

Patrones espacio-temporales del canto de las ballenas jorobadas (*Megaptera novaeangliae*) en el Pacífico mexicano

Space-time patterns of the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) song in the Mexican Pacific Ocean

LUIS MEDRANO GONZÁLEZ^{1*} Y SANDRA E. SMITH AGUILAR¹

¹Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. Universidad 3000, Ciudad Universitaria, Coyoacán; México, DF. MÉXICO. 04510. Tel: (52 55) 5622 4800 #44723. Fax: (52 55) 5622 4828.

*Correo-e: medranol@ciencias.unam.mx

RECIBIDO EL 08 DE SEPTIEMBRE DE 2014/ ACEPTADO EL 07 DE FEBRERO DE 2015

RESUMEN

El canto de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) es un despliegue de comunicación único por su estructura, contenido de información y dinamismo. Este canto lo emiten los machos mayormente en la fase reproductiva de la especie durante el invierno y mucho se discute sobre su función. Para inferir la función del canto de las ballenas jorobadas, en este trabajo describimos la distribución espacial, estacional y a lo largo del día de esta actividad en el Pacífico mexicano en relación con la topografía así como con la abundancia y actividades de las ballenas. Durante los inviernos 2003 - 2005, en la Bahía de Banderas, Nayarit-Jalisco y alrededor de la Isla Socorro, Revillagigedo, se navegaron 18,552.6 km durante 2,138.8 h registrando 1,816 avistamientos de ballenas jorobadas así como 1,371 muestras acústicas subacuáticas con duración total de 45.4 h. Nuestros resultados demuestran la existencia de focos de actividad de canto entre los cuales no hay interferencia acústica, variación general inversa entre la actividad de canto y la abundancia y mayor actividad de canto vespertina. En la Bahía de Banderas se observa una asociación del canto con la estancia invernal general de las ballenas mientras que en la Isla Socorro, el canto se asocia con la intercepción de ballenas en tránsito. Nuestros resultados sugieren que la actividad de canto de las ballenas jorobadas se rige por reglas generales dependientes del contexto social y la topografía, basadas primariamente en la atracción de hembras pero que pueden funcionar asimismo en la jerarquización de machos.

Palabras clave: Actividad de canto, acústica, competencia sexual, comunicación animal, cetacea.

INTRODUCCIÓN

Como otros mamíferos marinos, la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) fue sobre-explotada hasta casi extinguirla en la segunda mitad del siglo XX. La especie se protege por la Comisión Ballenera Internacional desde 1966 y actualmente casi todas sus poblaciones están recuperadas. No obstante, aún se necesita estudiar y proteger a estos animales porque sus hábitos costeros los hacen vulnerables a la sinergia de las perturbaciones antropogénicas en el océano, el cambio climático y agentes de mortalidad natural como mareas rojas y epizootias. Las ballenas jorobadas tienen un ciclo migrato-

ABSTRACT

The song of the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) is a communication display unique in its structure, information content and dynamicity. The song is particular to males, mainly during the reproductive phase of the species in the winter, and there has been much debate about its function. In order to infer the function of the humpback whale song, we described the spatial, seasonal and daily distribution of this behavior in the Mexican Pacific with reference to the topography as well as to the whales' abundance and activities. During the winters of 2003 - 2005 in Bahía de Banderas, Nayarit-Jalisco and around Isla Socorro, Revillagigedo, we navigated 18,552.6 km during 2,138.8 h, and registered 1,816 humpback whale sightings and collected 1371 subaquatic-acoustic samples with a total duration of 45.4 h. Our results show "hotspots" of singing activity between which there is no acoustic interference, general inverse variation between singing activity and abundance, and higher singing activity in the afternoon. In Bahía de Banderas we observed a relationship between the singing behavior and the general wintering stay of the whales whereas in Isla Socorro the song is associated with the interception of whales in transit. Our results suggest that singing in humpback whales is governed by general rules that depend on the social context and topography and are based primarily on the attraction of females but that may also order male status.

Keywords: Singing activity, acoustics, sexual competition, animal communication, cetacea.

rio anual regular; durante el verano se alimentan en altas latitudes en zonas costeras de alta productividad y durante el invierno migran a regiones subtropicales cerca de costas continentales, islas y bancos en donde se reproducen, esto es, se aparean, paren y crían a sus recién nacidos. En el verano, las ballenas jorobadas forman grupos relativamente estables en los que se alimentan habiendo cooperación entre ellas. Durante el invierno, las ballenas casi no se alimentan y hay una fuerte competencia entre los machos por las hembras en la que abundan los comportamientos agonistas y diversos despliegues en la superficie del agua. Las agrupaciones invernales son muy dinámicas pero

pueden reconocerse formas de agrupación y actividad características. Estas son: 1) Solos. Animales juveniles y/o adultos de ambos sexos que transitan entre agrupaciones; 2) Cantores. Machos adultos solitarios que comúnmente permanecen en un área por varias horas emitiendo secuencias repetitivas de sonidos estructurados denominados cantos; 3) Parejas de adultos y/o juveniles. Formadas generalmente por un macho y una hembra o por machos. Las parejas de hembras parecen agrupaciones poco frecuentes; 4) Hembras con su cría recién nacida; 5) Hembras con su cría y una escolta. La escolta es un macho que presumiblemente espera el estro de la hembra, y 6) Grupos de competencia. Estos son conjuntos de tres o más animales adultos y/o juveniles en los que hay una actividad agonística intensa que se ha caracterizado como de competencia entre machos (National Marine Fisheries Service, 1991; Medrano González & Urbán Ramírez, 2002).

Los despliegues en superficie de las ballenas jorobadas se asocian a su anatomía distintiva con largas aletas pectorales, una gran envergadura de la aleta caudal y una complexión robusta. Además, las ballenas jorobadas se distinguen entre los cetáceos por la emisión de cantos los cuales son secuencias repetitivas de fonaciones con una estructura jerárquica (unidades-frases-temas-canción). Solamente los machos cantan y lo hacen mayormente en las zonas de reproducción durante el invierno. Los cantos se emiten a profundidades relativamente bajas (ca. 30 m), en frecuencias de 0.1-6 kHz y con potencia estimada en ca. 150 dB (re 1 μ Pa). Una canción dura de 10 a 30 minutos entre los cuales los cantores salen a respirar y la canción se puede repetir indefinidamente en sesiones que pueden durar desde algunos minutos hasta varias horas. Normalmente, el canto lo emiten animales solitarios entre los que hay espaciamiento variable. Se ha planteado que los cantores mantienen cierto distanciamiento que permite minimizar la interferencia entre ellos (Frankel, Clark, Herman & Gabriele, 1995) pero se han observado cantores a distancias muy cercanas. En ocasiones, estos acercamientos pueden resultar en una mayor coincidencia en el tema que cantan ambos individuos y en otros casos, el acercamiento entre

cantores produce el desplazamiento e incluso silenciamiento de alguno de los dos (Cholewiak, 2008). La secuencia de los temas de la canción es considerablemente uniforme entre individuos en un momento dado pero ésta cambia durante el invierno haciendo que la estructura del canto corresponda a la diferenciación poblacional definida por los destinos migratorios (Payne & Guinee, 1983; Payne & McVay, 1971). Existe una alta coincidencia entre las canciones de la costa del Pacífico mexicano y las Islas Revillagigedo (Salinas Zacarías, 2000) aunque la adopción de cambios observados en los dos sitios presenta un desfase temporal de semanas hasta años. Asimismo, algunos cambios nunca se transmiten (Smith Aguilar, 2009). Esto coincide con la baja tasa de recapturas reportadas entre la costa continental y las islas sugiriendo que hay poco tráfico de individuos entre las dos zonas durante y entre inviernos (Calambokidis et al., 2008; Martínez Aguilar, 2008; Urbán et al., 2000). También ocurren cambios sincronizados entre los cantos de Revillagigedo y de Hawai (Cerchio et al., 2001), lo cual sugiere que la estructura del canto impone restricciones de diferenciación poblacional cultural. La emisión de cantos tiene la base anatómica de un divertículo subtraqueal flanqueado por una fuerte musculatura (Quayle, 2001). Se discute si el canto es un despliegue de los machos para atraer a las hembras (Medrano et al., 1994) y/o una forma de jerarquización entre machos (Darling & Bérubé, 2001). 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, la hora del día e incluso el clima (Tyack & Whitehead, 1983; Au, Mobley, Burgess, Lammers & Nachtigall, 1998; Cerchio et al., 2001; Cholewiak, 2008).

En este escrito describimos la distribución espacial, estacional y diaria de la actividad de canto de las ballenas jorobadas en la Bahía de Banderas, Nayarit-Jalisco y en los alrededores de la Isla Socorro, Revillagigedo, durante los años 2003-2005. Relacionamos estas distribuciones de la actividad de canto con los perfiles de abundancia y conducta de las ballenas para inferir la función reproductiva del canto.

ÁREA DE ESTUDIO

La Bahía de Banderas y la Isla Socorro son dos zonas de agregación invernal de dos unidades poblacionales diferentes de ballenas jorobadas (Medrano-González, Aguayo-Lobo, Urbán-Ramírez & Baker, 1995; Urbán et al., 2000) y constituyen asimismo dos clases contrastantes de topografía y oceanografía con las cuales examinar determinantes ambientales del canto. La Bahía de Banderas (un cuerpo de agua rodeado casi todo por tierra de ca. 49 x 40 km) se encuentra en una región costera somera con fondo predominantemente arenoso y alrededor del cual las ballenas jorobadas transitan continuamente desde Baja California Sur hasta Centroamérica. En su mitad sureña, la bahía tiene un cañón profundo relacionado con el límite de la placa tectónica de la trinchera mesoamericana. Al estar en la región de transición entre la Corriente de California y la Corriente Mexicana del Pacífico, la Bahía de Banderas muestra además considerables variaciones en la temperatura y circulación del agua. La Isla Socorro (un cuerpo de tierra rodeado de agua de ca. 16 x 18 km), es un volcán oceánico del Pacífico Oriental Tropical, con fondo rocoso y pendientes pronunciadas. Esta isla es parte del disperso Archipiélago Revillagigedo formado por cuatro islas en un intervalo de ca. 400 km y alejado ca. 700 km del continente. Por lo tanto, las ballenas jorobadas, que en fase no migratoria prefieren sitios someros, transitan poco entre las islas en cuyos alrededores se congregan generando una dinámica de interacción social y propagación de cantos diferentes a lo que ocurre en la costa continental. Al estar influida por la Corriente Norecuatorial, la temperatura y la circulación del agua alrededor de la Isla Socorro es también menos variable que en la franja continental (Wyrтки, 1967).

MÉTODOS

Trabajo de mar y muestreo acústico

Se usaron embarcaciones menores durante los inviernos 2003, 2004 y 2005 para navegar en la Bahía de Banderas un total de 12,152.3 km durante 1,002.0 h, desde la tercera semana de diciembre hasta la primera de abril, registrando

1,044 avistamientos de ballenas jorobadas. En los mismos años, alrededor de la Isla Socorro se navegaron 6,400.3 km durante 1,136.8 h desde la tercera semana de enero hasta la tercera de abril, registrando 772 avistamientos de la especie. El trabajo de mar incluyó observaciones generales de comportamiento de las ballenas, identificación fotográfica para estudios de marcaje y recaptura, colecta de muestras de piel para estudios genéticos y registro subacuático de sonidos para estudio de la actividad y estructura del canto de la especie.

En ambas regiones se grabó un total de 1,421 muestras acústicas subacuáticas con duración total de 48.5 h. Debido a fallas en el funcionamiento de los instrumentos de grabación y/o en el registro de datos, las muestras acústicas utilizables fueron en total 1,371 con duración global de 45.4 h. Aproximadamente, las muestras acústicas en la Bahía de Banderas cubrieron un cuadrante de 4,250 km² y en la Isla Socorro de 897 km² (Cuadro 1; Figuras 1, 2). Se emplearon hidrófonos omnidireccionales y grabadoras analógicas con excepción de tres registros largos hechos en una grabadora digital Marantz PMD670 donados por Danielle Cholewiak. Las especificaciones de los instrumentos de grabación y su uso se indican en los Cuadros 2 y 3. Esta aproximación es complementaria a la de utilizar hidrófonos fijos en el fondo cerca de la costa (p. ej. Cholewiak, 2008; Jacobsen y Cerchio, 2002), los cuales tienen la ventaja de monitorear la actividad de canto a lo largo de todo el día y la desventaja de un monitoreo reducido en el espacio.

En general, cada muestra acústica se grabó durante un minuto utilizando la mayor ganancia posible sin saturación. Cada grabación se monitoreó utilizando audífonos o bocina para anotar un conteo preliminar de cantores audibles. Se hicieron también grabaciones de canciones completas con duración de hasta 55 minutos cuando éstas eran lo suficientemente cercanas para identificar todos los componentes del canto sobre el ruido de fondo. La mayor parte de las grabaciones se hicieron en cintas de 90 minutos y se digitalizaron utilizando el programa AUDACITY en un solo canal con una tasa de muestreo de 44,100 Hz y un ta-

Cuadro 1. Esfuerzo de navegación con observación y muestreo acústico de ballenas jorobadas

	Transectos	Navegación (km)	Fecha inicial	Fecha final	Muestras acústicas	Duración de muestreo (h)
Bahía de Banderas						
2003	775	4,022.5	15-Dic	25-Mar	75	6.40
2004	856	4,562.7	20-Ene	8-Abr	166	4.95
2005	941	3,567.1	17-Ene	16-Mar	168	1.40
Total BB	2,572	12,152.3	15-Dic	8-Abr	409	12.75
Isla Socorro						
2003	501	910.8	23/Feb	19/Abr	200	6.42
2004	1,308	2,917.1	20/Ene	16/Abr	424	15.20
2005	1,227	2,572.4	8/Feb	18-Abr	338	11.05
Total IS	3,036	6,400.3	20/Ene	19/Abr	962	32.67
Total	5,608	18,552.6	15-Dic	19-Abr	1371	45.42

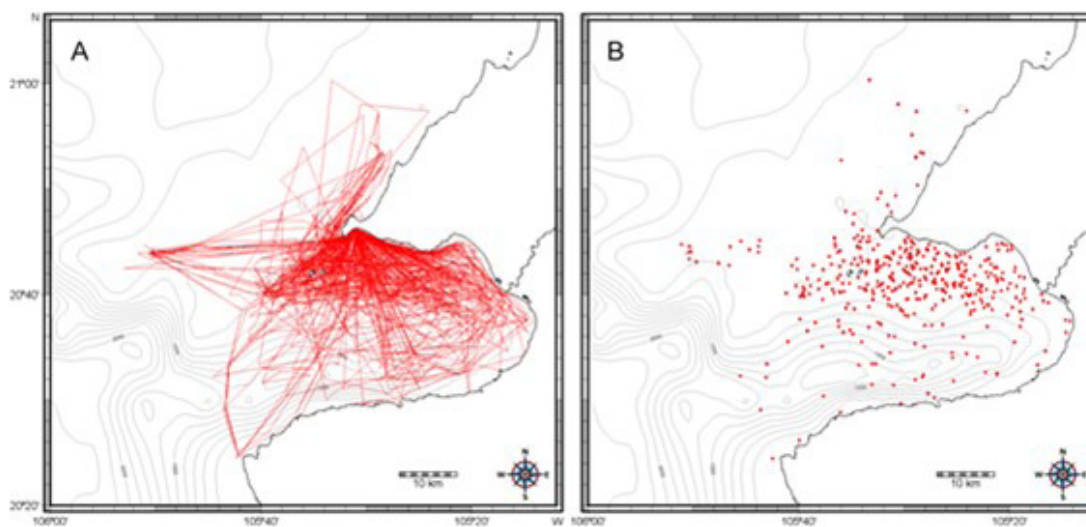


Figura 1. Navegación (A) y sitios de muestreo acústico (B) en Bahía de Banderas durante los inviernos 2003-2005. La batimetría es una inferencia hecha por el programa SURFER 8 con el procedimiento de krigaje a partir de los datos de Smith y Sandwell (1997).

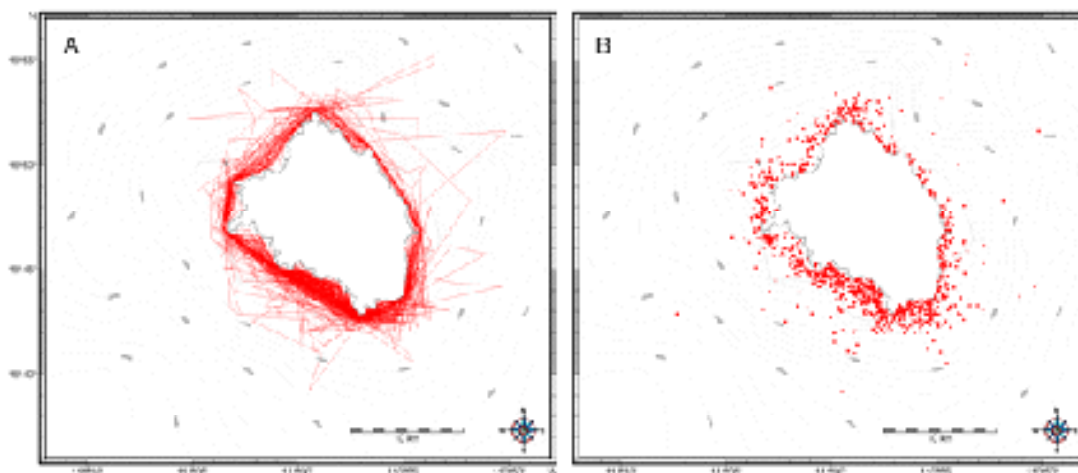


Figura 2. Navegación (A) y sitios de muestreo acústico (B) alrededor de la Isla Socorro durante los inviernos 2003-2005. La batimetría se infirió como se describe en la Figura 1.

Cuadro 2. Especificaciones del equipo utilizado para las grabaciones del canto de la ballena jorobada analizadas en este trabajo

Grabadoras			
Modelo	Frecuencia de respuesta (kHz)	Intervalo dinámico (dB)	
SONY TC-D5M	0.02 - 19.0 (con cassettes tipo IV)	58	
SONY TCM-25DV	0.25 - 6.3	-	
Radio Shack CTR 121	0.02 - 20.0	50	
Marantz PMD670	20.0 (PCM 44.1)	86	
Hidrófonos			
Modelo	Sensibilidad (dB re 1V/μPa)	Ganancia del pre-amplificador (dB)	Omnidireccionalidad
BM214	-162.5 ± 2.5 (0.02 - 100 kHz) (con pre-amplificador) -160 ± 2	30	Horizontal
BM 8263-2	(0.02 - 150 kHz) (con pre-amplificador)	35	Horizontal
HTI-96-MIN2	-168.2	-	Completa
HTI-96-MIN3	(0.02 - 30.0 kHz)	-	Completa
JJ1	-200 ± 13 (0.1 - 20.0 kHz)	-	Completa

Cuadro 3. Combinaciones de grabadoras e hidrófonos utilizados por región y año

Región	Año	Grabadora 1	Hidrófono 1	Grabadora 2	Hidrófono 2
Bahía de Banderas	2003	SONY TC-D5M	BM214	SONY TCM-25DV	BM214
	2004	SONY TCM-25DV	BM 8263-2	-	-
	2005	RadioShack CTR-121	HTI-96-MIN3	-	-
Isla Socorro	2003	SONY TC-D5M	BM 8263-2	-	-
	2004	SONY TC-D5M	JJ1	-	-
	2005	SONY TC-D5M	JJ1	SONY TC-D5M	HTI-96-MIN2

maño de muestra de 16 bits. El examen sonográfico se hizo con el programa RAVEN PRO 1.3 con resolución de 5.8 ms y 86.1 Hz para identificar el canto proveniente de una o más ballenas (Figura 3).

Análisis de datos

En las dos regiones de estudio analizamos el patrón general de canto de la ballena jorobada espacialmente, así como a través del invierno y de la hora del día. No analizamos por ahora diferencias entre años y por ese motivo examinamos los datos de los tres años como pertenecientes a un solo muestreo. La abundancia de ballenas jorobadas se determinó semanalmente como el número de individuos observados por hora de navegación. Los datos que permitieron comparar la abundancia de ballenas y la actividad de canto en las dos zonas durante los tres años de estudio abarcan desde la semana del 17 al 23 de enero hasta la del 17 al 23 de abril. La actividad de canto en la Bahía de Banderas se calculó en cuadrantes de 0.05 grados (3 millas náuticas, 5.5 km, 29 km²) y en la Isla Socorro en cuadrantes de 0.02 grados (1.2 millas náuticas, 2.2 km, 4.9 km²), así como por día a lo largo del invierno y por hora a lo largo del día, en ambas regiones. Dado el número de cantores detectados (c_{ij}) y el tiempo de registro (t_{ij}) de una grabación i que pertenece a una clase j (cuadrante, fecha u hora), la actividad de canto de la clase (S_j) se definió como el promedio de cantores detectado en las grabaciones ponderado por su duración; esto es:

$$S_j = \frac{\sum_{i=1}^{k_j} c_{ij} t_{ij}}{\sum_{i=1}^{k_j} t_{ij}}$$

donde k_j es el número de grabaciones que pertenecen a la clase j . Para la partición de los datos por hora del día y por posición geográfica, las marcas de clase se determinaron como el promedio de la hora y de la posición geográfica de todas las grabaciones en intervalos de una hora y dentro de los intervalos definidos por la resolución geográfica. Se retiraron del análisis las dos últimas horas de Bahía de Banderas y la última hora de la Isla Socorro por su muestreo menor a 3 minutos. La unidad de la actividad de canto es Número de cantores pero la expresamos como Cantores-min/min para indicar que se trata de un promedio ponderado. Los cálculos de S_j por cuadrante, fecha y hora se hicieron con el programa CANTOS desarrollado por el autor L. Medrano González en el compilador TurboPascal 3.01.

RESULTADOS

La topografía de las dos regiones estudiadas parece asociarse a distintos modos de distribución de la actividad de canto. En la Bahía de Banderas se observan cuatro focos de actividad intensa de canto. Los dos focos de actividad más fuerte se encuentran uno dentro de

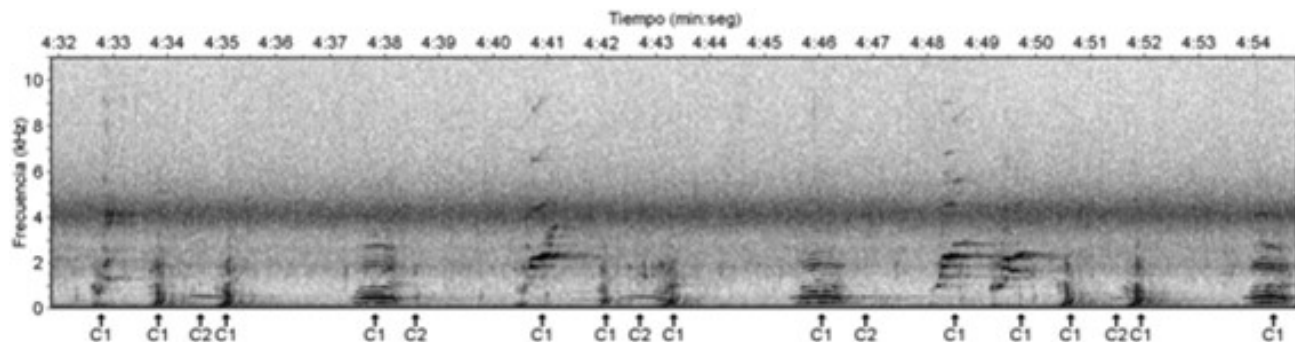


Figura 3. Sonograma de una grabación subacuática hecha en la Isla Socorro en 2003. Se indican los sonidos identificados de al menos dos ballenas jorobadas (C1 y C2). Además de la identificación auditiva, el cantor 2 puede notarse por su huella sonográfica menos intensa, ausencia de armónicos y periodicidad propia.

la bahía, en la zona de mayor abundancia de ballenas jorobadas a sotavento y a ca. 4 km de la costa, y el otro mar adentro a ca. 9 km de la punta norte de la bahía (Punta de Mita). Otro foco se encuentra al norte fuera de la bahía a ca. 5 km de la costa y existe un foco también a sotavento en la parte más interna de la bahía a ca. 3 km de la costa. Los dos focos principales a sotavento están distanciados ca. 16 km. El foco de mar adentro está en contacto acústico con todos los demás a una distancia de ca. 17 km del foco principal más cercano de sotavento y ca. 12 km del foco principal en el norte. Los focos separados por la Punta de Mita se encuentran a ca. 14 km entre sí. Existen otros cinco focos periféricos de actividad de canto de menor intensidad frente a la costa norte, a 20 km de la costa, así como sobre el cañón o su pendiente en la mitad sur de la bahía. Estos focos están separados de los más cercanos por distancias similares a las descritas. Con

excepción de un foco secundario sobre el cañón y otro sobre la pendiente del mismo, todos los focos de actividad de canto se encuentran en la plataforma somera sobre profundidades menores a 200 m (Figura 4).

En la Isla Socorro el procedimiento geoestadístico empleado infiere zonas de alta actividad de canto sobre profundidades de 1,000-2,000 m. Una zona se encuentra en el norte y noreste ca. 3 km de la costa y otras se encuentran en el sureste y suroeste a distancia de ca. 7 km de la costa. Se observan asimismo ocho focos de actividad de canto separados desde unos pocos metros de la costa cerca de acantilados, hasta 4 km de la costa. Estos focos son dos en el oeste, tres en el suroeste, uno en el sur, uno en el este y otro al noreste y están separados entre sí por distancias de 1.5-12 km. Todos los focos del oeste y suroeste se encuentran a profundidades menores a 200 m, mientras que los focos sur, este y noreste se encuentran en

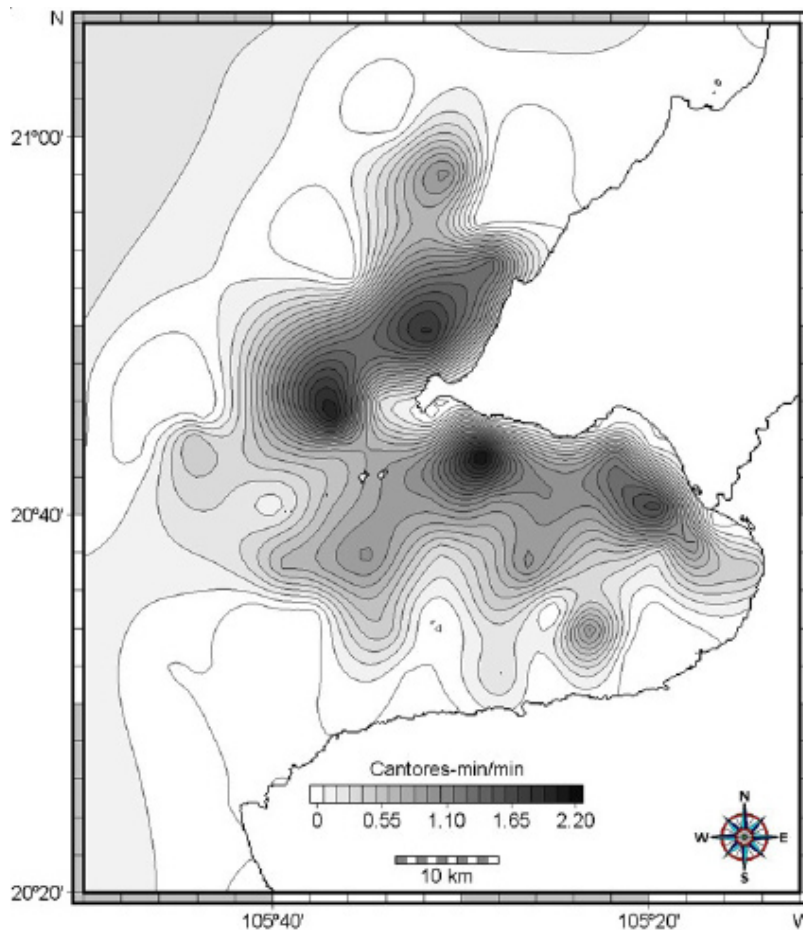


Figura 4. Distribución de la actividad de canto de las ballenas jorobadas durante los inviernos 2003-2005 inferida por el procedimiento de mínima curvatura en el programa SURFER 8 aplicado a cuadrantes de 0.05 grados en la Bahía de Banderas.

profundidades de 600-1,000 m (Figura 5). Los resultados de Jacobsen y Cerchio (2002) con hidrófonos fijos en el fondo indican una mayor actividad de canto en el noroeste de la isla, menor en el sur y sureste e intermedia en el oeste.

La actividad de canto detectada sobre grandes profundidades ha sido también identificada por Cholewiak (2008) alrededor de la Isla Socorro, y cantores sobre grandes profundidades se han observado directamente en Hawai (Frankel, Clark, Herman & Gabriele, 1995) y en el cañón sur de la Bahía de Banderas (Smith Aguilar y Medrano González, 2010; Figura 4). Lo que no se había probado ni visualizado antes es que existieran zonas focales de actividad de canto detectadas y que algunos de estos focos estuviesen sobre aguas profundas.

Por la amplia plataforma continental en la Bahía de Banderas y la estrecha plataforma alrededor de la Isla Socorro, que además está flanqueada por un pronunciado talud y mayores profundidades (Figuras 1, 2), los cantores observados directamente en la Bahía de Banderas se encuentran en promedio a mayor dis-

tancia de la costa y a mayor profundidad que en la Isla Socorro, esto es, a distancia promedio de 4.7 vs 2.7 km y profundidad de 97 vs 69 m, respectivamente. Es notable la similitud de la temperatura superficial promedio en las dos regiones, 24.7 y 24.5 °C en el mismo orden, aunque la variación de ésta es mayor en la Bahía de Banderas por las diferencias oceanográficas mencionadas en la introducción. La variación de distancia a la costa y profundidad sobre la que se encuentran los cantores es asimismo mayor en la Bahía de Banderas como resultado de que el hábitat de estancia invernal para las ballenas jorobadas es más extendido en esta región (Cuadro 4).

Las dos zonas de estudio exhiben además, diferentes patrones estacionales de abundancia de ballenas jorobadas (Medrano-González et al., 2001) y con ello, de su actividad de canto. La estancia invernal de las ballenas jorobadas en la costa continental mexicana abarca en general de noviembre a abril y en las Islas Revillagigedo es aproximadamente un mes más tardía (diciembre a mayo), probablemente con relación a que estas ballenas viajan desde zo-

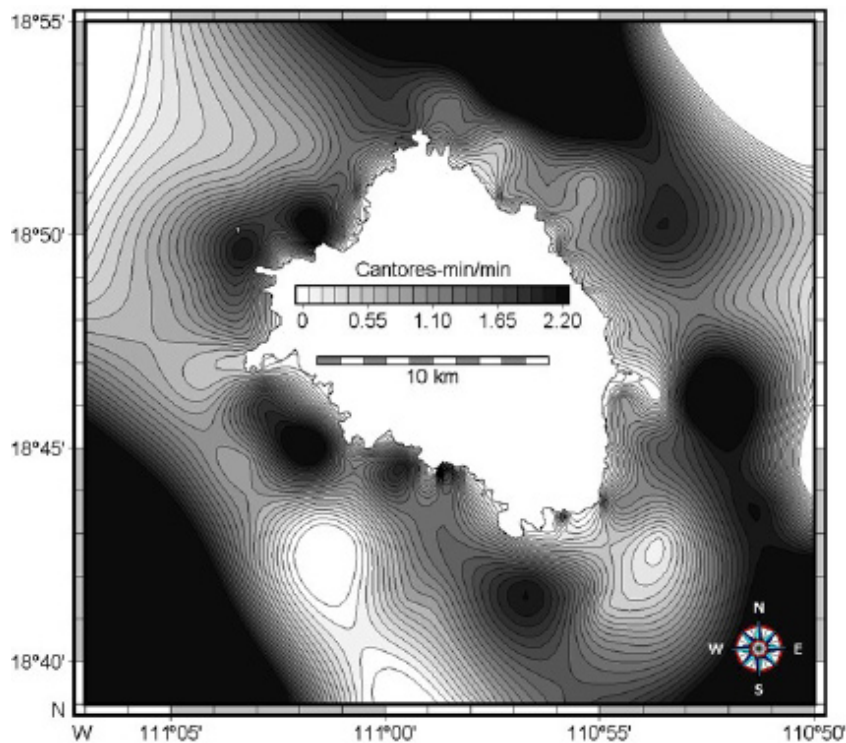


Figura 5. Distribución de la actividad de canto de las ballenas jorobadas durante los inviernos 2003-2005 inferida por el procedimiento de mínima curvatura en el programa SURFER 8 aplicado a cuadrantes de 0.05 grados alrededor de la isla Socorro.

Cuadro 4. Promedios y desviaciones estándar de ocurrencia de cantores observados directamente

	Bahía de Banderas	Isla Socorro
Número de cantores (n)	44	71
Distancia a la costa (km)	4.74 ± 2.68	0.99 ± 0.49
Profundidad (m)	97 ± 189	59 ± 63
Temperatura superficial del mar (°C)	24.7 ± 1.5	24.5 ± 0.7

nas de alimentación más lejanas en el Pacífico Norte. Esto es, desde la franja entre California y la Columbia Británica hacia la costa continental y desde la región del Golfo de Alaska y Mar de Bering hacia las Islas Revillagigedo (Calambokidis et al., 2008).

Para los años estudiados, en la Bahía de Banderas se observa un pico de abundancia entre los días 25 y 39, con el máximo en el día 32, luego del cual la abundancia disminuye paulatinamente hasta el día 95 con un pico secundario alrededor del día 53. La actividad de canto sigue un perfil general similar al de la abundancia pero desfasado haciendo que la variación de abundancia y actividad de canto sea inversa. Hay una mayor actividad de canto alrededor del día 21, antes del pico de abundancia y alrededor del día 43 entre los picos mayor y menor de abundancia. La actividad de canto es baja en el pico mayor de actividad, casi nula en el pico menor alrededor del día 53 y luego sigue con la disminución general de abundancia posterior al día 53 (Figura 6).

En la Isla Socorro se observa la campana general de abundancia dada por el arribo y partida de las ballenas entre los días 25 y 109, con fluctuaciones de abundancia habiendo picos en los días 32, 53, 67 y 88. La actividad de canto muestra el patrón general de la campana pero con fluctuaciones inversas, es decir, con picos de actividad de canto entre los picos de abundancia y decrementos de la actividad de canto en los picos de abundancia. Picos de la actividad de canto se observan en los días 43-46, 59-61, 65-68 y 103 (Figura 7). Nótese que en la isla Socorro un pico de abundancia coincide con un pico mayor de canto en el día 67.

La actividad de canto durante el día no puede compararse del todo entre ambas zonas de estudio por el reducido muestreo horario en la Bahía de Banderas el cual obedece a restricciones logísticas. De todos modos, lo que indican nuestros datos en ambas zonas es que la actividad de canto de las ballenas jorobadas es menor al amanecer y aumenta a partir del mediodía (Figura 8). Los resultados

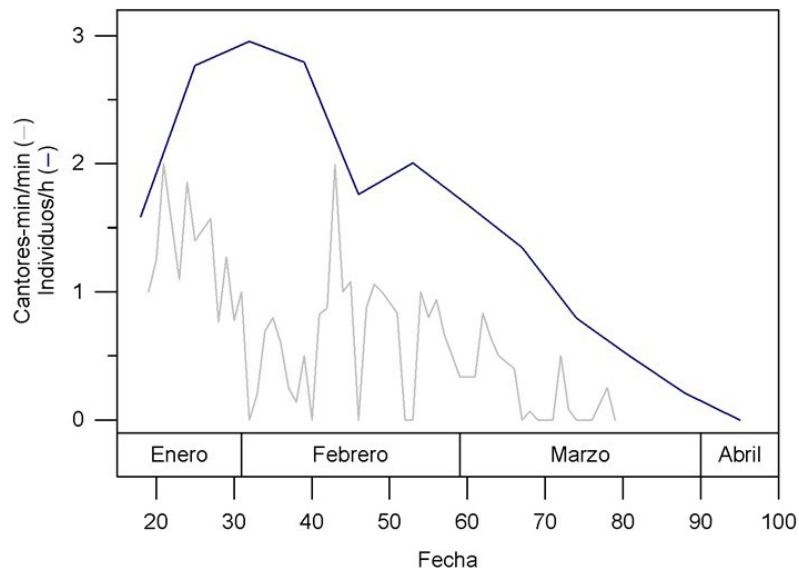


Figura 6. Perfil estacional de la actividad de canto (Cantores-min/min) y de la abundancia (Individuos/h) de ballenas jorobadas en Bahía de la Banderas en el período 2003-2005.

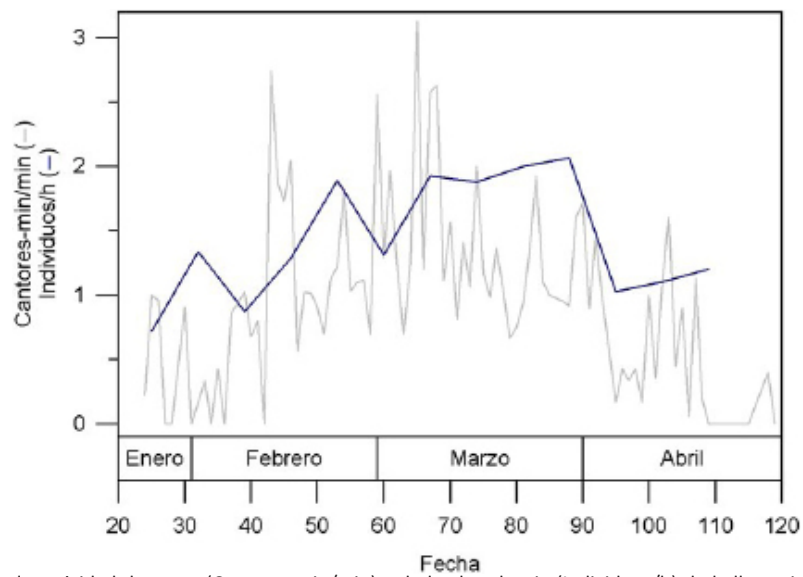


Figura 7. Perfil estacional de la actividad de canto (Cantores-min/min) y de la abundancia (Individuos/h) de ballenas jorobadas alrededor de la Isla Socorro en el período 2003-2005.

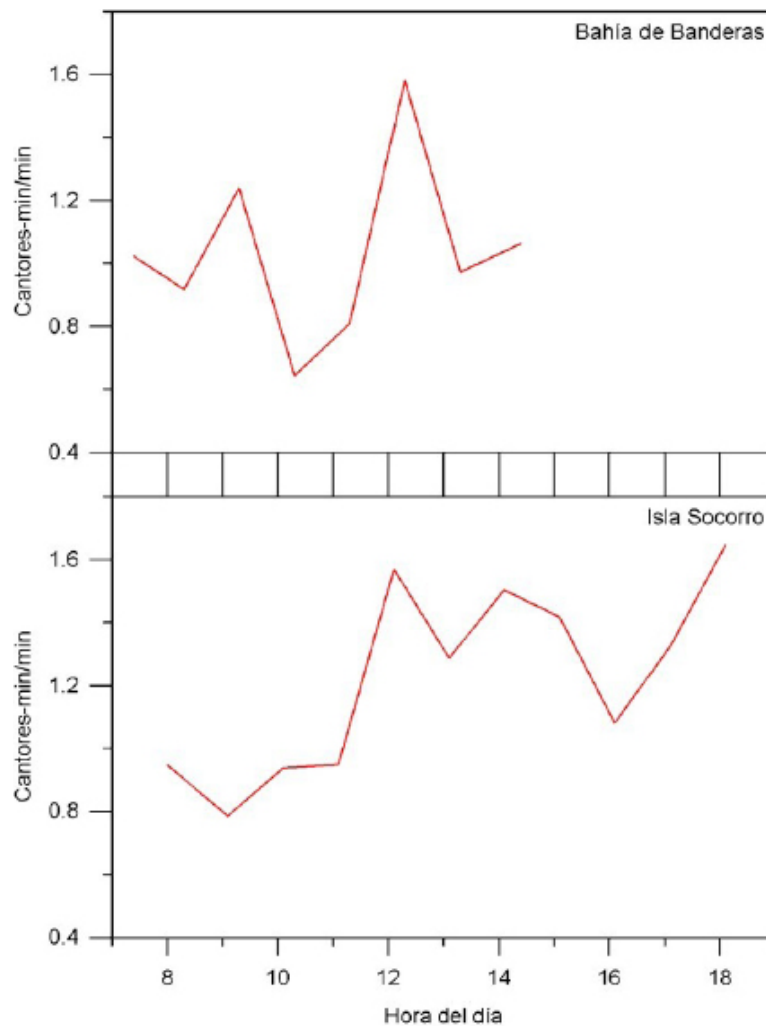


Figura 8. Perfiles de la actividad de canto de ballenas jorobadas registrada en la Bahía de Banderas y alrededor de la Isla Socorro a lo largo del día durante los años 2003-2005.

de Jacobsen y Cerchio (2002) y de Cholewiak (2008) en la Isla Socorro utilizando hidrófonos autónomos fijos en el fondo marino, muestran que la actividad de canto es mayor durante la noche y menor durante el día. La medida de actividad de canto que usamos aquí, así como la de Jacobsen y Cerchio (2002) y la de Cholewiak (2008), es el número de cantores detectado en promedio en un instante dado aun si el modo de cálculo fue diferente ante los distintos tipos de registro. Los tres diferentes registros replican la medida de actividad de canto. En el caso de Jacobsen y Cerchio (2002) el número de cantores promedio detectado en los inviernos 2000-2001 es de 0.9-1.5 durante la mañana, de 1.0-2.0 durante la tarde y de 1.5-2.5 durante la noche. En el caso de Cholewiak (2008), la actividad de canto durante el invierno 2004 es de 2.5 cantores en promedio por la noche y de 1.5 durante el día. En este estudio que tiene una estrategia de muestreo diferente, la actividad de canto media es de 0.9 cantores por la mañana para la Bahía de Banderas y la Isla Socorro así como de 1.2 por la tarde para la Bahía de Banderas y 1.4 por la tarde para la Isla Socorro.

DISCUSIÓN

Nuestros resultados muestran claramente zonas focales de actividad de canto separadas entre sí 12-17 km en la Bahía de Banderas y 1.5-12 km alrededor de la Isla Socorro. Estos focos están separados de la costa 3-20 km en la Bahía de Banderas y desde unos pocos metros cerca de acantilados hasta 7 km en la Isla Socorro. Zonas focales de actividad de canto no se habían probado ni visualizado antes y esto es producto de nuestra estrategia de muestreo. En la Bahía de Banderas los focos de mayor actividad de canto coinciden con las zonas de mayor abundancia de ballenas en aguas someras, especialmente la de mayor congregación a sotavento (Medrano González, Vázquez Cuevas, Rivera León, Juárez Salas y Peters Recagno, 2008). En la Isla Socorro, varios focos de canto ocurren sobre aguas profundas. Los focos de canto someros a sotavento en el suroeste de la isla son zonas con mayor ocurrencia de

hembras con crías recién nacidas. Una zona extensa y de actividad de canto intensa en la Isla Socorro se infiere sobre aguas profundas al norte y noreste de la isla en donde hay mayor abundancia de ballenas, preferentemente en actividades de competencia física al norte y noroeste y en tránsito al noreste (Smith Aguilar, 2007). Otras dos zonas de alta actividad de canto inferida se encuentran al suroeste y sureste de la isla sobre aguas profundas, en zonas de tránsito de las ballenas. La existencia de focos de actividad de canto coincide con la interpretación de leks flotantes de Clapham (1996), pero debe determinarse en qué medida estos focos dependen de preferencias relacionadas con el canto o de la preferencia general de las ballenas por sus zonas de estancia invernal. De acuerdo con el concepto de leks, los focos de actividad de canto en ambas regiones están a distancias similares en las que se estima que no existe interferencia acústica entre los cantores (Smith Aguilar, 2007) y entre estos focos es también común que haya sombras acústicas como penínsulas. En la Bahía de Banderas el espacio somero y de aguas protegidas de estancia invernal para las ballenas jorobadas es extenso, mientras que en la Isla Socorro los animales se congregan en una franja muy estrecha alrededor de la isla rodeada de aguas profundas. Parece pues que por esta diferencia, en la Isla Socorro ocurren focos primarios de actividad de canto sobre aguas profundas orientados a interceptar ballenas en tránsito en competencia física mientras que en la Bahía de Banderas los focos primarios de actividad de canto son todos someros y están directamente relacionados con la estancia general de las ballenas, habiendo focos menores periféricos algunos de los cuales incluyen aguas profundas. Por el mayor espacio para las actividades invernales de las ballenas jorobadas en la Bahía de Banderas y las reducidas sombras acústicas definidas por la topografía (p. ej. Punta de Mita), los cantos en esta zona exhibieron unidades con menores frecuencias promedio comparados con los de la Isla Socorro sugiriendo que en la bahía los cantos tienen mayor alcance. El canto en la Isla Socorro parece así orientado a distancias

menores que en la Bahía de Banderas, dada la sombra acústica de la isla y el menor espacio para las actividades invernales de las ballenas (Smith Aguilar, 2009).

Las variaciones de abundancia y actividad de canto a lo largo del invierno son en general inversas para las dos regiones, especialmente para la Bahía de Banderas. Esto sugiere que el canto se incrementa cuando hay baja probabilidad de encuentro entre los animales y por lo tanto, que es un despliegue de atracción en condiciones de baja abundancia (aunque con un umbral), no de jerarquización directa entre machos aunque esto último sí puede ser en la Isla Socorro, en donde ocasionalmente picos de actividad de canto coinciden con picos de abundancia. Con respecto a las variaciones estacionales del contexto social, la competencia física directa se incrementa con la abundancia general de las ballenas, la cual a su vez se incrementa paralelamente a la proporción de machos. El canto sin embargo, se incrementa con bajas abundancias y alta proporción de machos. Solamente en baja abundancia puede haber baja proporción de machos y aunque esta circunstancia es poco frecuente, en ella tanto la actividad de canto como la de competencia física son menores. Esta relación de abundancia, proporción de sexos, competencia física directa y actividad de canto sugiere fuertemente que el canto es un despliegue cuya dinámica es congruente con una función de atracción de hembras, particularmente cuando la probabilidad de encuentro es baja. Esta relación asimismo es la misma para la Bahía de Banderas y para la Isla Socorro habiendo en esta última una mayor densidad de ballenas y mayor proporción de machos. Esto indica que hay una sola regla que rige el canto en función del contexto social, pero que en las dos regiones opera en condiciones sociales diferentes las cuales a su vez obedecen a topografías diferentes (Smith Aguilar, 2007).

En la ballena jorobada como en otros mamíferos, aves, anuros e insectos, la emisión de sonidos de largo alcance ocurre mayormente en la noche y estos sonidos son en general secuencias estructuradas. Nuestros datos en particular solamente indican una mayor acti-

vidad de canto de la ballena jorobada por la tarde pero estudios con hidrófonos autónomos fijos en la Isla Socorro (Cholewiak, 2008; Jacobsen y Cerchio, 2002) muestran una mayor actividad de canto nocturna con la cual nuestros datos son comparables y congruentes. La competencia física directa entre las ballenas jorobadas involucra necesariamente la visión y por lo tanto, esta actividad y en general la interacción cercana entre las ballenas, debe ocurrir preferentemente durante el día de manera que la competencia entre los machos durante la noche es preferentemente acústica (Cholewiak 2008). No es difícil vislumbrar que la visión es importante para que un macho que escolta a una hembra perciba que otro macho quiere acercarse a la hembra o quiere agredirlo, o para que los machos aprecien los despliegues entre ellos. Se han descrito varias conductas de competencia entre machos que consisten en despliegues visuales como presentación del cuerpo contorsionado, región gular distendida y producción de burbujas que podrían bloquear la visión de machos contendientes por una hembra (Baker & Herman, 1984). Además, la visión debe ser importante en situaciones donde los machos siguen y presumiblemente se mantienen cerca de hembras. Si interacciones cercanas entre los animales ocurren durante la noche, debe ser más probable con respecto al día que algunos se pierdan y así, cantar es la alternativa para un macho hasta que detecte individuos o agrupaciones de su interés. En general, durante la noche se genera una condición de baja probabilidad de encuentro entre los animales, igual que cuando hay baja abundancia, haciendo de los cantores faros acústicos con función de anuncio y con ella, posiblemente de atracción de hembras o incluso machos aliados (Darling, Jones & Nicklin, 2006).

Nuestros resultados demuestran la existencia de zonas focales de actividad de canto entre las cuales no hay interferencia acústica y cuya ocurrencia en función de variables físicas y biológicas por ahora no determinamos. Nuestros resultados también sugieren que la actividad de canto de las ballenas jorobadas se rige por reglas generales dependientes del

contexto social y la topografía, basadas principalmente en la atracción de hembras pero que pueden funcionar asimismo en la jerarquización de machos. Nuestros resultados complementan la visión de que las interacciones entre las ballenas jorobadas en sus zonas de estancia invernal se basan en reglas generales, las cuales en las Islas Revillagigedo operan con alta densidad de individuos, poco recambio y por lo tanto, altas tasas de reencuentro y formación de grupos por lo que puede haber jerarquización de machos. En la Bahía de Banderas estas reglas operan con alto recambio de animales, baja tasa de reencuentro y por lo tanto competencia entre los machos directamente por las hembras sin mediación de jerarquizaciones (Rosales Nanduca, 2004).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el trabajo en el mar, el laboratorio y apoyos diversos de S.M. Brook, S. Cerchio, D. Cholewiak, A.D. Enríquez, G. Espinoza, J. Evered, A.G. Fernández, A. Frisch, J.K. Jacobsen, C. López, R.A. Juárez, S. Martínez, S. Pompa, H. Rosales, T. Ruiz, E.C. Salazar, C. Saldaña, J.M. Sánchez, M.J. Vázquez, M.J. Villanueva, L. Vilorio y todos los muchos alumnos del grupo de Mastozoología Marina, Facultad de Ciencias, UNAM. Apreciamos la ayuda de J. Nieblas y su familia así como la generosidad de muchas personas en la comunidad del Nuevo Corral del Risco, Nay. Agradecemos asimismo los valiosos apoyos logísticos y/o legales otorgados por la H. Armada de México SEMAR, la Dirección General de Vida Silvestre Semarnat, la Dirección de Coordinación Política con los Poderes de la Unión SEGOB, la Coordinación de la Investigación Científica UNAM y la Facultad de Ciencias UNAM. Esta investigación ha sido financiada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (proyecto 38605-V), el proyecto SPLASH (Structure of Populations, Levels of Abundance and Status of Humpback Whales in the North Pacific) y el Instituto Nacional de Ecología (proyecto Distribución de la mastofauna marina de la boca del Golfo de California y el Archipiélago Revillagigedo y sus

implicaciones para la conservación). Este trabajo es enteramente académico, sin ninguna imposición o compromiso en su contenido y sin ningún conflicto de interés.

REFERENCIAS

- Au, W.; Mobley, J.; Burgess, W.; Lammers, M. & Nachtigall, P. (2000). Seasonal and diurnal trends of chorusing humpback whales in waters off western Maui. *Mar. Mamm. Sci.* 16(3):530-544.
- Baker, C.S. & Herman, L.M. (1984). Aggressive behavior between humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) wintering in Hawaiian waters. *Can. J. Zool.* 62:1922-1937.
- Calambokidis, J.; Falcone, E.A.; Quinn, T.J.; Burdin, A.M.; Clapham, P.J.; Ford, J.K.B. et al. (2008). SPLASH: Structure of Populations, Levels of Abundance and Status of Humpback Whales in the North Pacific. Final report for Contract AB133F-03-RP-00078. Olympia, WA: Cascadia Research.
- 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. *Anim. Behav.* 62:313-329.
- Cholewiak, D. (2008). Evaluating the role of song in the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) breeding system with respect to intra-sexual interactions. Tesis de doctorado. Ithaca, NY: Cornell University.
- Clapham, P.J. (1996). The social and reproductive biology of humpback whales: an ecological perspective. *Mamm. Rev.* 26:27-49.
- Darling, J.D. & Bérubé, M. (2001). Interactions of singing humpback whales with other males. *Mar. Mamm. Sci.* 17:570-584.
- Darling, J.D.; Jones, M.E. & Nicklin, C.P. (2006). Humpback whale songs: do they organize males during the breeding season? *Behaviour* 143:1051-1101.
- Frankel, A.; Clark, C.W.; Herman, L.M. & Gabriele, C.M. (1995). Spatial distribution, habitat utilization, and social interactions of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, off Hawaii, determined using acoustic and visual techniques. *Can. J. Zool.* 73:1134-1136.
- Jacobsen, J.K. & Cerchio, S. (2002). Variación espacial y temporal en la distribución de ballenas jorobadas cantando alrededor de la isla Socorro, Pacífico mexicano, 2000 y 2001. Veracruz, Ver.: XXVII Reunión internacional para el estudio de los mamíferos marinos.
- Martínez Aguilar, S. (2008). Un modelo de abundancia absoluta de la ballena jorobada, *Megaptera novaeangliae*, en aguas adyacentes a las islas del archipiélago de Revillagigedo, México. Tesis de Licenciatura. México, DF: Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- 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. *Can. J. Zool.* 73:1735-1743.
- Medrano-González, L.; Baker, C.S.; Robles-Saavedra, M.R.; Murrell, J.; Vázquez-Cuevas, M.J.; Congdon, B.C. et al. (2001). Transoceanic population genetic structure of humpback whales in the North and South Pacific. *Mem. Qld. Mus.* 47(2):465-479.
- Medrano, L.; Salinas, M.; Salas, I.; Ladrón de Guevara, P.; Aguayo, A.; Jacobsen, J. et al. (1994). Sex identification of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, on the wintering grounds of the Mexican Pacific Ocean. *Can. J. Zool.* 72:1771-1774.
- Medrano González, L. & Urbán Ramírez, J. (2002). La ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en la Norma Oficial Mexicana 059-ECOL-1994, 2000. Ficha de la especie, categorización de riesgo y propuesta para un plan nacional de investigación y conservación. Reporte del proyecto W024. México, DF: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

- Medrano González, L.; Vázquez Cuevas, M.J.; Rivera León, V.E.; Juárez Salas, R.A. & Peters Recagno, E. (2008). Distribución, abundancia y reproducción de la ballena jorobada en la Bahía de Banderas y aguas circundantes: análisis orientado a un manejo sustentable. II. Cambios en la distribución y la abundancia absoluta. México, DF: Reporte al Instituto Nacional de Ecología.
- National Marine Fisheries Service. (1991). Final recovery plan for the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*). Silver Spring, MD: National Oceanic and Atmospheric Administration, USA.
- Payne, R.S. & Guinee, L.N. (1983). Humpback whale songs as an indicator of "stocks". In: R. Payne (Ed.), Communication and behavior of whales. AAAS selected symposium 76 (pp. 333-358). Boulder, CO: Westview Press.
- Payne, R.S. & McVay, S. (1971). Songs of humpback whales. *Science* 173:585-597.
- Quayle, C.J. (2001). Dissection of a humpback whale calf larynx with particular reference to the relationships of the ventral diverticulum. *Mem. Qld. Mus.* 47(2):613-616.
- Rosales Nanduca, H. (2004). Transiciones entre las agrupaciones del rorcual jorobado (*Megaptera novaeangliae*) en el Pacífico mexicano. Tesis de Licenciatura. México, DF: Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- 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. México, DF: Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Smith, W.H.F. & Sandwell, D.T. (1997). Global seafloor topography from satellite altimetry and ship depth soundings. *Science* 277:1957-1962.
- Smith Aguilar, S.E. (2007). Competencia sexual entre machos de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en la Bahía de Banderas y alrededores de la isla Socorro, México. Tesis de Licenciatura. México, DF: Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Smith Aguilar, S.E. (2009). Análisis estructural de la canción de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*). Variación individual, temporal y geográfica en la Bahía de Banderas y alrededores de la isla Socorro, México. Tesis de Maestría. México, DF: Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Smith Aguilar, S.E. & Medrano González, L. (2010). El canto de la ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en la Bahía Banderas y alrededores de la isla Socorro en relación con la topografía y la dinámica poblacional. Xalapa, Ver: XXXII Reunión internacional para el estudio de los mamíferos marinos.
- Tyack, P. & Whitehead, H. (1983). Male competition in large groups of wintering humpback whales. *Behaviour* 83:132-154.
- Urbán, J.R.; Jaramillo, A.L.; Aguayo, A.L.; Ladrón de Guevara, P.P.; Salinas, M.Z.; Álvarez, C.F. et al. (2000). Migratory destination of humpback whales wintering in the Mexican Pacific. *J. Cet. Res. Manag.* 2(2):101-110.
- Wyrтки, K. (1967). Circulation and water masses in the Eastern Equatorial Pacific Ocean. *Int. J. Oceanol. Limnol.* 1(2):117-147.