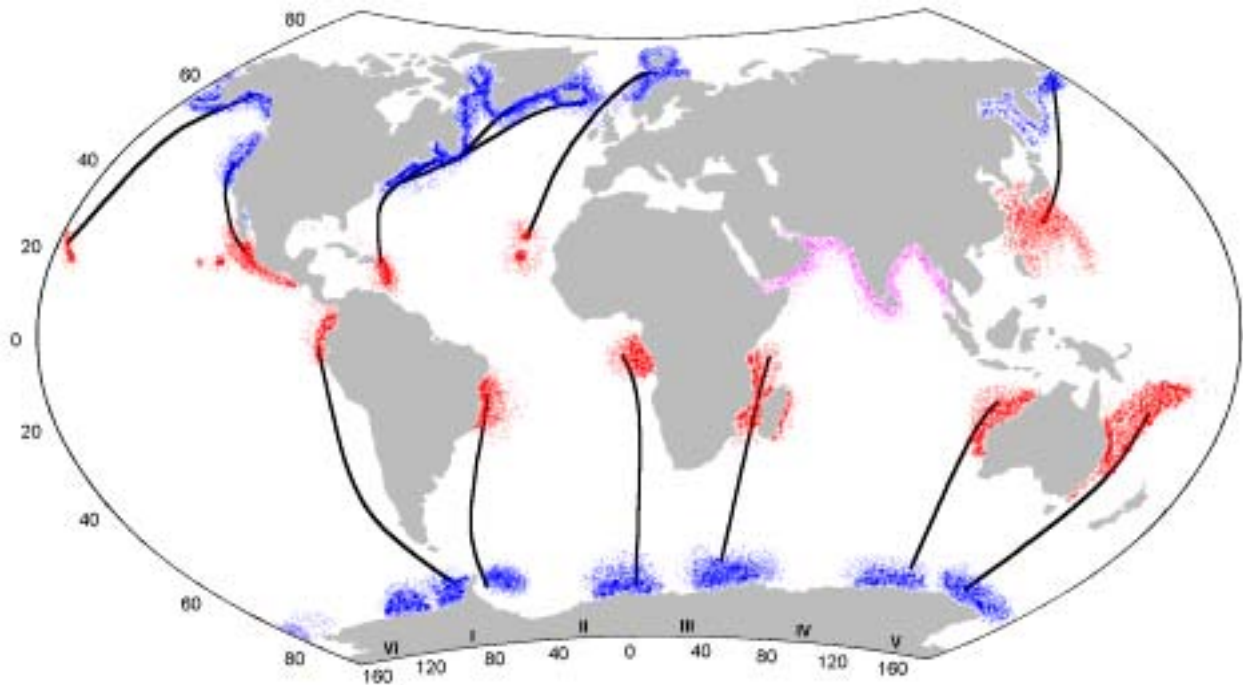


Figura 5. Distribución de las ballenas jorobadas en el mundo. En negro se indican las conexiones migratorias de las zonas de alimentación en verano (azul) con las zonas de reproducción invernales (rojo). Se desconoce la conexión migratoria de las ballenas de Revillagigedo con sus zonas de alimentación. En morado se indica la población del Océano Índico que parece residir ahí todo el año. MnoMundo.bmp.

En la costa continental se encuentra a las ballenas jorobadas desde Sinaloa hasta América central habiendo registros diversos en las costas de Nayarit, Jalisco, Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Chiapas. Las jorobadas se agregan particularmente en la región comprendida por la Bahía de Banderas, las Islas Marías y la Isla Isabel en donde se les puede observar desde fines de octubre hasta principios de mayo con mayor abundancia durante enero y febrero. Se ha observado que en esta zona las jorobadas pueden alimentarse ocasionalmente cuando proliferan bancos de peces como las sardinias (*Sardinops*). Las ballenas jorobadas en las Islas Revillagigedo se han observado desde noviembre hasta mayo con mayor abundancia en marzo particularmente en las Islas Socorro y Clarión. La distribución espacial y temporal de las ballenas jorobadas en la Boca del Golfo de California sugiere que muchos de estos animales tal vez arriban un poco alejados de la costa de Baja California y abandonan las zonas de invierno pasando por la región de Los Cabos. Se considera que las ballenas de la Boca del Golfo de California y de las costas Baja California son una misma agregación. En el Golfo de California, las ballenas jorobadas se observan prácticamente todo el año frente a las costas de Baja California Sur y particularmente durante el verano en la región de Las Grandes Islas. Con frecuencia, las ballenas jorobadas se encuentran alimentándose en esta zona.

En la Bahía de Banderas y en la Isla Socorro se ha determinado que las hembras con cría se asocian más estrechamente a aguas someras y protegidas mientras que los adultos y juveniles se dispersan mayores distancias pudiendo ocasionalmente encontrarse en zonas oceánicas. Se ha

registrado que la distribución espacial y temporal de las ballenas jorobadas en el Pacífico de México varía en función de los efectos del ciclo El Niño/La Niña sobre la temperatura superficial del agua. Además, ocurren cambios menores de distribución en un mismo invierno que derivan de los efectos de competencia sexual sobre movimientos de dispersión (Alvarez Flores 1987, Campos Ramos 1989, Campos Ramos y Aguayo Lobo 1993, Darling y McSweeney 1985, Gendron y Urbán 1993, Johnson y Wolman 1984, Ladrón de Guevara Porras 1995, 2001, Ladrón de Guevara *et al.* 1991, Medrano-González *et al.* 2001, Rice 1974, 1978, Salinas Vargas 2000, Salinas Zacarías y Bourillón Moreno 1988, Steiger *et al.* 1991, Tershy *et al.* 1991, Urbán Ramírez 2001, Urbán y Aguayo 1987).

En el Golfo de México y Mar Caribe la presencia de ballenas jorobadas es rara y fuera de la distribución normal. Avistamientos documentados en esta zona han ocurrido en las costas de Cuba y en la costa norte del golfo, desde los Cayos de la Florida hasta Galveston, Texas. En aguas mexicanas sólo existe un avistamiento durante el verano a aproximadamente 100 km al oriente de Tuxpan, Ver. en una profundidad cercana a 2000 m (Jefferson *et al.* 1992, Ortega Ortiz 2002, Weller y Schiro 1996).

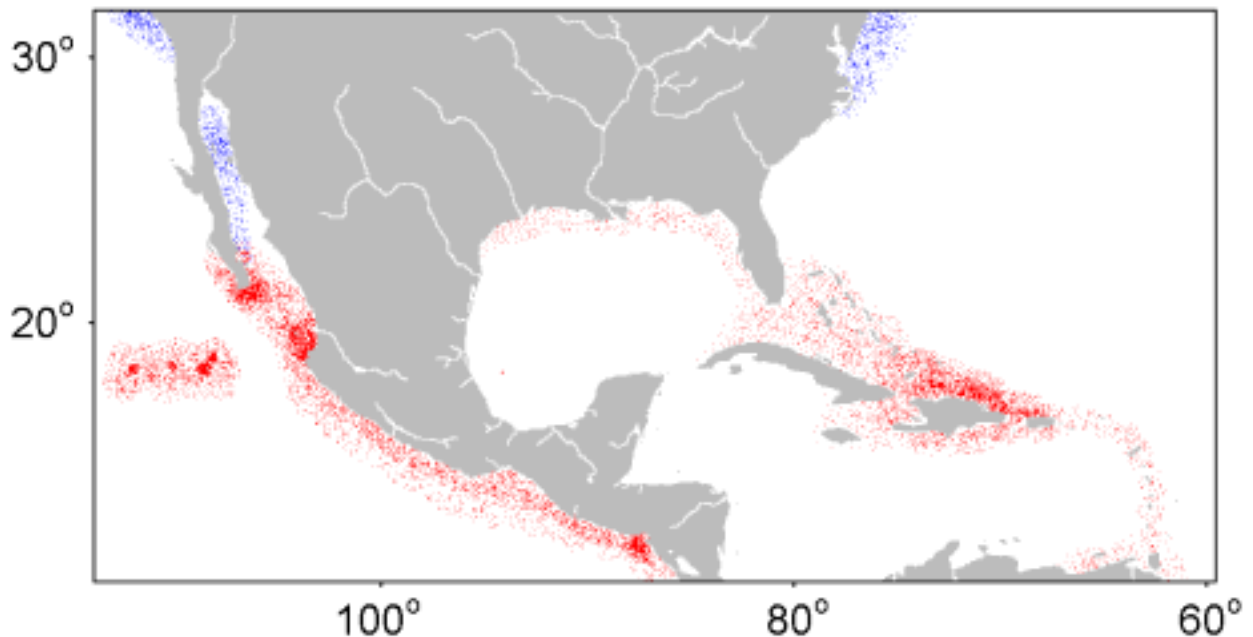


Figura 6. Distribución de la ballena jorobada en México y regiones aledañas. En rojo se indican zonas de estancia invernal y en azul zonas de alimentación durante el verano. La densidad del coloreado como reflejo de abundancia es subjetiva y puede estar sesgada por el esfuerzo diferencial entre localidades. MnoMexico.bmp.

4.3. Estructura filogeográfica e historia poblacional.

Las poblaciones de ballenas jorobadas se dividen de acuerdo a sus rutas migratorias y estas subpoblaciones a su vez tienen una subdivisión que es poco marcada y que puede notarse en flujos medidos por fotoidentificación, diferencias genéticas sutiles entre regiones cercanas así

como en una estructura temporal de la variación genética (Figura 7). Esta estructura poblacional jerárquica parece resultar de la filopatría que aprenden las crías de sus madres durante un ciclo migratorio anual antes de separarse por completo pocos meses después del destete. También se ha observado que la fidelidad a las zonas de alimentación es mayor que a las de reproducción y que la estimación de tamaño poblacional absoluto es siempre mayor en las zonas de reproducción. Lo anterior hace suponer que hay regiones de alimentación que no se han descrito y que la estructura poblacional consiste de varias manadas de alimentación relativamente pequeñas que se distribuyen durante el verano en zonas más o menos específicas. Durante el invierno, las ballenas jorobadas de distintas manadas se mezclan en regiones de reproducción relativamente grandes dentro de las cuales se mueven continuamente. Las hembras con crías tienen una movilidad menor y distribución en aguas más someras y tibias. Asimismo, durante el verano las ballenas jorobadas forman agrupaciones en las que hay cooperación e incluso división del trabajo para alimentarse. Durante el invierno, las ballenas jorobadas forman agrupaciones en las que hay esencialmente competencia entre los machos por aparearse la cual puede observarse en diversas formas de agresión. Estos hábitos parecen una estrategia evolutiva que optimiza las consecuencias de la filopatría y de la dispersión. La filopatría marcada a las zonas de alimentación y la conducta cooperativa de las ballenas favorece el aprendizaje de formas de captura de alimento eficientes y especializadas, como es el uso de redes de burbujas en aguas adyacentes a las costas de Alaska suroriental. La mezcla en las zonas de reproducción por su parte promueve el flujo génico dentro de las poblaciones manteniendo un tamaño efectivo relativamente grande. A su vez, la filopatría a las zonas de reproducción permite particularmente a las hembras encontrar condiciones adecuadas de parto y crianza y la dispersión en las zonas de alimentación ayuda a la búsqueda de nuevas zonas propicias cuya colonización hace incrementar la abundancia de las poblaciones.

Porque la reproducción de las ballenas jorobadas depende de aguas someras y tibias, posiblemente como resultado de la capacidad de termorregulación de los recién nacidos, las poblaciones de esta especie están sujetas a ciclos de expansión y contracción asociados a las glaciaciones. En la costa pacífica de América parece que durante las glaciaciones las poblaciones de ballenas jorobadas se reducen probablemente por la menor extensión de las zonas de alimentación que resultan de una mayor amplitud del margen de los hielos subpolares. Esto hace que la distribución de verano e invierno sea más ecuatorial lo que, junto con el área reducida de aguas cálidas en el ecuador, facilita el intercambio de ballenas entre los hemisferios norte y sur. Este intercambio también se promueve por la presencia de regiones de alta productividad, como el Domo de Costa Rica y el Golfo de California, cerca de las regiones de reproducción en el Pacífico mexicano y de Centroamérica. Durante los periodos interglaciales, las áreas de alimentación se incrementan conforme se retrae el frente de los hielos subpolares y una población creciente de ballenas jorobadas se dispersa en nuevas áreas de reproducción dando lugar a la estructura jerárquica que se observa actualmente mediante la combinación de filopatría y dispersión. Esta fenomenología explica el origen de la subpoblación hawaiana al final de la pequeña glaciación que ocurrió del siglo XV al XVIII y después de la cual las costas de Alaska central y suroriental se abrieron para la alimentación de las ballenas jorobadas a fines del siglo XVIII y principios del XIX. Como sugiere la variación genética mitocondrial, la distribución de las ballenas jorobadas en el Pacífico norte es originalmente anfipacífica como la de la ballena gris siendo la subpoblación asiática tan antigua como la americana y con una edad de al menos 100,000 años que corresponde al final de la glaciación Illinoiana. El Atlántico norte durante las glaciaciones se enfría considerablemente habiendo solamente temperaturas cercanas a los 25 °C en el Mar Caribe. El análisis de la diversidad genética mitocondrial indica que la población del

Atlántico norte ha tenido una introgresión muy amplia de la población del Océano Austral a través del Caribe habiendo una dispersión de las zonas de alimentación desde la costa oriental de América, hacia Groenlandia y luego hacia Islandia y Noruega. La irrupción al Atlántico norte parece haber ocurrido fundamentalmente desde el Océano Índico. Se requiere caracterizar demográfica y genéticamente las zonas de reproducción en el Atlántico nororiental, Atlántico sur e Índico occidental para conocer mejor la historia de esta población (Baker y Medrano González, en prensa, Baker *et al.* 1993, 1994a, 1998, COHMAP members 1988, Herman 1979, Ladrón de Guevara Porras 2001, Medrano-González *et al.* 1995, 2001, Perry *et al.* 1990, Ruddiman 1987, Urbán Ramírez 2001, Urbán *et al.* 2000, Williams *et al.* 1993).

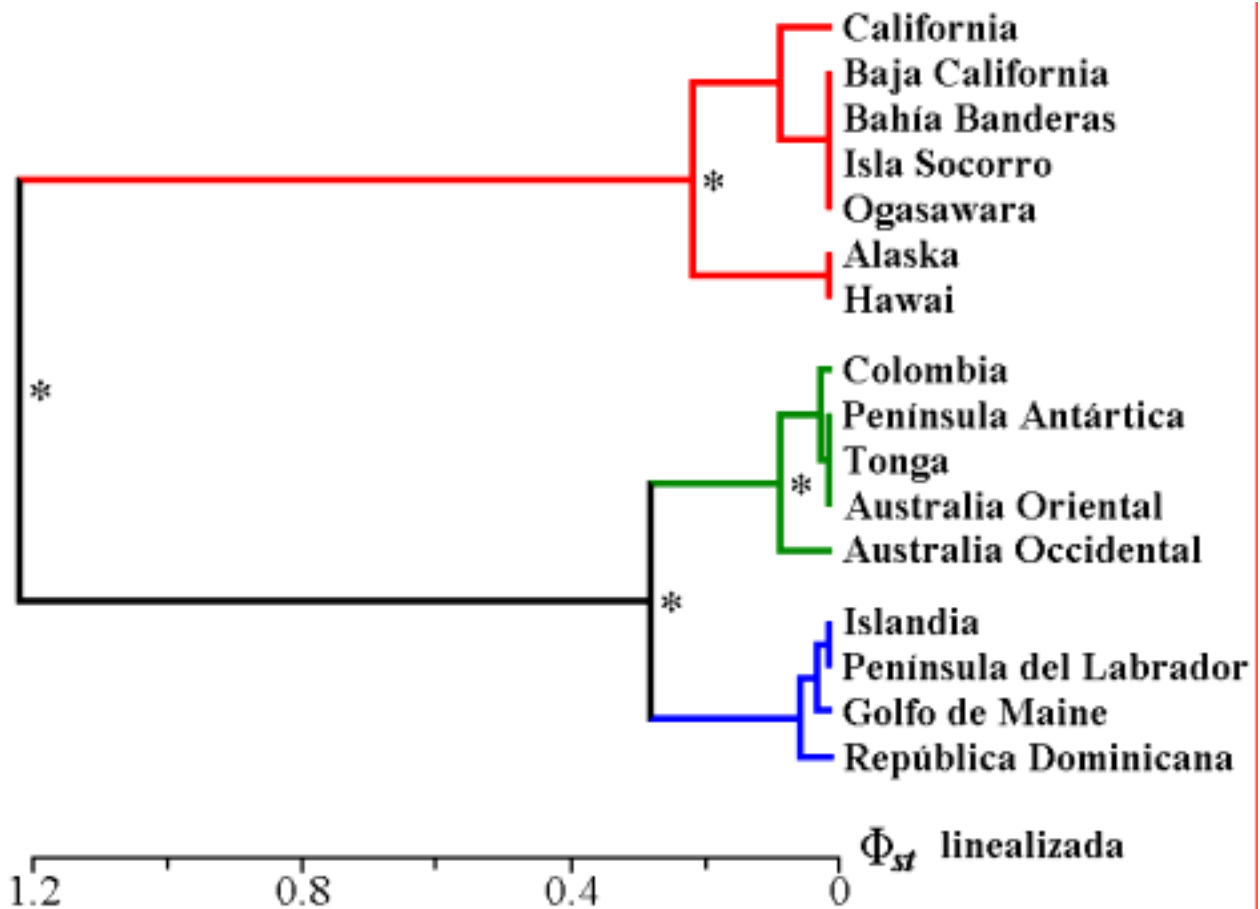


Figura 7. Dendrograma de similitud genética entre distintas agregaciones de verano e invierno de las ballenas jorobadas de todo el mundo (Rojo, Pacífico norte; Verde, Océano Austral; Azul, Atlántico norte) obtenido por el método WPGMA aplicado a datos de diferenciación nucleotídica mitocondrial (Φ_{st}). Los asteriscos indican niveles de diferencias estadísticamente significativas. Datos más extensos del Atlántico norte muestran una diferencia significativa entre las agregaciones de alimentación occidentales (costa oriental de América y Groenlandia) y orientales (Islandia y Noruega). Tomado de Baker y Medrano-González (En prensa). MnoMtPob.bmp.

5. Ambiente

5.1. Hábitat y macroclima.

Las ballenas jorobadas se encuentran en aguas someras sobre la plataforma continental, sobre bancos o adyacentes a islas oceánicas. Durante el verano, estos animales se alimentan en latitudes de 35 a 65° en regiones con una alta productividad en las cuales pueden encontrar parches con alta densidad de presas. Las zonas de alimentación de esta especie en lugares como fiordos, canales, bancos y márgenes de la plataforma continental, comúnmente presentan surgencias y/o convergencia de corrientes. Las ballenas jorobadas durante el verano no rebasan el margen de los hielos subpolares y en el caso del Océano Austral se concentran al sur de la Convergencia Antártica. Estos animales pueden buscar su alimento en profundidades de hasta 200 m y durante la fase de alimentación pueden hallarse en aguas con temperatura superficial de 2 a 21 °C. Debido a que la productividad del mar es variable en tiempo y espacio, ocurren cambios irregulares a corto plazo en la distribución de verano de las ballenas jorobadas.

Durante el invierno, las ballenas jorobadas se encuentran en regiones tropicales y subtropicales con latitudes de 0 a 35° y temperatura superficial de hasta 28 °C que es considerablemente alta entre los misticetos. Normalmente, durante el invierno las ballenas jorobadas se encuentran en aguas con temperatura 20 - 25 °C. Particularmente las hembras con crías recién nacidas prefieren aguas someras y tranquilas en sitios como radas y bahías y su preferencia por aguas con temperatura cercana a 25 °C es más marcada que otras clases de sexo y estado reproductivo. En las zonas de invierno, las ballenas jorobadas casi no presentan buceos profundos pero pueden permanecer sumergidas por largos periodos en la actividad de canto de los machos. La distribución invernal de las ballenas jorobadas es bastante regular pero puede modificarse en los patrones de abundancia como resultado de las variaciones oceanográficas anuales. El fenómeno de El Niño/La Niña tiene un efecto marcado en la distribución invernal de las ballenas jorobadas en la costa americana del Pacífico. Las ballenas jorobadas no se asocian a climas particulares. Comúnmente, sus zonas de alimentación en verano tienen clima subpolar con lluvias invernales mientras que sus zonas de alimentación tienen clima tropical o subtropical en los que puede haber lluvia en verano o durante todo el año (Dawbin 1966, Ladrón de Guevara Porras 2001, National Marine Fisheries Service 1991, Winn y Reichley 1985).

5.2. Refugios.

Las ballenas jorobadas en sus zonas de verano e invierno de todo el mundo interactúan con los humanos en diferentes formas e intensidades y es particularmente notable el incremento de las actividades turísticas sobre estos animales que ocurre sobre todo en sus áreas de reproducción. En algunos lugares, como las Islas Hawai, se han reservado ciertas áreas para uso exclusivo de las ballenas y adonde solamente puede hacerse investigación científica. Difícilmente pueden definirse sitios a los que se les considere refugios y en México se encuentra uno que es casi prístino. Este es el Archipiélago Revillagigedo el cual se declaró como una Reserva Especial de la Biósfera en 1994. Debido a su lejanía a la costa y a asentamientos humanos y a que esta región es poco visitada, la agregación de ballenas jorobadas se encuentra casi libre de interacciones con los humanos fuera de las escasas embarcaciones que circulan en el área tales como buques de la Armada de México y barcos pesqueros. Durante la última década parecen ocurrir cada vez con más frecuencia embarcaciones turísticas provenientes fundamentalmente de los Estados Unidos

de América para la práctica de pesca deportiva y observación de ballenas. Los autores desconocemos la legalidad, forma e intensidad de estas actividades pero tenemos certeza de que pueden representar una alteración importante a la que ha sido hasta la década de los 1990s tal vez la zona de reproducción de ballenas jorobadas menos perturbada en el mundo.

5.3. Situación actual del hábitat con respecto a las necesidades de la especie.

Como otros mamíferos marinos, las ballenas jorobadas se cazaron durante los siglos XIX y XX hasta casi extinguirse. Su captura comercial se detuvo en 1955 en el Atlántico norte y en 1966 en el resto del mundo. Las ballenas jorobadas desde la segunda mitad del siglo XX se han expuesto a una cantidad y diversidad crecientes de interacciones con los humanos. El estado del hábitat de la especie está definido fundamentalmente por estas interacciones que se tratarán con más detalle en la sección 8. para el ámbito mundial y de México. Brevemente, las ballenas jorobadas son asediadas cada vez más por embarcaciones de turistas especialmente en varias de sus zonas de reproducción cerca de las costas donde hay grandes asentamientos humanos como Hawaii, la costa pacífica mexicana, la costa pacífica colombiana y las costas de Australia oriental entre otras. Algunas zonas de alimentación de las ballenas jorobadas, como las costas de Alaska y de la Península del Labrador, asimismo presentan una considerable actividad humana. El ruido causado por embarcaciones en tránsito y diversas actividades industriales y militares en el mundo, particularmente en aguas de los Estados Unidos de América, se considera un factor de perturbación importante para los mamíferos marinos en general y para la ballena jorobada en particular. Las interacciones con pesquerías, colisiones con barcos, degradación del hábitat y competencia con los humanos por recursos son también efectos considerables que los humanos tienen en las ballenas jorobadas directamente o sobre su hábitat (National Marine Fisheries Service 1991, Perry *et al.* 1999). Debido a la dependencia de las ballenas jorobadas de aguas muy productivas para la alimentación y de aguas someras y tibias para la reproducción, el controversial cambio climático tiene potencialmente efectos drásticos a largo plazo en los hábitats de alimentación y reproducción en los cuales se esperan al menos cambios de distribución y estructura filogeográfica naturales en la especie. La combinación de este cambio, especialmente lo que es inducido por los humanos, en combinación con la interacción de los humanos y las ballenas jorobadas, puede generar una tendencia difícilmente tratable en la degradación de los hábitats de la ballena jorobada y con ello un problema severo para conservar esta y otras especies marinas (Burns 2001, Chittleborough 1991, Medrano-González *et al.* 2001).

En México las ballenas jorobadas se asocian a zonas costeras del Pacífico, el Golfo de California y las Islas Revillagigedo. En la costa del Pacífico y en el Golfo de California se desarrollan diversas actividades humanas que interactúan con las ballenas como la pesca artesanal e industrial así como un turismo creciente y que en la última década ha intensificado las actividades de observación de la especie. En esta región existen asimismo grandes y numerosos desarrollos urbanos que ocupan hábitats de las jorobadas y casos de colisión con embarcaciones mayores. El Golfo de California es la zona en donde las ballenas jorobadas se alimentan regularmente y por tanto es posible que incorporen contaminantes químicos. La incorporación cutánea de contaminantes en otras zonas costeras asimismo es posible. En el Golfo de California asimismo se estudia el efecto de la actividad pesquera, particularmente de la sardina (*Sardinops*) en las poblaciones de mamíferos marinos que incluyen a un grupo de alimentación de ballenas jorobadas. Los efectos de la contaminación sobre el mar son más evidentes cerca de la costa en donde las especies tienen un mayor contacto con materiales de desecho y con mareas rojas que

pueden ser causadas por la misma degradación del hábitat. El Golfo de California es un área que recibe grandes cantidades de contaminantes de diversas fuentes como la industria y la agricultura y en donde han ocurrido mortandades masivas de especies marinas incluyendo cetáceos. En las Islas Revillagigedo hay alguna observación turística de ballenas jorobadas por las escasas embarcaciones turísticas provenientes fundamentalmente de los Estados Unidos de América. No se ha determinado el efecto que en la especie pueden tener erupciones submarinas como la ocurrida cerca de la Isla Socorro en 1993. Las Islas Revillagigedo constituyen uno de los pocos sitios en el mundo que están aún poco perturbados por el hombre y se les puede considerar por tanto un refugio. Aunque se conocen algunos datos sobre las interacciones mencionadas arriba en nuestro país, éstas no se han caracterizado debidamente ni se han determinado los efectos de éstas en el nivel poblacional.

6. Historia natural de la especie

6.1. Hábitos y conducta y uso de hábitat.

Las ballenas jorobadas tienen comportamientos y actividades contrastantes entre las fases de verano e invierno de su ciclo migratorio anual. En el verano, las ballenas jorobadas forman grupos relativamente estables en los que se alimentan juntas, habiendo cooperación y división del trabajo entre ellas mediadas por sonidos. Se han registrado asociaciones entre individuos que perduran a través de años. Hay variaciones en la forma de alimentación en distintos lugares siendo de destacar la formación de las llamadas redes de burbujas característica de las costas de Alaska, que también se ha observado frente a las costas de Baja California Sur y la observación reciente de aglutinación de presas con coletazos y alimentación del fondo en el Atlántico norte.

Durante el invierno, las ballenas casi no se alimentan, dan a luz y cuidan a sus críos y hay una fuerte competencia entre los machos por la búsqueda y monopolización de hembras con las cuales aparearse. La alimentación durante el invierno ocurre en forma oportunista y en México se ha registrado en aguas adyacentes a Baja California Sur y frente a las costas de Nayarit. En general, en la fase invernal abundan los comportamientos agonistas y diversos despliegues en superficie como saltos, recargones, coletazos laterales y dorsoventrales, así como golpes con las aletas pectorales. No se ha observado la cópula de estos animales, lo que hace suponer que es subacuática, pero se han registrado comportamientos de frotamiento y golpes con las aletas pectorales contra el agua y entre animales que parecen escarceos. Las agrupaciones son muy dinámicas pero pueden reconocerse formas de agrupación y actividad más o menos estereotipadas cuya ocurrencia puede constituir una descripción operacional de los hábitos invernales de la especie. Estas son: 1) Solos. Animales juveniles y/o adultos de ambos sexos que transitan entre agrupaciones conespecíficas; 2) Cantores. Machos adultos solitarios que permanecen en un área por varias horas emitiendo los sonidos estructurados denominados cantos. Los cantos se emiten a profundidades relativamente bajas (ca. 20 m) en periodos de 10 - 30 minutos entre los cuales el cantor sale a respirar; 3) Parejas de adultos y/o juveniles. Formadas generalmente por un macho y una hembra alrededor del apareamiento o por machos aliados. Las parejas de hembras parecen agrupaciones inusuales y no estables; 4) Hembras con su cría recién nacida; 5) Hembras con su cría y una escolta. La escolta es un macho juvenil o adulto que presumiblemente espera que la hembra entre en estro y 6) Grupos de competencia. Estos son

conjuntos de tres o más animales adultos y/o juveniles y hasta 15 raramente, en los que hay una actividad agonística intensa que se ha caracterizado como de competencia entre machos. Tradicionalmente se ha descrito que hay una hembra que ocupa una posición nuclear pero se han observado grupos con únicamente machos. Puede haber una cría y por lo tanto una hembra. Las agrupaciones de machos con hembras y crías son más frecuentes hacia el final del invierno. La alianza entre machos parece una estrategia de competencia en los grupos para desplazar a escoltas primarias y el fenómeno puede ser un vínculo entre la evolución del sistema de competencia precopulatoria de la jorobada y el sistema de competencia espermática característico de las ballenas francas (*Balaena*, *Eubalaena*) y la ballena gris (*Eschrichtius robustus*) en el cual los machos se ayudan entre sí para aparearse con las hembras.

Es particularmente notable en las jorobadas la emisión de sonidos estructurados denominados cantos por parte de machos solitarios entre los que hay espaciamiento y cierto aislamiento acústico. Actualmente se discute acerca de si el canto es un despliegue de los machos para atraer hembras, una forma de jerarquización entre machos o una combinación de ambas cosas. Es interesante que los cantos de las ballenas jorobadas cambian durante el invierno pero tienen poca diferenciación entre la costa pacífica mexicana y las Islas Revillagigedo. Asimismo, hay cambios sincronizados entre los cantos de Revillagigedo y de Hawai. Esto sugiere que la estructura del canto impone restricciones de diferenciación cultural haciéndola más lenta que la diferenciación genética al menos en términos de las técnicas con las que ambas cosas se caracterizan. El comportamiento de canto y de competencia agonística es alternativo y un macho puede optar por uno u otro en dependencia de las condiciones locales de competencia, abundancia, avance de la estancia invernal e incluso el clima. Se ha observado que las ballenas jorobadas incrementan las actividades de saltos y golpes con las aletas al aumentar la velocidad del viento probablemente para generar señales que alcancen mayores distancias ante el incremento en el oleaje. Se ha determinado que las hembras con críos recién nacidos prefieren aguas someras y tranquilas en sitios como radas y pequeñas bahías mientras que los demás animales pueden encontrarse en aguas abiertas sobre la plataforma continental. Se ha especulado que los cantores podrían buscar sitios, como pendientes de fondo rocoso, que favorezcan la propagación del sonido.

La notable actividad en superficie de las jorobadas, especialmente durante el invierno, les ha ganado adjetivos como los de las más acrobáticas y las más alegres sesgando la visión del público sobre la conducta de estos animales. Melville en su novela Moby Dick (1851) describe a la especie románticamente como...

*...the most gamesome and light-hearted of all
the whales, making more gay foam and white
water generally than any other of them.*

Una adjetivación contrastante y tal vez algo más correcta etológicamente, es la denominación de la especie por Cope (1871) como *Megaptera bellicosa*. Los despliegues en superficie de las ballenas jorobadas se facilitan por su anatomía distintiva con largas aletas pectorales, una gran envergadura de la aleta caudal y una proporción también alta entre el ancho y el largo del cuerpo. La emisión de cantos asimismo tiene una base anatómica en la presencia de un divertículo de la laringe alrededor del cual hay una musculatura desarrollada y compleja.

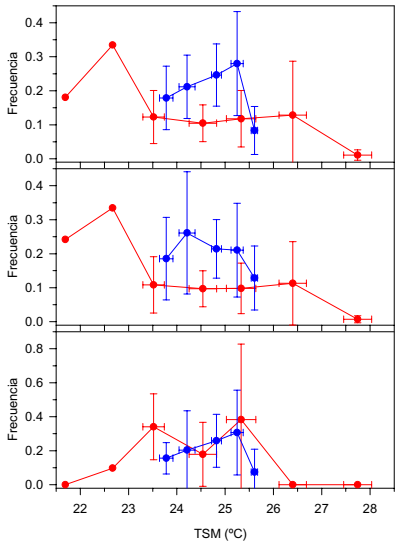
Parece que la migración de las ballenas jorobadas de las zonas de alimentación a las de reproducción se estimula por los cambios en la duración del día. La migración está estructurada

en clases de sexos y estados reproductivos. En el Hemisferio Sur y posiblemente en el Norte, los primeros animales en dejar las zonas de alimentación son las hembras con críos recién destetados, seguidas de animales inmaduros, machos maduros, hembras en descanso y hembras en preñez avanzada. Las hembras no parturientas, algunas de las cuales han sido fecundadas durante el invierno, son las primeras en abandonar las zonas de reproducción seguidas de los machos y animales inmaduros y finalmente de las hembras con críos recién nacidos. Se desconocen los factores que desencadenan la migración hacia las zonas de alimentación pudiendo ser alguna combinación del incremento en la temperatura del agua, el aumento de la duración del día y la disminución de las reservas de energía. Esta segregación parece una estrategia en la que los machos maximizan su estancia en zonas de reproducción para aparearse y las hembras maximizan su estancia en zonas de alimentación en relación con las demandas de energía para la reproducción. Se han observado regularmente animales en zonas de alimentación durante el invierno muchos de los cuales son hembras y se ha visto también que muchas hembras permanecen un tiempo breve en las zonas de reproducción, lo que se ha denominado filopatría temporal, o a lo largo de la ruta migratoria. Esto da como resultado una alta proporción de machos en las zonas de reproducción (alrededor de 3/1 - 4/1) de la que parece haber derivado el sistema de competencia precopulatoria y con ello un sistema de apareamiento poligínico al que se ha caracterizado como de dominancia entre machos *sensu* Emlen y Oring (1977) o alternativamente como un lek flotante *sensu* Clapham (1996). La estrategia diferencial de tiempo de alimentación y reproducción entre sexos de las ballenas jorobadas puede resultar de una restricción en la asimilación de reservas de energía en las hembras y en la transferencia de éstas a sus críos durante la preñez y la lactancia.

Diversos estudios muestran que las ballenas jorobadas son fieles a sus destinos migratorios de verano e invierno pero esta filopatría es más marcada a sus zonas de alimentación. Asimismo, las estimaciones de tamaño poblacional en el Pacífico norte son menores en las zonas de alimentación que en las de reproducción y en éstas últimas se observa un recambio continuo de animales a lo largo del invierno y entre años. Estudios genéticos asimismo indican la existencia de zonas de alimentación aún no caracterizadas entre las que se encuentra la correspondiente a las ballenas de las Islas Revillagigedo. Todo esto sugiere una estructura poblacional en la que hay manadas más o menos estables y especializadas en la alimentación en cierta zona, que se disgregan en distintas áreas de reproducción dentro de las cuales se mueven. Una evidencia posible es el hecho de que en Hawai se observa que la distribución espacial y temporal de las ballenas no es aleatoria habiendo cierta segregación. Esta aparente estructura de manadas también parece una estrategia que optimiza los beneficios de la filopatría, con la cual las ballenas se alimentan eficientemente y paren y cuidan a sus recién nacidos en sitios propicios, al mismo tiempo que se evita la endogamia mediante la dispersión entre las zonas de reproducción. Esta estrategia puede ocurrir si los machos son menos filopátricos al buscar pareja y el mecanismo para ello es justamente la dispersión de los machos en las zonas de reproducción como resultado de la competencia por el apareamiento. Consecuentemente, se observa que el flujo génico es mucho mayor en los machos que en las hembras. La dispersión diferencial por sexos asimismo puede provocar un uso específico del hábitat por clases de sexos y estados reproductivos que puede también favorecerse por los efectos de los humanos en las preferencias de hábitat.

En el invierno, las ballenas jorobadas prefieren aguas someras con temperatura cercana a 25 °C (Cuadro 1) y en el Pacífico mexicano se han observado cambios de abundancia entre zonas entre distintos años que pueden interpretarse como cambios de distribución asociados al ciclo El Niño/La Niña.

Cuadro 1. Distribución de la abundancia de los rorcuales jorobados en la Bahía de Banderas (BB, rojo, $N=63$ semanas) y la Isla Socorro (IS, azul, $N=86$ semanas) de acuerdo a la temperatura superficial del mar (TSM, °C) entre 1989 y 1999. Las barras de incertidumbre muestran la desviación estándar. Datos de Ladrón de Guevara Porras (2001), Juárez Salas (2001), Medrano González *et al.* (2000) y Robles Saavedra (En elaboración).

| Distribución | | Promedio | Mediana | Moda | Desviación | Asimetría | Curtosis |
|--|--------|----------|---------|------|------------|-----------|----------|
|  | Machos | | | | | | |
| | BB | 23.6 | 22.7 | 22.7 | 1.62 | 0.60 | -0.84 |
| | IS | 24.7 | 24.8 | 25.2 | 0.60 | -0.22 | -1.28 |
| Hembras | BB | 23.4 | 22.7 | 22.7 | 1.61 | 0.74 | -0.58 |
| | IS | 24.7 | 24.8 | 24.2 | 0.63 | 0.02 | -1.37 |
| Hembras/cría | BB | 24.3 | 24.5 | 25.3 | 0.95 | -0.23 | -1.40 |
| | IS | 24.7 | 24.8 | 25.2 | 0.58 | -0.33 | -1.19 |

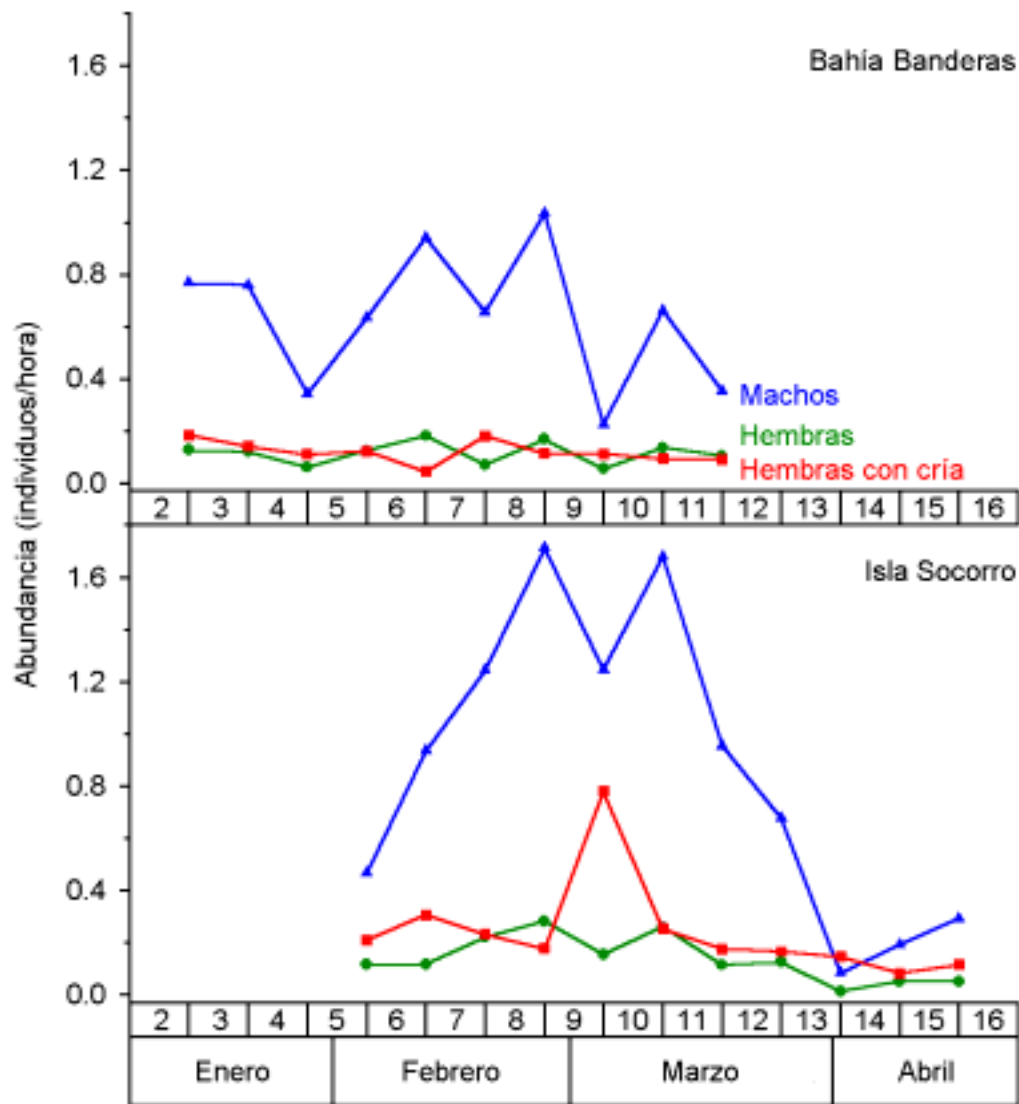


Figura 8. Perfiles temporales de abundancia relativa de ballenas jorobadas de distinto sexo y estado reproductivo en el Pacífico mexicano durante 1999. Los bloques numerados muestran las semanas transcurridas desde el 1 de enero. Tomado de Medrano-González *et al.* (2001). MnoDinamica.bmp.

Sin embargo, en un cierto momento y lugar, la abundancia de ballenas jorobadas varía considerablemente sin un patrón definido. Entre años y entre regiones, los perfiles temporales de la abundancia y de la ocurrencia de agrupaciones son distintos indicando la existencia de una dinámica social compleja sobrepuesta a las preferencias oceanográficas de la especie. Por ejemplo, en el invierno 1998/99 los perfiles temporales de ocurrencia de diferentes clases de sexo y estado reproductivo en el Pacífico mexicano (Figura 8) muestran una mayor abundancia de machos que cambia durante el invierno en forma paralela a la abundancia de las hembras no parturientas pero con una variación mayor. La abundancia de los machos cambia en forma inversa a las fluctuaciones de las hembras parturientas excepto al final de la temporada reproductiva. Estos cambios de abundancia pueden interpretarse como dispersión a zonas vecinas e indican que los movimientos de los machos en el Pacífico mexicano siguen la oportunidad de

encontrar hembras receptivas y que, al ser más abundantes que las hembras, estos movimientos amplifican pequeñas variaciones impredecibles en la abundancia local de las hembras. La abundancia de los machos es menor en la costa pacífica mexicana comparada a la Isla Socorro y también con fluctuaciones más frecuentes y de menor tamaño. Esto puede reflejar el hecho de que las agregaciones invernales costeras forman un gran continuo, al menos entre Nayarit y Baja California Sur, permitiendo que los machos se muevan fácilmente y se dispersen en toda la agregación. El área de agregación en las Islas Revillagigedo forma parches más pequeños y aislados haciendo que las ballenas se congreguen más y tengan menos movimientos entre islas en comparación a los movimientos entre zonas vecinas en la costa continental. Esto hace que las fluctuaciones de abundancia en las Revillagigedo sean mayores y menos complejas comparado a lo que ocurre en la costa. En resumen, la dinámica de competencia precopulatoria entre los machos y su asociación a las diferencias sexuales de estrategia de alimentación y reproducción, generan una dinámica de dispersión diferencial de sexos que, en conjunto con el tamaño y continuidad de las zonas de agregación invernal, han formado la particular estructura filogeográfica jerárquica de la especie (Baker 1985, Baker y Herman 1984, Baker y Medrano-González, en prensa, Baker *et al.* 1998, Brown y Corkeron 1995, Brown *et al.* 1995, Brownell y Ralls 1986, Cerchio *et al.* 1998, 2001, Clapham 1996, Clapham *et al.* 1992, Craig y Herman 1997, Darling y Bérubé 2001, Dawbin 1966, Falcone 1999, Gendron y Urbán 1993, Glockner-Ferrari y Ferrari 1990, Gómez Lozano 1998, Greenwood 1980, Jiménez Zárate 1992, Ladrón de Guevara Porras 2001, Ladrón de Guevara *et al.* 1991, Lockyer y Brown 1985, Mattila *et al.* 2000, Medrano *et al.* 1994, Medrano-González *et al.* 2001, Mobley y Herman 1985, National Marine Fisheries Service 1991, Payne y McVay 1971, Perry *et al.* 1990, Perry *et al.* 1999, Quayle 1991, 2001, Salinas Zacarías 2000, Straley 2000, Tyack 1981, Tyack y Whitehead 1983, Urbán *et al.* 1999, 2000, Whitehead 1985).

6.2. Alimentación.

Las ballenas jorobadas utilizan un amplio repertorio de conductas de alimentación que además varía entre regiones. Este desarrollo de conductas especializadas, que se heredan culturalmente, incluye el embate individual, usual entre los balenopteridos, cerca de la superficie que puede ser nadando de costado, el uso de nubes, columnas o redes de burbujas que concentran el krill y peces que se embisten nadando verticalmente hacia la superficie, el aturdimiento de las presas mediante aletazos y coletazos, el uso de la superficie del agua para evitar el escape de las presas, la alimentación con las ballenas en formación frontal, la alimentación en el fondo, el uso de señales acústicas que aparentemente coordinan el arreo de las presas y el orden de embates y la asociación de individuos en el transcurso de los años. Asimismo, se ha observado que las ballenas jorobadas pueden alimentarse oportunísticamente en asociación con distintas actividades de pesca humana en las que se utilizan redes sobre presas que también lo son de las jorobadas. El uso de coletazos parece una conducta de adquisición reciente en el Atlántico norte. Las ballenas jorobadas pueden modificar su dieta y/o sus zonas de alimentación en respuesta a cambios en la abundancia y/o distribución de sus presas como se ha observado directamente en el Atlántico norte. Un análisis de la dermis superficial en las ballenas jorobadas de Revillagigedo reveló que, posteriormente a un verano de El Niño, las ballenas cambiaron su composición de ácidos grasos lo cual se interpreta como el resultado de que las ballenas se alimentaron de presas diferentes a lo usual y/o que así lo hicieron tales presas.

No se conoce con detalle la composición de la dieta de las ballenas jorobadas pero esta consiste en general de peces pequeños que forman cardúmenes y krill. Como en otros balenopteridos la alimentación en el Océano Austral consiste fundamentalmente de krill y en el Hemisferio Norte de krill y peces. Los hábitos alimentarios de la especie son oportunistas. En el Atlántico norte las jorobadas se alimentan de peces, en contenido de 95%, como arenques (*Clupea harengus*), los peces a cuyos cardúmenes en castellano se les llama pión y que podemos llamar también anguilillas de arena traduciendo del inglés sand lance (*Ammodytes dubius*, *A. americanus*), capelanes (*Mallotus villosus*), macarelas (*Scomber scombrus*) así como los peces *Pollachius virens* y *Melanogrammus aeglefinus*). El krill *Meganyctiphanes norvegica* es comunmente parte del alimento. En aguas adyacentes a California, las ballenas jorobadas comen al menos anchovetas (*Engraulis mordax*) y el krill *Euphausia pacifica*. Frente a las costas de Alaska, las jorobadas se alimentan de arenques (*Clupea harengus*), capelanes (*M. villosus*), así como de las especies de krill *E. pacifica*, *Thysanoessa spinifera*, *T. raschii* y tal vez *T. longipes*. Otras presas en el Pacífico norte son la macarela *Pleurogrammus monopterygius*, las anguilillas de arena *Ammodytes hexapterus* y *A. lanceolatus*, los bacalaos *Gadus macrocephalus*, *Eleginus gracilis*, *Boreogadus saida*, los salmones *Oncorhynchus* spp., los peces piedra *Sebastes* spp. así como los peces *Theragra chalcogramma*, *Thaleichthys pacificus* y *P. virens*. También se incluyen en la dieta invertebrados como el krill *Mysis oculata*, el anfípodo pelágico *Parathemisto libellula*, los camarones *Eualus gaimardii* y *Pandialus goniurus*, los copépodos *Calanus* spp. e incluso algunos cefalópodos. En el Pacífico noroccidental se ha observado a las jorobadas engullir cormoranes japoneses (*Phalacrocorax capillatus*) posiblemente en forma accidental cuando aves y ballenas atrapan su alimento en la superficie del agua. En el Océano Austral el krill *Euphausia superba* es el alimento más cuantioso en la dieta de las jorobadas pero también se encuentran las especies *E. spinifera*, *E. hemigibba* y *Nyctiphanes australis*, las larvas del decápodo *Munidia gregaria*, el copépodo *Calanus propinquus*, el anfípodo *Parathemisto gaudichaudi* y posiblemente el arenque *Clupea fimbriata*. En México, la alimentación invernal de las jorobadas es ocasional y en pocas ocasiones se les ha visto comer lo que aparentemente son sardinas (*Sardinops*) en la Bahía de Banderas y el krill *Nyctiphanes simplex* al sur del Golfo de California. En la región de las grandes islas del Golfo de California, hay regularmente ballenas jorobadas alimentándose durante el verano de presas aún no identificadas, probablemente krill y sardinas (Gendron y Urbán 1993, Johnson y Wolman 1984, Kawamura 1994, Lugo Cabrera y Rodríguez Vázquez 2000, National Marine Fisheries Service 1991, Nishiwaki 1972, Nolasco Soto, en elaboración, Perry *et al.* 1999, Tershy *et al.* 1990, Weinrich *et al.* 1992, 1997).

6.3. Reproducción y fenología.

Las ballenas jorobadas tienen una fisiología de la reproducción similar a otros mysticetos y cetáceos en general. Los testículos son abdominales, de forma elongada, pesan alrededor de 4 kg en la pubertad. El tamaño relativo de los testículos está dentro de una relación alométrica adonde se encuentran los balenopteridos y este tamaño relativo es menor que el de especies con competencia espermática como las ballenas francas (Balaenidae) y gris (*Eschrichtius robustus*). El pene tiene una longitud de aproximadamente 1.0 m en la madurez y su tamaño en los adultos varía entre 1.0 y 2.5 m. El pene está formado por tejido fibroelástico y se erecta mediante contracción muscular. La abertura genital se encuentra aproximadamente a un tercio de la distancia entre el ano y el ombligo. En las hembras, la abertura genital está muy cercana al ano y hay un lóbulo semiesférico posterior al ano que es evidente viendo al animal de perfil y permite identificar el sexo de los animales. El útero es bicorne y la placentación es epiteliocorial y difusa.

Los ovarios son de forma oval, son sexualmente maduros con un peso de 0.5 - 3.0 kg y mantienen un peso constante luego de alcanzar la madurez sexual. Los dos ovarios son funcionales pero el izquierdo, como en otros mysticetos, se desarrolla un poco más. Cada invierno, pueden haber hasta cinco ovulaciones y normalmente hay una. El cuerpo lúteo ovula con diámetro aproximado de 30 mm y degenera en un cuerpo blanco que se mantiene toda la vida dando al ovario un aspecto irregular y un dato de edad relativa. La leche contiene hasta 41% de grasas, 13% de proteínas, 1.7% de lactosa y 40 - 65% de agua. En los machos se ha descrito un ciclo estacional en el tamaño de los testículos y densidad de espermias en los tubos seminíferos siendo estos de valores mayores durante el invierno en coincidencia con la ovulación de las hembras. En machos con longitud cercana a 14 m, los testículos pesan hasta 6 kg en aguas antárticas durante el verano y hasta 9 kg en aguas de Australia occidental durante el invierno. Machos y hembras asimismo presentan un ciclo estacional en su peso siendo este mayor hacia el inicio del invierno cuando los animales dejan las zonas de alimentación y menor al inicio de la primavera cuando los animales abandonan las zonas de reproducción. Estas variaciones se deben fundamentalmente a la acumulación y consumo de grasa subcutánea y de otros sitios como el mesenterio. En el Océano Austral, se ha visto que el rendimiento promedio de aceite por ballena cambia de 58 barriles en junio, cuando las ballenas migran desde sus zonas de alimentación en la Antártica hacia las aguas costeras de Australia occidental y oriental (áreas IV y V respectivamente), a 43 barriles en octubre cuando las ballenas inician la migración de regreso.

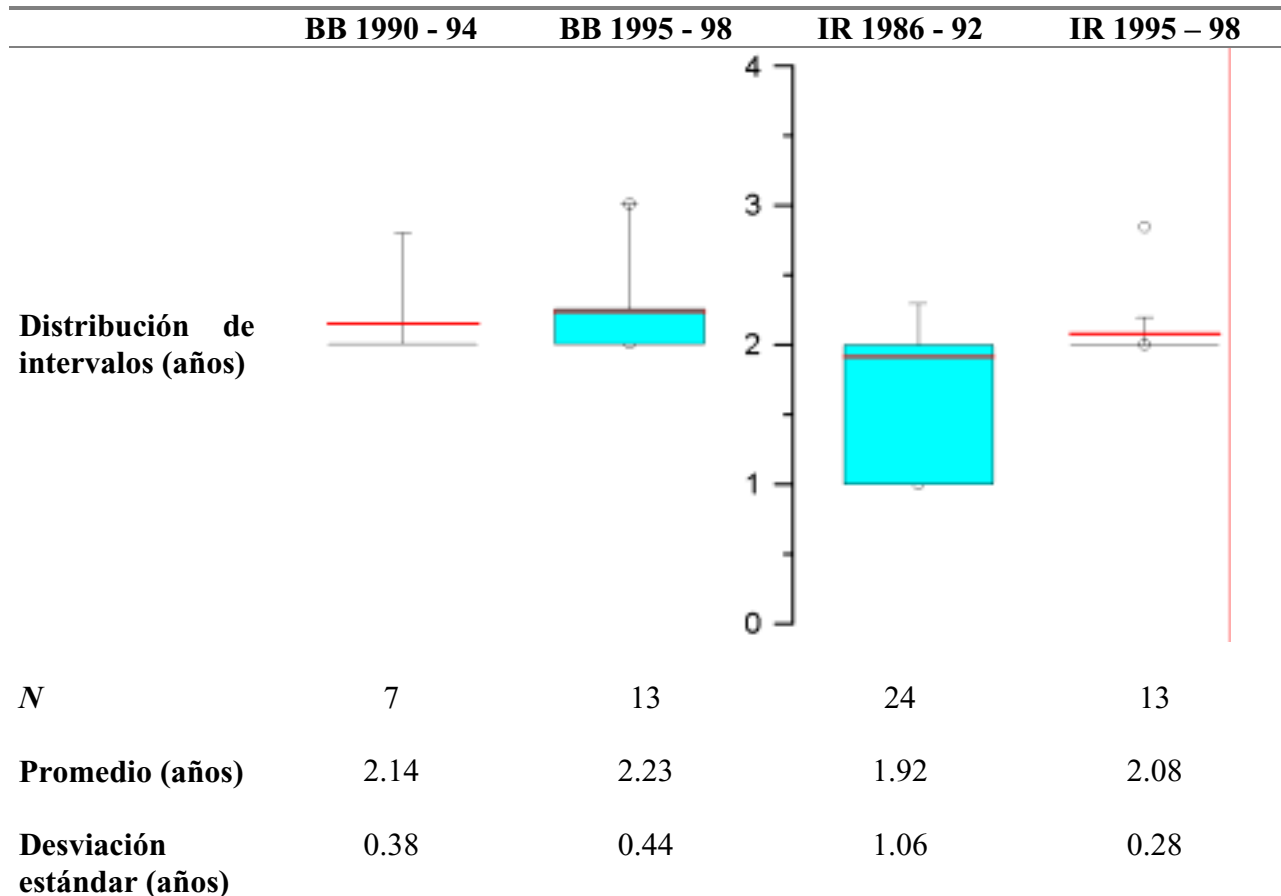
Las ballenas jorobadas tienen un ciclo de reproducción asociado a sus migraciones. El apareamiento ocurre normalmente durante el invierno, la gestación dura 10 - 12 meses y la lactancia 6 - 11 meses después de la cual las hembras pueden presentar estro otra vez. Por lo tanto, en promedio las ballenas jorobadas tienen una cría cada dos años. Ciclos de tres o más años pueden ocurrir en hembras mal alimentadas o de edad avanzada. Asimismo, puede ocurrir estro postparto y con ello haber partos anuales. Este ciclo, sin embargo, no puede mantenerse en forma continua y depende fundamentalmente de la alimentación durante el verano lo cual implica efectos de la productividad marina, la densidad poblacional y la experiencia de las hembras en la tasa de preñez. El intervalo entre nacimientos promedio actualmente varía entre regiones de 2 a menos de 3 años y parece relacionado con el grado de recuperación en la abundancia poblacional. En México se ha detectado una tendencia de incremento, estadísticamente no significativa, de 0.1 años en la costa pacífica y en las Islas Revillagigedo posterior a 1995 que consiste básicamente de la disminución de periodos de reproducción anuales. Esta tendencia, junto con un incremento aparente de la tasa de nacimiento, puede interpretarse como un cambio en la tasa de reclutamiento de hembras maduras que deriva de la recuperación poblacional (Cuadro 2). La tasa de nacimiento puede medirse como la proporción anual de recién nacidos pero esta definición presenta varias fuentes de error relacionadas con la capacidad de fotoidentificación diferencial de adultos y crías. En las zonas de alimentación, la tasa de nacimiento asimismo es menor que la tasa en las zonas de invierno probablemente como resultado de mortalidad de los recién nacidos que en la subpoblación hawaiana es aproximadamente 18% anual. En el Atlántico norte la tasa de nacimientos medida como proporción de recién nacidos es 7 - 12% anual, en el Océano Austral es alrededor de 11% y en Hawai se han reportado tasas de nacimiento de 6 - 11%. En México, la tasa de nacimientos es 10 - 12% anual. La tasa de nacimiento también se puede medir como el número de crías por hembra por año. En la costa pacífica mexicana esta tasa es 0.57 crías/hembra año y en las Islas Revillagigedo es 0.62. En Hawai se han medido valores de 0.52 - 0.71 que se consideran sobrestimaciones, en Massachusetts de 0.43 y se han medido tasas de preñez de 0.37 fetos/hembra año en aguas antárticas. En México se ha determinado que el cambio ocasional de destino de invierno en las hembras no afecta la tasa de alumbramiento por hembra lo que refuerza

la idea de que la reproducción depende fundamentalmente de la ecología alimentaria (Baker *et al.* 1987, Barlow y Clapham 1997, Berta y Sumich 1999, Brownell y Ralls 1986, Clapham 1996, Clapham y Mayo 1987a, 1990, Craig y Herman 2000, Chittleborough 1958, 1965, Gabriele *et al.* 2001, Glockner 1983, Juárez Salas 2001, Herman y Antinoja 1977, Mathews 1937, National Marine Fisheries Service 1991, Perry *et al.* 1990, Perry *et al.* 1999, Salas Rodarte 1993, Steiger y Calambokidis 2000, Straley *et al.* 1994, Tomilin 1967, Winn y Reichley 1985).

6.4. Historia de vida.

Las ballenas jorobadas se aparean durante el invierno y en el Hemisferio Norte eso ocurre entre diciembre y marzo. La proporción sexual en las zonas de alimentación parece ser equilibrada pero en las zonas de reproducción las hembras adultas y juveniles son 25 – 40% debido a que muchas hembras no abandonan las zonas de alimentación durante el invierno, no alcanzan los destinos de reproducción o permanecen en ellos por poco tiempo. La proporción de hembras maduras es 25%. La tasa de preñez se ha estimado en 0.37 fetos/hembra año en la Antártica a mediados del siglo XX, 0.43 crías/hembras año en el Atlántico norte, 0.52 – 0.71 crías/hembra año en Hawai, 0.57 crías/hembra año en la costa pacífica mexicana y 0.62 crías/hembra año en Revillagigedo. Como se indicó en la sección 6.3., en el Atlántico norte la tasa de nacimientos medida como proporción de recién nacidos es 7 - 12% anual, en el Océano Austral es alrededor de 11%, en Hawai es 6 - 11% y en México 10 - 12% anual. La gestación dura 10 – 12 meses, las crías nacen con una longitud de 4 – 5 m y la proporción sexual de los recién nacidos es 44 – 49% de hembras. Los intervalos promedio entre partos son 2.4 años en el Atlántico norte, 2.7 años en Hawai, 2.4 años en California, 2.2 años en la costa pacífica mexicana y 2.1 años en Revillagigedo. Los valores del Pacífico mexicano son subestimaciones de los valores reales. El destete ocurre a la edad de 10 – 11 meses cuando las crías miden 7.5 – 9 m. Los machos alcanzan la madurez sexual a la edad de 7 y tal vez hasta los 15 años, con longitud de 11 – 12 m y alcanzan la madurez física a una edad posterior que se ha estimado en hasta 27 años cuando tienen una longitud cercana a 13.5 m. Las hembras alcanzan la madurez sexual a la edad de 4 – 9 años con longitud de 11.4 – 12 m ocurriendo la madurez física a la longitud de 13.7 – 15.6 m y edad poco menor de 20 años. La longitud máxima actualmente es de 14.3 m para los machos y 15.9 m para las hembras siendo los registros históricos máximos de 17.5 m para los machos y 19.0 m para las hembras. La edad de madurez sexual y la longitud promedio parecen haber disminuido luego de que las poblaciones estuvieron cerca de extinguirse por la cacería comercial de la especie durante los siglos XIX y XX. La longevidad máxima es de 57 años para los machos y 61 años para las hembras. Como reflejo del aspecto distintivo de la ballena jorobada, la relación alométrica entre peso (m) y longitud (L) para esta especie es $m = cL^{3.1}$ y para el rorcual común (*Balaenoptera physalus*), que es aparentemente la especie hermana, la relación es $m = cL^{2.9}$ donde c es la constante de relación entre unidades. No se conoce la tasa de mortalidad natural pero se estima que ésta es mayor durante el primer año de vida, habiéndose calculado ésta como 18% en el Pacífico norte central. Causas de mortalidad natural son depredación por orcas y tiburones, parasitismo interno, infestación de epibiontes, intoxicación en mareas rojas, atrapamiento en el hielo y estarcación por fluctuaciones naturales en la disponibilidad de presas (Baker *et al.* 1987, Barlow y Clapham 1997, Brown *et al.* 1995, Bryden 1972, Chittleborough 1958, 1965, Clapham y Mayo 1987a,b, 1990, Craig y Herman 2000, Gabriele *et al.* 2001, Herman y Antinoja 1977, Juárez Salas 2001, Lockyer 1984, Mathews 1937, Mattila *et al.* 2000, Medrano-González *et al.* 2001, National Marine Fisheries Service 1991, Nishiwaki 1972, Perry *et al.* 1990, Salas Rodarte 1993, Steiger y Calambokidis 2000, Straley *et al.* 1994, Tomilin 1967, Winn y Reichley 1995).

Cuadro 2. Variación temporal en los intervalos entre nacimientos de ballenas jorobadas en la Bahía de Banderas (BB) y las Islas Revillagigedo (IR). Las líneas rojas en los diagramas de caja indican el promedio y los círculos los límites de confianza del 95%. Un análisis de potencia estadística indica que se puede detectar el cambio temporal en los intervalos con confianza de $p < 0.05$ con 360 datos para BB y 490 datos para IR. Tomado de Juárez Salas (2001). MnoIntervaloN.doc.



6.5. Asociaciones con otras especies, depredadores, comensales y parásitos.

Se ha visto a las ballenas jorobadas alimentarse en cercanía de rorcuales comunes (*Balaenoptera physalus*) con ambas especies evitándose. Se piensa que posiblemente estas dos especies pueden competir y en el Golfo de California estos eventos de cercanía en la alimentación se han observado incluyendo ocasionalmente también a delfines comunes (*Delphinus*) y aves marinas. Es posible que las jorobadas y las ballenas de Minke (*Balaenoptera acutorostrata*) también tengan algún grado de interacción alimentaria. Debido a sus hábitos oportunistas, se piensa que, en general, los balenoptéridos evitan la competencia por el alimento al casi no asociarse entre distintas especies. Se ha observado a las jorobadas alimentándose en asociación con aves marinas a las que pueden engullir por accidente. También las asociaciones de alimentación pueden incluir a pequeños cetáceos como el delfín *Lagenorhynchus acutus* en el Atlántico norte y a la marsopa de Dall (*Phocoenoides dalli*) en el Pacífico norte. En las zonas de reproducción es común que algunas especies de delfines se asocien con las jorobadas en actividades de aparente juego de los delfines en donde predomina la conducta descrita como de impulso por el frente de avance de la

ballena y que se observa también en la asociación frecuente de delfines con embarcaciones ya sea al frente de ellas o en el oleaje de la estela. En México, delfines que se han observado asociados a ballenas jorobadas son al menos las toninas (*Tursiops truncatus*), los delfines de dientes rugosos (*Steno bredanensis*) y los delfines moteados pantropicales (*Stenella attenuata*).

Las ballenas jorobadas pueden ser atacadas por orcas (*Orcinus orca*), orcas falsas (*Pseudorca crassidens*) y distintas especies de tiburones en circunstancias diversas. Se piensa que la depredación por orcas puede ser una causa importante de mortalidad de las crías durante su primer año de vida en el Pacífico norte y no así en las costas de Australia oriental. Se han observado distintos ataques de orcas en el mundo dirigidos en su mayoría a recién nacidos, juveniles y animales débiles. Con frecuencia, las orcas atacan en grupos donde hay jóvenes y se piensa que muchos de estos ataques pueden ser más bien entrenamientos. En México, hay registros de mortalidad de crías de ballenas jorobadas causadas por orcas y al menos la observación directa de un ataque en el que una ballena jorobada cría fue atacada y muerta por orcas en aguas de la Bahía de Banderas alejadas de la orilla (Observación de Hiram Rosales y Talina Ruíz). Los tiburones pueden atacar ballenas jorobadas muy debilitadas. Se han encontrado asimismo marcas que sugieren el ataque superficial de pequeños tiburones como *Isistius* así como de lampreas marinas (*Lampetra*, *Petromyzon*).

Se han descrito varios epibiontes y endoparásitos en las ballenas jorobadas a las que se considera como las más parasitadas entre los balenopteridos debido a su mayor lentitud. Distintos epibiontes pueden hallarse en zonas no expuestas al flujo del agua como la región gular y la abertura urogenital. Balanos de los géneros *Coronula* y *Conchoderma* pueden encontrarse además en los bordes de las aletas pectorales, en la aleta dorsal, el pedúnculo caudal, la punta de las aletas caudales y sobre cicatrices en todo el cuerpo. Los llamados piojos de ballena (Amphipoda: *Cyamus* spp.) asimismo se encuentran en las partes ya señaladas y con frecuencia asociados a los balanos. Los piojos de ballena pueden infestar toda la piel y causar la muerte. Otros epibiontes son las diatomeas *Cocconeis* y *Licmophora* y los flagelados *Hematophagus* que pueden encontrarse en la piel de las jorobadas en las zonas de alimentación y causar coloraciones de tonos marrón. Las jorobadas presentan diversas helmintiasis por tremátodos, céstodos, nemátodos y acantocéfalos, como *Balbosoma*, algunas de las cuales son causa de muerte. Un nemátodo comensal es *Ogmogaster ceti* que vive en las barbas. Puede haber infecciones en la grasa subcutánea, el hígado, el mesenterio, los intestinos, el pene, la uretra y los riñones. Es común en las jorobadas la ocurrencia del nemátodo *Crassicauda boopis* que puede causar arteritis mesentérica, oclusión de los vasos que irrigan los riñones, congestión renal y con ello la muerte (Baker *et al.* 1987, Clapham y Brownell 1996, Flórez-González *et al.* 1994, Janetzki y Paterson 2001, National Marine Fisheries Service 1991, Perry *et al.* 1990, Steiger y Calambokidis 2000, Winn y Reichley 1985 así como registros no publicados de Medrano González, Urbán Ramírez y colaboradores).

6.6. Relevancia de la especie.

Perdido parece el tiempo en que a la ballena jorobada se le apreciaba por el sabor de su carne y la utilidad de su grasa, huesos y barbas aunque esto se remonte a sólo unas pocas décadas atrás. A las jorobadas se les cazó en forma comercial durante los siglos XIX y XX en todo el mundo. Particularmente, la caza de ballenas jorobadas, francas (*Eubalaena australis*) y cachalotes (*Physeter macrocephalus*) en el Hemisferio Sur durante el siglo XIX representó una parte muy

importante del desarrollo del capitalismo imperialista. La caza de subsistencia de las jorobadas asimismo representó hasta fines del siglo XX una parte importante de la cultura en Japón, Tonga y otros sitios de la Polinesia, las Antillas menores y Groenlandia. En Japón y Corea existen aún mercados de carne de ballena reducidos en volumen pero con cierta importancia económica local. Estos mercados se basan en la carne de ballenas Minke (*Balaenoptera acutorostrata*) y pequeños cetáceos que mueren incidentalmente en las pesquerías ribereñas de estos países. Del valor de la ballena jorobada por su consumo solamente queda la anécdota de una vieja vendedora que en 1997 en un mercado de carne de ballena en Japón, da una palmada a un gran trozo de carne exclamando -Esto es jorobada!- queriendo animar la compra de un paseante que resultó ser un conservacionista recolectando muestras de los productos del mercado para análisis genéticos. El análisis eventualmente indicó que ese producto encarecidamente ofrecido era en efecto de una ballena jorobada cuyo linaje mitocondrial solamente se ha encontrado hasta ahora en la costa pacífica mexicana. Probablemente ilegal, ese último pedazo de carne de ballena jorobada se vendió honesta y orgullosamente.

La ballena jorobada actualmente es uno de los mamíferos marinos mejor conocidos por el público de todo el mundo y por eso es una especie para la cual hay muchas acciones civiles de apoyo a la conservación entre las cuales se encuentran los llamados programas de adopción de ballenas. Por su alta actividad en superficie, especialmente durante el invierno, la ballena jorobada ha ganado la celebridad de ser la más acrobática y alegre de las ballenas. Las imágenes de ballenas jorobadas abundan en los medios de comunicación y a ellas se dedica una gran cantidad de documentales, artículos de divulgación, folletos, carteles, juguetes, otros materiales publicitarios e incluso obras de arte como pinturas, esculturas, piezas de joyería y poemas. Superando en su distribución geográfica a la ballena gris y la ballena franca del Hemisferio Sur, la jorobada es la más asediada por el turismo mundial. Esta popularidad se debe a la regularidad de su ciclo migratorio, a que sus hábitats están al alcance de la mayoría de las personas y a que por ello se les ha estudiado mucho por aventureros y científicos. En México, la presencia de la ballena jorobada en el Pacífico mexicano ha desarrollado una creciente actividad turística en Jalisco, Nayarit y Baja California Sur. En la Bahía de Banderas se estima que la observación turística de la ballena jorobada generó en 1997 una derrama de \$60,000 - \$90,000 dólares US diarios. Esta actividad después se ha ampliado dentro de la bahía y hacia el norte de Nayarit. Aparte, durante los 1990s, el gran desarrollo urbano y turístico en la Bahía de Banderas ha tenido como eje y símbolo publicitario a la ballena jorobada. Además de haber atraído a muchos y diversos empresarios, la observación de jorobadas en la Bahía de Banderas convirtió a la mayoría de los pescadores locales en prestadores de servicios turísticos. Habría que decir, en contraposición a la sección 8., que la ballena jorobada también ha tenido un fuerte efecto en la estructura económica, social y cultural de los pobladores de la Bahía de Banderas y otros sitios de México y el mundo en los que estos animales se observan comercialmente.

Tenemos que aceptar que la accesibilidad de la ballena jorobada tiene un alto potencial educativo que el turismo ha practicado pero que ha sido incapaz de desarrollar en plenitud por la sencilla razón de que ese no es su objetivo. Son interesantes las aproximaciones que algunos empresarios del turismo han hecho por la educación ambiental en México y otros sitios del mundo pero éstas son limitadas porque su énfasis no rebasa el cariño por la ballena jorobada. Pensamos que en la observación de la ballena jorobada hay un campo educativo potencialmente muy fructífero y que requiere de la participación de educadores, antropólogos, sociólogos y otros humanistas de alto nivel académico. Siendo tal vez el misticeto mejor estudiado, la ballena jorobada actualmente brinda la oportunidad de investigar aspectos de la biología de importancia teórica fundamental

como lo son la ecología y la teoría de la evolución. La historia poblacional de la ballena jorobada, por ejemplo, permitiría en principio investigar el conjunto de relaciones entre diferentes niveles fenomenológicos que derivan en la especiación siendo esa historia tal vez un reflejo de cómo se conformó la mastofauna marina en general. Finalmente, en México es de gran relevancia el que las ballenas jorobadas de Revillagigedo sean tal vez la agregación de invierno menos perturbada en el mundo. Esta condición permite caracterizar mejor los efectos de los humanos en la biología de estos animales por contraste con otras zonas y asimismo brinda un refugio para esta especie amenazada (Ávila Foucat y Saad Alvarado 1998, Findlay 2001, Funahashi 1998, Medrano González, en prensa, Medrano-González *et al.* 2001, National Marine Fisheries Service 2001, Olson 1947, Perry *et al.* 1999, Villavicencio Llamosas 2001, Whipple 1979).

7. Ecología poblacional

7.1. Demografía.

7.1.1. Tamaño poblacional: Se estima que en el Pacífico norte el tamaño poblacional prístino de las ballenas jorobadas, antes de 1905, era de 15,000 - 20,000 individuos. La caza comercial hasta 1965 disminuyó la población a tal vez menos de 1000 animales no siendo claro si esto fue a nivel de todo el Pacífico norte o solamente el nororiental. Se calcula, para la subpoblación asiática durante inicios de los 1990s, un total cercano a 1000 individuos. En Hawaii se estimó durante los 1980s una abundancia absoluta de 1400 a 2100 animales y durante los 1990s de 4000 - 5000. En México, para inicios de los 1990s se estimó una población de 1800 animales para la costa pacífica mexicana y un estimado más actual podría ser 2500 - 2800. Para las Islas Revillagigedo, a principios de los 1990s, el estimador es de 900 ballenas. La población total en el Pacífico norte actualmente se estima en 6000 - 8000 individuos, esto es, poco menos de la mitad de la población original.

En el Atlántico norte no se tiene certeza del tamaño prístino de la población de ballenas jorobadas pero se estima que actualmente la población puede estar cercana a ese nivel con un total superior a 10,000 individuos de los cuales aproximadamente 7000 son de la subpoblación oriental y 5000 de la occidental. En el Océano Austral se estima una población original de aproximadamente 100,000 animales que se disminuyó hasta tal vez menos del 5%. Actualmente, no se tiene un estimador total de esta población pero se calcula la existencia de 1600 ballenas jorobadas en el área II, 6000 en el área III, 8200 - 13,600 en el área IV y 3900 en el área V, esto es, algo más de 20,000 animales en este parcial (Baker y Herman 1987, Bannister y Hedley 2001, Calambokidis *et al.* 1997, 2001, Cerchio 1998, Chapman 1974, Darling y McSweeney 1985, Darling y Mori 1993, Darling y Morowitz 1986, Findlay 2001, Johnson y Wolman 1984, National Marine Fisheries Service, Paterson *et al.* 2001, Perry *et al.* 1990, Perry *et al.* 1999, Rice 1974, 1978, Urbán *et al.* 1999).

7.1.2. Estructura de edades y sexos: Se conoce muy poco de la estructura de edades y sexos de las ballenas jorobadas. La gran mayoría de los datos existentes sobre este tema provienen de la industria ballenera de la segunda mitad del siglo XX y tales datos presentan sesgos diversos como el que el esfuerzo de captura dependía del tamaño corporal y el que esta estructura asimismo tuvo cambios conforme las poblaciones disminuyeron hasta casi extinguirse.

Como ejemplo, examinaremos los datos de la flota ballenera soviética operando en el Pacífico norte (Doroshenko 2000). Antes de 1966, la intensa captura de ballenas jorobadas en el Pacífico norte se acompañó de un decremento en las tallas promedio que tendió a recuperarse cuando la Comisión Ballenera Internacional protegió a la especie en 1965. Estos cambios de longitud incluso alteraron el dimorfismo sexual en tamaño de la especie. La composición de edades cambió disminuyendo la proporción de los animales de mayor edad. Fue particularmente grave que se incrementara la proporción de hembras inmaduras y la de machos inmaduros pues esto debió agudizar la competencia entre los machos por el apareamiento y disminuir la tasa de nacimientos (Figuras 9, 10). Actualmente, se estima que la proporción de sexos al nacer es 44 - 48% de hembras y que esta proporción se equilibra con la edad. La proporción de sexos es aproximadamente homogénea en las zonas de alimentación pero en las de reproducción hay una mayor cantidad de machos como resultado de que muchas hembras no migran cada año a las zonas de invierno y/o permanecen en ellas por periodos más breves. Asimismo, parece que en las zonas de reproducción puede haber cierta segregación de clases de sexo y estado reproductivo que obedecen a distintas formas de uso del hábitat relacionadas con diferencias por el cuidado de los críos en sitios propicios y la dispersión por la búsqueda de pareja (Chittleborough 1958, 1965, Clapham 1996, Doroshenko 2000, Lockyer 1984, National Marine Fisheries Service 1991).

7.1.3. Tasa de reproducción y de crecimiento poblacional: En todo el mundo, las poblaciones de ballenas jorobadas parecen recuperarse pero esto puede resultar de sesgos por el esfuerzo de investigación en aumento. En las secciones 6.3. y 6.4. ya se describió que la tasa de natalidad varía en distintas regiones alrededor del 10% anual y alrededor de 0.5 crías/hembra año. Estas tasas asimismo están sujetas a distintos sesgos y por ello tienen que tomarse con precaución. La tasa de crecimiento poblacional (r) ha sido aún más difícil de medir porque la incertidumbre de la estimación de abundancia absoluta es muy elevada y porque el cálculo de r es muy sensible a errores. En el Atlántico norte se han estimado tasas de crecimiento poblacional de 4 - 12% anual. En el Océano Austral en el área IV en Australia occidental, r se ha calculado alrededor de 10% anual y con una tendencia aparente de incremento temporal que podría reflejar que la especie en esa zona se encuentra aún en fase de recuperación exponencial. En el área V en Australia oriental r se estima actualmente en 10.9% anual. Si se considera que en 1966, cuando las ballenas jorobadas se dejaron de cazar comercialmente, el tamaño de la población en el Pacífico nororiental era de aproximadamente $N_0=500$ animales y que en 1992 la población costera del Pacífico mexicano tiene un mínimo de $N_{26}=918$ animales, se estima una tasa de crecimiento poblacional (r) mínima durante un periodo $t=26$ años de $r = (\log(N_0)-\log(N_{26}))/t = 10\%$ anual. Este valor es ligeramente superior al 6 - 8% anual registrado en las zonas de alimentación del Pacífico bajo la jurisdicción de los Estados Unidos de América. No se tienen estimadores del tamaño poblacional prístino de las ballenas jorobadas en las Islas Revillagigedo ni al tiempo en que se detuvo su captura comercial (Bannister y Hedley 2001, Forney *et al.* 2000, Paterson *et al.* 2001, Perry *et al.* 1999, Rice 1974, 1978, Urbán Ramírez 2001, Urbán *et al.* 1999).

7.2. Genética poblacional.

7.2.1. Diversidad genética: Se ha caracterizado la variación genética de la ballena jorobada en la mayor parte de su distribución mundial habiéndose examinando al menos la región control del DNA mitocondrial, el intrón 1 de la actina β y varios loci de microsatélites. La filogenia mitocondrial muestra tres principales clados denominados AE, CD e IJ los cuales tienen una distribución característica en las tres poblaciones oceánicas (Figura 11).

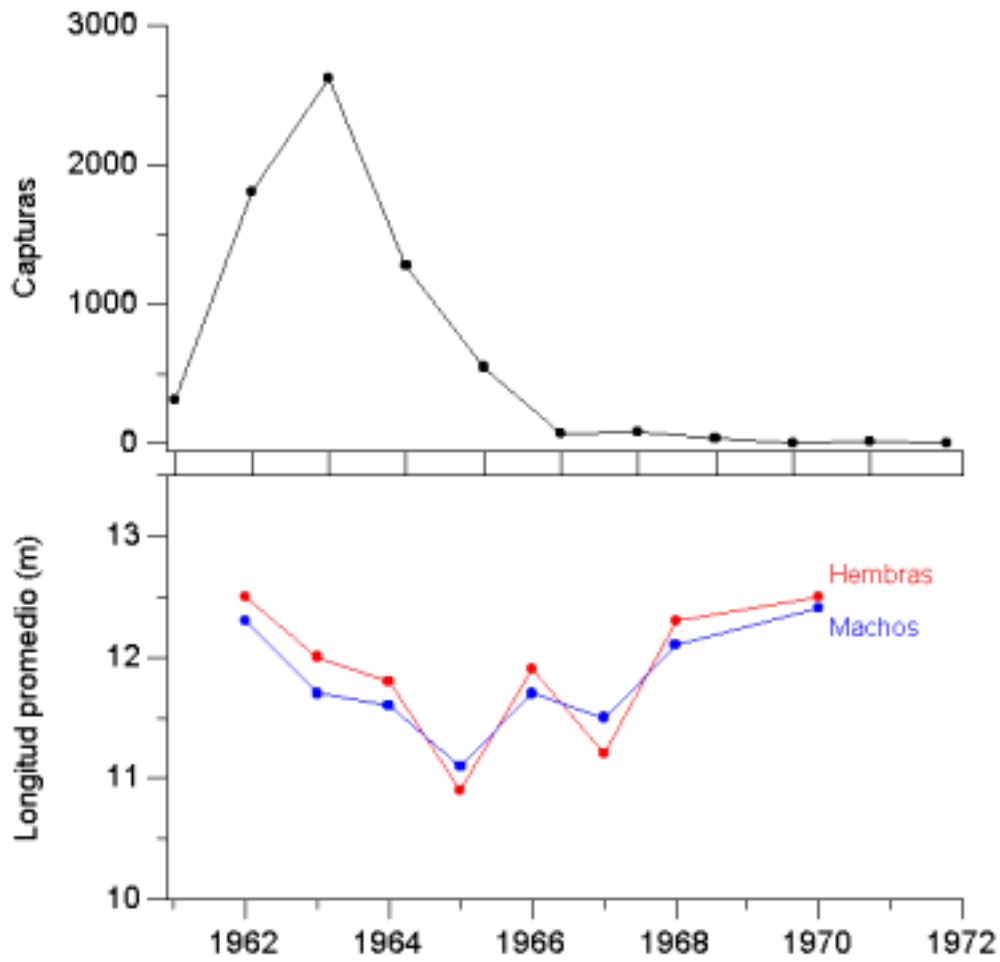


Figura 9. Perfiles temporales de capturas soviéticas mínimas de ballenas jorobadas en el Pacífico norte de 1961 a 1972 y de longitud promedio por sexos. Datos de Doroshenko 2000. MnoCaptura.bmp.

El clado AE es el más divergente en la filogenia y el más abundante en el Pacífico norte sugiriendo que esta región es su origen. Con frecuencia pequeña, al clado AE se le puede encontrar en Colombia y la Península Antártica. El clado CD está presente en las tres poblaciones oceánicas pero es más numeroso en el Océano Austral. El clado IJ es más abundante en el Atlántico norte pero se le encuentra también en todo el Océano Austral siendo más abundante en las costas de Australia. La diversidad genética es mayor en el Océano Austral y dentro de esta población la diversidad mitocondrial es mayor en Colombia y Australia occidental. En el Atlántico norte, la diversidad mitocondrial es aparentemente mayor en la subpoblación occidental. En México se observa la mayor diversidad genética del Pacífico norte en términos de número de haplotipos y alelos de microsatélites (Cuadro 3). En los tres marcadores genéticos, Baja California presenta una mayor variación y divergencia de las otras dos regiones (Cuadro 4). Esto indica que ésta es más una zona de tránsito de ballenas de distintas agregaciones. Estudios de fotoidentificación y distribución sugieren una conclusión similar.

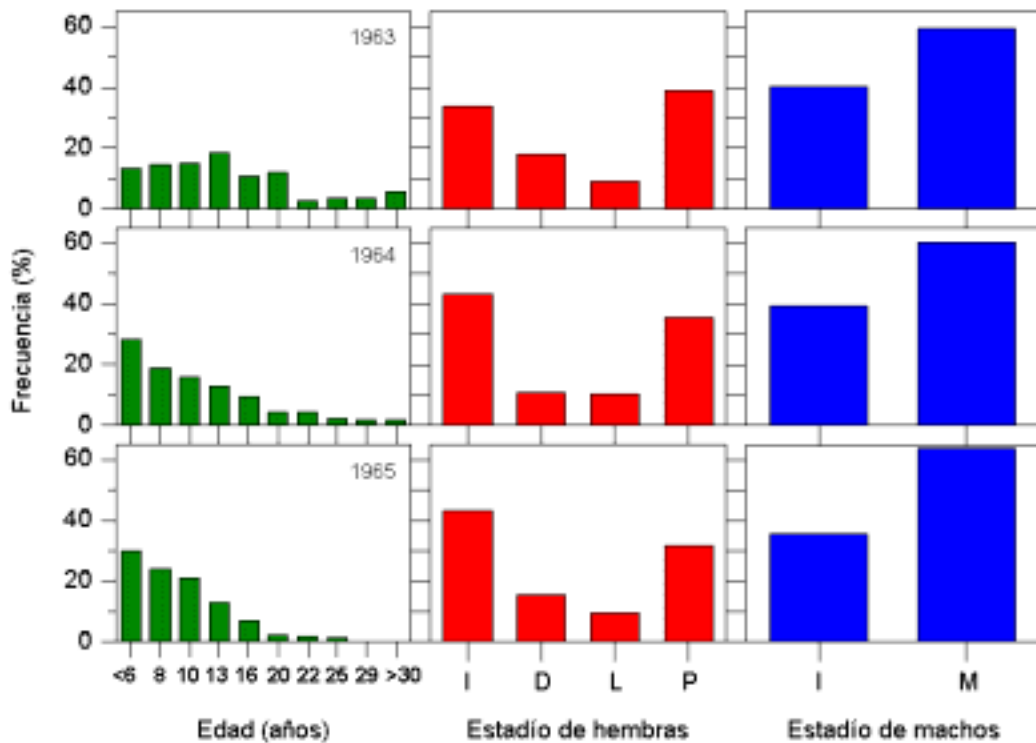


Figura 10. Cambios de composición de clases de sexo y estado reproductivo de las ballenas jorobadas capturadas por la flota ballenera soviética entre 1963 y 1965 en el Pacífico norte. I: Inmaduros, D: Hembras en descanso, L: Hembras lactantes, P: Hembras preñadas, M: Machos maduros. Datos de Doroshenko (2000). MnoEdad.bmp.

7.2.2. Diferenciación poblacional y patrones de flujo génico: En los tres océanos hay clinas mitocondriales aparentes en la distribución de estos clados que se han interpretado como eventos de dispersión y cambios de distribución asociados a las glaciaciones. En el Pacífico norte el clado AE, particularmente el subclado A, es más abundante hacia las costas de Alaska sureste. En el Atlántico norte, el clado IJ es más abundante hacia Islandia y Noruega. En el Océano Austral, el clado CD es más abundante hacia el área I, esto es, alrededor de la Península Antártica. Esta distribución concuerda en general con la idea de aislamiento de las tres poblaciones oceánicas pero muestra que han ocurrido u ocurren migraciones entre los hemisferios norte y sur (Figura 11). Análisis de neutralidad y coalescencia sugieren que las ballenas jorobadas han pasado por cuellos de botella asociados a las glaciaciones y que la diversidad genética prístina de la población tuvo una disminución leve (ca. 4%) por la cacería comercial de la especie durante los siglos XIX y XX. Esto se debe a que los periodos de caza intensa fueron relativamente breves. El origen de la población mitocondrial del Pacífico norte asimismo se estima al fin de la glaciación Illinoiana hace 100,000 - 120,000 años y se ajusta a una población efectiva a largo plazo de 14,000 hembras. Las ballenas jorobadas de Revillagigedo y la costa pacífica continental mexicana son genéticamente muy similares pero se distinguen por la presencia de haplotipos raros en la zona costera y la divergencia de ambas se estima en hace 4000 - 9000 años que es el periodo de la última deglaciación (Baker y Medrano-González, en prensa, Baker *et al.* 1993, 1994a, 1998, Medrano-González *et al.* 1995, 2000, 2001, Palumbi y Baker 1994, Robles Saavedra, en elaboración, Valsecchi *et al.* 1997, Vazquez Cuevas, en elaboración).

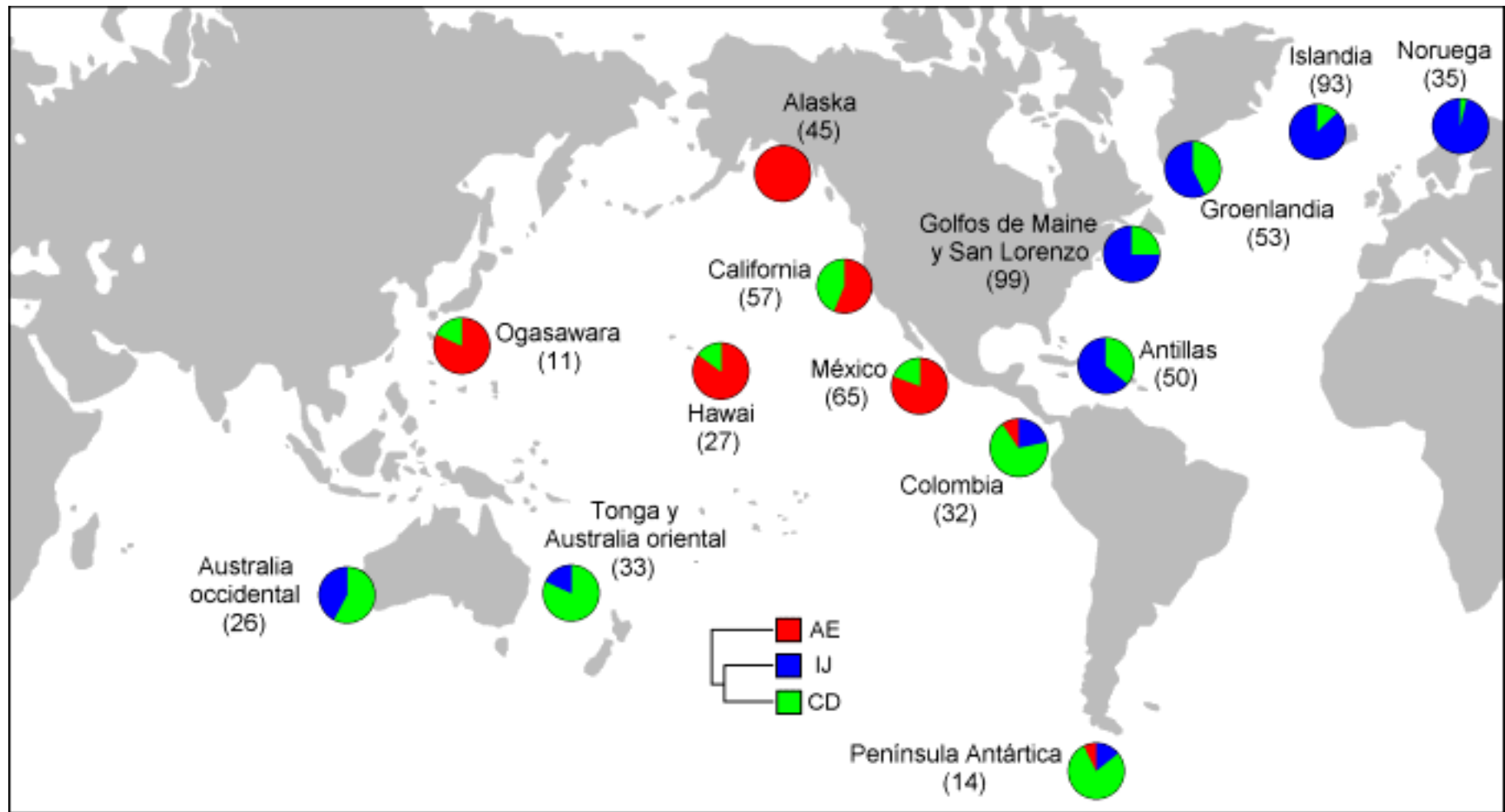


Figura 11. Distribución mundial de los tres principales clados mitocondriales de las ballenas jorobadas. En paréntesis se indica el tamaño de muestra. Tomado de Baker y Medrano-González (2002).

Cuadro 3. Diversidad haplotípica (h) y nucleotídica (π) mitocondrial de las ballenas jorobadas en el mundo. Tomado de Baker y Medrano-González (En prensa).

| Océano | Stock | Región | N | π (%) \pm DE | $h \pm$ DE |
|----------------------|------------|-----------------|------------|-----------------------------------|-------------------------------------|
| Pacífico norte | Oriental | California | 20 | 2.40 ± 1.32 | 0.832 ± 0.063 |
| | | Baja California | 11 | 1.42 ± 0.86 | 0.836 ± 0.080 |
| | | Bahía Banderas | 21 | 1.46 ± 0.84 | 0.805 ± 0.053 |
| | | Isla Socorro | 23 | 1.17 ± 0.69 | 0.538 ± 0.098 |
| | Central | Alaska | 8 | 0.00 ± 0.00 | 0.000 ± 0.000 |
| | | Hawai | 15 | 0.93 ± 0.58 | 0.476 ± 0.154 |
| | Occidental | Ogasawara | 11 | 2.01 ± 1.20 | 0.836 ± 0.089 |
| Total PN | | | 109 | 1.46 ± 0.81 | 0.772 ± 0.024 |
| Océano Austral | Área I | P. Antártica | 3 | 0.72 ± 0.67 | 0.667 ± 0.314 |
| | | Colombia | 32 | 3.07 ± 1.64 | 0.944 ± 0.024 |
| | Área IV | Tonga | 20 | 2.68 ± 1.45 | 0.932 ± 0.044 |
| | | Australia E | 16 | 1.96 ± 1.11 | 0.900 ± 0.046 |
| | Área V | Australia W | 25 | 2.84 ± 1.52 | 0.987 ± 0.015 |
| Total OA | | | 96 | 3.11 ± 1.64 | 0.973 ± 0.007 |
| Atlántico norte | Oriental | Islandia | 3 | 2.47 ± 1.98 | 0.667 ± 0.314 |
| | Occidental | P. Labrador | 17 | 1.63 ± 0.94 | 0.816 ± 0.082 |
| | | Golfo de Maine | 34 | 2.38 ± 1.27 | 0.897 ± 0.028 |
| | | R. Dominicana | 9 | 2.27 ± 1.34 | 0.889 ± 0.091 |
| Total NA | | | 63 | 2.18 ± 1.16 | 0.891 ± 0.025 |
| Total mundial | | | 268 | 3.09 ± 1.59 | 0.948 ± 0.007 |

Cuadro 4. Diversidad genética de Nei del DNA mitocondrial (h_{mt}), de cuatro microsatélites (h_{ms}) y del intrón 1 de la actina β ($h_{a\beta}$) así como diversidad nucleotídica mitocondrial (π_{mt}) en ballenas jorobadas del Pacífico mexicano. Los números en paréntesis indican el tamaño de muestra. Datos de Medrano-González *et al.* (1995), Robles Saavedra (En elaboración) y de Vázquez Cuevas (En elaboración).

| | h_{mt} | h_{ms} | $h_{a\beta}$ | π_{mt} |
|-------------------|------------|------------|--------------|------------|
| Baja California | 0.77 (152) | 0.99 (109) | 0.45 (152) | 0.009 |
| Bahía de Banderas | 0.71 (87) | 0.99 (62) | 0.42 (87) | 0.010 |
| Isla Socorro | 0.67 (90) | 0.99 (56) | 0.42 (90) | 0.008 |

Durante las deglaciaciones, las ballenas jorobadas se dispersan a nuevas áreas de alimentación y las poblaciones en crecimiento también encuentran nuevas áreas de reproducción generando así la estructura filogeográfica jerárquica descrita en la sección 4.3. (Figura 7). Se piensa que la migración entre hemisferios se asocia también a las glaciaciones cuando las ballenas deben tener una distribución más ecuatorial debido a la dependencia de aguas tibias para reproducirse. En el Pacífico oriental, este intercambio pudo haberse facilitado por la relativa cercanía del Domo de Costa Rica y el Golfo de California, dos zonas de alta productividad en las cercanías de las agregaciones reproductivas de ambos hemisferios que pudieron haber permitido el cambio de fase migratoria en la transición de la etapa de reproducción a la de alimentación. En marcadores genéticos nucleares, como el intrón 1 de la actina β y varios loci de microsátelites, la diferenciación es pequeña lo que sugiere que el flujo génico por los machos es mayor que el de las hembras (Figura 12, Cuadro 5). Como se mencionó en la sección 6.1., este flujo génico diferencial por sexos se debe a la competencia entre los machos por el apareamiento. Con el contraste de un marcador genético mitocondrial (región control) y uno nuclear (cuatro loci de microsátelites) en distintas escalas de estructura poblacional, es aparente que los machos tienen una estructura autosimilar de su diferenciación genética mientras que el flujo génico de las hembras no tiene un patrón definido (Figura 12). El conjunto de todo lo anterior sugiere que la dispersión de los machos puede obedecer a una dinámica caótica relacionada con la competencia en las zonas de reproducción mientras que la dispersión de las hembras depende más de contingencias en el ambiente que afectan su alimentación durante el verano y con ello su reproducción y/o directamente su distribución en las zonas de crianza.

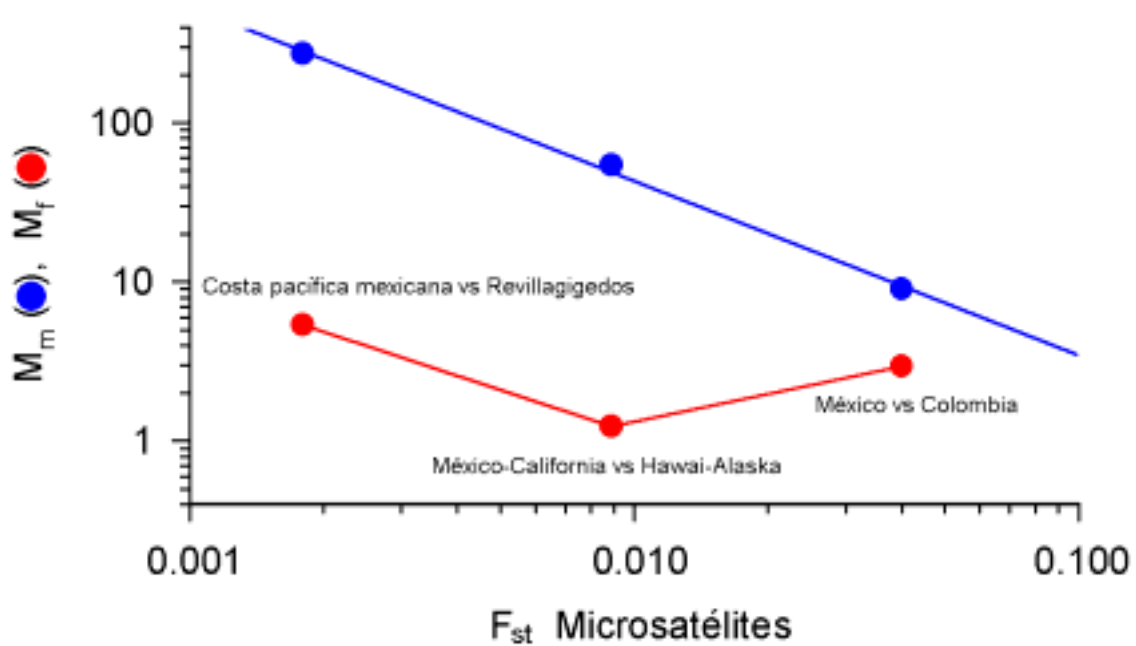


Figura 12. Flujo génico de machos (M_m) y hembras (M_f) en distintas escalas de estructura poblacional en el Pacífico oriental medidas con la diferenciación genética (F_{st}) nuclear, dada por cuatro loci de microsátelites. El flujo génico por sexos se calculó al contrastar la diferenciación nuclear que se hereda biparentalmente y la diferenciación mitocondrial que se hereda vía materna. Tomado de Medrano-González *et al.* 2001. MnoFlujoGen.bmp.

Cuadro 5. Diferenciación poblacional mitocondrial (F_{mt}), de microsatélites (F_{ms}), del intrón 1 de la actina β ($F_{a\beta}$) y fracción de flujo genético de los machos ($M_m/(M_m+M_h)$) entre comparaciones pareadas de Baja California (BC), Bahía de Banderas (BB) y la Isla Socorro (IS) así como en el global de las tres regiones. Datos de Medrano-González *et al.* (1995), Robles Saavedra (En elaboración) y de Vázquez Cuevas (En elaboración).

| | F_{mt}^* | F_{ms}^{**} | $F_{a\beta}^{**}$ | $M_m/(M_m+M_h)$ |
|---------------|--------------|---------------|-------------------|-----------------|
| BC vs BB | 0.035 | 0.0022 | 0.000 | 0.94 |
| BB vs IS | 0.010 | 0.0017 | 0.000 | 0.83 |
| IS vs BC | 0.034 | 0.0027 | 0.000 | 0.92 |
| Global | 0.030 | 0.0023 | 0.000 | 0.93 |

* Todas las F_{st} son estadísticamente significativas.

** Ninguna F_{st} es estadísticamente significativa.

Como se dijo en la sección 6.1., la diferenciación en los cantos de las ballenas jorobadas machos parece restringida por su propia estructura. Entre cuencas oceánicas se han detectado diferencias en los cantos (Payne y Guinee 1983) pero como los cantos cambian durante el invierno, un análisis fino sobre la diferenciación cultural dentro de las poblaciones reclama un esfuerzo enorme que hasta la fecha no se ha realizado fuera de los estudios de Cerchio *et al.* (2001) en el que se hallaron cambios sincrónicos en los cantos de Hawai y Revillagigedo y el de Salinas Zacarías (2000) en que no se encontraron diferencias entre Revillagigedo y la costa pacífica mexicana. Entre las poblaciones de jorobadas también se observan diferencias en el patrón de coloración del cuerpo y de la aleta caudal. La coloración es más blanca en el Hemisferio Sur variando la extensión de blanco desde el vientre hasta los costados medios y posteriores. En el Hemisferio Norte la coloración es casi toda negra y con poca frecuencia se observan ballenas jorobadas con extensiones pequeñas de blanco en el vientre. La coloración en la cara ventral de la aleta caudal también tiene una extensión mayor de blanco en el Océano Austral. En el Pacífico norte, incluido México, se han observado patrones muy sutiles de diferenciación regional en la coloración caudal. La extensión de negro en la aleta caudal varía desde una franja delgada en la parte media (que puede no atravesar el ancho de la aleta) hasta una cobertura total pasando por intermedios en que la coloración negra se extiende del centro hacia las puntas. Un modelo del crecimiento de la aleta caudal, como base para explicar las variaciones de coloración, aplicado a diferenciar poblaciones de ballenas jorobadas, encuentra relaciones poblacionales casi equivalentes a las que hay en el DNA mitocondrial. Es interesante que las ballenas jorobadas del Atlántico norte, en las que predominan coloraciones intermedias de blanco y negro, tienen una relación mucho más cercana con las ballenas del Hemisferio sur que con las del Pacífico norte en donde predominan las coloraciones oscuras (Figuras 7, 11, 13). Se ha encontrado albinismo de la especie en el Hemisferio Sur y cabe preguntarse si las diferencias genéticas en la coloración de las ballenas tienen relación con la actividad de la tirosinasa que es la enzima involucrada en el albinismo. De ser así, el ligamiento al sexo del gen de esta enzima explicaría la coincidencia en los patrones de diferenciación de la coloración y del DNA mitocondrial (Jaramillo Legorreta 1995, Medrano *et al.* 1994a, Forestell *et al.* 2001, Rosenbaum *et al.* 1995).

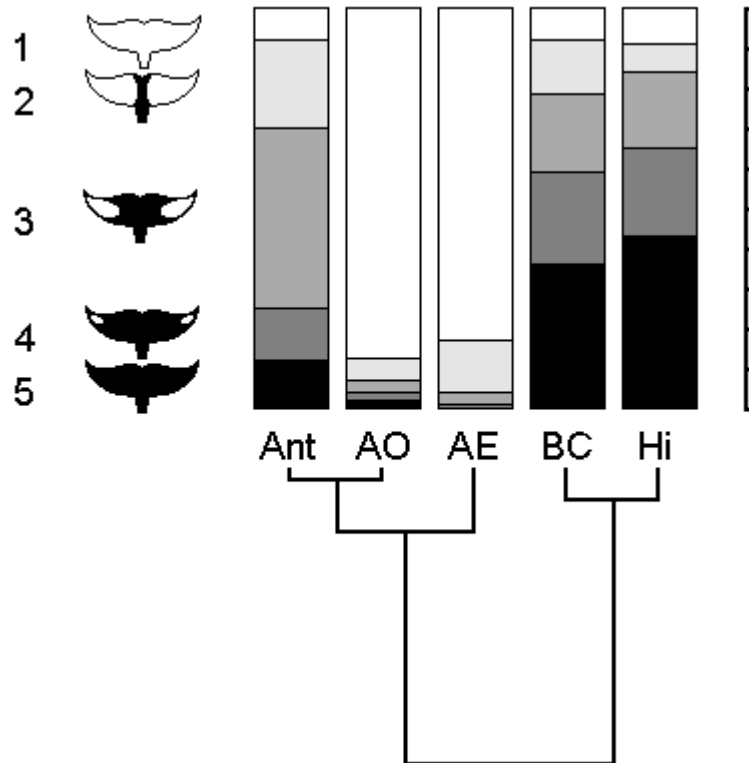


Figura 13. Composición de los cinco patrones de coloración caudal de las ballenas jorobadas en las Antillas (Ant), Australia occidental (AO), Australia oriental (AE), Baja California (BC) y Hawaii (Hi). El dendrograma indica relaciones de similitud basadas en un modelo de crecimiento de la aleta caudal. Nótese la similitud con la Figura 7. Tomado de Medrano *et al.* (1994a) sobre datos compilados por Rosenbaum *et al.* (1995). MnoColores.bmp.

8. Usos, interacción con los humanos y factores de riesgo

Las fuentes conocidas y potenciales de impacto humano sobre las ballenas jorobadas son las siguientes.

8.1. Cacería comercial y de subsistencia.

Durante el siglo XIX y tal vez desde el XVIII, se cazaron ballenas jorobadas en el Pacífico norte en forma artesanal para subsistencia y comercial. La cacería comercial de escala industrial se hizo apenas iniciado el siglo XX reduciendo una población original de 15,000 - 20,000 animales a menos de 1000 con la captura de 28,000 animales entre 1905 y 1965. Actualmente, la población de ballenas jorobadas en el Pacífico norte se estima en 6000 -. 8000 animales. En el Atlántico norte la cacería industrial se inició en 1868 y se detuvo en 1955. Se tiene registro de unos pocos miles de ballenas jorobadas en esta región y se desconoce la mortalidad causada en ciertas zonas y fechas como la causada por españoles y portugueses a mediados del siglo XIX. En Groenlandia,

la caza comercial de ballenas jorobadas se detuvo hasta 1976 habiéndose matado 1397 de estos animales entre 1903 y 1970. De 1977 a 1982 en Groenlandia se hizo una captura de subsistencia de ballenas jorobadas que rebasaba la recomendación de la Comisión Ballenera internacional. También se hizo caza de subsistencia de la especie en San Vicente y las Granadinas. No se considera que la cacería aborigen haya tenido un gran efecto en el decremento poblacional pero la cacería groenlandesa y antillana pudo haber afectado la recuperación de la población de ballenas jorobadas en el Atlántico norte. Se estima que actualmente las ballenas jorobadas en el Atlántico norte pudieran ser hasta más de 10,000 individuos lo que es una abundancia cercana a la original. En el Océano Austral se cazaron 43,000 ballenas jorobadas en operaciones costeras durante el siglo XIX y hasta 1917 alrededor de las Islas Malvinas, la costas de Sudáfrica, Australia y Nueva Zelanda. En una segunda etapa (1917 - 1938), la caza de ballenas se hizo mediante buques fábrica en aguas alrededor de la Antártica capturándose 28,000 jorobadas de 1923 a 1938. De 1938 hasta 1966, se capturaron aproximadamente 22,000 ballenas jorobadas en aguas de Australia y Nueva Zelanda y como 5,000 al sur de Madagascar. Cacería de subsistencia se ha practicado en Tonga durante el siglo XX. Se estima una población original en el Océano Austral de 100,000 ballenas jorobadas y que se cazaron desde el siglo XIX un total de más de 200,000 animales haciendo que esta población disminuyera a un nivel por debajo del 5% de la abundancia original. Actualmente sólo se tienen estimaciones de abundancia para algunas zonas las cuales suman al menos 20,000 individuos. Es de gran importancia la captura no reportada por la flota soviética entre 1947 y 1980 que cazó 48,477 ballenas jorobadas en el Océano Austral de las que reportó 2710. En orden decreciente, estas ballenas se capturaron en las Áreas V, II, IV, III y I de la regionalización de la Comisión Ballenera Internacional (Sección 4.1, Figura 5, Calambokidis *et al.* 2001, Chapman 1974, Chittleborough 1965, Doroshenko 2000, Findlay 2001, Forney *et al.* 2000, Johnson y Wolman 1984, National Marine Fisheries Service 1991, Perry *et al.* 1999, Rice 1974, 1978, Yablokov 1994, Zemsky 2000). Asimismo, se ha analizado la identidad genética de la carne de ballena que se vende en los mercados de Corea y Japón y se ha encontrado una gran cantidad de productos de aparente origen ilegal entre los cuales se encuentran ballenas jorobadas. Uno de estos productos tiene un haplotipo mitocondrial que hasta la fecha solamente se ha encontrado en el Pacífico mexicano (Baker y Palumbi 1994, Baker *et al.* 1996, 2000, Funahashi 1998).

8.2. Enmallamientos en artes de pesca.

Particularmente frente a la costa oriental de los Estados Unidos de América y Canadá, se han registrado muchos enmallamientos de ballenas jorobadas en artes para la pesca de bacalao (*Gadus morhua*), salmón, (*Salmo salar*), arenque, (*Clupea*), *Cyclopterus lumpus* y otros peces de fondo. Estos enmallamientos pueden causar ahogamiento, lesiones y estarvación. En las costas de Alaska, Columbia Británica, Washington, Oregon y California se han observado asimismo varios enmallamientos y se sabe de éstos en otros sitios del mundo como Japón, Colombia y Australia. La sola mortalidad de jorobadas en aguas de los Estados Unidos de América (0.8/año para la subpoblación del Pacífico norte central y 1.2/año para la subpoblación en California, Oregon y Washington) podría sobrepasar la remoción biológica potencial permitida (Beddington *et al.* 1985, Capella Alzueta *et al.* 2001, Forney *et al.* 2000, National Marine Fisheries Service 1991, Perry *et al.* 1999). En México se han avistado ballenas jorobadas llevando enredadas artes agalleras y se han registrado anécdotas de pescadores artesanales mexicanos que atestiguan enmallamientos en aguas de nuestro país. Estos eventos no parecen en México tan comunes como en aguas de los Estados Unidos de América y Canadá pero no están aún cuantificados.

8.3. Colisiones con barcos.

En todo el mundo se han registrado colisiones de barcos contra ballenas entre las cuales las jorobadas son muy comunes. Estos accidentes han empezado a ocurrir a partir de fines del siglo XIX cuando los barcos empezaron a tener esloras superiores a los 50 m y a superar la velocidad de 7 nudos que es a partir de la cual la tasa de colisiones se incrementa notablemente. Las colisiones con ballenas ocurren fundamentalmente por buques tanque y cargueros seguidos de buques militares y transoceánicos recreativos. Los daños a las ballenas varían desde lesiones superficiales hasta fracturas y traumas masivos y la muerte casi inmediata. Las lesiones causadas por las hélices son las más comunes y traumáticas y las colisiones son fatales con mayor frecuencia con barcos de eslora mayor a 80 m. Todo tipo de embarcación puede chocar contra una ballena, especialmente cuando estos animales se encuentran descansando en la superficie y no pueden observarse a tiempo para una maniobra de evasión de la embarcación ni para que los animales perciban la aproximación del barco y reaccionen debidamente ante su embate. Las colisiones con barcos se cuentan por decenas en el transcurso de varios años a escala mundial y no se piensa que puedan contribuir considerablemente a la mortalidad de las ballenas. En algunos casos, como las ballenas francas (*Eubalaena glacialis*) del Atlántico nortoccidental que viven en un área relativamente pequeña en la que hay un tráfico intenso de embarcaciones mayores, las colisiones con barcos pueden tener un efecto poblacional importante (Laist *et al.* 2001, National Marine Fisheries Service 1991, Perry *et al.* 1999). En California se estima una mortalidad de ballenas jorobadas causada por colisiones con barcos de 0.2/año (Forney *et al.* 2000). En Colombia, tres de 24 muertes registradas de ballenas jorobadas durante 15 años fueron ocasionadas por colisiones (Capella Alzueta *et al.* 2001). En Queensland, se han registrado 19 muertes de crías por causas conocidas siendo un caso el de colisión con una embarcación (Janetzki y Paterson 2001). En México, existen anécdotas de colisiones fatales y no fatales de barcos con ballenas entre las cuales se encuentran ballenas jorobadas pero no hay registros bien documentados para estimar la consideración de estos eventos.

8.4. Perturbación acústica y otras formas de acoso.

Los mamíferos marinos son animales muy sensibles al ruido el cual en el mar se ha incrementado notablemente con el desarrollo de la navegación, actividades de extracción y exploración así como ejercicios militares diversos que incluyen uso de sonares y explosiones entre otros. Algunos estudios muestran que ballenas jorobadas expuestas a sonidos de hasta 116 dB por equipos de perforación y extracción de la industria petrolera no muestran conducta evasiva pero se han encontrado ballenas con lesiones en el oído o muertas en asociación con ruidos de pulsos y explosiones. Las jorobadas parecen reaccionar más a fuentes de ruido móviles tales como submarinos, embarcaciones así como aviones y helicópteros volando a baja altura. Las embarcaciones de observación turística y científica constituyen además una forma de acoso continuo. En general, el ruido ambiental y el acosante pueden perturbar las actividades de las ballenas y causar estrés de intensidad y temporalidad variables. El efecto del ruido de embarcaciones es muy variable y depende de la forma de aproximación, las características del ruido de la embarcación así como de la composición, tamaño de grupos y actividades que los animales realizan. En Alaska, se ha observado que el tráfico de embarcaciones a 2 - 4 km de las ballenas jorobadas puede generar conducta de evasión que puede ser normalmente alejamiento con incremento de la tasa de ventilación. En distancias menores, la evasión se manifiesta como

un aumento del tiempo de buceo. Respuestas de este tipo asimismo se observan en el Pacífico mexicano asociadas a distintas clases de sexo y estado reproductivo (Figuras 14, 15). Estas respuestas tienen consecuencias en los hábitos de las ballenas en un plazo mayor. Un estudio sobre los patrones de conducta superficial y tasas de ventilación (Villavicencio Llamosas 2000) sugiere que los hábitos invernales de las ballenas jorobadas están limitados por una cuota de uso de reservas de energía. Se observa que las hembras no parturientas y machos tienen una tasa de ventilación en la Bahía de Banderas mayor que en las Islas Revillagigedo que puede deberse a la mayor perturbación en la bahía causada por el desarrollo turístico. Las hembras con cría, en cambio, tienen tiempos de buceo más prolongados en la bahía. Como estas tasas parecen encontrarse dentro de la capacidad aerobia, las diferencias regionales, probablemente causadas por la perturbación humana, pueden no implicar efectos en el uso de las reservas de energía pero sí una forma de estrés continuo que sí puede tener efectos metabólicos y conductuales que podrán reflejarse en la reproducción. En plazos más largos, en Hawai y Alaska se ha observado una disminución en el uso, por parte de las jorobadas de algunas áreas con actividad turística intensa. En la costa de Nayarit parecen haber cambios de distribución consistentes en que a las hembras con cría se les observa con más frecuencia en aguas profundas y abiertas en las cuales han sido atacadas por orcas (*Orcinus orca*, Observaciones de H. Rosales, T. Ruíz y J. Niebla). La presencia ocasional pero persistente de ballenas jorobadas en las cercanías de Acapulco y Zihuatanejo sugiere que estos animales tienden a ocupar estas áreas sin lograrlo. Las ballenas jorobadas pueden habituarse al ruido e incluso tener una reacción positiva hacia el acercamiento de las embarcaciones y con ello ser más susceptibles a colisiones. En Hawai, no se permite el acercamiento a ballenas adultas a menos de 91 m y no se permite acercarse a las ballenas a menos de 274 m en áreas designadas para la crianza de recién nacidos. En estas condiciones, al menos en Maui se ha determinado que el ruido de las embarcaciones no produce daño en el sistema auditivo de las ballenas jorobadas. La regulación hawaiana es más estricta que la de la Norma Oficial Mexicana 131-ECOL-1998, 2000 y la práctica real de la observación turística de ballenas jorobadas en México que no cumple siquiera los estándares nacionales. En aguas de los Estados Unidos de América también se ha reducido el número de embarcaciones que pueden visitar las áreas adonde se concentran las jorobadas. (Au y Green 2000, Baker *et al.* 1982, Clapham y Mattila 1993, Leyva Gallegos 2000, Malme *et al.* 1985, Moncada Cooley *et al.* 2001, National Marine Fisheries Service 1991, Perry *et al.* 1991, Ramírez Sánchez 1995, Watkins 1986).

8.5. Degradación del hábitat por contaminación química y desarrollo urbano.

Además del ruido, el hábitat de las ballenas jorobadas se ha degradado por la contaminación causada por descargas industriales y domésticas, operaciones de relleno y depósito de basura así como por descargas de erosión inducida por humanos. Estas descargas pueden ocurrir directamente en el mar o a través de ríos que desembocan en él. En los hábitats de las ballenas jorobadas también se desarrollan diversas actividades de extracción y de transporte de petróleo y minerales diversos. Los derrames de embarcaciones de diferentes tipos y escalas, desde la fuga de un poco de aceite y gasolina de un motor fuera de borda hasta un derrame de petróleo como el del Exxon Valdez en Prince William Sound, asimismo causa contaminación que afecta a las ballenas jorobadas. Se han encontrado contaminantes en las ballenas jorobadas, como metales pesados y compuestos organoclorados y se les ha visto alimentarse en áreas fuertemente contaminadas por petróleo pero no se ha determinado el efecto de esta contaminación en el nivel fisiológico o poblacional. Se ha encontrado que la cantidad de DDT en los tejidos es mayor en las zonas de alimentación que en las de reproducción. El desarrollo urbano costero puede causar ruidos por la

construcción y tráfico de embarcaciones así como diversas descargas y con ello contaminación del agua que comunmente incluye el aumento de la turbidez. Se piensa que en Hawaii, las ballenas jorobadas abandonaron los alrededores de Oahu a partir de la década de los 1960s cuando se aceleró el desarrollo urbano en la isla.

En México, el Golfo de California y la costa continental presentan diversas descargas de ríos que llevan contaminantes agrícolas, de la industria extractiva y de la de transformación. En el Golfo de California hay un grupo de alimentación de ballenas jorobadas que pueden asimilar algunos de estos contaminantes. Aún en sitios donde las jorobadas no se alimentan, la incorporación cutánea es formalmente posible como en el caso del mercurio. En el Golfo de California se han registrado mortandades masivas de aves y mamíferos marinos asociadas a descargas atribuidas a actividades de narcotráfico, pero que estrictamente tienen un origen desconocido, que produjeron altas concentraciones de cianuro. En la Península de Baja California y en toda la costa continental al sur de Sinaloa hay un creciente desarrollo urbano e industrial, que incluye particularmente un intenso desarrollo turístico. En el Istmo de Tehuantepec, en el que recientemente se ha observado la presencia regular de ballenas jorobadas, asimismo hay procesamiento y transporte de petróleo. Como se mencionó en la sección 8.4., el desarrollo urbano parece restringir la ocupación de varias bahías que en su estado prístino pareciesen apropiadas para la agregación invernal de ballenas jorobadas (National Marine Fisheries Service 1991, Taruski *et al.* 1975, Reijnders 1988, Vidal y Gallo-Reynoso 1996).

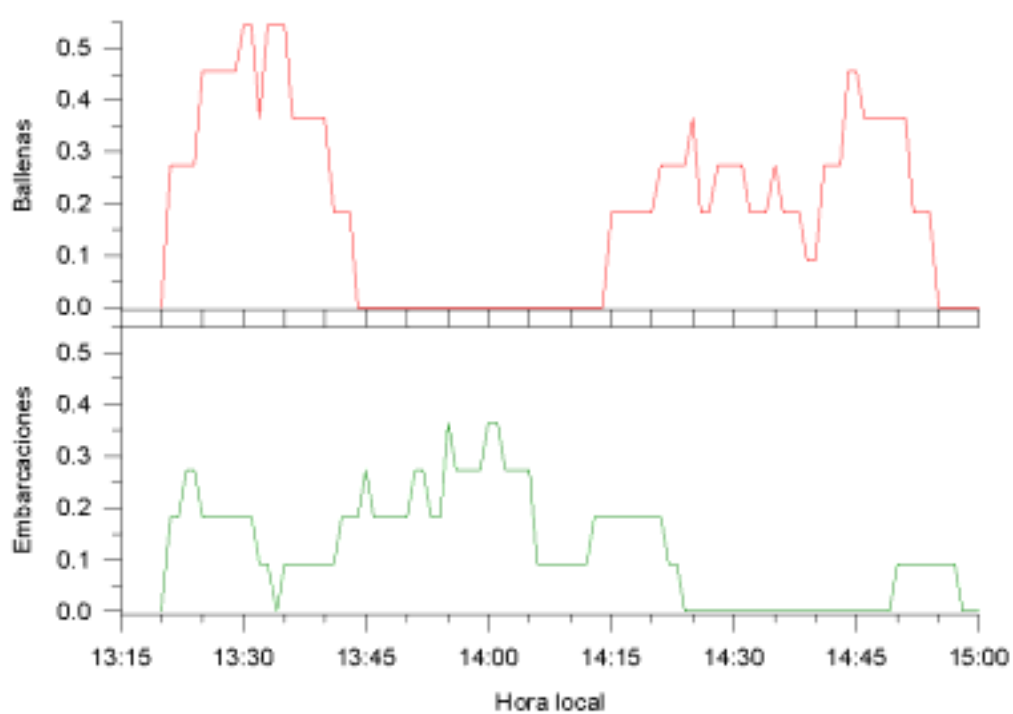


Figura 14. Ocurrencia suavizada de ballenas en superficie y embarcaciones en tránsito, sin seguimiento de ballenas, en la zona alrededor de Punta de Mita y las Islas Marietas, Nayarit. Las observaciones se hicieron el 20 de enero de 1993 en el faro de Punta de Mita en el periodo de mayor paso de embarcaciones que en su mayoría eran de pesca deportiva. Nótese la ocurrencia de ballenas preferentemente en los periodos de menor tránsito de embarcaciones Tomado de Medrano González (1993b). MnoYates.bmp.

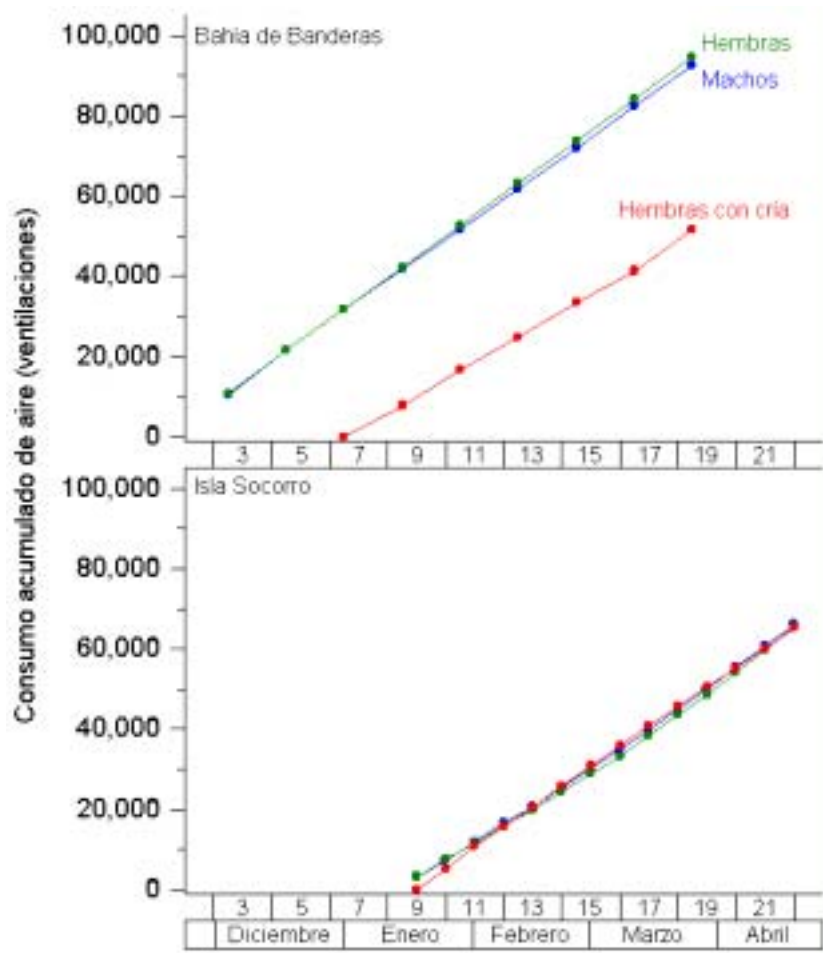


Figura 15. Perfil de consumo de aire promediado entre años en ballenas jorobadas, juveniles y adultas, de distinto sexo y estado reproductivo en el Pacífico mexicano. Los números indican las semanas transcurridas desde el arribo inicial de las ballenas a mediados de noviembre. La tasa ventilatoria determinada con observaciones de larga duración (más de una hora) puede aproximarse a la tasa metabólica relativa. La constancia de la tasa sugiere una posible restricción en el uso de reservas de energía. El patrón de años individuales es casi el mismo. Tomado de Villavicencio Llamosas (2000). MnoConsumo.bmp.

8.6. Competencia con los humanos y otros mamíferos marinos por recursos.

En el Hemisferio Norte, las ballenas jorobadas se alimentan de especies, fundamentalmente peces como anchovetas (*Engraulis*), sardinas (*Sardinops*), arenques (*Clupea*), bacalao (*Gadus*), salmones (*Salmo*, *Oncorhynchus*) y macarelas (*Scomber*), que son pescados por los humanos. También, las jorobadas pueden alimentarse de especies, fundamentalmente krill (*Euphausia*, *Thysanoessa*) que son alimento de especies capturadas por los humanos. El krill asimismo es capturado por los humanos, especialmente en el Hemisferio Sur. Aunque los mamíferos marinos representan una parte pequeña de la biomasa marina, su alta tasa metabólica hace que tengan una contribución considerable al flujo de energía y materiales en el océano pudiendo ser de importancia crítica en algunos ecosistemas marinos relativamente aislados como las aguas al sur

de la Convergencia Antártica así como algunos fiordos y bahías. Aunque no se ha caracterizado cuantitativamente, existe competencia entre los humanos y los mamíferos marinos por algunas presas y en el caso de las ballenas jorobadas esta competencia puede ser importante para las pesquerías como ocurre en la Península del Labrador. En México, las ballenas jorobadas que se alimentan en el Golfo de California pueden representar parte de la competencia por la sardina a la que se ha visto consumir al menos en la Boca del Golfo de California. En la costa pacífica de Baja California, la pesca de anchoveta (*Engraulis mordax*), que es una especie con desplazamientos latitudinales, puede en principio afectar la disponibilidad de este alimento de las ballenas jorobadas en aguas adyacentes a California.

Se ha postulado también que la reducción de misticetos por la captura comercial de los siglos XIX y XX, permitió el incremento de abundancia de especies no cazadas como la ballena de Minke (*Balaenoptera acutorostrata*), la foca cangrejera (*Lobodon carcinophagus*), otros pinnípedos y diversas aves marinas como los pingüinos. En tal esquema, la abundancia aumentada de estas especies y la situación diferencial de distintos misticetos, luego de detenerse su captura comercial, ha generado competencia por las presas impidiendo que algunos de ellos, como la ballena azul (*Balaenoptera musculus*), se recuperen. Se ha postulado específicamente que la abundancia de la ballena de Minke en el Océano Austral restringe la recuperación de misticetos cazados entre los que se encuentra la ballena jorobada. Sin embargo, esta hipótesis no puede verificarse con la información existente, al menos en el Hemisferio Sur la abundancia de krill no parece restrictiva y un examen de los hábitos alimentarios de los misticetos alrededor de la Antártica sugiere cierta exclusión competitiva en la alimentación (Beddington *et al.* 1985, Clapham y Brownell 1996, Gaskin 1982, National Marine Fisheries Service 1991).

8.7. Cambio climático.

El controversial cambio climático global tiene un componente antropogénico importante mediado por el efecto de invernadero y se le considera en la Organización de las Naciones Unidas como el principal problema ambiental en el mundo. El cambio climático puede afectar toda la vida marina a través de efectos en la disponibilidad de presas, en las condiciones de áreas de reproducción y a través de daño físico directo por la luz ultravioleta. Se ha planteado que el calentamiento global puede afectar la ecología del océano mediante retroalimentaciones positivas entre cambios físicos y biológicos entre los cuales el sumidero de CO₂ en el Océano Austral es crítico. La dependencia de las ballenas jorobadas de aguas someras y tibias para reproducirse, hace a la especie susceptible al cambio del clima y por ello su historia poblacional parece haber consistido de ciclos de reducción y expansión asociados a las glaciaciones. La conducta activa en superficie característica de la ballena jorobada, que se asocia a competencia precopulatoria entre los machos por un reducido número de hembras receptivas en las zonas de reproducción y la dependencia de aguas someras y tibias para la crianza, pueden derivar de restricciones energéticas en la reproducción de las hembras. No se conoce la base de estas restricciones pero se sabe de ellas también por la historia de vida y por la distribución de los intervalos entre partos lo que sugiere que tales restricciones derivan de la ecología alimentaria. Algunos estudios indican que el fenómeno de El Niño puede afectar considerablemente la abundancia y composición de las especies alimento y con ello la asimilación de reservas de energía (Figura 16). Dada la sensibilidad de la alimentación y la reproducción de las ballenas jorobadas a las variaciones ambientales, la tendencia al calentamiento del clima puede disminuir el tamaño poblacional y el flujo génico transhemisférico a través del Pacífico ecuatorial oriental. Este efecto potencial del

cambio climático puede significar una alteración drástica en la estructura filogeográfica de la especie en la que se aislarían las poblaciones de las tres grandes cuencas oceánicas. El cambio climático, por lo tanto, puede tener efectos a corto plazo en la abundancia y distribución de las ballenas jorobadas y a plazo mayor en las potencialidades evolutivas de la especie. En el Pacífico oriental tropical, la dinámica de los procesos de dispersión y fraccionamiento poblacional, que incluyen a la población del Pacífico norte y a la del Océano Austral, ocasionados por la combinación del cambio de clima y la interacción con los humanos, son de importancia crucial para la conservación de las ballenas jorobadas a largo plazo (Burns 2001, Chittleborough 1958, 1965, 1991, Dawbin 1966, Medrano-González *et al.* 2001, Nolasco Soto, en elaboración, Straley *et al.* 1994).

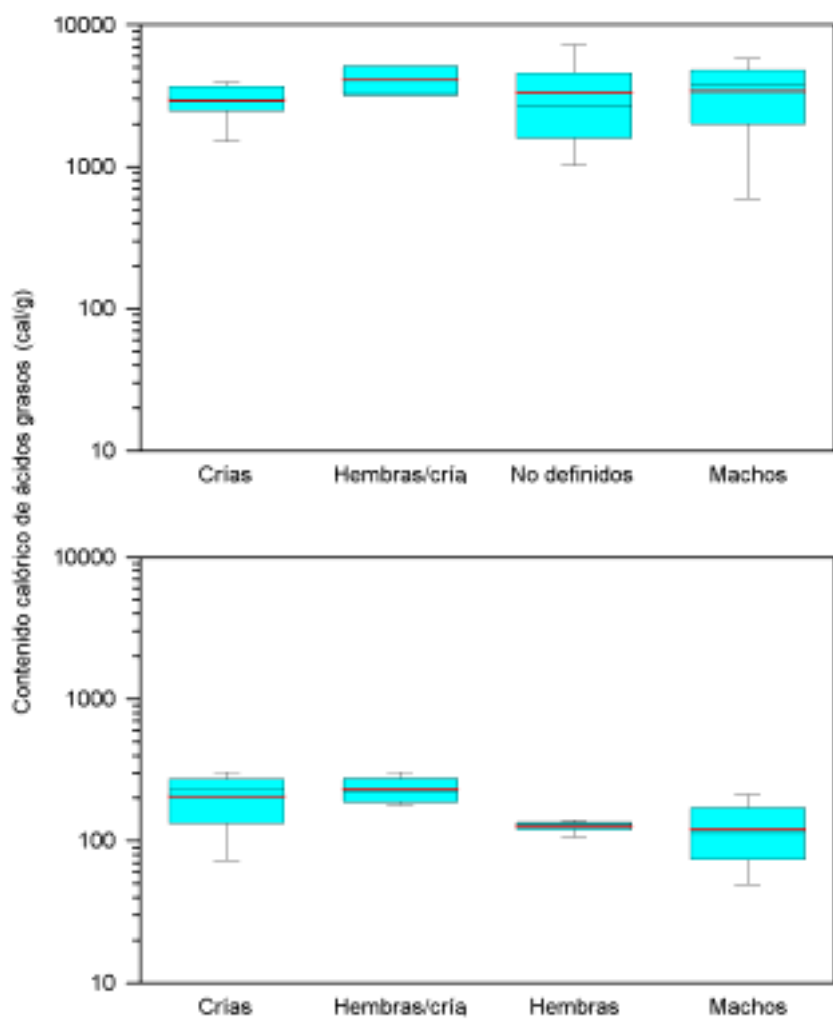


Figura 16. Contenido calórico de ácidos grasos en la dermis superficial de ballenas jorobadas de distinto sexo y estado reproductivo en aguas adyacentes a la Isla Socorro durante el invierno de 1998 (superior) y el invierno de 1999 (inferior). La disminución en el contenido calórico de la dermis superficial en el invierno de 1999, que es el posterior al verano de El Niño 1998, refleja una disminución en el grosor y/o contenido de grasas en la capa conjuntiva subcutánea. Nótese que las hembras no parturientas y los machos del invierno 1999 tienen contenidos calóricos menores siendo notable la homogeneidad en las hembras. Tomado de Nolasco Soto (En elaboración). MnoCalor.bmp.

9. Conservación

9.1. Categorías de riesgo.

Actualmente, la ballena jorobada está sujeta a protección especial en la Norma Oficial Mexicana 059-ECOL-1994, 2000 de la Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). En la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) la especie se encuentra como vulnerable, está enlistada en el apéndice I de la Convención del Tratado Internacional para el Tráfico de Especies Amenazadas (CITES) y está en la lista de stocks protegidos de la Comisión Ballenera Internacional (IWC, CBI). Con esto se reconoce que la especie se encuentra a menos del 10% del nivel de máximo rendimiento sostenible. En los Estados Unidos de América, el rorcual jorobado está en el Acta de Especies en Peligro (ESA) de 1973 y aparece como agotada en el Acta de Protección a los Mamíferos Marinos (MMPA) de 1972 enmendada en 1988. El Comité del Gobierno Canadiense para el Estado de la Vida Silvestre en Peligro (COSEWIC) clasifica a la ballena jorobada como amenazada. En Chile y las aguas reclamadas por ese país en la Antártica, se considera a la especie en la situación descrita por la IUCN, esto es, vulnerable (Aguayo-Lobo *et al.* 1998, Diario Oficial de la Federación 1994, 2000, International Whaling Commission 1995, Katona 1991, Klinowska 1991, Leyva Gallegos 2000, National Marine Fisheries Service 1991, Perry *et al.* 1999, Whitehead 1987).

9.2. Conservación en México y el mundo.

A pesar de la moratoria en la caza comercial de ballenas desde 1986, se enfrentan diversos problemas de conservación de las ballenas jorobadas en el mundo que se atienden en instancia nacionales internacionales con distintos grados de éxito. La declaración del santuario ballenero austral por la CBI, por ejemplo, no ha impedido que las ballenas estén libres de interacciones detrimentales con las actividades humanas. En los Estados Unidos de América y Canadá se tienen problemas más o menos graves que se tratan con una aplicación rigurosa de leyes locales. En los Estados Unidos de América existe un Plan de Recuperación de la Ballena Jorobada preparado por un grupo de 12 investigadores y un funcionario del gobierno que enlaza la ejecución del plan por el Servicio Nacional de Pesquerías Marinas (NMFS) que es parte de la Administración Oceánica y Atmosférica Nacional (NOAA). El plan considera la colaboración con México (prioridad 2) para mantener y restaurar el hábitat de la ballena jorobada y para organizar un taller sobre las subpoblaciones de jorobadas en el Pacífico norte central y oriental (prioridad 2). En Canadá existe un plan similar y ambos se revisan periódicamente. En México, la ballena jorobada se atiende específicamente en las Normas Oficiales Mexicanas 059.ECOL-1994, 2000 que la enlista como sujeta a protección especial y 131-ECOL-1998 que describe los términos en que puede practicarse su observación. Sin embargo, en nuestro país no se han implementado mecanismos para hacer cumplir la ley dando como resultado una práctica de observación turística desordenada y amenazante para las ballenas. Los autores desconocemos otras acciones del Gobierno mexicano para proteger a las ballenas jorobadas, además de la legislación, ni sabemos que exista algún plan con base científica para conservar a esta especie y a otros recursos naturales. El Plan Nacional de Investigación y Conservación de los Mamíferos Marinos inicialmente desarrollado por el Instituto Nacional de la Pesca creemos que es insuficiente porque su preparación con participación de la comunidad científica no está aún concluida y porque el Gobierno mexicano no tiene los recursos materiales y humanos para implementarlo (Leyva Gallegos 2000, National Marine Fisheries Service 1991).

EVALUACIÓN DEL RIESGO DE EXTINCIÓN DE LA ESPECIE

Debe distinguirse entre el riesgo de extinción de la ballena jorobada en México y el riesgo de su extinción global. Si se busca minimizar riesgos de extinción, en general la evaluación de riesgo debe aplicarse a escala poblacional y planes de conservación que busquen minimizar efectos antropogénicos sobre la evolución de las especies requieren de considerar objetivos a corto y largo plazo. Es por eso que el conocimiento de la estructura filogeográfica y la historia poblacionales es de importancia crucial (Balou *et al.* 1995, Moritz 1994). Las ballenas jorobadas que se encuentran en México forman parte de la población del Pacífico norte pero podemos reconocer en nuestro país dos subpoblaciones a las que puede considerarse dos unidades de manejo *sensu* Moritz (1994) o Unidades para la Conservación, Manejo y Aprovechamiento Sustentable de la Vida Silvestre (UMAS) utilizadas por el Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAT. Estas dos unidades se reconocen ambiental y poblacionalmente y son las ballenas jorobadas en 1) Aguas adyacentes a las Islas Revillagigedo y 2) Aguas cercanas a la costa continental del Pacífico mexicano y el Golfo de California. A su vez, en el Pacífico mexicano se traslapan dos unidades de significancia evolutiva *sensu* Moritz (1994) cuyo reconocimiento reclama el desarrollo de planes de conservación internacionales a largo plazo. Estas unidades son las ballenas jorobadas en 1) El Pacífico norte y 2) El Pacífico suroriental incluyendo aguas adyacentes a la Península Antártica o área I de la regionalización Antártica de la Comisión Ballenera Internacional. La aplicación del Método de Evaluación de Riesgo (MER, Diario Oficial de la Federación 2000) para clasificar a la ballena jorobada en forma única en la NOM-059-ECOL-1994, 2000 es la siguiente:

1. Criterio A. Amplitud de la distribución del taxón en México

A.II. Restringida (A = 3): La distribución de la especie en México se circunscribe a regiones costeras sobre la plataforma continental en el Pacífico mexicano en donde dicha plataforma no es extensa con excepción de la Boca del Golfo de California. En islas oceánicas, las ballenas jorobadas se encuentran muy cerca de los márgenes emergidos. En el Golfo de México y Mar Caribe, la presencia potencial de estos animales sería ocasional y rebasaría su distribución habitual. Aunque en forma gruesa la distribución que ocupan las ballenas jorobadas parece la original en el Pacífico mexicano, ésta parece fragmentada y restringida al no ocuparse algunas zonas en donde ahora hay grandes desarrollos urbanos y/o tráfico intenso de embarcaciones como las costas de Oaxaca, Guerrero, Nayarit y Baja California Sur. Un ejemplo de ello es la ocurrencia poco frecuente pero persistente de ballenas jorobadas en las cercanías de lugares como Acapulco y Zihuatanejo.

2. Criterio B. Estado del hábitat con respecto al desarrollo natural del taxón

B.II. Intermedio o limitante (B = 2): Transcribimos esta parte de la sección 5.3. de la ficha. En México las ballenas jorobadas se asocian a zonas costeras del Pacífico, el Golfo de California y las Islas Revillagigedo. En la costa del Pacífico y en el Golfo de California se desarrollan diversas actividades humanas que interactúan con las ballenas como la pesca artesanal e industrial así como un turismo creciente y que en la última década ha intensificado las actividades de observación de la especie. En esta región existen asimismo grandes y numerosos desarrollos

urbanos que ocupan hábitats de las jorobadas y casos de colisión con embarcaciones mayores. El Golfo de California es la zona en donde las ballenas jorobadas se alimentan regularmente y por tanto es posible que incorporen contaminantes químicos. La incorporación cutánea de contaminantes en otras zonas costeras asimismo es posible. En el Golfo de California asimismo se estudia el efecto de la actividad pesquera, particularmente de la sardina (*Sardinops*) en las poblaciones de mamíferos marinos que incluyen a un grupo de alimentación de ballenas jorobadas. Los efectos de la contaminación sobre el mar son más evidentes cerca de la costa en donde las especies tienen un mayor contacto con materiales de desecho y con mareas rojas que pueden ser causadas por la misma degradación del hábitat. El Golfo de California es un área que recibe grandes cantidades de contaminantes de diversas fuentes como la industria y la agricultura y en donde han ocurrido mortandades masivas de especies marinas incluyendo cetáceos. En las Islas Revillagigedo hay alguna observación turística de ballenas jorobadas por las escasas embarcaciones turísticas provenientes fundamentalmente de los Estados Unidos de América. No se ha determinado el efecto que en la especie pueden tener erupciones submarinas como la ocurrida cerca de la Isla Socorro en 1993. Las Islas Revillagigedo constituyen uno de los pocos sitios en el mundo que están aún poco perturbados por el hombre y se les puede considerar por tanto un refugio. Aunque se conocen algunos datos sobre las interacciones mencionadas arriba en nuestro país, éstas no se han caracterizado debidamente ni se han determinado los efectos de éstas en el nivel poblacional. Debido a la dependencia de las ballenas jorobadas de aguas muy productivas para la alimentación y de aguas someras y tibias para la reproducción, el controversial cambio climático tiene potencialmente efectos drásticos a largo plazo en los hábitats de alimentación y reproducción en los cuales se esperan al menos cambios de distribución y estructura filogeográfica naturales en la especie. La combinación de este cambio, especialmente lo que es inducido por los humanos, en combinación con la interacción de los humanos y las ballenas jorobadas, puede generar una tendencia difícilmente tratable en la degradación de los hábitats de la ballena jorobada y con ello un problema severo para conservar esta y otras especies marinas.

3. Criterio C. Vulnerabilidad biológica intrínseca del taxón

C.I. Vulnerabilidad alta (C = 3): La ballena jorobada se recupera desde 1966 luego de ser casi extinta por una intensa cacería comercial durante los siglos XIX y XX. En el Pacífico norte se estima que quedaron menos de 1000 individuos de una población original de 15,000 - 20,000 animales. En promedio, las hembras tienen una cría cada dos años siendo la mortalidad mayor durante el primer año de vida. La tasa de crecimiento poblacional determinada en México es $r=10\%$ anual que es cercana al máximo teórico para animales con su historia de vida. La abundancia actual de la especie en el Pacífico norte se estima en 6000 - 8000 animales que está por debajo del 50% de la abundancia original y por lo tanto la recuperación se encuentra aún en fase exponencial en la cual la especie puede ser más susceptible a decaimientos de abundancia o a encontrar súbitamente un tope de capacidad de carga. Actualmente, no se espera que las poblaciones de ballenas jorobadas puedan recuperarse completamente en virtud de que el hombre ocupa sus hábitats de alimentación y reproducción y compite por espacio y presas en modos diversos. Además de tener una reproducción lenta, hay restricciones en la reproducción de las hembras que afectan fuertemente la biología de la especie y determinan su evolución. Estas restricciones hacen a la demografía y filogeografía de las jorobadas sensible a variaciones ambientales naturales y antropogénicas. Porque su reproducción depende de aguas someras y tibias y porque su alimentación se asocia a zonas de alta productividad, la especie también es

sensible al cambio climático de modos diversos lo que, en combinación con sus hábitos costeros, puede hacer a la especie particularmente sensible a los efectos de las actividades humanas en el mar. Asimismo, las ballenas jorobadas como otros mamíferos marinos son susceptibles a eventos de mortalidad masiva natural algunos de los cuales han significado pérdidas de variación genética. Aún por estudiar, la proclividad a eventos de mortalidad masiva de muchos mamíferos marinos puede derivar de restricciones selectivas en el polimorfismo del complejo mayor de histocompatibilidad.

4. Criterio D. Impacto de la actividad humana sobre el taxón

D.II. Impacto medio (D = 3): Las ballenas jorobadas no se cazan en forma comercial desde 1966. En México se han registrado muertes por colisión con barcos así como varios enmallamientos en artes de pesca artesanales y de altura. Es posible que haya acumulación de contaminantes en México. La interacción con embarcaciones turísticas dedicadas a la observación de ballenas y la ocupación urbana de algunas zonas costeras que pudieran ocupar las jorobadas son tal vez el principal impacto que en México se tiene sobre la especie. Se ha determinado que al menos para las hembras con crías, la interacción con embarcaciones, que actualmente está descontrolada, puede significar una forma continua de estrés y se ha estimado que pueden haber efectos sobre el apareamiento y consecuentemente sobre la tasa de preñez. Sin embargo, no se ha determinado que la tasa de partos o el intervalo entre nacimientos tenga alguna relación con efectos de actividades humanas. La remoción biológica potencial (PBR) permitida se calcula como el producto de la estimación poblacional mínima ($N=918$ para la costa continental), la mitad de la tasa de crecimiento poblacional ($r=10\%$ anual), el factor 0.1 por tratarse de una especie en fase exponencial de recuperación poblacional y el factor 0.5 porque las ballenas están en aguas mexicanas aproximadamente la mitad del tiempo. Esto da por resultado $PBR = N (r/2) (0.1) (0.5) = 2.3$ animales por año para la costa del Pacífico mexicano. En México no se han hecho estimaciones de mortalidad pero observaciones no publicadas de muertes por colisiones con barcos, ataques de depredadores y otras por causas desconocidas sugieren que esta mortalidad puede ser mayor a la permitida por el criterio del PBR empleado en los Estados Unidos de América. En aguas de este país en el Pacífico la remoción permitida es $PBR=1.7$ animales por año y se estima que también en esa región la mortalidad puede ser mayor. No obstante, tanto en aguas de los Estados Unidos de América como de México en el Pacífico parece haber una tendencia al incremento en la abundancia de la especie.

5. Valor MER para la especie estudiada

$$A+B+C+D = 3+2+3+3 = 11.$$

6. Propuesta de reclasificación de la especie en el Proyecto NOM-059-ECOL-1994, 2000

De acuerdo a la aplicación del MER, la ballena jorobada debe reclasificarse en la Norma Oficial Mexicana 059 como especie **Amenazada (A)**. Aunque las poblaciones de ballenas jorobadas parecen recuperarse, en México esta recuperación está aún en fase exponencial, la especie tiene interacciones diversas, intensas y detrimentales con las actividades humanas en el mar, es fuertemente afectada por el cambio climático y es intrínsecamente muy vulnerable. En México,

las ballenas jorobadas interactúan con las actividades de pesca artesanales y de altura y son especialmente asediadas por un número creciente de embarcaciones turísticas en las costas de Baja California Sur y Nayarit. Colisiones con barcos no parecen raras y la acumulación de contaminantes es posible incluso con el riesgo de ser mortal en el caso de eventos como las mortalidades masivas de aves y mamíferos marinos ocurridas durante los últimos años en el Golfo de California. El desarrollo urbano en algunas costas, como las de Oaxaca, Guerrero, Nayarit y Baja California Sur, posiblemente puede estar restringiendo la dispersión de estos animales en zonas de su distribución original y/o en zonas que tienden a ocupar como resultado de procesos de dispersión natural. Debe considerarse asimismo que el Pacífico mexicano alberga dos subpoblaciones (la costa continental y las Islas Revillagigedo) y representa el traslape de dos unidades de significancia evolutiva (el Pacífico norte y la costa pacífica de América incluyendo la Península Antártica). Por lo tanto, se requiere desarrollar al menos dos planes nacionales de manejo a corto plazo y dos planes de conservación internacionales a largo plazo. La categorización de la ballena jorobada como amenazada coincide con la categorización de otros países como los Estados Unidos de América y Canadá, la Comisión Ballenera Internacional (CBI), la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) y la Convención del Tratado Internacional para el Tráfico de Especies Amenazadas (CITES). Esta coincidencia facilitará el desarrollo de acciones internacionales de conservación y puede ayudar en la obtención de recursos foráneos para acciones de manejo en el ámbito nacional. Si en el futuro próximo pueden caracterizarse y controlarse los efectos de la interacción de los humanos con las ballenas jorobadas y puede probarse formalmente que hay una tendencia de incremento de abundancia en ambas subpoblaciones mexicanas (la costera y la de Revillagigedo), la especie podría enlistarse nuevamente como sujeta a protección especial. Documentación de la evaluación puede verse en Ávila Foucat y Saad Alvarado (1998), Baker *et al.* (1994b), Burns (2001), Calambokidis *et al.* (2001), Chittleborough (1991), Forney *et al.* (2000), Gabriele *et al.* (2001), Harwood y Hall (1990), Juárez Salas (2001), Klinowska (1991), Leyva Gallegos (2000), Medrano-González *et al.* (2001), Moncada Cooley *et al.* (2001), National Marine Fisheries Service (1991), Perry *et al.* (1999), Ramírez Sánchez (1995), Salas Rodarte (1993), Salinas Vargas (2000), Slade (1992), Urbán Ramírez (2001), Urbán *et al.* (1999, 2000), Vidal y Gallo-Reynoso (1996), Villavicencio Llamosas (2000), Whitehead (1987), Zemsky (2000) así como en registros no publicados de Medrano González, Urbán Ramírez y colaboradores.

ESTADO ACTUAL Y PERSPECTIVAS DE LA INVESTIGACIÓN SOBRE LA BALLENA JOROBADA EN MÉXICO

La investigación moderna de la ballena jorobada en México se inició en 1982 por Anelio Aguayo en la Facultad de Ciencias UNAM y se realiza formalmente desde 1986 en esta Facultad y en la Universidad Autónoma de Baja California Sur. En estas dos instituciones, en las que estamos los autores como únicos investigadores de tiempo completo, actualmente realizamos la mayor parte de los estudios y constituimos prácticamente la única investigación académica mexicana sobre la especie. Con el auge creciente de la observación turística de ballenas jorobadas en Nayarit y Jalisco, durante los 1990s se iniciaron proyectos locales de investigación sobre hábitos de las ballenas y su interacción con el turismo en lugares como el actual Centro Regional de Investigación Pesquera de La Cruz de Huanacaxtle, el Instituto Tecnológico del Mar 6 en Bahía de Banderas y por grupos de profesionistas interesados en las jorobadas que formaron empresas de ecoturismo en Puerto Vallarta. A partir de 1996, Jeffrey K. Jacobsen de la Universidad Estatal de Humboldt y Salvatore Cerchio de la Universidad de Michigan han desarrollado una investigación muy amplia de las ballenas jorobadas de las Islas Revillagigedo en la que han examinado diversos aspectos de los hábitos, ecología y genética de la especie. Estimamos que este esfuerzo se convertirá en un futuro próximo en una de las investigaciones más completas en el mundo sobre ballenas jorobadas de regiones específicas.

Las actividades de la UNAM y la UABCS han involucrado la participación de muchas personas entre académicos, estudiantes, funcionarios públicos, profesionistas interesados y otros así como de diversas instancias académicas, del Gobierno Mexicano y privadas. La colaboración con investigadores extranjeros ha sido siempre muy importante y actualmente es amplia y variada en ambas instituciones mexicanas. A pesar de haber contado con apoyos financieros importantes del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, diversas circunstancias han impedido que nuestra investigación sobre la ballena jorobada se haya desarrollado en forma sistemática. Ha sido particularmente adverso a la investigación el no haber podido mantener un mínimo de esfuerzo en el mar y tener datos fragmentados cuyo análisis es muy restrictivo. En general, en México se conoce bien la biología poblacional e historia natural de la especie en aspectos como la distribución espacial y temporal, la abundancia, conducta y hábitos, relaciones con el ambiente, la reproducción y la genética poblacional. Con esta información, en México estamos iniciando algunas contribuciones de importancia mundial relacionadas con la biología evolutiva. Actualmente, estudiamos algunos aspectos de los hábitos y la reproducción relacionados con la evolución de la especie y estamos iniciando algunos trabajos en los que buscamos determinar los efectos poblacionales de la interacción entre ballenas jorobadas y humanos. Trabajos sobre ballenas jorobadas de México comunicados a foros públicos o que podemos mencionar aquí son los siguientes:

1. Reevaluación de la sistemática de la especie basada en una filogenia molecular de los cetáceos (Medrano González *et al.* 2002, datos no publicados de L. Medrano, C.S. Baker y M. Dalebout).
2. Caracterización de la variación en la morfología caudal de la ballena jorobada en México (Jaramillo Legorreta 1995) y el mundo (Rosenbaum *et al.* 1995) y una interpretación genética de dicha variación (Medrano González *et al.* 1994a).

3. Distribución espacial y temporal de la especie en México (Aguayo Lobo *et al.* 1992, Alvarez Flores 1987, Campos Ramos 1989, Campos Ramos y Aguayo Lobo 1993, Ladrón de Guevara Porras 1995, 2001, Salinas Vargas 2000, Salinas Zacarías y Bourillón Moreno 1988, Urbán y Aguayo 1987).
4. Abundancia y tamaño poblacional absoluto (Alvarez *et al.* 1990, Calambokidis *et al.* 1997, Urbán *et al.* 1999).
5. Destinos migratorios de las ballenas jorobadas de México (Calambokidis *et al.* 1997, 2000, 2001, Urbán *et al.* 2000).
6. Estructura genética e historia poblacional de las ballenas jorobadas de México en un contexto mundial (Baker *et al.* 1993, 1994a, 1998, Baker y Medrano-González, en prensa, Medrano González 1993a, Medrano-González *et al.* 1995, 2001, Robles Saavedra, en elaboración, Vázquez Cuevas, en elaboración).
7. Aspectos generales de los hábitos invernales de las ballenas jorobadas y uso de hábitat (Aguayo *et al.* 1992, Alvarez Flores 1987, Campos Ramos 1989, Campos Ramos y Aguayo Lobo 1993, Ladrón de Guevara Porras 1995, 2001, Ladrón de Guevara *et al.* 1991, Salinas Vargas 2000, Salinas Zacarías y Bourillón Moreno 1988) y dinámica de su estancia invernal en México (Ladrón de Guevara Porras 2001, Medrano González *et al.* 2000, 2001).
8. Conducta reproductiva (Falcone 1999, Gómez Lozano 1998, Jiménez Zárate 1992), estructura conductual y patrones de buceo (Villavicencio Llamosas 2000) y variación en los cantos de los machos (Cerchio *et al.* 2001, Salinas Zacarías 2000).
9. Efectos de variaciones ambientales en los hábitos de la especie, composición de sexos de las agrupaciones y sistema de apareamiento (Ladrón de Guevara Porras 2001, Medrano González 1993a, Medrano *et al.* 1994b, Robles Savedra, en elaboración).
10. Variación espacial y temporal en las tasas de nacimiento y los intervalos de reproducción de las hembras de la ballena jorobada en México (Juárez Salas 2001, Salas Rodarte 1993).
11. Uso de las reservas de energía y alimentación (Gendron y Urbán 1993, Lugo Cabrera y Rodríguez Vázquez 2000, Nolasco Soto, en elaboración, Villavicencio Llamosas 2000).
12. Importancia económica (Ávila Foucat y Saad Alvarado 1998) y situación legal de la ballena jorobada en México (Leyva Galegos 2000).
13. Efectos de la observación turística de ballenas en los hábitos de la especie en México (Moncada Cooley *et al.* 2001, Ramírez Sánchez 1995, Villavicencio Llamosas 2000) y atención a restos flotantes y arrojados a tierra (Hernández Ventura *et al.* 2001).

En la Facultad de Ciencias UNAM y en la UABCS actualmente laboramos en acercarnos a otras personas que realizan estudios sobre las ballenas jorobadas en México buscando apoyo mutuo. Tratamos de estudiar más los procesos de interacción de las ballenas con los humanos y los efectos individuales y poblacionales sobre las primeras (y algo también sobre los últimos).

Asimismo, estamos iniciando algunos estudios sobre hábitos y ecología que buscan explicar la estructura filogeográfica de la especie y lo que hemos deducido de su historia poblacional. Esperamos en el futuro próximo desarrollar un modelo matemático de lo anterior y creemos que esto nos llevará más adelante a estudiar la morfología y ontogenia de estos animales como una base para explicar la biología y ecología de esta especie amenazada de extinción. Consideramos que la investigación de la ballena jorobada en nuestro país debe dirigirse en el siguiente sentido:

1. Formación de recursos humanos dedicados al estudio de la especie. El Plan de Recuperación de la Ballena Jorobada en los Estados Unidos de América fue desarrollado por 12 investigadores de alto nivel de entre muchos dedicados a estudiar la especie en ese país. En México, la ballena jorobada requiere atención seria del Gobierno Mexicano porque en nuestro país se encuentra una zona de reproducción importante en términos de abundancia, de diversidad genética y de procesos de dispersión que tienen implicaciones graves para la conservación de la especie a largo plazo. El Pacífico mexicano es parte del traslape entre la población del Pacífico norte y la del Océano Austral a las cuales puede considerarse como dos unidades de significancia evolutiva, es decir, unidades de conservación que requieren objetivos a largo plazo. México necesita, por lo tanto, formar más y mejores recursos humanos en la atención de la ballena jorobada y de otras especies para la investigación y la conservación tanto en el ámbito académico como en el del gobierno.
2. Organización y coordinación de los esfuerzos de investigación y conservación que ahora y en el futuro se dediquen a la ballena jorobada. Es muy importante que los pocos recursos dedicados a esta labor no se pierdan por falta de colaboración y que, particularmente en la investigación, no se dupliquen esfuerzos estérilmente por falta de una formación científica mínima. Adicionalmente, un mayor acercamiento de la comunidad académica y el gobierno es muy necesario.
3. Mantenimiento y ampliación de un esfuerzo constante de observación y recolecta en el mar. Algunos materiales a recolectar además de datos básicos de avistamientos son fotografías de identificación, grabaciones y muestras de tejidos para análisis genéticos, bioquímicos y toxicológicos. Establecer un programa de apoyo a la investigación aprovechando actividades diversas en el mar, como el turismo, no tendría un costo económico alto, representaría un esfuerzo mínimo y ahorraría mucho dinero que se gasta *ex profeso* para la investigación en el mar y sobre todo, años de esfuerzo. Asimismo, la organización de redes de varamientos que en conjunto tengan cobertura nacional es imprescindible para registrar y analizar eventos de mortalidad y para obtener datos y materiales de investigación valiosos. Además de intensificar la investigación en las tres zonas tradicionalmente estudiadas (Los Cabos, la Bahía de Banderas y las Islas Revillagigedo), se necesita establecer programas de investigación continuos en el Golfo de California y en el Pacífico tropical mexicano. Es particularmente importante poder realizar esfuerzo de investigación durante toda la estancia de las ballenas jorobadas en México.
4. Sobre la base de los tres puntos anteriores, se debe extender y coordinar la investigación de México a nivel internacional. Las ballenas jorobadas son una especie migratoria y por lo tanto investigarla y conservarla son tareas que se comparten con otros países. Las colaboraciones que actualmente tenemos en la UNAM y la UABCS con científicos extranjeros necesitan fortalecerse y formalizarse entre gobiernos para emprender tareas mayores como estudios de gran escala geográfica y temática. Aún sin esta perspectiva, un

mayor apoyo a la investigación en México haría a la investigación nacional menos dependiente y la pondría en condiciones de colaboración más equitativas con científicos extranjeros. Esto también fortalecería la posición de México en foros internacionales sobre el medio ambiente y uso de los recursos naturales.

5. La investigación futura de la ballena jorobada en nuestro país debe enfocarse prioritariamente a conocer la interacción de estos animales con los humanos y a determinar los efectos poblacionales de dicha interacción. Debe notarse que esta tarea es mucho más compleja que la de evaluar efectos inmediatos de los humanos en la conducta y los hábitos de las ballenas.
6. Se necesita caracterizar debidamente a las variables ambientales naturales y antropogénicas que afectan a las ballenas y desarrollar métodos de validez científica para monitorear los efectos poblacionales de dichas variables. Lo primero que debe reconocerse entonces es que esta investigación debe ser de alto nivel académico y que debe planearse a largo plazo. La colaboración con instancias en el extranjero permitirá determinar la contribución específica del ambiente en zonas de verano y de invierno a la perturbación que los humanos hagan directamente a las poblaciones de ballenas y/o a su hábitat. Un ejemplo es la necesidad de estudiar la forma y grado de asimilación de contaminantes químicos así como la diversidad de estos en los tejidos de las ballenas y sus efectos en la morbilidad, sobrevivencia, fertilidad y la tasa de crecimiento poblacional.
7. La investigación en México también debe profundizar en el estudio de algunos aspectos de la biología básica que resultan críticos para la conservación tales como la tasa de crecimiento poblacional, la tabla de edad, mortalidad y fecundidad por sexos, la proporción efectiva de sexos y la distribución del éxito reproductivo así como un análisis de la variación genética en el complejo mayor de histocompatibilidad. Se necesita también un estudio detallado de la distribución espacial y temporal con el que se determinen variaciones en el uso del hábitat por las ballenas en respuesta a las actividades humanas en el mar.
8. Se debe desarrollar también con prioridad un programa de investigación teórica que integre la información que se genere en México y otros países y que asesore los esfuerzos nacionales de investigación y conservación. Este programa en principio debe fortalecer el desarrollo de la biología evolutiva y sus aplicaciones en la conservación y es indudable que tendría una utilidad extensiva a la conservación de los recursos naturales del país.
9. Se deben desarrollar líneas de investigación y trabajo ejecutivo de alto nivel sobre conservación, sociología y derecho que sirvan de interfase entre la investigación y acciones de conservación. Estas líneas de trabajo deben ser cultivadas tanto en instancias académicas como del gobierno.

Los autores creemos que en el futuro, la investigación sobre la ballena jorobada en México debe diversificarse y ampliarse a otras instituciones académicas y del Gobierno mexicano en donde las primeras se dediquen a la investigación básica y el último a implementar acciones de conservación planeadas por ambas partes.

PROPUESTA PARA UN PLAN NACIONAL DE INVESTIGACIÓN Y CONSERVACIÓN

Entendemos por conservación la protección de las especies haciendo un uso sustentable de ellas con el mayor beneficio social posible, con respeto a la cultura y las tradiciones y procurando minimizar toda modificación posible de la evolución de la especie. La conservación es pues una interfase entre las ciencias naturales y las humanidades que deben cultivarse con un alto nivel para ser efectivas. La conservación involucra una investigación muy amplia del ambiente, de las especies y de la sociedad humana y su desarrollo sólo puede lograrse conjuntamente expertos en todas estas materias (ver Leff 1986).

En el caso de las ballenas jorobadas en México, se necesita en el corto plazo investigar más sobre la biología básica de estos animales y sobre las actividades humanas que más las afectan, fundamentalmente el turismo el cual es una actividad que además tiene un impacto profundo en la cultura y la economía humanas. Los autores pensamos que es crucial en nuestro país controlar de inmediato la observación turística de las ballenas y la alteración del hábitat causada por diversas actividades humanas en zonas críticas para la estancia de estos animales en nuestro país. Zonas críticas identificadas hasta este momento son 1) La Boca del Golfo de California y Baja California Sur, esto es, la Bahía de Banderas, costa de Nayarit, Los Cabos y costa de Baja California Sur hasta Loreto, 2) La región de las grandes islas en el Golfo de California y 3) Las Islas Revillagigedo. En este último caso debe hacerse una vigilancia más estricta de las actividades humanas que ahí se desarrollan y se debe garantizar, en la ley y en los hechos, que el Archipiélago de Revillagigedo se mantenga como un refugio prístino para las ballenas jorobadas cuya conservación es de gran importancia para las ballenas de ese lugar e incluso de otros así como para la comunidad científica de todo el mundo. En este momento no es posible desarrollar una propuesta detallada y operativa para un plan nacional de investigación y conservación pero es posible definir algunas de sus características como sigue:

1. Objetivos

1.1. Objetivos biológicos.

- 1.3.1. Recuperación en México de las poblaciones de ballenas jorobadas en términos de abundancia y otras variables biológicas como la historia de vida y diversidad genética.
- 1.3.1. Restauración del hábitat de la especie, recuperación para ella de su distribución histórica y desaparición de restricciones a cambios futuros de distribución, abundancia, historia de vida y estructura filogeográfica.

1.2. Objetivos biológico-sociales.

- 1.3.1. Identificar y reducir todas las fuentes de perturbación, daño y mortalidad de las ballenas jorobadas causadas por los humanos.

- 1.3.2. Establecer un programa operativo de investigación y conservación de la ballena jorobada continuo y en revisión constante en que armonicen el Gobierno de México, la comunidad científica, las organizaciones no gubernamentales y los sectores de la sociedad relacionados con la especie. Es crucial que el Gobierno disponga los recursos materiales y humanos para las distintas acciones que el plan requiere y que la comunidad científica tenga los medios suficientes para su labor. Este programa operativo es el núcleo del plan propuesto.
- 1.3.3. Integrar el plan de la ballena jorobada a un plan de investigación y conservación de todos los recursos naturales de nuestro país desarrollado con bases científicas.
- 1.3.4. Coordinar el plan nacional de la ballena jorobada con un plan internacional de investigación y conservación de la especie en el que participen Filipinas, Taiwán, China, Corea, Japón, Rusia, Canadá, Estados Unidos de América, Guatemala, El Salvador, Honduras, Costa Rica, Nicaragua, Panamá, Colombia, Ecuador, Perú, Chile, Argentina y Brasil (área antártica I).

1.3. Objetivos sociales.

- 1.3.1. Desarrollar un programa nacional de educación sobre la observación turística de vida silvestre, con énfasis en las ballenas y promover que esta actividad se realice con altos estándares de divulgación y operación que minimicen el acoso y la perturbación a las ballenas.
- 1.3.2. Promover la formación de recursos humanos de alto nivel científico y técnico durante el desarrollo del plan.
- 1.3.3. Promover que la derrama económica por la observación de las ballenas se distribuya de la manera más equitativa posible y dar prioridad para que las comunidades locales, especialmente la gente de pocos recursos, se beneficie de esta actividad. Como parte de una labor más general, se debe procurar que el desarrollo del turismo no tenga impactos negativos en la cultura y tradiciones de los pobladores originarios.
- 1.3.4. Lograr que a la ballena jorobada se le declare fuera del riesgo de extinción en México y en el mundo y que su conservación requiera atención y acciones mínimas.

El plan propuesto tiene pues las siguientes características:

1. Debe ser un plan único en que se diferencien unidades de manejo y consideren objetivos a corto y largo plazo. Podemos distinguir dos unidades que son las ballenas jorobadas en la costa pacífica y en las Islas Revillagigedo. No conocemos la relación con las ballenas que se encuentran en el Golfo de California durante el verano aunque es posible que sean parte de las agregaciones costeras. Mientras eso no se resuelva, conviene definir a esas ballenas como una tercera unidad de manejo. A largo plazo, en México debemos considerar en el contexto internacional la atención a las ballenas jorobadas del Pacífico norte y de la costa pacífica desde Costa Rica hasta la Península Antártica.

2. El plan debe formar parte de un marco más completo de conservación e investigación de los recursos naturales de nuestro país. Situaciones semejantes a la de las ballenas jorobadas pueden tenerlas otros mamíferos marinos y otras especies marinas. Si bien, minimizar los riesgos de extinción requiere de atención específica a unidades de manejo, las acciones de conservación deben hacerse con la estrategia de cuidar el medio ambiente en su conjunto. Es crítico que el plan contenga investigación sobre el ambiente.
3. El plan debe procurar optimizar un balance entre las necesidades de recuperación de la especie y el uso del hábitat que hacen los humanos, particularmente la población ribereña de escasos ingresos. El plan por tanto debe contar con la participación de distintos sectores e instancias sociales pero no es posible en este momento definir en qué modo puede eso ocurrir.
4. El plan debe basarse en investigación científica continua cuyo eje es la biología evolutiva. Investigación de alto nivel sobre aplicaciones de este campo científico en la conservación aún debe desarrollarse.
5. Como toda tarea científica, el plan debe mantenerse en actualización constante mediante la vigilancia de un comité. Es imprescindible que se desarrollen métodos de validez científica para monitorar los resultados del plan tanto en lo directamente relacionado con las ballenas como en lo referente a los sectores sociales con los que interaccionan.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha resultado del esfuerzo de muchas personas y del apoyo de muchas instituciones. Los autores deseamos agradecer primero a Anelio Aguayo quien inició el estudio de la ballena jorobada en México y dejó que los autores nos condenáramos en esta tarea. Algunos compañeros que también han dedicado su labor a la jorobada y que han hecho esta integración posible son Paloma Ladrón de Guevara, Mario A. Salinas, Armando Jaramillo, María de Jesús Vázquez, María Rosalba Robles, Ricardo A. Juárez, Karla Villavicencio, Janet Nolasco, Carlos Alvarez, Luis Bourillón, Rafael Campos, Isabel Salas, Elsa Jiménez, Juan Carlos Vargas, Saudiel Ramírez, Sherman Hernández, Ricardo Gómez y Samuel Chávez así como muchos estudiantes de la UNAM y la UABCS que generosamente han dado su ayuda y/o que aún están por concluir sus tesis. Agradecemos a María de Jesús Vázquez, Juan Manuel Sánchez, María Rosalba Robles y especialmente a Hiram Rosales su labor en la captura de la ficha en Biótica. Debemos agradecer también a muchos colegas extranjeros con quienes hemos compartido esfuerzos por muchos años y de quienes hemos recibido apoyo y solidaridad en muchas ocasiones. Algunos de ellos son C. Scott Baker, Jeffrey K. Jacobsen, Salvatore Cerchio, Ken Balcomb, Diane Claridge, John Calambokidis, Jan Straley, Anjanette Perry, Sally Mizroch, Howard Rosenbaum, Justine Murrell, Brad Congdon, Carlos Olavarría y otras personas de los Estados Unidos de América, Chile y Nueva Zelanda. Ayuda invaluable en el mar se ha tenido de amigos como Ismael Casillas (QEPD), Justino Niebla, Doña Margarita y su familia, Don Marcial, Don Chente, Jorge, Lupe, El Picudo y otros en Punta de Mita y La Cruz de Huanacastle. Debemos dar crédito a la labor de Alejandro Martínez, Anabel Bieler y otros del Laboratorio de Microcine de la Facultad de Ciencias UNAM. Hemos recibido distintas e importantes formas de apoyo de la Facultad de Ciencias UNAM, la Facultad de Medicina UNAM, el Centro de Estudios Tecnológicos del Mar 6, la Secretaría de Marina a través de la Armada de México y el Sector Naval de Isla Socorro, el Instituto Nacional de Ecología especialmente a través de Mauro Reyna y Sandra Alcántara así como del Instituto Nacional de la Pesca especialmente a través de la Estación de Biología Marina y Pesquera Dr. Enrique Beltrán que actualmente es el Centro Regional de Investigación Pesquera de La Cruz de Huanacastle y que ha estado a cargo de Susana Sánchez y Lilia Durán. En distintos modos y tiempos, nuestra investigación sobre la ballena jorobada ha recibido apoyo del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, la Fundación Marsden de Nueva Zelanda y la Universidad de Auckland a través de C.S. Baker, Africam Safari, Cielo Abierto, Ecotours, Whale Watchers, el Hotel Peñamar en Guayabitos y el Four Seasons Ressorrt en Punta de Mita. Agradecemos finalmente a la Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad por brindar una vía de aplicación y comunicación de nuestro trabajo. Apreciamos la ayuda de Patricia Ramos y Gerardo López en el uso de Biótica y la gran paciencia de Laura Cárdenas quien administró el proyecto de esta revisión.

REFERENCIAS

- Aguayo Lobo A., Salinas Zacarías M.A., Medrano González L. & Ladrón de Guevara Porras P. 1992. Estudio comparativo de dos áreas de reproducción del rorcual jorobado, *Megaptera novaeangliae*, en el Pacífico mexicano. Reporte al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Proyecto 0037-N9106. México, DF.
- Aguayo-Lobo A., Torres-Navarro D. & Acevedo-Ramírez J. 1998. Los mamíferos marinos de Chile: I. Cetacea. Serie Científica del Instituto Antártico Chileno 48: 19-159.
- Alvarez Flores C.M. 1987. Fotoidentificación del rorcual jorobado (*Megaptera novaeangliae*, Borowski 1781), en las aguas adyacentes a la Isla Isabel, Nayarit, México, (Cetacea: Balaenopteridae). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Alvarez C., Aguayo A., Rueda R. & Urbán, J. 1990. A note on the stock size of humpback whales along the Pacific coast of México. Reports of the International Whaling Commission. Special issue 12: 191-193.
- Árnason Ú., Grétarsdóttir S. & Widegren B. 1992. Mysticete (baleen whale) relationships based upon the sequence of the common cetacean DNA satellite. *Molecular Biology and Evolution* 9(6): 1018-1028.
- Árnason Ú., Gullberg A. & Widegren B. 1993. Cetacean mitochondrial DNA control region: Sequences of all extant baleen whales and two sperm whale species. *Molecular Biology and Evolution* 10 (5): 960-970.
- Au W.W.L. & Green M. 2000. Acoustic interaction of humpback whales and whale-watching boats. *Marine Environmental Research* 49: 469-481.
- Ávila Foucat S. & Saad Alvarado L. 1998. Valuación de la ballena gris (*Eschrichtius robustus*) y ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en México. *Gaceta Ecológica* 49: 22-36.
- Baker C.S. 1985. The population structure and social organization of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the central and eastern North Pacific. Ph.D. dissertation. University of Hawaii. Honolulu, HI.
- Baker C.S., Cipriano F. & Palumbi S.R. 1996. Molecular genetic identification of whale and dolphin products from commercial markets in Korea and Japan. *Molecular Ecology* 5: 671-685.
- Baker C.S. & Herman L.M. 1984. Aggressive behavior between humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) wintering in Hawaiian waters. *Canadian Journal of Zoology* 62: 1922-1937.
- Baker C.S. & Herman L.M. 1987. Alternative population estimates of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in Hawaiian waters. *Canadian Journal of Zoology* 65: 2818-28-21.
- Baker C.S., Herman L.M., Bays B.G. & Stifel W.F. 1982. The impact of vessel traffic on the behavior of humpback whales in Southeast Alaska: 1982 season. Report of contract 81-ABC-00114. National Marine Mammal Laboratory, NMFS. Seattle, WA.
- Baker C.S., Lento G.M., Cipriano F. & Palumbi S.R. 2000. Predicted decline of protected whales based on molecular genetic monitoring of Japanese and Korean markets. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267: 1191-1199.
- Baker C.S. & Medrano-González L. En prensa. World-wide distribution and diversity of humpback whale mitochondrial DNA lineages. En: Pfeiffer C.J. (ed). *Molecular and cell biology of marine mammals*. Krieger Publishing Co. Melbourne, FL.

- Baker C.S., Medrano-González L., Calambokidis J., Perry A., Pichler F.B., Rosenbaum H., Straley J.M., Urbán-Ramírez J., Yamaguchi M. & Ziegesar O.v. 1998. Population structure of nuclear and mitochondrial DNA variation among humpback whales in the North Pacific. *Molecular Ecology* 7: 695-707.
- Baker C.S. & Palumbi S.R. 1994. Which whales are hunted? A molecular genetic approach to monitoring whaling. *Science* 265: 1538-1539.
- Baker C.S., Perry A., Bannister J.L., Weinrich M.T., Abernethy R.B., Calambokidis J., Lien J., Lambertsen R.H., Urbán J.R., Vasquez O., Clapham P.J., Alleng A., O'Brien S.J. & Palumbi S.R. 1993. Abundant mitochondrial DNA variation and world-wide population structure in humpback whales. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 90: 8239-8243.
- Baker C.S., Perry A. & Herman L.M. 1987. Reproductive histories of female humpback whales *Megaptera novaeangliae* in the North Pacific. *Marine Ecology Progress Series* 41: 103-114.
- Baker C.S., Slade R.B., Bannister J.L., Abernethy R.B., Weinrich M.T., Lien J., Urbán J.R., Corkeron P., Calambokidis J., Vasquez O. & Palumbi S.R. 1994a. Hierarchical structure of mtDNA gene flow among humpback whales, world-wide. *Molecular Ecology* 3: 313-327.
- Baker C.S., Weinrich M.T., Early G. & Palumbi S.R. 1994b. Genetic impact of an unusual group mortality among humpback whales. *The Journal of Heredity* 85: 52-54.
- Balou J.D., Gilpin M. & Foote T.J. (eds). 1995. *Population management for survival and recovery*. Columbia University Press. New York, NY.
- Bannister J.L. & Hedley S.L. 2001. Southern Hemisphere group IV humpback whales: their status from recent aerial survey. *Memoirs of the Queensland Museum* 47(2): 587-598.
- Barlow J. & Clapham P.J. 1997. A new birth-interval approach to estimating demographic parameters of humpback whales. *Ecology* 78(2): 535-546.
- Barnes L.G., Domning D.P. & Ray C.E. 1985. Status of studies on fossil marine mammals. *Marine Mammal Science* 1(1): 15-53.
- Barnes L.G. & McLeod S.A. 1984. The fossil record and phyletic relationships of gray whales. pp 3-32. En: Jones M.L., Swartz S.L. & Leatherwood S. (eds). *The Gray Whale *Eschrichtius robustus**. Academic Press. New York, NY.
- Beddington J.R., Beverton R.J.H. & Lavigne D.M. 1985. *Marine mammals and fisheries*. George Allen and Unwin. London.
- Berta A. & Sumich J.L. 1999. *Marine mammals evolutionary biology*. Academic Press. San Diego, CA.
- Brown M. & Corkeron P. 1995. Pod characteristics of migrating humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) off the east Australian coast. *Behaviour* 132: 163-179.
- Brown M.R., Corkeron P., Hale P.T., Schultz K.W. & Bryden M.M. 1995. Evidence of sex-segregated migration in the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*). *Proceedings of the Royal Society of London B* 259: 229-234.
- Brownell R.L.J. & Ralls K. 1986. Potential for sperm competition in baleen whales. *Reports of the International Whaling Commission. Special issue* 8: 97-112.
- Bryden M.M. 1972. Growth and development of marine mammals. pp 1-79. En: Harrison R.J. (ed). *Functional anatomy of marine mammals. Volume 1*. Academic Press. London.
- Burns W.C.G. 2001. From the harpoon to the heat: Climate change and the International Whaling Commission in the 21st century. *The Georgetown International Environmental Law Review* 13: 335-359.

- Calambokidis J., Steiger G.H., Rasmussen K., Urbán J.R., Balcomb K.C., Ladrón de Guevara P.P., Salinas M.Z., Jacobsen J.K., Baker C.S., Herman L.M., Cerchio S. & Darling J.D. 2000. Migratory destinations of humpback whales that feed off California, Oregon and Washington. *Marine Ecology Progress Series* 192: 295-304.
- Calambokidis J., Steiger G.H., Straley J.M., Herman L.M., Cerchio S., Salden D.R., Urbán J.R., Jacobsen J.K., von Ziegesar O., Balcomb K.C., Gabriele C.M., Dahlheim M.E., Uchida S., Ellis G., Miyamura Y., Ladrón de Guevara P.P., Yamaguchi M., Sato F., Mizroch S.A., Schlender L., Rasmussen K., Barlow J. & Quinn II T.J. 2001. Movements and population structure of humpback whales in the North Pacific. *Marine Mammal Science* 17(4): 769-794.
- Calambokidis J., Steiger G.H., Straley J.M., Quinn II T.J., Herman L.M., Cerchio S., Salden D.R., Yamaguchi M., Sato F., Urbán Ramírez J., Jacobsen J., Ziegesar O.v., Balcomb K.C., Gabriele C.M., Dahlheim M.E., Higashi N., Uchida S., Ford H.K.B., Miyamura Y., Ladrón de Guevara Porras P., Mizroch S.A., Schlender L. & Rasmussen K. 1997. Abundance and population structure of humpback whales in the North Pacific basin. Final report to contract #50ABNF500113. Cascadia Research Collective, South West Fisheries Science Center. Olympia, WA.
- Campos Ramos R. 1989. Fotoidentificación y comportamiento del rorcual jorobado, *Megaptera novaeangliae* (Borowski 1781), en las aguas adyacentes al Archipiélago de Revillagigedo, México. (Cetacea: Balaenopteridae). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Campos Ramos R. & Aguayo Lobo A. 1993. La población del rorcual jorobado *Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1781) en las aguas de Isla Socorro, México. (Cetacea: Balaenopteridae). *Cuadernos Mexicanos de Zoología* 1(1): 58-63.
- Capella Alzueta J., Flórez-González L. & Falk Fernández P. 2001. Mortality and anthropogenic harassment of humpback whales along the Pacific coast of Colombia. *Memoirs of the Queensland Museum* 47(2): 547-553.
- Cerchio S. 1998. Estimates of humpback whale abundance off Kauai, 1989-1993: evaluating biases associated with sampling the Hawaiian Islands breeding assemblage. *Marine Ecology Progress Series* 175: 23-24.
- Cerchio S., Gabriele C.M., Norris T.F. & Herman L.M. 1998. Movements of humpback whales between Kauai and Hawaii: implications for population structure and abundance estimation in the Hawaiian Islands. *Marine Ecology Progress Series* 175: 13-22.
- Cerchio S., Jacobsen J.K. & Norris T.F. 2001. Temporal and geographical variation in songs of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*: synchronous change in Hawaiian and Mexican breeding assemblages. *Animal Behavior* 62: 313-329.
- Clapham P.J. 1996. The social and reproductive biology of humpback whales: an ecological perspective. *Mammal Review* 26: 27-49.
- Clapham P.J. & Brownell Jr. R.L. 1996. The potential for interspecific competition in baleen whales. *Reports of the International Whaling Commission* 46: 361-367.
- Clapham P.J. & Mattila D.K. 1993. Reactions of humpback whales to skin biopsy sampling on a West Indies breeding ground. *Marine Mammal Science* 9: 382-391.
- Clapham P.J. & Mayo C.A. 1987a. Reproduction and recruitment of individually identified humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, observed in Massachusetts Bay, 1979-1985. *Canadian Journal of Zoology* 65: 2853-2863.
- Clapham P.J. & Mayo C.A. 1987b. The attainment of sexual maturity in two female humpback whales. *Marine Mammal Science* 3: 279-283.

- Clapham P.J. & Mayo C.A. 1990. Reproduction of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, observed in the Gulf of Maine. Reports of the International Whaling Commission. Special issue 12: 171-175.
- Clapham P.J., Palsbøll P.J., Mattila D.K. & Vasquez O. 1992. Composition and dynamics of humpback whale competitive groups in the West-Indies. Behaviour 122: 182-194.
- COHMAP members. 1988. Climatic changes of the last 18,000 years: Observations and model simulations. Science 241: 1043-1052.
- Craig A.S. & Herman L.M. 1997. Sex differences in site fidelity and migration of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) to the Hawaiian islands. Canadian Journal of Zoology 75: 1923-1933.
- Chapman D.G. 1974. Status of Antarctic rorqual stocks. pp 218-238. En: Schevill W.E. (ed). The whale problem. Harvard University Press. Cambridge.
- Chittleborough R.G. 1958. The breeding cycle of the female humpback whale, *Megaptera nodosa* (Bonnaterre). Australian Journal of Freshwater and Marine Research 9: 1-18.
- Chittleborough R.G. 1965. Dynamics of two populations of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae* (Borowski). Australian Journal of Freshwater and Marine Research 16: 33-128.
- Chittleborough R.G. 1991. Potential impacts of climatic change on the Southern Ocean ecosystem. Memoirs of the Queensland Museum 30(2): 243-247.
- Darling J.D. & Bérubé M. 2001. Interactions of singing humpback whales with other males. Marine Mammal Science 17: 570-584.
- Darling J.D. & McSweeney D.J. 1985. Observations on the migrations of North Pacific humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). Canadian Journal of Zoology 63: 308-314.
- Darling J.D. & Mori K. 1983. Recent observations of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in Japanese waters off Ogasawara and Okinawa. Canadian Journal of Zoology 71: 325-333.
- Darling J.D. & Morowitz H. 1986. Census of 'Hawaiian' humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) by individual identification. Canadian Journal of Zoology 64: 105-111.
- Dawbin W.H. 1966. The seasonal migratory cycle of humpback whales. pp 145-169. En: Norris K.S. (ed). Whales, dolphins and porpoises. University of California Press. Berkeley, CA.
- Diario Oficial de la Federación. 1994. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-1994, que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial, y que establece especificaciones para su protección. Lunes 16 de mayo de 1994: 2-60.
- Diario Oficial de la Federación. 2000. Proyecto de Norma Oficial Mexicana PROY-NOM-059-ECOL-2000, Protección ambiental-Especies de flora y fauna silvestres de México-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Lunes 16 de octubre de 2000. 2-55.
- Doroshenko N.V. 2000. Soviet catches of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the North Pacific. pp 48-95. En: Yablokov A.V. & Zemsky V.A. (eds). Soviet whaling data (1949-1979). Marine Mammal Council, Center for Russian Environmental Policy. Moscow.
- Emlen S.T. & Oring L.W. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. Science 197: 215-223.
- Falcone E.A. 1999. Associations among individuals in a breeding population of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). Senior thesis. Humboldt State University. Arcata, CA.
- Findlay K.P. 2001. A review of humpback whale catches by modern whaling operations in the Southern Hemisphere. Memoirs of the Queensland Museum 47(2): 411-420.

- Flórez-González L., Cappella J.J. & Rosenbaum H.C. 1994. Attack of killer whales (*Orcinus orca*) on humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) on a South American Pacific breeding ground. *Marine Mammal Science* 10(2): 218-222.
- Forestell P.H., Paton D.A., Hodda P. & Kaufman G.D. 2001. Observations of a hypo-pigmented humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, off East coast Australia: 1991-2000. *Memoirs of the Queensland Museum* 47(2): 437-450.
- Forney K.A., Barlow J., Muto M.M., Lowry M., Baker J., Cameron G., Mobley J., Stinchcomb C. & Caretta J.V. 2000. U.S. Pacific marine mammal stock assessments: 2000. NOAA technical memorandum 300. South West Fisheries Science Center, National Marine Fisheries Service. La Jolla, CA.
- Funahashi N. 1998. Whale for sale. Illegal trade in whale meat and products in Japan and South Korea. International Fund for Animal Welfare. Yarmouth Port, MA.
- Gabriele C.M., Straley J.M., Mizroch S.A., Baker C.S., Craig A.S., Herman L.M., Glockner-Ferrari D., Ferrari M.J., Cerchio S., von Ziegesar O., Darling J., McSweeney D., Quinn II T.J. & Jacobsen J.K. 2001. Estimating the mortality rate of humpback whale calves in the central North Pacific Ocean. *Canadian Journal of Zoology* 79: 589-600.
- Gaskin D.E. 1982. The ecology of whales and dolphins. Heineman. London.
- Gendron D. & Urbán J.R. 1993. Evidence of feeding by humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the Baja California breeding ground, México. *Marine Mammal Science* 9: 76-81.
- Glockner D.A. 1983. Determining the sex of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in their natural environment. pp 447-464. En: Payne R. (ed). Communication and behavior of whales. AAAS selected symposium 76. Westview Press. Boulder, CO.
- Glockner-Ferrari, D.A. & Ferrari, M.J. 1990. Reproduction in the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) in Hawaii waters, 1975-1988: The life history, reproductive rates and behavior of known individuals identified through surface and underwater photography. Reports of the International Whaling Commission. Special issue 12: 161-169.
- Gómez Lozano F.R. 1998. Identificación de las conductas en superficie de la ballena jorobada *Megaptera novaeangliae* en el área reproductiva del Archipiélago de Revillagigedo, México. Tesis profesional. Escuela de Biología, Universidad Simón Bolívar. México, DF.
- Greenwood P.J. 1980. Mating systems, phyloptry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behavior* 28: 1140-1162.
- Harwood J. & Hall A. 1990. Mass mortality in marine mammals: Its implications for population dynamics and genetics. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 254-257.
- Herman L.M. 1979. Humpback whales in Hawaiian waters: a study in historical ecology. *Pacific Science* 33: 1-15.
- Herman L.M. & Antinaja C.R. 1977. Humpback whales in the Hawaiian breeding waters: Population and pod characteristics. *Scientific Reports of the Whales Research Institute* 29: 59-85.
- Hernández Ventura S., González Ruíz J. & Lepe Ríos J. 2001. Atención a varamientos de mamíferos marinos en las costas de Nayarit y Jalisco, México; durante los años 1998 - 2001. XXVI. Reunión internacional para el estudio de los mamíferos marinos. Ensenada, BC. p 56.
- Hershkovitz P. 1966. Catalog of living whales. Smithsonian Institution. Bulletin 246. Washington, DC.
- International Whaling Commission. 1995. International Convention for the Regulation of Whaling, 1946. Schedule (as ammended). Reports of the International Whaling Commission 47: 1-27.

- Janetzki H.A. & Paterson R.A. 2001. Aspects of humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, calf mortality in Queensland. *Memoirs of the Queensland Museum* 47(2): 431-435.
- Jaramillo Legorreta A.M. 1995. Relación entre las agregaciones invernales del rorcual jorobado (*Megaptera novaeangliae*) en el Pacífico mexicano, en base a la fotoidentificación y morfología caudal. Tesis profesional. Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, BCS.
- Jefferson T.A., Leatherwood S., Shoda L.K.M. & Pitman R.L. 1992. Marine mammals of the Gulf of Mexico. A field guide for aerial and shipboard observers. Texas A&M University. Galveston, TX.
- Jiménez Zárate E. 1992. Descripción de las pautas conductuales y seguimientos de las hembras con cría del rorcual jorobado, *Megaptera novaeangliae*, en la Bahía de Banderas, Nayarit durante la temporada reproductiva. Tesis profesional. Universidad Autónoma Metropolitana, Xochimilco. México, DF.
- Johnson J. H. & Wolman A.A. 1984. The humpback whale, *Megaptera novaeangliae*. *Marine Fisheries Review* 46: 30-37.
- Juárez Salas R.A. 2001. Tasas de nacimiento e intervalos entre partos del rorcual jorobado (*Megaptera novaeangliae*) en el Pacífico mexicano. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Katona S.K. 1991. Large-scale planning for assessment and recovery of humpback whale populations. *Memoirs of the Queensland Museum* 30(2): 297-305.
- Katona S.K. & Whitehead H.P. 1981. Identifying humpback whales using their natural markings. *Polar Record* 20: 339-444.
- Kawamura A. 1994. A review of baleen whale feeding in the Southern Ocean. *Reports of the International Whaling Commission* 44: 261-271.
- Kellogg A.R. 1932. New names for mammals proposed by Borowski in 1780 and 1781. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 45: 147-148.
- Kellogg R. 1922. Description of the skull of *Megaptera miocaena*, a fossil humpback whale from the Miocene diatomaceous earth of Lompoc, California. *Proceedings of the United States National Museum* 61 Article 14. Washington, DC.
- Klinowska M. 1991. Dolphins, porpoises and whales of the world. The IUCN Red Databook. International Union for the Conservation of Nature. Gland and Cambridge.
- Ladrón de Guevara Porras P. 1995. La ballena jorobada, *Megaptera novaeangliae* (Borowski 1781), en la Bahía de Banderas, Nayarit-Jalisco, México. (Cetacea: Balaenopteridae). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- 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, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Ladrón de Guevara P.P., Salinas M.Z. & Aguayo A.L. 1991. Tiempo de estancia y uso del área de la ballena jorobada, *Megaptera novaeangliae*, durante el invierno en la Bahía de Banderas e Isla Socorro, México. XVI Reunión internacional para el estudio de los mamíferos marinos. Bahía de Banderas, Nay. p 23.
- Laist D.W., Knowlton A.R., Mead J.G., Collet A.S. & Podesta M. 2001. Collisions between ships and whales. *Marine Mammal Science* 17(1): 35-75.
- Leatherwood S. & Reeves R.R. 1983. The Sierra Club handbook of whales and dolphins. Sierra Club Books. San Francisco, CA.

- Leff E. 1986. Ecología y capital. Hacia una perspectiva ambiental del desarrollo. Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Leyva Gallegos F.A. 2000. Hacia un análisis de la investigación y conservación de los mamíferos marinos en México. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Lockyer C. 1984. Review of baleen whale (Mysticeti) reproduction and implications for management. Reports of the International Whaling Commission. Special issue 6: 27-47.
- Lockyer C.H. & Brown S.G. 1981. The migration of whales. pp 105-137. En: Aidley D.J. (ed). Animal migration. Society for Experimental Biology Seminar Series 13. Cambridge University Press. Cambridge.
- Lugo Cabrera E. & Rodríguez Vázquez M.E. 2000. Etograma de la ballena jorobada en Bahía de Banderas, México. XXV Reunión internacional para el estudio de los mamíferos marinos. La Paz, BCS. p 57.
- Malme C.I., Miles P.R., Tyack P., Clark C.W. & Bird J.E. 1985. Investigation of the potential effects of underwater noise from petroleum industry activities on feeding humpback whale behavior. Minerals Management Service, U.S. Department of the Interior. Springfield, VA.
- Mathews L.H. 1937. The humpback whale-*Megaptera nodosa*. Discovery Reports 17: 7-92.
- Mattila D.K., Allen J., Clapham P.J., Friday N., Hammond P.S., Katona S., Larsen F., Lien J., Palsbøll P.J., Robbins J., Sigurjónsson J., Smith T.D., Stevick P.T., Vikingsson G. & Φien N. 2000. Recent findings concerning the migration and breeding ground composition of North Atlantic humpback whales. Humpback whale conference 2000. Brisbane, Qld. p 16.
- Medrano González L. 1993a. Estudio genético del rorcual jorobado en el Pacífico mexicano. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Medrano González L. 1993b. Estudios genéticos de mamíferos marinos en el Pacífico mexicano. Reporte al Instituto Nacional de Ecología. México, DF.
- Medrano González L. En prensa. Hacia una historia de la mastofauna marina mexicana. En: Ceballos G. & Arita H. (eds). Atlas mastozoológico de México. CONABIO-Instituto de Ecología UNAM. México, DF.
- Medrano-González L., Aguayo-Lobo A., Urbán-Ramírez J. & Baker C.S. 1995. Diversity and distribution of mitochondrial DNA lineages among humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, in the Mexican Pacific Ocean. Canadian Journal of Zoology 73: 1735-1743.
- Medrano González L., Baker C.S. & Dalebout M. 2002. Filogenia del intrón 1 del gen de la actina β en los cetáceos. XXVII Reunión internacional para el estudio de los mamíferos marinos. Veracruz, Ver.
- Medrano-González L., Baker C.S., Robles-Saavedra M.R., Murrell J., Vázquez-Cuevas M.J., Congdon B.C., Straley J.M., Calambokidis J., Urbán-Ramírez J., Flórez-González L., Olavarría-Barrera C., Aguayo-Lobo A., Nolasco-Soto J., Juárez-Salas R.A. & Villavicencio-Llamosas K. 2001. Trans-oceanic population genetic structure of humpback whales in the North and South Pacific. Memoirs of the Queensland Museum 47(2): 465-479.
- Medrano L., Rosenbaum H. & Baker C.S. 1994a. Hacia una interpretación genética de la coloración caudal de las ballenas jorobadas. XIX Reunión internacional para el estudio de los mamíferos marinos. Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, BCS. p 22.
- Medrano L., Salinas M., Salas I., Ladrón de Guevara P., Aguayo A., Jacobsen J. & Baker C.S. 1994b. Sex identification of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, on the wintering grounds of the Mexican Pacific ocean. Canadian Journal of Zoology 72: 1771-1774.

- Medrano González L., Urbán Ramírez J., Vázquez Cuevas M.J., Robles Saavedra M.R., Ladrón de Guevara Porras P., Nolasco Soto J., Gómez Lozano F.R., Villavicencio Llamosas K., Juárez Salas R.A., Jacobsen J.K., Cerchio S. & Baker C.S. 2000. Hábitos reproductivos e historia poblacional reciente de las ballenas jorobadas en el Pacífico mexicano. 1er Congreso nacional de ciencias naturales del CONACyT. México, DF.
- Melville H. 1851. *Moby Dick, or, The Whale*. Oxford University Press. Oxford. 1888.
- Miyazaki N. 1986. Catalogue of marine mammal specimens. National Science Museum. Tokyo.
- Mizroch S. 1994. List of matches in the North Pacific humpback whale fluke photograph collection. National Marine Mammal Laboratory. Seattle, WA.
- Mobley J.R. Jr. & Herman L.M. 1985. Transience of social affiliations among humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) on the Hawaiian wintering grounds. *Canadian Journal of Zoology* 63: 762-772.
- Moncada Cooley R., Cerrillo Espinosa P. & Romo Sirvent F. 2001. Monitoreo de la actividad turística sobre la ballena jorobada *Megaptera novaeangliae* en Bahía de Banderas Nayarit-Jalisco y “La Norma Oficial”. XXVI. Reunión internacional para el estudio de los mamíferos marinos. Ensenada, BC. p 34.
- Moritz C. 1994. Defining ‘evolutionary significant units’ for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 373-375.
- National Marine Fisheries Service. 1991. Final recovery plan for the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*). National Oceanic and Atmospheric Administration, USA. Silver Spring, MD.
- Nishiwaki M. 1972. General biology. pp 3-203. En: Ridgway S.H. (ed). *Mammals of the sea. Biology and medicine*. Charles C. Thomas. Springfield, IL.
- Nolasco Soto J. En elaboración. Contenido calórico y composición de ácidos grasos de la dermis de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en aguas adyacentes a la Isla Socorro, Revillagigedo, México. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Olson C. 1947. *Llámenme Ismael. Un estudio de Melville*. Ediciones ERA. México, DF. 1977.
- Ortega Ortiz J.G. 2002. Multiscale análisis of cetacean distribution in the Gulf of México. Ph.D. dissertation. University of Texas A&M. Galveston, TX.
- Palumbi S.R. & Baker C.S. 1994. Contrasting population structure from nuclear intron sequences and mtDNA of humpback whales. *Molecular Biology and Evolution* 11: 426-435.
- Paterson R., Paterson P. & Cato D.H. 2001. Status of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, in East Australia at the end of the 20th century. *Memoirs of the Queensland Museum* 47(2): 579-586.
- Paterson R.A. & Van Dyck S. 1991. Studies of two humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, stranded at Fraser Island, Queensland. *Memoirs of the Queensland Museum* 30(2): 343-350.
- Payne R.S. & Guinee L.N. 1983. Humpback whale songs as an indicator of “stocks”. pp 333-358. En: Payne R. (ed). *Communication and behavior of whales*. AAAS selected symposium 76. Westview Press. Boulder, CO.
- Payne R.S. & MvVay S. 1971. Songs of humpback whales. *Science* 173: 585-597.
- Perry A., Baker C.S. & Herman L.M. 1990. Population characteristics of individually identified humpback whales in the central and eastern North Pacific. *Reports of the International Whaling Commission. Special issue* 12: 307-317.
- Perry S.L., DeMaster D.P. & Silber G.K. 1999. The great whales: History and status of six species listed as endangered under the U.S. Endangered Species Act of 1973. *Marine Fisheries Review* 61(1): 1-74.

- Quayle C.J. 1991. A dissection of the larynx of a humpback whale calf with a review of its functional morphology. *Memoirs of the Queensland Museum* 30(2): 351-354.
- Quayle C.J. 2001. Dissection of a humpback whale calf larynx with particular reference to the relationships of the ventral diverticulum. *Memoirs of the Queensland Museum* 47(2): 613-616.
- Ramírez Sánchez S. 1995. Efecto de las embarcaciones sobre el comportamiento del rorcual jorobado *Megaptera novaeangliae* en Baja California Sur, México, Tesis profesional. Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, BCS.
- Reijnders P.J.H. 1988. Ecotoxicological perspectives in marine mammalogy: research principles and goals for a conservation policy. *Marine Mammal Science* 4: 91-102.
- Rice D.W. 1974. Whales and whale research in the eastern North Pacific. pp 170-195. En: Schevill W.E. (ed). *The whale problem*. Harvard University Press. Cambridge.
- Rice D.W. 1978. The humpback whale in the North Pacific: distribution, exploitation and numbers. pp 29-44. En: Norris K.S. & Reeves R. (eds). *Report on a workshop on problems related to humpback whales (Megaptera novaeangliae) in Hawaii*. U.S. Marine Mammal Commission. Washington, DC.
- Rice D.W. 1998. Marine mammals of the world. Systematics and distribution. The Society of Marine Mammalogy. Special publication 4. Lawrence, KS.
- Robles Saavedra M.R. En elaboración. Variación genética mitocondrial y nuclear de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en el Pacífico mexicano. Tesis de maestría. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. México, DF.
- Rosenbaum H.C., Clapham P.J., Allen J., Nicole-Jenner M., Jenner C., Flores-González L., Urbán-R. J., Ladrón-G. P., Mori K., Yamaguchi M. & Baker C.S. 1995. Geographic variation in ventral fluke pigmentation of humpback whale *Megaptera novaeangliae* populations worldwide. *Marine Ecology Progress Series* 124: 1-7.
- Ruddiman W.F. 1987. Northern oceans. pp 137-154. En: Ruddiman W.F. & Wright Jr. H.E. (eds). *North America and adjacent oceans during the last deglaciation*. Geological Society of America. Boulder, CO.
- Salas Rodarte I.V. 1993. Intervalos de reproducción y tasas de nacimiento de las ballenas jorobadas (*Megaptera novaeangliae*) identificadas en dos áreas de reproducción del Pacífico mexicano, 1986-1991. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Salinas Vargas J.C. 2000. Distribución espacio-temporal y abundancia relativa del rorcual jorobado, *Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1781), en las aguas adyacentes a los Cabos, B.C.S., México 1989-1993. Tesis profesional. Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, BCS.
- Salinas Zacarías M.A. 2000. Estudio comparativo del sonido emitido por los machos del rorcual jorobado, *Megaptera novaeangliae*, en dos áreas de reproducción del Pacífico de México. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Salinas Zacarías M.A. & Bourillón Moreno L. 1988. Taxonomía, diversidad y distribución de los cetáceos de la Bahía de Banderas, México. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Scammon C.M. 1874. *The marine mammals of the North-western coast of North America*. Dover Publications. New York, NY. 1968.
- Slade R.W. 1992. Limited MHC polymorphism in the southern elephant seal: implications for MHC evolution and marine mammal population biology. *Proceedings of the Royal Society of London B* 249: 163-171.

- Steiger G.H. & Calambokidis J. 2000. Reproductive rates of humpback whales off California. *Marine Mammal Science* 16: 220-239.
- Steiger G.H., Calambokidis J., Sears R., Balcomb K.C. & Cabbage J.C. 1991. Movement of humpback whales between California and Costa Rica. *Marine Mammal Science* 7: 306-310.
- Straley J.M. Overwintering North Pacific humpback whales in Alaskan waters. Humpback whale conference 2000. Brisbane, Qld. p 25.
- Straley J.M., Gabriele C.M. & Baker C.S. 1994. Annual reproduction by individually identified humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in Alaskan waters. *Marine Mammal Science* 10: 87-92.
- Taruski A.G., Olney C.E. & Winn H.E. 1975. Chlorinated hydrocarbons in cetaceans *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 32: 2205-2209.
- Tershy B.R., Breese D. & Strong C.S. 1990. Abundance, seasonal distribution and population composition of Balaenopterid whales in the Canal de Ballenas, Gulf of California, Mexico. *Reports of the International Whaling Commission. Special issue* 12: 369-375.
- Tomilin A.G. 1967. Mammals of the U.S.S.R. and adjacent countries. Vol. 9. Cetacea. Israel program for scientific translations. Jerusalem.
- Townsend C.H. 1935. The distribution of certain whales as shown by logbook records of American whaleships. *Zoologica* (1-2): 1-50.
- Tyack P. 1981. Interactions between singing Hawaiian humpback whales and conspecifics nearby. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 8: 105-116.
- Tyack P.L. & Whitehead H. 1983. Male competition in large groups of wintering humpback whales. *Behaviour* 83: 132-154.
- Urbán Ramírez J.J. 2001. Estructura poblacional, abundancia y destinos migratorios de las ballenas jorobadas que invernán en el Pacífico mexicano. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Urbán J. & Aguayo A. 1987. Spatial and seasonal distribution of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, in the Mexican Pacific. *Marine Mammal Science* 3: 333-344.
- Urbán J.R., Alvarez C.F., Salinas M.Z., Jacobsen J., Balcomb III K.C., Ladrón de Guevara, P.P. & Aguayo A.L. 1999. Population size of humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, in waters off the Pacific coast of Mexico. *Fisheries Bulletin* 97: 1017-1024.
- Urbán J.R., Jaramillo A.L., Aguayo A.L., Ladrón de Guevara P.P., Salinas M.Z., Alvarez C.F., Medrano L.G., Jacobsen J.K., Balcomb K.C., Claridge D.E., Calambokidis J., Steiger G.H., Straley J.M., Ziegesar O.v., Waite J.M., Mizroch S., Dahlheim M.E., Darling J.D. & Baker C.S. 2000. Migratory destination of humpback whales wintering in the Mexican Pacific. *The Journal of Cetacean Research and Management* 2(2): 101-110.
- Valsecchi E., Palsbøll P., Hale P., Glockner-Ferrari D., Ferrari M., Clapham P., Larsen F., Mattila D., Sears R., Sigurjonsson J., Brown M., Corkeron P. & Amos B. 1997. Microsatellite genetic distances between oceanic populations of the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*). *Molecular Biology and Evolution* 14(4): 355-362.
- Vázquez Cuevas M.J.G. En elaboración. Distribución espacial y temporal de microsátélites de las ballenas jorobadas, *Megaptera novaeangliae*, en el Pacífico mexicano. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Vidal O. 1991. Catalog of osteological collections of aquatic mammals from México. NOAA technical report NMFS 97. National Marine Fisheries Service. Springfield, VA.
- Vidal O. & Gallo-Reynoso J.P. 1996. Die-offs of marine mammals and sea birds in the Gulf of California, México. *Marine Mammal Science* 12(4): 627-635.

- Villavicencio Llamosas K. 2000. Patrones de ventilación y hábitos del rorcual jorobado (*Megaptera novaeangliae*) durante su estancia invernal en el Pacífico mexicano. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Watkins W.A. 1986. Whale reactions to human activities in Cape Cod waters. *Marine Mammal Science* 2(4): 251-262.
- Watson L. 1985. Sea guide to the whales of the world. E.P. Dutton. New York, NY.
- Weinrich M.T., Martin M., Griffiths R., Bove J. & Schilling M. 1997. A shift in distribution of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, in response to prey in the southern Gulf of Maine. *Fisheries Bulletin* 95: 826–836.
- Weinrich M.T., Schilling M.R. & Belt C.R. 1992. Evidence for acquisition of a novel feeding behaviour: lobtail feeding in humpback whales, *Megaptera novaeangliae*. *Animal Behavior* 44: 1059–1072.
- Weller D.W. & Schiro A.J. 1996. First account of a humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) in Texas waters, with a re-evaluation of historical records from the Gulf of Mexico. *Marine Mammal Science* 12(1): 133-137.
- Whipple A.B.C. 1979. The whalers. Time-Life Books. Alexandria, VI.
- Whitehead H. 1985. Why whales leap. *Scientific American*. March: 70-76.
- Whitehead H. 1987. Updated status of the humpback whale, *Megaptera novaeangliae*, in Canada. *Canadian Field-Naturalist* 101(2): 284-294.
- Williams M.A.J., Dunkerley D.L., De Dekker P., Kershaw A.P. & Stokes T.J. 1993. Quaternary environments. Arnold. London.
- Winn L.K. & Reichley N.E. 1985. Humpback whale, *Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1781). pp 241-273. En: Ridgway S.H. & Harrison R. (eds). *Handbook of marine mammals*. Vol. 3. The sirenians and baleen whales. Academic Press. London.
- Yablokov A.V. 1994. Validity of whaling data. *Nature*, London. 367(6459): 108.
- Zemsky V.A. 2000. Extermination of populations of commercial whale species and its possible biological consequences. pp 249-259. En: Yablokov A.V. & Zemsky V.A. (eds). *Soviet whaling data (1949-1979)*. Marine Mammal Council, Center for Russian Environmental Policy. Moscow.