



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**DISTRIBUCIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE LA
BALLENA AZUL (*Balaenoptera musculus*) POR
CATEGORÍAS DE EDAD Y SEXO EN EL
SUROESTE DEL GOLFO DE CALIFORNIA**

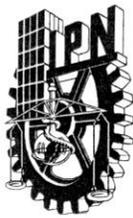
TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS
EN
MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

PRESENTA

RICARDO MIRSHA MARTIN MATA CRUZ

LA PAZ, B.C.S., JUNIO DE 2013



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 30 del mes de Mayo del 2013 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

"DISTRIBUCIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE LA BALLENA AZUL (Balaenoptera musculus) POR CATEGORÍAS DE EDAD Y SEXO EN EL SUROESTE DEL GOLFO DE CALIFORNIA"

Presentada por el alumno:

Table with 3 columns: MATA (Apellido paterno), CRUZ (materno), RICARDO MIRSHA MARTIN (nombre(s)). Below the table is a registration code: Con registro: A 1 1 0 4 4 7

Aspirante de:

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron APROBAR LA DEFENSA DE LA TESIS, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Directores de Tesis

Signature of Dra. Diane Gendron Lanier, Directora de Tesis

Signature of Dr. Christian Daniel Ortega Ortiz, 2º Director de Tesis

Signature of Mc. Gustavo de la Cruz Agüero

Signature of Mc. José Ricardo Palomares García

Signature of Dr. Fernando Ricardo Elorriaga Verplancken

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

Signature of Dra. María Margarita Casas Valdez, Presidenta del Colegio de Profesores



IPN
CICIMAR
DIRECCION



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 06 del mes Junio del año 2013
el (la) que suscribe BM. RICARDO MIRSHA MARTIN MATA CRUZ alumno(a) del
Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS
con número de registro A110447 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:
DRA. DIANE GENDRON LANIEL Y DR. CHRISTIAN DANIEL ORTEGA ORTIZ
y cede los derechos del trabajo titulado:

"DISTRIBUCIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE LA BALLENA AZUL (*Balaenoptera musculus*)
POR CATEGORÍAS DE EDAD Y SEXO EN EL SUOROESTE DEL GOLFO DE CALIFORNIA"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: mirsha li@hotmail.com - dgendron@ipn.mx - christian.ortega@ucol.mx

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

BM. RICARDO MIRSHA MARTIN MATA CRUZ

nombre y firma

**“Nunca dejes de soñar, creer en las personas,
y sobre todo creer en ti...”**

**“La mejor enseñanza es cuando dejas fluir tus emociones
y das lo mejor en cada momento de la vida...”**

**A mis abuelos, padres, hermanos y compañeros;
por sus enseñanzas y apoyo incondicional.**

AGRADECIMIENTOS

A mis directores de tesis Dra. Diane Gendron y Dr. Christian Daniel Ortega Ortiz, y mi comité revisor Dr. Fernando Elorriaga Verplanken, Mc. Gustavo de la Cruz Agüero, Mc. José Ricardo Palomares García, por haber puesto en duda el desarrollo del tema de tesis, dado que a través del cuestionamiento me ayudaron a establecer mejores alternativas para presentar de manera más clara los alcances del trabajo de tesis; así como un mejor planteamiento del estudio.

A mis profesores de las materias impartidas Dr. Víctor Gómez, Dr. Obeso Niebla, Dr. Shirasago Germán, Dra. Claudia Hernández, etc.; así como al investigador Dr. Casimiro Quiñones; ya que sus consejos, sugerencias y enseñanzas, me ayudaron a dar una mejor estructura al análisis de los datos, con lo cual pude entender, aplicar y seleccionar, diferentes tipos de análisis para poder evaluar y explicar de mejor manera mis resultados.

A mis compañeros Diego, Daniel, Gabriel, Manuel, Donaxi, Paulina, Elizabeth, Abilene, Abigail, Mario, Karla, Daniela, Dania, Marcia y demás personas que han compartido varios momentos en el transcurso de mi lapso como estudiante en La Paz. Cada uno de ellos representa una nueva manera de ver la vida, y de afrontar las situaciones adversas.

A mis padres por haberme inculcado los valores de la responsabilidad, el esmero y la dedicación. A mis hermanos Miguel Eduardo, Laura Prisciliana y Oscar David; por su apoyo y respeto. A mis tíos, por infundirme la humildad y el apoyo incondicional. Y sobre todo a mis abuelos Eusebio Senén y Concepción, quienes me dieron las bases para entender que es la honestidad, sinceridad y una visión de ver la vida de forma sencilla y amena; siendo una guía para poder lograr mis objetivos.

Por último quiero agradecer al CICIMAR, IPN y CONACYT, por el apoyo económico, de infraestructura y material; con lo cual no hubiera sido posible llevar a cabo la elaboración del presente estudio.

CONTENIDO

GLOSARIO.....	1
RESUMEN.....	3
ABSTRACT.....	4
1. INTRODUCCIÓN.....	5
2. ANTECEDENTES.....	7
2.1 Patrones de distribución en ungulados, línea base en los estudios de distribución de cetáceos	7
2.2 Relación de los patrones de distribución de los cetáceos con aspectos del ciclo de vida.....	9
2.3 Conocimiento sobre la distribución de la población de ballena azul en el Pacífico Nororiental.....	13
3. JUSTIFICACIÓN.....	15
4. OBJETIVOS.....	16
4.1 General.....	16
4.2 Particulares.....	16
5. ÁREA DE ESTUDIO.....	17
6. MATERIAL Y MÉTODOS.....	18
6.1 Trabajo de campo.....	18
6.2 Trabajo de gabinete.....	18
6.2.1 Estimación de la longitud total a partir de las secuencias de fotos de ballena azul.....	18
6.2.2.1 Modelación del crecimiento individual para hembras y machos de ballena azul de edad conocida.....	20
6.2.2.2 Modelación del crecimiento individual para hembras y machos de ballena azul de edad desconocida.....	25

6.2.3 Determinación de las categorías de edad para hembras y machos de ballena azul del suroeste del Golfo de California.....	25
6.2.4 Distribución espacio-temporal por categoría de edad y estado reproductivo de ballena azul en el suroeste del Golfo de California.....	27
6.2.5 Residencia temporal por categoría de edad y estado reproductivo de ballena azul en el suroeste del Golfo de California.....	28
6.2.6 Análisis de segregación o agregación por categoría de edad y estado reproductivo de ballena azul en el suroeste del Golfo de California.....	29
7. RESULTADOS.....	30
7.1 Estimación de la LT de la ballena azul.....	30
7.2 Modelación del crecimiento individual.....	31
7.2.1 Determinación del modelo de crecimiento más representativo para hembras y machos de ballena azul.....	31
7.2.2 Análisis comparativo de las curvas de crecimiento individual entre hembras y machos de ballena azul.....	32
7.2.3 Inferencia Bayesiana en el análisis de las curvas de crecimiento individual de hembras y machos de edad conocida de ballena azul.....	33
7.2.4 Análisis jerárquico Bayesiano del crecimiento de los individuos de hembras y machos de edad desconocida de ballena azul.....	35
7.3 Determinación de las categorías de edad para hembras y machos de ballena azul	36
7.4 Distribución espacio-temporal por categoría de edad y estado reproductivo de ballena azul en el suroeste del Golfo de California.....	38
7.5 Residencia temporal por categoría de edad y estado reproductivo de ballena azul en el suroeste del Golfo de California.....	42
7.5.1 Análisis de residencia temporal con inferencia clasica.....	42

7.5.2 Residencia temporal en días con inferencia Bayesiana.....	43
7.6 Segregación o agregación (SSAS) por categoría de edad y estado reproductivo de la ballena azul del suroeste del Golfo de California.....	43
8. DISCUSIÓN.....	45
8.1 Estimación de la longitud total de ballenas azules del suroeste del Golfo de California.....	45
8.2 Modelación del crecimiento individual de las hembras y machos de ballena azul en el suroeste del Golfo de California.....	47
8.3 Patrón de distribución de ballena azul por categoría de edad y estado reproductivo, en el suroeste del Golfo de California.....	50
8.4 Análisis de la segregación y agregación de ballena azul con respecto a la categoría de edad y estado reproductivo, en el suroeste del Golfo de California.....	54
9. CONCLUSIONES.....	57
10. RECOMENDACIONES.....	58
11. LITERATURA CITADA.....	59
12. ANEXOS.....	73
Anexo I Aplicación del estadístico SSAS.....	73
Anexo II Inferencia Bayesiana.....	75
a) Modelo de crecimiento para las 7 hembras y 14 machos de ballena azul de edad conocida con el modelo general de von Bertalanffy.....	75
b) Modelo de crecimiento jerárquico Bayesiano de von Bertalanffy de las 303 observaciones de los 144 individuos de ballena azul con LT.....	77
Anexo IV Distribución posterior de la diferencia L_{∞} entre sexo a partir del modelo jerárquico, y la frecuencia de la L_{∞} calculada por individuo y sexo de ballena azul del suroeste del Golfo de California.....	81

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Mapa batimétrico (m) del área de estudio, en el Golfo de California..... 17
- Figura 2. Estructura de tallas para hembras y machos de ballena azul del suroeste del Golfo de California durante el periodo entre 2006 y 2011..... 30
- Figura 3. Ajuste de las curvas de crecimiento obtenidas con el modelo de von Bertalanffy para hembras (círculos, línea continua) y machos (triángulos, línea discontinua) de ballena azul del suroeste del Golfo de California..... 32
- Figura 4. Distribuciones posteriores de los parámetros L_{∞} (m), k y t_0 (años), [1] = machos; [2] hembras de ballena azul del suroeste del Golfo de California; con sus respectivas diferencias: diff.k y diff.Linf (lado derecho del cero probabilidad de la diferencia e izquierdo la igualdad)..... 33
- Figura 5. Diferencia en la LT entre hembras y machos de la ballena azul del suroeste del Golfo de California a edades similares (del lado derecho del cero es la densidad de la probabilidad de la diferencia y el izquierdo la igualdad)..... 34
- Figura 6. Curvas de crecimiento de 48 machos (rojo) y 68 hembras (verde) de ballena azul del suroeste del Golfo de California, a través del modelo de crecimiento jerárquico de von Bertalanffy..... 35
- Figura 7. Frecuencia de las LT de hembras (color gris) y machos (color negro) de ballenas azules del suroeste del Golfo de California, por categoría de edad. Adultos SM = adultos sexualmente maduros y Adultos FM = adultos físicamente maduros..... 37
- Figura 8. Ubicación geográfica de las ballenas azules del suroeste del Golfo de California clasificadas por estados reproductivos: hembras adultas (HA), machos adultos (MA), hembras lactantes (HL) y juveniles (J); con respecto a las isobatas (m)..... 38

- Figura 9. Frecuencia de avistamientos por categoría de edad y estado reproductivo (HL: hembras lactantes, HA: hembras adultas, MA: machos adultos y J: juveniles) de ballena azul por mes en el suroeste del Golfo de California del 2006 al 2011..... 39
- Figura 10. Gráfica de mosaico para la proporción de las categorías de edad y estado reproductivo (HL: hembras lactantes, HA: hembras adultas, MA: machos adultos y J: juveniles) de ballena azul del suroeste del Golfo de California por mes (las desviaciones de independencia son mostradas mediante dos intensidades de colores: en azul los positivos y en rosa los negativos; los cuales corresponden a la desviación estandar)..... 40
- Figura 11. Gráfica de mosaico para la proporción de las categorías de edad y estado reproductivo (HL: hembras lactantes, HA: hembras adultas, MA: machos adultos y J: juveniles) de ballena azul del suroeste del Golfo de California con respecto a la batimetría (desviación de independencia tonalidad en morado unico valor positivo)..... 40
- Figura 12. Gráfica de mosaico para la proporción de las categorías de edad y estado reproductivo (HL: hembras lactantes, HA: hembras adultas, MA: machos adultos y J: juveniles) de ballena azul del suroeste del Golfo de California con respecto a la latitud (desviación de independencia tonalidad morada positivo y la rosa negativo)..... 41
- Figura 13. Residencia estacional (días) por categoría de edad y estado reproductivo (HL: hembras lactantes, HA: hembras adultas, MA: machos adultos y J: juveniles) de la ballena azul que visitan el suroeste del Golfo de California (caja = cuartiles 1 y 2, línea = mediana, los bigotes = valor máximo y mínimo considerados; y los circulos = datos extremos)..... 42
- Figura 14. Análisis de agregación y segregación (SSAS) temporal por categoría de edad y estado reproductivo de los individuos de ballena azul del suroeste del Golfo de California. El polígono gris representa el área de aceptación de la H_0 = existe una distribución aleatoria. La línea con puntos a los datos observados cuando tiende hacia arriba del polígono refiere a la H_{A1} = segregación significativa, y cuando tiende hacia abajo del polígono refiere a la H_{A2} = agregación significativa..... 44

Figura 15. Frecuencia de la LT de ballena azul del suroeste del Golfo de California por categoría de edad del total de hembras, comparándolo con la frecuencia de LT de hembras avistadas con cría en el periodo de estudio o con registro en el historial. Adultas SM = adultas sexualmente maduras y Adultas FM = adultas físicamente maduras.....	46
Figura 16. Distribución de la probabilidad de la diferencia de la L_{∞} entre machos y hembras de ballena azul del suroeste del Golfo de California, a partir del modelo jerárquico de von Bertalanffy.....	81
Figura 17. Frecuencia del parámetro L_{∞} por individuo y sexo de la ballena azul del suroeste del Golfo de California, calculada a partir del modelo jerárquico de von Bertalanffy.....	82

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Foto-secuencias y número de individuos de ballena azul muestreados en el suroeste del Golfo de California.....	30
Tabla 2. Estimación de los parámetros (L_{∞} (m), k y t_0 (años)) de cada modelo de crecimiento individual ajustados a la información de hembras y machos de ballena azul del suroeste del Golfo de California.....	31
Tabla 3. Criterio de Información de Akaike corregido (AIC_c) para cada modelo de crecimiento individual, empleados en la información de hembras y machos de ballena azul del suroeste del Golfo de California.....	31
Tabla 4. Resultados de la prueba de T^2 Hotelling, para detectar diferencias en los parámetros (L_{∞} (m), k y t_0 (años)) entre hembras y machos de ballenas azules del suroeste del Golfo de California. IC = intervalos de confianza de Roy-Bose, F_0 = valor critico.....	32
Tabla 5. Distribuciones posteriores de los parámetros (L_{∞} (m), K y t_0 (años)) del crecimiento individual de hembras y machos de ballena azul del suroeste del Golfo de California usando el modelo de von Bertalanffy.....	33
Tabla 6. Diferencias en la LT (m) entre hembras y machos de ballena azul del suroeste del Golfo de California, a diferentes edades (años) predecidas a partir del modelo de crecimiento Bayesiano de von Bertalanffy.....	34
Tabla 7. Distribuciones posteriores de los parámetros (L_{∞} (m), k y t_0 (años)) del crecimiento individual de hembras y machos de ballena azul del suroeste del Golfo de California usando el modelo jerárquico de von Bertalanffy....	35
Tabla 8. Distribución de la verosimilitud de la LT (m) de cada categoría de edad para las hembras y machos de ballena azul del suroeste del Golfo de California, a partir del ajuste de distribución multinomial.....	36
Tabla 9. Distribución posterior de la residencia temporal (días) por categoría de edad y estado reproductivo de ballenas azules observadas en el suroeste del Golfo de California.....	43
Tabla 10. Datos de la tabla de contingencia para el análisis SSAS con base al número de individuos (HL= hembra lactante y HA = Hembra adulta) avistados por día y mes.....	73

GLOSARIO

Agregación: ocurre cuando existe una distribución similar entre individuos de ambos sexos, edades o estados reproductivos.

Cetáceos (del griego *cetus* y *ketos*, ballena): orden de mamíferos euterios (mamíferos que presentan placenta altamente especializada), adaptados por completo a la vida acuática. Dentro de este grupo se encuentran los *misticetos* o ballenas con barbas y los *odontocetos* o ballenas con dientes.

Crecimiento ontogénico: es el desarrollo de un individuo, intuitivamente relacionado con un incremento en la longitud total del organismo o en una de sus partes en función de la edad.

Estado reproductivo: en cetáceos, es definido por el ciclo reproductivo de las hembras, que se divide en tres fases: periodo de gestación, periodo de lactancia y periodo de descanso. Este ciclo dura cerca de dos años en la ballena azul.

Filopatría: se puede describir como el retorno o fidelidad de un individuo al lugar de nacimiento, alimentación o reproducción en sucesivos periodos.

Historia de vida: es definida por parámetros que describen como los individuos aprovechan los recursos para crecer, reproducirse y sobrevivir. También es conocido como ciclo de vida.

Juventud (Del latín *iuventus*, *-utis*, el que ayuda a la sociedad): periodo de tiempo que se sitúa después de la fase de cría y antes de la edad adulta. Se inicia con la pubertad y sigue con la adolescencia o periodo pleno de crecimiento corporal.

Madurez física: es definido como el momento en el cual un organismo deja de crecer en longitud. La madurez física es determinada con mayor precisión en ambos sexos por medio de la revisión del grado de fusión de las suturas entre la epífisis y la parte media del centro vertebral, condición de adulto hasta antes de la etapa senil.

Madurez sexual: es la etapa ligada a la talla en la que un organismo ya es capaz de reproducirse. También se considera como la maduración de los órganos

reproductivos y de la producción de gametos. Esto se evidencia en las hembras con la presencia de un cuerpo lúteo y en los machos con la presencia de espermatozoides y grandes tubos seminíferos en cortes histológicos de la gónada.

Patrón de distribución: es entendido como los movimientos espacio-temporales realizados por parte de los individuos de una especie. La distribución por sí sola es definida como la frecuencia, rango natural geográfico o lugar, donde cualquier objeto (individuo de una población en particular) o categoría de objetos (clases de edad entre hembras y machos) ocurren.

Migración: está relacionado con el patrón de distribución, sin embargo este aspecto tiene que ver con el patrón de movimientos entre las áreas de alimentación y reproducción que presentan generalmente los individuos adultos de una población.

Pubertad (Del latín *pubertas, atis*): fase en la cual se producen las modificaciones propias del paso de la etapa de cría a la edad adulta. También es entendido como la etapa del desarrollo biológico en que principia a manifestarse la aptitud para la reproducción.

Segregación por hábitat: describe diferencias entre clases de individuos y su distribución espacial, así como en el uso del ambiente físico.

Segregación sexual: ha sido definido tradicionalmente como el uso diferencial del espacio (y a menudo del hábitat) entre hembras y machos..

Segregación social: ha sido definido tradicionalmente como el uso diferencial del espacio (y a menudo del hábitat) entre machos y hembras, sub-adultos y adultos, o grandes y pequeños individuos que tienden a formar grupos separados.

Ungulados (del latín *ungulatus*, derivado de *ungula*, uña): mamíferos cuya terminación en sus extremidades presenta casco o pezuñas. Abarca los órdenes: 1) artiodáctilos (con número par de pezuñas), que comprende cerdos, vacas, camellos, ciervos y antílopes; y 2) los perisodáctilos (con número impar de pezuñas), tal como los caballos, asnos, rinocerontes y tapires.

RESUMEN

La distribución espacio-temporal en poblaciones de mamíferos está influenciada por los diferentes requerimientos metabólicos derivados del crecimiento ontogénico de cada individuo, en relación con su sexo, categoría de edad y estado reproductivo; así como por la distribución del alimento. Parte de la población de la ballena azul del Pacífico Noroeste migra en invierno al Golfo de California, área considerada de importancia para la crianza, alimentación y reproducción. Con base en el historial de avistamientos (1988-2011) de ballenas azules foto-identificadas y 303 foto-secuencias (2006-2011) recolectadas entre la Bahía de La Paz y la Bahía de Loreto, se estimó la longitud total (LT) de 48 machos (\bar{x} : 21.3 m, 14.0-26.1 m), 68 hembras (\bar{x} : 23.7 m, 13.0-29.3) y 28 individuos no determinados, presentando una precisión de ± 0.4 m (0.01-1.27 m, CV = 1.7%). A partir de la LT de 7 hembras y 14 machos de edad conocida, se determinó que el modelo de von Bertalanffy es el que mejor representa el crecimiento individual de hembras (L_{∞} = 25.2 m, k = 0.28 y t_0 = -2.38 años) y machos (L_{∞} = 23.9 m, k = 0.27 y t_0 = -2.71 años). El análisis basado en la inferencia Bayesiana del modelo de von Bertalanffy, mostró que a partir de los 3 años de edad comienza a presentarse una diferencia (mediana = 0.8 m) entre la LT de hembras y machos, mientras que con el modelo de crecimiento jerárquico Bayesiano se encontró una diferencia de 1.4 m en la longitud máxima (L_{∞}) alcanzada por hembras (L_{∞} = 26.1 m, n = 68) y machos (L_{∞} = 24.7 m, n = 48). A partir de la frecuencia de la LT de hembras (n = 68) y machos (n = 48), se determinaron cinco categorías de edad y se asignó una diferencia de 1 m a partir de los juveniles. Mediante las categorías de edad y el historial de avistamiento de individuos, se encontró una diferencia significativa ($p < 0.05$), en la distribución espacio-temporal (mes, batimetría y latitud) de hembras adultas (HA, n = 262), machos adultos (MA, n = 114), hembras lactantes (HL, n = 68) y juveniles (J, n = 98). Al usar los re-avistamientos por individuos en una misma temporada, mediante la inferencia Bayesiana se encontró que las HL (21-40 días) son las que muestran una residencia temporal mayor en el área, seguidas de HA (14-25 días), mientras los MA y J una residencia menor (9-25 días y 5-23 días, respectivamente). Durante la temporada de avistamiento (febrero, marzo y abril), se observó una tendencia de las hembras lactantes a segregarse de los machos adultos y los juveniles, así como una tendencia de las hembras adultas en agregarse con los machos adultos. El nivel de precisión en la estimación de la LT, hace viable el análisis del crecimiento individual y el establecimiento de las categorías de edad de hembras y machos de ballena azul; que a su vez provee una mejor descripción de sus patrones de distribución espacio/temporal. Dado lo anterior, los resultados sugieren un uso diferencial en espacio y tiempo con respecto al sexo, categoría de edad y estado reproductivo de la ballena azul del suroeste del Golfo de California.

ABSTRACT

Spatio-temporal distribution in mammal populations is influenced by different metabolic requirements derived from ontogeny growth of each individual, in relation to sex, age class and reproductive status; as well as its food distribution. Part of the Pacific Northwest blue whale population migrates to the Gulf of California in winter, considered an important area for breeding, feeding and reproduction. Based on the sighting history (1988-2011) of blue whales photo-identified and 303 photo-sequences (2006-2011) collected between La Paz and Loreto Bay, we estimated total length (TL) of 48 males (\bar{x} : 21.3 m, 14.0-26.1 m), 68 females (\bar{x} : 23.7 m, 13.0-29.3) and 28 individuals not determined, with high level of precision ± 0.4 m (0.01-1.27 m, CV = 1.7%). From the TL data of 7 females and 14 males of known age, results showed that von Bertalanffy model best fit to the individual growth data for females ($L_{\infty} = 25.2$ m, $k = 0.28$ and $t_0 = -2.38$ years) and males ($L_{\infty} = 23.9$ m, $k = 0.27$ and $t_0 = -2.71$ years). The Bayesian analysis based on the same model showed that at age 3, a difference (median = 0.8 m) between TL of females and male was significant, while the hierarchical Bayesian growth model showed a difference of 1.4 m in asymptotic length (L_{∞}) reached by females ($L_{\infty} = 26.1$ m, $n = 68$) and males ($L_{\infty} = 24.7$ m, $n = 48$). From TL frequency of females ($n = 68$) and males ($n = 48$), we determined five age categories and assigned a difference of 1 m between sex from juveniles. Using the age categories and sighting histories of individuals, we found a significant difference ($p < 0.05$) in the spatio-temporal distribution (month, bathymetry and latitude) of adult females (HA, $n = 262$), adult males (MA, $n = 114$), lactating females (HL, $n = 68$) and juveniles (J = 98). Using re-sightings of individuals seasonally and with the Bayesian inference, we found that the HL (21-40 days) show longer seasonal residence in the area, successive of HA (14-25 days); while MA and J (9-25 days and 5-23 days, respectively) less seasonal residence. The level of precision in the TL estimates permitted the individual growth analysis and the determination of age category of female and male blue whales; and a better description their distribution. Consequently, the results suggest a differential use in space and time with respect to sex, age category and reproductive status of southwest blue whale of Gulf of California.

1. INTRODUCCIÓN

Los diferentes requerimientos alimenticios por edad y sexo en mamíferos generan una distribución diferencial dentro de las áreas donde se localizan (Garland & Adolph, 1991; Tiwari, 1999). Esto se relaciona con cambios metabólicos que se presentan a través del ciclo de vida de cada uno de los individuos que pertenecen a una población (Bertalanffy, 1957; Greenwood, 1980; Morales, 1988; Karkach, 2006). El cual es un fenómeno que ocurre con frecuencia, sin embargo la mayoría de los estudios se han realizado en mamíferos terrestres, principalmente en ungulados (Ruckstuhl & Neuhaus, 2005; Ruckstuhl, 2007; Wearmouth & Sims, 2008). Algunos trabajos han reportado diferencias en función del sexo o la edad con respecto a la filopatría al lugar de nacimiento, al de alimentación o al de reproducción; siendo mayor esta filopatría en las hembras de mamíferos (Greenwood, 1980; Schorcht *et al.*, 2009). De la misma manera se han reportado diferencias en aspectos asociados a la migración (Mysterud, 1999), uso de hábitat (Mooring *et al.*, 2005; Sánchez *et al.*, 2009) y tiempo empleado en la alimentación (Li & Jiang, 2007; Ruckstuhl & Neuhaus, 2000, 2001). Incluso se menciona en algunos estudios que las hembras lactantes tienen cierta preferencia por las zonas protegidas, más que por las zonas con abundante alimento (Jakimchuk *et al.*, 1987; Berger, 1991; Young & Isbell, 1991). Todos estos factores representan tendencias que comúnmente generan una diferencia en la distribución por edad entre hembras y machos (Ruckstuhl & Neuhaus, 2005). Por otra parte, los estudios que describen la distribución de los mamíferos marinos han sido escasos (Wearmouth & Sims, 2008), más aún los que analizan los patrones de distribución y migración de grandes cetáceos (Perrin *et al.*, 2002) y aquellos que consideran el sexo y la edad de los organismos que componen a las poblaciones (Smultea, 1994; Connor *et al.*, 2000; Wearmouth & Sims, 2008). Esta situación se debe principalmente, a que el ambiente marino representa un lugar poco accesible para el hombre (Wearmouth & Sims, 2008) y al hecho de que los cetáceos permanecen poco tiempo en la superficie del mar (Gordon, 1986; Connor *et al.*, 2000; Perrin *et al.*, 2002).

De manera similar, el estudio del crecimiento individual de los cetáceos de vida libre ha sido difícil de realizar (Cheal & Gales, 1992; Di-Méglio *et al.*, 1996; Arruda-Ramos *et al.*, 2000; Evans & Hindell, 2004), por el hecho de que es

complicado realizar la estimación de la longitud total (LT) de los individuos y más aún conocer su sexo y edad exacta (Lockyer, 1981; Aguilar & Lockyer, 1987; Gordon, 1986; Perryman & Lynn, 1994; Cosens & Blouw, 2003, Koski & Miller, 2009). La estimación o aproximación de la edad a partir del crecimiento individual, es de gran importancia para evaluar características de la historia de vida de los individuos de una población (Chivers, 2002); tales como; la talla (longitud total), edad de madurez sexual (Branch & Mikhalev, 2008), la abundancia y la tasa de supervivencia (Ugalde de la Cruz, 2008). Por otro lado, la estimación de la edad también permite realizar un monitoreo de los patrones de distribución (Ortega-Ortiz, 2009; Koski & Miller, 2009), y de algunas características de la migración de una población al estructurarla por edad (Swartz, 1986; Craig *et al.*, 2003).

Se conoce que en general las ballenas barbadas realizan su migración desde sus zonas de alimentación en latitudes altas durante verano, a sus zonas de crianza y reproducción, en latitudes medias o bajas durante el invierno (Clapham, 2000; Perrin *et al.*, 2002). También, se ha observado que existen diferencias por edad entre hembras y machos durante la migración, donde no todos los organismos inmaduros migran a las áreas de reproducción (Lockyer, 1981; Swartz, 1986; Brown *et al.*, 1995; Stevick *et al.*, 2003). También existen diferencias en la distribución dentro de las zonas de alimentación y reproducción (Swartz, 1986; Spitz *et al.*, 2002; Koski & Miller, 2009); así como diferencias intersexuales en la filopatría (Craig & Herman, 1997). Poco se sabe de las causas que generan estas diferencias (Ruckstuhl & Neuhaus, 2005). Debido a lo anterior, los patrones encontrados en los cetáceos se han comparado con los observados en animales terrestres (Connor *et al.*, 2000; Wearmouth & Sims, 2008).

La ballena azul (*Balaenoptera musculus*, Linnaeus, 1758) se puede encontrar en todos los océanos del mundo (Perrin *et al.*, 2002); sin embargo, se desconocen detalles de sus patrones de distribución (Gambell, 1979; Gendron, 2002). En la actualidad se ha esclarecido que parte de la población de la ballena azul del Pacífico Noreste realiza durante el invierno una migración al Golfo de California (Calambokidis *et al.*, 1990; Bailey *et al.*, 2009), lugar que es considerado importante para la crianza, alimentación y reproducción (Gendron, 2002). En este estudio se identifica la existencia de patrones de distribución entre hembras y machos por categoría de edad y estado reproductivo, elementos de su historia de

vida que se obtuvieron a través de la descripción del patrón de crecimiento individual de machos y hembras de la ballena azul en el suroeste del Golfo de California.

2. ANTECEDENTES

2.1 Patrones de distribución en ungulados, línea base en los estudios de distribución de cetáceos

La distribución ha sido definida en ecología como el rango espacial en el cual concurren los organismos que pertenecen a una población dada (Tiwari, 1999). Este factor está relacionado a las características anatómicas y metabólicas de los organismos con su ambiente (Morales, 1988), lo cual a su vez está en función de la adecuación que ha alcanzado cada especie a lo largo del tiempo, dando lugar a una innumerable cantidad de estrategias de vida y de tipos de crecimiento corporal (Bertalanffy, 1957; Karkach, 2006).

A pesar de que las diferencias en la distribución entre hembras y machos en mamíferos terrestres ha sido ampliamente estudiada, aún no ha sido totalmente comprendida (Ruckstuhl & Neuhaus, 2000; Alves *et al.*, 2013), por lo que se ha acuñado el término de segregación sexual, para definir estas diferencias (Bowyer, 2004; Ruckstuhl, 2007). Aunque este término ha suscitado cierta controversia (Bowyer, 2004), debido a la diversidad de causas que lo generan (Bonenfant *et al.*, 2007; Wearmouth & Sims, 2008). Se sugieren dos principales tipos de segregación uno por el hábitat y otro por diferencias en las interacciones sociales (Conradt, 1999; Wearmouth & Sims, 2008). Un tercer tipo, que marca la segregación espacial o temporal (Conradt, 2005; Ruckstuhl & Neuhaus, 2000; Ruckstuhl, 2007), es calificado como derivado de los dos tipos de segregaciones anteriores (Conradt, 2005; Wearmouth & Sims, 2008). Con base en esto, se han propuesto varias hipótesis sobre las causas que propician una segregación entre hembras y machos, así como por estado reproductivo (relacionado con la edad), tales como: el riesgo por depredación, preferencias por áreas de alimentación, gasto metabólico y relaciones sociales (Conradt, 1998, 2005; Ruckstuhl, 2007; Wearmouth & Sims, 2008). Se ha hecho hincapié que el dimorfismo sexual es lo que origina tal segregación (Ruckstuhl & Neuhaus, 2005). Y que a su vez, se

relaciona con diferencias en el crecimiento individual (Bertalanffy, 1957) entre machos y hembras de mamíferos terrestres (Karkach, 2006). En contraste, ha sido más difícil identificar las causas que generan la segregación sexual en los mamíferos marinos, más aún en los grandes cetáceos, por lo que se han tenido que tomar como base las hipótesis antes mencionadas (Wearmouth & Sims, 2008). Sin embargo, se deben considerar ciertas particularidades como por ejemplo; las hembras de ballenas barbadas son en promedio más grandes que los machos (Lockyer, 1981; Perrin *et al.*, 2002; Wearmouth & Sims, 2008), al contrario de los mamíferos terrestres, caso particular de los ungulados (Ruckstuhl & Neuhaus, 2005), considerados como los mamíferos más emparentados con los cetáceos (Agnarsson & May-Collado, 2008; O'Leary & Gatesy, 2008).

Mediante la información generada durante la caza (Perrin *et al.*, 2002) y de las recapturas obtenidas con los métodos de foto-identificación (Mann, 2000; Stevick *et al.*, 2004), se ha sugerido que las ballenas barbadas podrían segregarse espacio-temporalmente con respecto al sexo y edad, de forma similar a los mamíferos terrestres (Connor *et al.*, 2000; Wearmouth & Sims, 2008). Por ejemplo, se ha registrado una segregación sexual en la migración de las ballenas jorobadas (*Megaptera novaeangliae*) donde cerca del 50% de las hembras permanecen en las áreas de alimentación durante el transcurso del invierno, mientras que en las áreas de reproducción se presenta una mayor proporción de machos (Brown *et al.*, 1995; Craig & Herman, 1997; Clapham, 2000). Asimismo, se ha registrado que en general las hembras son las primeras en arribar a las áreas de reproducción y las hembras lactantes las últimas en irse (Brown *et al.*, 1995; Craig *et al.*, 2003). También, se ha observado que las hembras lactantes de esta especie, así como de la ballena gris (*Eschrichtius robustus*) y de la ballena azul (*Balaenoptera musculus*), se hallan en zonas relativamente someras y cercanas a la costa (Swartz, 1986; Smultea, 1994; Gendron, 2002). Por otro lado, se tiene registrada la diferencia de arribo de las ballenas arqueadas (*Balaena mysticetus*) por categoría de edad a las zonas de alimentación en el Mar de Beaufort durante verano. En ese estudio se encontró que los sub-adultos tienen una preferencia por las zonas más someras, mientras que las hembras lactantes se encuentran frecuentemente en zonas de profundidad intermedia y los adultos en las zonas profundas (Koski & Miller, 2009).

2.2 Relación de los patrones de distribución de los cetáceos con aspectos del ciclo de vida

En la mayoría de los estudios sobre la comparación de la distribución entre machos y hembras, tanto de mamíferos terrestres como de marinos (en particular de ungulados y cetáceos, respectivamente), se relacionan las diferencias encontradas con la edad y el estado reproductivo (Lockyer, 1981; Craig & Herman, 2000; Koski & Miller, 2009). Sin embargo, los patrones de distribución encontrados no están relacionados de forma clara con el crecimiento ontogénico o ciclo de vida de machos y hembras (Mackintosh & Wheeler, 1929; Chivers, 2002; Karkach, 2006). Factor que podría ser una mejor herramienta al hacer una comparación de la distribución espacio-temporal, definiendo de forma más clara la edad y el estado reproductivo de los individuos que integran a una población (Craig *et al.*, 2003).

Para determinar la distribución por sexo y edad de los organismos que conforman las poblaciones de vida libre, se requiere del conocimiento de estos dos parámetros biológicos en cada uno de los individuos monitoreados (Swartz, 1986; Connor *et al.*, 2000; Craig *et al.*, 2003; McIntyre *et al.*, 2010). Sin embargo, en el caso de los mamíferos marinos es difícil conocer la variación del tamaño del cuerpo del organismo con respecto a la edad y el sexo (Mackintosh & Wheeler, 1929; Lockyer, 1981; Gowans, 2001, Koski & Miller, 2009); lo que es imprescindible para un análisis eficiente (Kozlowski, 1992; Kozlowski & Teriokhin, 1999). Al considerar que la madurez sexual y física, están relacionadas con el tamaño del cuerpo (Kooijman, 1986; Kozlowski, 1992; Brown *et al.*, 1995; Spitz *et al.*, 2002; Craig *et al.*, 2003), es posible recurrir a la modelación matemática con el fin de representar el patrón de crecimiento de los individuos que pertenecen a una población, basados en el registro o estimación de la longitud total (LT) y la edad verdadera (Lockyer, 1981; Aguilar & Lockyer, 1987; Di-Méglio *et al.*, 1996; Arrunda-Ramos *et al.*, 2000), con lo cual se establece una mejor descripción de las características biológicas (ciclo de vida) entre machos y hembras con respecto a la edad (Kozlowski & Teriokhin, 1999; Spitz *et al.*, 2002).

El crecimiento de cualquier organismo está en función de su ciclo o historia de vida (Morales, 1988; Kozlowski, 1992) y por lo tanto se relaciona con aspectos tales como su edad (Kozlowski, 1992; Kozlowski & Teriokhin, 1999), madurez

sexual y física (Williams, 1957; Lockyer, 1981; Karkach, 2006), así como su longevidad y éxito reproductivo (Aguilar & Lockyer, 1987; Arnould & Warneke, 2002). Cuyas combinaciones son reflejo de una gran variedad de patrones y estrategias de crecimiento que se han definido a través de la evolución (Morales, 1988; Arruda-Ramos *et al.*, 2000; Karkach, 2006). Esto deriva en la existencia de diferentes tamaños y tasas de crecimiento, ya que incluso se ha observado que los individuos presentan diferentes patrones de crecimiento y pueden alcanzar su tamaño máximo a diferentes edades (Kooijman, 1986; Kastelein *et al.*, 2000; Kozlowski & Teriokhin, 1999; Sumich *et al.*, 2001). Se ha observado que por lo general, un tamaño corporal mayor confiere un éxito reproductivo mayor (Kooijman, 1986; Bell *et al.*, 1997; Craig *et al.*, 2003; Pack *et al.*, 2009).

Existen dos patrones de crecimiento: los determinados y los indeterminados. El crecimiento determinado se presenta en los organismos que alcanzan su desarrollo pleno o tamaño máximo a una edad dada (Kozlowski, 1992; Karkach, 2006), y normalmente se da en la madurez sexual o incluso después de ella (Aguilar & Lockyer, 1987). Esta etapa es de gran importancia para cada organismo, ya que no solo está en función de la edad, sino que es un derivado de un complejo desarrollo fisiológico y anatómico que puede abarcar un tiempo considerable (Kooijman, 1986; Kozlowski, 1992; Karkach, 2006). El crecimiento indeterminado es aquel donde el organismo sigue creciendo aparentemente hasta que muere; es decir que su crecimiento no cesa a una edad establecida (Heino & Kaitala, 1999; Kozlowski & Teriokhin, 1999). Esto último puede crear la idea de que el crecimiento nunca cesa; sin embargo se considera que el crecimiento indeterminado de un organismo quizá se debe a que esté continúa creciendo hasta su muerte, lo que puede implicar que no vive lo suficiente para alcanzar su máximo desarrollo (Karkach, 2006).

El patrón de crecimiento que se ha estudiado con más frecuencia es el determinado, ya que es el que presentan los mamíferos en general (Karkach, 2006), lo que ha dado lugar al desarrollo de funciones matemáticas, que han permitido dar una explicación de los patrones encontrados, así como hacer comparaciones de estos patrones y las tasas de crecimiento de forma intra-específico (Di-Méglio *et al.*, 1996) e inter-específico (Bertalanffy, 1957; Arruda-Ramos *et al.*, 2000); con lo cual se puede hacer una predicción del crecimiento

individual. Se han derivado dos aproximaciones, los modelos que generan curvas de crecimiento descriptivas y los modelos basados en teorías de crecimiento biológico (Bertalanffy, 1957). Ambos modelos involucran funciones en los que se evalúa una bondad de ajuste para juzgar la estimación de los parámetros de crecimiento (Karkach, 2006; Thornley & France, 2007; Agudelo-Gómez *et al.*, 2008). A pesar de ello, los parámetros de los modelos descriptivos no reflejan la naturaleza y la dinámica de los procesos biológicos (Bryden *et al.*, 1984; Kastelein *et al.*, 2000; Sumich *et al.*, 2001; Thornley & France, 2007). Por otro lado, los modelos teóricos proveen una aproximación biológica a los patrones de crecimiento mostrados en los individuos de una población (Karkach, 2006; Thornley & France, 2007). De hecho el objetivo de estos modelos es representar la relación entre el metabolismo y el tamaño de un organismo, basándose en los mecanismos fisiológicos inherentes al desarrollo de cada individuo y por lo tanto hacer una aproximación a la variación dentro de las poblaciones (Bertalanffy, 1957).

Los modelos teóricos se desarrollan a partir de una ecuación diferencial (dy/dt) que describe los cambios del tamaño “y” a lo largo del tiempo t (Karkach, 2006; Winley, 2007), el cual está ligado a la tasa metabólica y puede interpretarse como el mecanismo gobernante de los procesos fisiológicos de cada organismo (Bertalanffy, 1957). Los modelos más empleados en la descripción del crecimiento individual de los mamíferos han sido: el de Gompertz (1825), el de Verhulst (1838), conocido como logístico, el de von-Bertalanffy (1957) y el de Richards (1959), principalmente utilizados en la modelación del crecimiento humano (Tanner *et al.*, 1998) y de los animales criados por el hombre (Agudelo-Gomez *et al.*, 2008).

La modelación del crecimiento individual de los cetáceos ha permitido hacer comparaciones entre sexos de una misma población (Cheal & Gales, 1992; Evans & Hindell, 2004; Murphy & Rogan, 2006) entre poblaciones de una misma especie (Di-Méglio *et al.*, 1996) o entre diferentes especies (McLaren, 1993; Arruda-Ramos *et al.*, 2000). Incluso ha permitido corroborar que las hembras de los misticetos (ballenas barbadas) alcanzan mayores tallas que los machos; tal como se observó en la modelación del crecimiento individual de las grandes ballenas realizado en el Hemisferio Sur (Lockyer, 1981). Sin embargo, estos estudios solo

se basan en la comparación de la longitud máxima promedio alcanzada (L_{∞}), estimada a partir de la modelación del crecimiento individual, sin tomar en cuenta la incertidumbre derivada de la variación de los diferentes patrones de crecimiento individual entre machos y hembras (Schwarz & Runge, 2009; Jiao *et al.*, 2010; MacFee *et al.*, 2010); y menos aún, la relación que podrían tener estos patrones de crecimiento con los de distribución (Swartz, 1986; Arruda-Ramos *et al.*, 2000; Koski & Miller, 2009).

Con respecto a la ballena azul se ha modelado el crecimiento individual entre hembras y machos de individuos capturados en la Antártica (Lockyer, 1981). En el Hemisferio Norte se ha modelado el crecimiento individual general de la población del Pacífico Noreste por medio de la fotogrametría por foto-secuencia (Ortega-Ortiz, 2009), determinando que el modelo que representa mejor al crecimiento individual de la ballena azul es el de von-Bertalanffy (Lockyer, 1981; Ortega-Ortiz, 2007, 2009). Gran parte del conocimiento que se tiene sobre la estructura por tallas de las poblaciones de la ballena azul es derivado de la época de caza de ballenas (Mackintosh & Wheeler, 1929; Lockyer, 1981; Perrin *et al.*, 2002). Con esa información se ha evaluado la relación entre la LT y la edad de manera un tanto subjetiva y arbitraria. Así, se ha definido como etapa de cría al periodo de lactancia, que es entre 6 y 8 meses, durante el cual la LT aproximada de los organismos es de 7 m, que es lo que mide la cría al nacer, hasta los 16 m, que es cuando la cría se separa de su madre (Gambell, 1979; Yochem & Leatherwood, 1985). De manera similar se ha determinado que la ballena azul de la población de la Antártica es en general de talla mayor que la de poblaciones norteadas, con un máximo registrado de 33.6 m de LT (para una hembra), alcanzando la madurez sexual entre los 23 y 24 m para las hembras y entre los 22 y 23 m para los machos (Mackintosh & Wheeler, 1929; Gambell, 1979). Para la población del Pacífico en el Hemisferio Norte se ha registrado un máximo de 29.9 m de LT (también para una hembra) alcanzando la madurez sexual entre los 22 y 23 m para las hembras y, 20 y 21 m para los machos (Tomilin, 1967; Gambell, 1979; Yochem & Leatherwood, 1985). Actualmente se ha determinado la LT estimándola a partir de la fotogrametría por foto-secuencia en los dos hemisferios (Gordon, 1986; Ortega-Ortiz, 2009), una aproximación que permite evaluar la estructura de tallas de las poblaciones actuales de una forma no invasiva.

2.3 Conocimiento sobre la distribución de la población de ballena azul en el Pacífico Nororiental

Se reconocen tres subespecies de ballena azul: *B. m. intermedia* que se distribuye en el Hemisferio Sur, *B. m. musculus* del Hemisferio Norte y *B. m. breviceuda* del Océano Índico (Gambell, 1979; Yochem & Leatherwood, 1985). La población de la subespecie *B. m. musculus* en el Pacífico Norte se ha dividido en cinco sub-poblaciones (Reeves *et al.*, 1998). En contraste, estudios recientes de bio-acústica han demostrado la existencia de al menos dos poblaciones: la del Pacífico Nororiental y la del Pacífico del Oeste (McDonald *et al.*, 2006). Además, recientemente se ha postulado que la población del Pacífico Noreste corresponde a la subespecie *B. m. breviceuda* (Gilpatrick & Perryman, 2008). Aunque la ballena azul se puede observar en todo el Pacífico Norte, es más común en las afueras de las costas de Norte América (Tomilin, 1967; Brueggeman *et al.*, 1985; Calambokidis *et al.*, 2009).

A pesar de la existencia de algunas controversias a causa del poco conocimiento del patrón de distribución de la ballena azul en el Pacífico Norte (Calambokidis *et al.*, 2009), se sugiere que la población del Pacífico Noreste se encuentra cerca de la estabilidad (Ortega-Ortiz, 2009). Con base en la foto-identificación (Calambokidis *et al.*, 1990; Calambokidis *et al.*, 2009) y más recientemente con marcas satelitales (Bailey *et al.*, 2009), se ha establecido que parte de esta población de ballena azul migra de las costas de California en verano-otoño y a las aguas del Golfo de California en invierno-primavera, estimándose que alrededor de 300 ballenas usan esta zona invernal para la crianza, alimentación y probable reproducción (Gendron, 2002). Por otro lado, a través del análisis de los organismos capturados en la época de caza se tienen evidencias de que esta población realiza una migración por estructura de edad y estado reproductivo (Grear *et al.*, 2000).

Mediante censos anuales realizados por el Laboratorio de Cetáceos y Quelonios del CICIMAR-IPN desde 1993 en el Suroeste del Golfo de California, se ha generado un historial de avistamientos de 621 individuos foto-identificados de ballena azul, de los cuales a 323 se les conoce el sexo (Gendron & Ugalde de la Cruz, 2012). A partir de esta base de datos se estimó que alrededor de 150 ballenas visitan anualmente la región Suroeste del Golfo de California (Ugalde de

la Cruz, 2008). Recientemente, con base en señales isotópicas del $\delta^{13}\text{C}$ en piel de ballena azul, se determinaron diferencias entre machos y hembras, lo que sugiere una posible segregación costa-océano en áreas de alimentación entre sexos (Busquets-Vass, 2008). Aunado a lo anterior, mediante análisis del perfil de ácidos grasos, los cuales también se relacionan con la dieta del individuo, se encontraron diferencias en la concentración de 22 ácidos grasos de reserva por categorías de edad (Rueda-Flores, 2007). Estos resultados no solo sugieren una diferencia en la alimentación entre hembras y machos adultos, sino también una diferencia por edad. Además se ha reportado una larga residencia estacional por parte de algunos individuos (Gendron, 2002) y la existencia de una estructura social (Martínez-Serrano, 2005) así como una estructura genética a escala fina en hembras de ballena azul (Costa-Urrutia *et al.*, 2013)

3. JUSTIFICACIÓN

Las diferencias respecto al sexo y edad de los organismos en los patrones de distribución de los cetáceos han sido poco estudiadas (Connor *et al.*, 2000; Perrin *et al.*, 2002). En el caso de la ballena azul, el Golfo de California representa un área de gran importancia en la migración anual de al menos un segmento de la población de ballena azul del Pacífico Noreste (Gendron, 2002; Ugalde de la Cruz, 2008; Bailey *et al.*, 2009), que es considerada como la más estable en la actualidad (Ortega-Ortiz, 2009). La región entre la Bahía de Loreto (que es un Parque Marino protegido) y la Bahía de La Paz constituye un área de gran relevancia para el estudio de estos patrones de distribución (Gendron, 2002), y en años recientes ha cobrado importancia como zona para ser protegida (CONABIO-CONANP-TNC-PRONATURA, 2007), así como área turística de avistamiento de ballena azul en creciente desarrollo (Hoyt & Iñiguez, 2008). Por ello, es importante realizar un análisis de la distribución por categoría de edad y por sexo, así como por el estado reproductivo de las hembras de ballena azul. La modelación del crecimiento individual permite obtener bases importantes del ciclo de vida de los individuos de una población, y asignar etapas reproductivas con mayor certidumbre, lo que a su vez, permitirá establecer una estructura por edades más fidedigna, la que puede traducirse en un mejor monitoreo de la población (Reeves *et al.*, 1998). Todo lo anterior beneficia la acción de establecer con mayor precisión las áreas de conservación para la ballena azul, la cual 1) está incluida en la lista de especies en peligro de la IUCN (Reilly *et al.*, 2008, ver la página de internet: <http://www.iucnredlist.org/details/2477/0>), 2) tiene el estado de especie protegida internacionalmente (IWC, 1966) y 3) forma parte de las 30 especies del PACE (Programa de Acción para la Conservación; ver la página de internet: http://www.conanp.gob.mx/pdf_especies/PACE%20Ballena%20azul-1.pdf) del gobierno mexicano.

4. OBJETIVOS

4.1 General:

Determinar patrones de distribución en función del sexo, categoría de edad y estado reproductivo de las ballenas azules en el Suroeste del Golfo de California.

4.2 Particulares:

1. Modelar el crecimiento individual para hembras y machos de ballena azul en el Suroeste del Golfo de California.

2. Establecer categorías de edad y estado reproductivo para hembras y machos de ballena azul.

3. Describir la distribución espacio-temporal, así como la residencia temporal por categoría de edad y estado reproductivo de hembras y machos de ballena azul.

4. Identificar una potencial segregación o agregación por categoría de edad y estado reproductivo de hembras y machos de ballena azul.

5. ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se encuentra entre la Bahía de La Paz y la Bahía de Loreto en el Suroeste del Golfo de California (Fig. 1), donde se presenta una plataforma continental con pendientes pronunciadas y varias islas e islotes (Carabias-Lillo *et al.*, 2000). El Golfo de California presenta características particulares por ser una zona de transición tropical-subtropical (Lluch-Belda *et al.*, 2003) y debido a que es influenciada por las masas de agua del Pacífico Oriental (Castro *et al.*, 2000; Obeso-Nieblas *et al.*, 2008). Donde las corrientes son generadas por diferencias termo-halinas y vientos predominantes del noroeste (de diciembre a junio) y del sureste (de julio a noviembre) generando una considerable producción primaria en la costa este en invierno y en la costa oeste en verano, respectivamente (Lavín & Marinone, 2003); siendo de mayor intensidad los primeros (Carabias-Lillo *et al.*, 2000). Además, debido a los procesos de circulación marina dentro del golfo (Roden, 1964), también se presentan importantes surgencias en la costa oeste durante el invierno, asociándose con una mayor presencia de agregaciones de eufáusidos, siendo más abundante la especie *Nyctiphanes simplex*, que es el principal alimento de las ballenas azules que migran a este lugar durante esta época (Gendron, 1990, 1992). Se sugiere que las agregaciones de *N. simplex* se encuentran principalmente por arriba de los 150 m de profundidad (De Silva-Dávila, 1997; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2010) y que pueden estar influenciadas por la batimetría del área donde se distribuyen (Croll *et al.*, 2005).

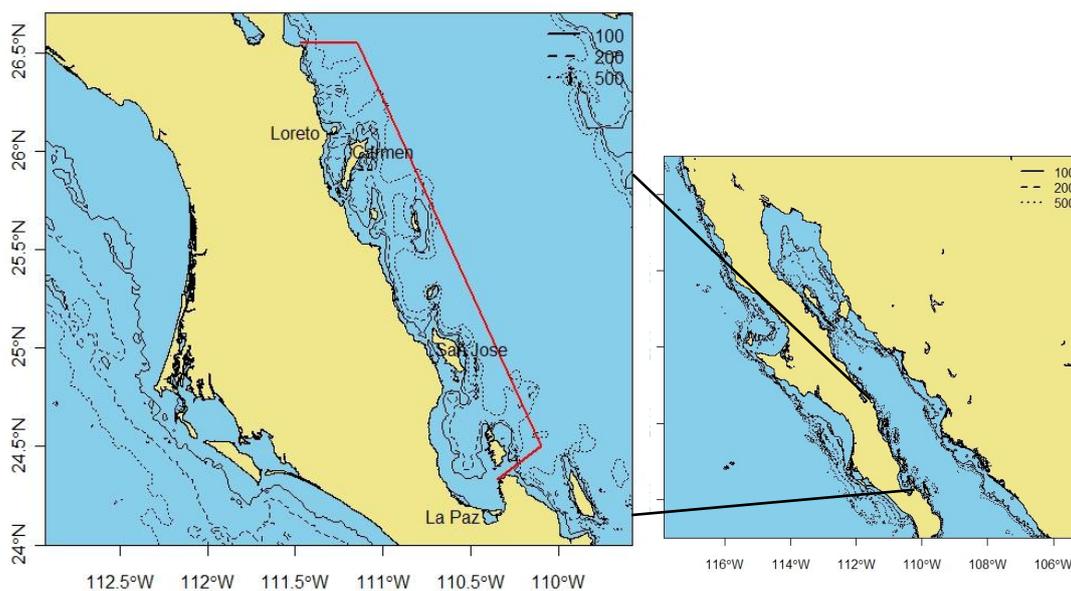


Figura 1. Mapa batimétrico (m) del área de estudio, en el Golfo de California.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1 Trabajo de campo

Las salidas al campo se efectuaron principalmente entre febrero y abril, navegando de 2 a 6 días a bordo de embarcaciones menores realizando censos de cetáceos entre la Bahía de La Paz y la Bahía de Loreto. Las observaciones se realizaron con binoculares (Fujinon 7 x 50) buscando cuerpos y soplos de las ballenas. Una vez que se localizaba algún cetáceo se prosiguió a acercarse para identificar la especie. En el caso de ser ballena azul se le tomaron fotografías de identificación (Gendron & Ugalde de la Cruz, 2012) con una cámara Canon digital EOS 10D y 20D. Se tomaron simultáneamente secuencias de fotografías y por lo menos tres mediciones de distancias entre la ballena y el fotógrafo con un medidor láser, de acuerdo a la metodología de Ortega-Ortiz (2009). En hojas de avistamiento de individuos se registró la secuencia de fotos, las distancias, así como muestras biológicas (piel descamada, biopsias y heces) y datos generales: fecha, hora, coordenadas geográficas (con GPS) y actividad de los organismos.

La identificación de los individuos se basa en fotografías nítidas que abarquen una porción importante del cuerpo de la ballena, incluyendo la aleta dorsal cuya forma sirve de primera categorización, seguida por el patrón de pigmentación que muestran los costados del cuerpo de la ballena (Gendron & Ugalde de la Cruz, 2012). La determinación del sexo de los individuos se ha llevado a cabo mediante análisis moleculares de las muestras de piel, en el Laboratorio de Ecología Molecular de la Universidad Autónoma de Baja California (UABC; ver: Enríquez-Paredes, 2005).

6.2 Trabajo de gabinete

6.2.1 Estimación de la longitud total a partir de las secuencias de fotografía de ballena azul

Se empleó el método de fotogrametría para estimar la longitud total (LT) a partir de las secuencias de fotos (Ortega-Ortiz, 2009) de ballena azul obtenidas durante el periodo 2008-2011. Para esto, con la información de las distancias y la longitud focal de cada foto-secuencia, se obtuvieron escalas tomando una foto a varillas separadas por 0.5 m (esto para aquellas secuencias de fotos de ballenas que no

se tenía la escala adecuada). Estas escalas se empalmaron a la secuencia correspondiente y mediante el patrón de manchas que presenta cada organismo se unió la secuencia. Todo este procedimiento de edición y unión se efectuó mediante el programa Photoshop 7.0. Por medio del programa Sigma Scan Pro 4.0 se registraron los píxeles que equivalen a 0.5 m entre línea y línea, con lo cual se obtuvo un promedio de la longitud de la fosa nasal a la aleta dorsal; y finalmente se estimó la longitud total (LT) mediante la ecuación polinomial (1) descrita por Ortega-Ortiz (2004, 2009).

$$y = -0.0121 * x^2 + 2.1142 * x - 2.8035 \quad (1)$$

donde:

x = el promedio de la longitud del orificio de las fosas nasales a la aleta dorsal y viceversa, medida de las foto-secuencias.

y = la longitud total del individuo en función de x .

Por otro lado, muchas de las secuencias presentan un ángulo, por lo que se les aplicó un factor de corrección mediante el cálculo de la subestimación de un objeto foto-secuenciado de tamaño conocido, relacionando el ángulo con las distancias. Dicho método fue validado comparándolo con la fotogrametría aérea (ver más información en: Ortega-Ortiz, 2009).

Se realizó una depuración de todas las foto-secuencias y mediciones, incluyendo la estimación de la LT de las secuencias obtenidas del 2006-2007, designando a una secuencia como aceptable si a) ésta presentó como mínimo tres distancias, b) un ángulo de fotografía menor o igual a 30° y c) calidad en la(s) secuencia(s); es decir, que fuera visible o nítido el patrón de manchas para poder hacer la unión. Esta depuración no se consideró en aquellas secuencias que pudieron ser validadas con otras secuencias del mismo individuo que cumplieron con los requisitos. Del total de las estimaciones de la LT de hembras y machos, se estimó el promedio global así como su desviación estándar. Para estimar la precisión de medición, se calculó el coeficiente de variación (CV; Zar, 1996) a partir de la estimación de la LT de los individuos considerados como adultos y que fueron

foto-secuenciados por temporada y entre temporadas, a los cuales se estimó el promedio general de la LT. Mientras que para las crías y juveniles, la LT fue promediada por temporada.

6.2.2.1 Modelación del crecimiento individual para hembras y machos de ballena azul de edad conocida

Se determinó la edad de 7 hembras y 14 machos identificados desde cría, con base en el historial de avistamientos de la ballena azul de CICIMAR-IPN. Para las crías (2 hembras y 2 machos), se realizó una aproximación de su edad a partir de la información del crecimiento de crías detallado en el estudio de Lockyer (1981). Cuatro modelos de crecimiento individual, también llamados asintóticos (Karkach, 2006), utilizados comúnmente en mamíferos marinos y sugeridos por Ortega-Ortiz (2007, 2009), fueron ajustados a la LT de las hembras y machos con edad determinada. Este procedimiento se hizo empleando el programa de lenguaje computacional R mediante la función “nls” (Dalgaard, 2008).

1) Modelo de crecimiento de Gompertz (1825)

Este modelo (ecuación 2) describe una curva sigmoideal asimétrica alrededor del punto de inflexión (Karkach, 2006), alcanzando este punto aproximadamente al 37% del tamaño máximo “ L_{∞} ” (Winsor, 1932).

$$L_t = L_{\infty} e^{-e^{-kt+kt_0}} \quad (2)$$

2) Modelo de crecimiento de Verhulst (1838) o logístico

En este modelo (ecuación 3) el punto de inflexión se encuentra en la mitad antes de alcanzar la asíntota (Winsor, 1932; Winley, 2007), donde la tasa de crecimiento es máxima “ L_{∞} ” (Karkach, 2006).

$$L_t = \frac{L_{\infty}}{(1+e^{-k(t-t_0)})} \quad (3)$$

3) Modelo de crecimiento de von Bertalanffy (1951)

Fue el primer modelo (ecuación 4) en el que se propuso la relación del crecimiento individual basado en procesos metabólicos. Siendo el caso de un crecimiento asintótico a partir de un tamaño inicial, denotándose que la curva no tiene punto de inflexión (Karkach, 2006).

$$L_t = L_\infty(1 - e^{-k(t-t_0)}) \quad (4)$$

4) Modelo de crecimiento de Richards (1959)

Este modelo (ecuación 5) fue el pionero en aplicar los hallazgos de von Bertalanffy (ecuación 4) al crecimiento en plantas (Thornley & France, 2007). En el cual la curva de la aproximación a la asíntota está determinada por m (McLaren, 1993; Karkach, 2006).

$$L_t = L_\infty[1 - e^{-k(t-t_0)}]^m \quad (5)$$

Todos los modelos (ecuaciones: 2, 3, 4 y 5) incluyen parámetros equivalentes:

L_t = longitud en función de la edad.

L_∞ = longitud máxima promedio alcanzada.

k = tasa de crecimiento o rapidez con la que un organismo alcanza la L_∞ .

t = edad del organismo.

t_0 = constante de tiempo o edad teórica a la cual el organismo podría tener una L_t cero.

m = constante de ajuste de la curva de crecimiento, sin ninguna aplicación biológica (solo para la ecuación 5).

Para poder identificar el modelo de crecimiento individual que mejor se ajuste a las LT de las hembras y machos de ballena azul con edad verdadera, se aplicó el Criterio de Información de Akaike (AIC). Este criterio juzga al modelo por la cercanía o ajuste de los valores estimados de la LT a los verdaderos (LT

observadas en hembras y machos de ballena azul con edad verdadera), a partir de la estimación de los parámetros más verosímiles para que tales valores observados ocurran. Siendo el modelo óptimo aquel que tiende a un ajuste más cercano a los datos observados (Burnham & Anderson, 2004), y por lo tanto el que minimiza el valor de *AIC* (ecuación 6). Este cálculo se obtuvo por medio de la función “*AIC*” a través del lenguaje y programa computacional R (Geyer, 2003), como sigue:

$$AIC = -2 * \log \left(L(\hat{\theta} | \text{datos}) \right) + 2 * K \quad (6)$$

donde:

K = es la dimensión del modelo (o número de parámetros).

$\left(L(\hat{\theta} | \text{datos}) \right)$ = logaritmo de la verosimilitud del modelo ajustado o probabilidad de que los datos se hayan generado dado la combinación de parámetros estimados del modelo.

Sin embargo, cuando se tiene un tamaño de muestra pequeño *AIC* se convierte en una estimación negativamente sesgada (Hurvich & Tsai, 1989; Burnham & Anderson, 2004); por ello, es corregido con la siguiente ecuación (7) (ver: Burnham & Anderson, 2004; Nikolai, 2012), por (ecuación 7):

$$AICc = AIC + \frac{2 * K(K+1)}{n-K-1} \quad (7)$$

El valor de *AICc* (ecuación 7) por sí solo no es completamente interpretable, ya que contiene constantes arbitrarias que son afectadas por el tamaño de muestra (Burnham & Anderson, 2004). Para proveer información cuantitativa para juzgar la evidencia por modelo, se aplicó el cálculo del valor Δi (ecuación 8) o pérdida de información de cada modelo con respecto al mejor:

$$\Delta i = AICci - AICcmin \quad (8)$$

donde:

AIC_{min} es el modelo con el menor valor de AIC_c (ecuación 7) y AIC_{ci} representa al resto de los valores de AIC_c (ecuación 7). Para esto se tiene la siguiente escala: $\Delta i \leq 2$ poseen un soporte substancial, $4 \leq \Delta i \leq 7$ un menor soporte y $\Delta i > 10$ no tienen ningún soporte. En seguida se calculó el peso de la evidencia ω_i (ecuación 9) o la probabilidad relativa de cada modelo dados los datos, de ser el más representativo, como sigue (Burnham & Anderson, 2004):

$$\omega_i = \frac{\exp(-\Delta i/2)}{\sum_{r=1}^R \exp(-\Delta r/2)} \quad (9)$$

donde:

$\exp(-\Delta i/2)$ = verosimilitud del modelo i dados los datos.

$\sum_{r=1}^R \exp(-\Delta r/2)$ = sumatoria de la verosimilitud de cada modelo $i = 1, 2, \dots, R$.

Por medio del análisis de la T^2 de Hotelling (Bernard, 1981) que es una versión multidimensional cuadrática de la t -student, se compararon los vectores de las medias estimadas (H_0 = no hay diferencias y H_A = hay diferencias) de los parámetros (L_∞ , k y t_0) del modelo de crecimiento mejor ajustado, con base en la matriz de varianza-covarianza mancomunada (ecuación 10).

$$\vec{p}_1 = \begin{pmatrix} L_\infty(1) \\ k(1) \\ t_0(1) \end{pmatrix}, \quad \vec{p}_2 = \begin{pmatrix} L_\infty(2) \\ k(2) \\ t_0(2) \end{pmatrix} \text{ y } [\vec{p}_1 - \vec{p}_2] = \begin{pmatrix} L_\infty(1) - L_\infty(2) \\ k(1) - k(2) \\ t_0(1) - t_0(2) \end{pmatrix} \quad (10)$$

donde:

p_1 = los parámetros del ajuste del crecimiento individual de la hembra.

p_2 = los parámetros del ajuste del crecimiento individual del macho.

Cuando se hayan diferencias significativas, se aplican los intervalos de confianza simultáneos de Roy-Bose, alrededor de las diferencias entre los valores de los parámetros (ver: Bernard, 1981), con lo cual se muestra cual(es) parámetro(s) contribuye(n) a la diferencia.

También se aplicó inferencia Bayesiana a la forma general del modelo de von Bertalanffy (ecuación 4) para el crecimiento individual de cada sexo (Anexo II). Con lo cual se calculó la probabilidad de que los parámetros (L_{∞} y k) entre sexos sean diferentes o iguales con un intervalo de credibilidad de 95%, por medio del paquete “BRugs” del programa y lenguaje computacional R (Kéry, 2010), determinando el peso de la probabilidad (odd = 1-3.2 baja, 3.2-10 substancial, 10-100 fuerte y >100 decisiva) a ser diferentes (Kass & Raftery, 1995).

En la estadística Bayesiana se incorpora información previa sobre la distribución de probabilidad inicial (Eguchi, 2008; Forbes *et al.*, 2011) de los rangos de cada parámetro. Estos se designaron como sigue: L_{∞} , con una distribución uniforme que va de los 18 a los 30m, el límite inferior de 18 m se designo debido a que no hay suficiente información sobre la madurez física, la cual está relacionada con la LT promedio máxima alcanzada (L_{∞} ; Aguilar & Lockyer, 1987) mientras que el límite superior se basa en un máximo de 29.9m registrado de hembras capturadas en el Pacífico Norte (Tomilin, 1967; Gambell, 1979; Brueggeman *et al.*, 1985). El parámetro k : sigue una distribución uniforme con un intervalo de 0 a 1 para ambos sexos; este intervalo fue designado basándose en que k siempre es mayor que cero, y que el límite superior de 1 corresponde al valor de k obtenido en la modelación del crecimiento individual de diferentes ballenas barbadas (Lockyer, 1981; Ortega-Ortiz, 2009). El parámetro t_0 : es una distribución uniforme con un rango de -5 a 1, con base en que la constante t_0 ayuda a ajustar o corregir el modelo para el tamaño inicial del animal en la curva de crecimiento, y debe de tenerse cuidado al considerarse como un parámetro biológico (Beverton, 1954). El parámetro σ (desviación estándar de la LT en el modelo), fue designado una distribución uniforme de 0 a 3 m, ya que la variación de la LT al tiempo “ t ” es mayor que cero; y el límite superior se basa en la variación que puede observarse en la longitud total de la ballena azul (Mackintosh & Wheeler, 1929; Gilpatrick & Perryman, 2008). Mediante la forma general del modelo de crecimiento individual aplicado, también se calculó la probabilidad de que la LT sea igual o diferente entre hembras y machos a diferentes edades (1, 1.5, 2, 3, 5, 12, 15 años); con un intervalo de credibilidad del 95%, con lo cual se determinó a qué edad la diferencia en la LT entre sexos comienza a hacerse más probable.

6.2.2.2 Modelación del crecimiento individual para hembras y machos de ballena azul de edad desconocida

Con el fin de mejorar la estimación del parámetro L_{∞} se aplicó un modelo jerárquico al de von Bertalanffy (ver: Anexo III; Clark, 2005; Jiao *et al.*, 2010), a partir de 303 observaciones de 144 individuos con LT estimada, incorporando la variación de la LT de los individuos de sexo desconocido ($n = 28$). Con lo anterior se logró abarcar el error de la estimación (error de observación) y el error inherente debido al crecimiento en si (error de proceso) mediante las réplicas de la LT de cada individuo por año y entre años (Clark, 2005); así como de la estimación de " t_0 ", la cual no es dependiente del sexo. Se asignó un valor de variación para los individuos de edad conocida (0.001) y un error proporcional a la edad, con un coeficiente de 0.1 para los individuos con edad inferida del historial de avistamiento (ver ejemplo en: Schwarz & Runge, 2009 y Jiao *et al.*, 2010). Así se calculó la " L_{∞} ", de 48 machos y 68 hembras, y la tasa de crecimiento (k) de los individuos a los que se les estimó la LT en más de una temporada, por medio de la forma diferencial (ecuación 11) del modelo de von Bertalanffy:

$$\frac{d(LT)}{d(edad)} = K(L_{\infty} - \overline{LT}) \quad (11)$$

donde:

$d(LT)$ = diferencia entre las LT estimadas en más de una temporada por individuo, con su respectiva varianza.

$d(edad)$ = tiempo transcurrido entre las estimaciones de LT de cada temporada.

\overline{LT} = media de la LT estimada por temporada.

6.2.3 Determinación de las categorías de edad para hembras y machos de ballena azul del suroeste del Golfo de California

Para los individuos cuya edad exacta se desconocía, 68 hembras y 48 machos, se aplicó un ajuste de máxima verosimilitud a la frecuencia de su LT con una distribución multinomial (Haddon, 2001). Esta distribución se aplica en situaciones en donde se sabe que habrá más de dos posibles resultados para cualquier

observación. En este sentido, la distribución multinomial es una extensión de la distribución binomial (Forbes *et al.*, 2011), por lo que la multinomial también es una distribución discreta que provee distintas probabilidades y no solo verosimilitudes (Haddon, 2001). Este procedimiento se desarrolló en una hoja de Excel y con ayuda de la herramienta Solver.

Con la distribución binomial se usa $P(m|n, p)$ para denotar la verosimilitud. En la multinomial, es necesario ampliar esta nomenclatura de tal manera que en lugar de obtener dos resultados, se obtenga una probabilidad para cada uno de los posibles resultados g (p_g), para n pruebas (ecuación 12; Haddon, 2001). La función de densidad de probabilidad para la distribución multinomial (Forbes *et al.*, 2011) está dada de la siguiente manera:

$$LL\{L|\mu_n, \sigma_n\} = - \sum_{i=1}^g l_i \text{Ln}(\hat{p}_i) = - \sum_{i=1}^g l_i \text{Ln} \left[\frac{\hat{l}_i}{\sum \hat{l}_i} \right] \quad (12)$$

donde:

μ_n = media para la categoría de edad n .

σ_n = desviación estándar de la categoría de edad n .

g = posibles clases de tallas resultantes.

l_i = frecuencia observada de la clase de talla i .

p_i = proporción esperada de la clase de talla i a partir de la distribución normal.

Los intervalos de talla para cada categoría de edad también se definieron con base en la estimación del crecimiento individual (ver sección 6.2.2.1, de este apartado). Una vez determinadas las categorías de edad, cada individuo fue incorporado en éstas basándose en su LT estimada, su sexo y su historial de avistamientos; utilizando al CV como intervalo de error de cada una de las LT estimadas.

6.2.4 Distribución espacio-temporal por categoría de edad y estado reproductivo de ballena azul en el suroeste del Golfo de California

En este análisis se incluyeron todos los individuos con categoría de edad asignada que fueron re-avistados en el periodo de estudio (2006-2011). Estos individuos se dividieron por categorías de edad y estado reproductivo, de acuerdo a un sentido ecológico usado por otros autores (Craig *et al.*, 2003; Koski & Miller, 2009): 262 hembras adultas (HA), 68 hembras lactantes (HL), 114 machos adultos (MA) y 97 juveniles (J). Tomando en cuenta que las crías están representadas en la categoría de las hembras lactantes, mientras que los adultos sexualmente y físicamente maduros dentro de las categorías de hembras y machos adultos; así como los juveniles y los sub-adultos de ambos sexos dentro de la categoría de juveniles.

Para el análisis espacial, con base en las coordenadas geográficas de cada avistamiento, se estimó la distancia mínima a las isobatas de 100, 200 y 500 m (Acevedo-Gutiérrez *et al.*, 2002). Esto con el fin de analizar la relación a la que fue avistado cada individuo, con respecto a la plataforma continental, para lo cual se utilizó el paquete “mapproj” y “PBSmapping” del programa computacional R. De manera similar, se establecieron dos estratos a partir de la latitud más próxima de cada avistamiento por individuo, representando a la Bahía de La Paz 25°N y la Bahía de Loreto 26°N (Fig. 1). Para el análisis temporal se consideraron los meses de mayor esfuerzo de muestreo (febrero, marzo y abril) para el periodo de estudio mencionado (2006-2011). Estos representan los meses de mayor avistamiento de ballenas azules (Gendron, 2002).

Se comparó la distribución espacio-temporal entre las categorías descritas, a través de tablas de contingencia (Zar, 1996), por medio de la prueba estadística χ^2 (ecuación: 13). Esta comparación se hizo con respecto a las isobatas, la latitud y el mes. En este caso la hipótesis nula se tomó como: H_0 = no hay una independencia entre las proporciones relativas de las categorías con respecto a las variables espacio-temporales o viceversa. Para evaluar la significancia de esta prueba se obtiene su valor de la siguiente forma:

$$X^2 = \sum \sum \frac{(f_{ij} - \hat{f}_{ij})^2}{\hat{f}_{ij}} \quad (13)$$

donde:

f_{ij} = la frecuencia observada en cada celda formada en la tabla de contingencia (por ejemplo la frecuencia de hembras adultas en el mes de enero, febrero, etc.) y \hat{f}_{ij} = la frecuencia esperada. Se representó las diferencias encontradas mediante gráficas de mosaico por medio de la librería vcd (Visualizing Categorical Data; Friendly, 1994, 2013; Meyer *et al.*, 2006), con el programa R (ver ayuda en R).

6.2.5. Residencia temporal por categoría de edad y estado reproductivo de ballena azul en el suroeste del Golfo de California

Se estimó la residencia estacional usando el número de días entre el primer y último avistamiento para cada individuo por temporada. Al no obtener normalidad (aunque si se obtuvo homogeneidad de la varianza de los datos) se aplicó una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (Sokal & Rohlf, 1998). Con la cual se evalúa una H_0 de homogeneidad estocástica contra una H_A de heterogeneidad estocástica, entre la varianza de las muestras. La homogeneidad estocástica da a entender que cada muestra es igual estocásticamente a partir de una combinación de las otras muestras, si esto no es cierto entonces tenemos heterogeneidad estocástica, donde al menos un grupo tiende a ser mayor o menor. La prueba equivalente para dos muestras es la no paramétrica de Wilcoxon también conocida como prueba de Mann-Whitney (Ruxton & Beauchamp, 2008).

De manera similar se comparó la residencia estacional entre las categorías mediante un análisis bayesiano, por medio del paquete “BRugs” con el programa computacional R (Kéry, 2010). Se designaron las siguientes distribuciones previas: para los días transcurridos del primer avistamiento al último, se tomó como una distribución uniforme de 1 a 90 días, tomando en cuenta el máximo intervalo en que fue re-avistado a un individuo en el área de estudio, que fue de aproximadamente 3 meses (Gendron, 2002). Para la desviación estándar se siguió una distribución uniforme de 0 a 25 días, ya que la variación de la

residencia es mayor que 0; mientras que el límite superior es derivado de la variación observada en la residencia de los individuos de ballena azul en el área (Gendron, 2002).

6.2.6 Análisis de segregación o agregación por categoría de edad y estado reproductivo de ballena azul en el suroeste del Golfo de California

El análisis de segregación y agregación es un estadístico que permite evaluar una H_0 : distribución aleatoria contra dos alternativas H_{A1} : segregación o H_{A2} : agregación (Bonenfant *et al.*, 2007; Alves *et al.*, 2013). Debido a que con este análisis solo se pueden comparar dos de las cuatro categorías asignadas (MA: machos adultos, HA: hembras adultas, HL: hembras lactantes y J: juveniles), se hizo una tabla de contingencia por cada dos categorías con respecto a los días de avistamiento “d”. De las seis tablas de contingencia formadas, cada una de las casillas representó la cantidad de individuos de las categorías comparadas, considerando la posición geográfica (coordenadas) y todas las temporadas de estudio (2006-2011) con respecto al día y mes de avistamiento. Este estadístico (ecuación: 14) permitió abarcar los días en los que se registró a un solo individuo (ver: Bonenfant *et al.*, 2007). Se realizaron los cálculos y gráficos con el lenguaje de programación computacional R (Anexo I). Para esto se tiene la siguiente ecuación:

$$SSAS = \left(1 - \frac{N}{XY} \sum_{j=1}^d \frac{x_j y_j}{N_j} \right) \quad (14)$$

donde:

N = la suma total de los individuos del estado reproductivo 1 y 2.

X = el total de individuos del estado reproductivo 1.

Y = el total de individuos del estado reproductivo 2.

x_i = total de individuos del estado reproductivo 1 en el N-ésimo día de avistamiento.

y_i = total de individuos del estado reproductivo 2 en el N-ésimo día de avistamiento.

d = el total de días de avistamiento.

7. RESULTADOS

7.1 Estimación de la LT de la ballena azul

Se recabaron un total de 520 secuencias de fotografías de diferentes individuos durante el periodo 2006 al 2011, de las cuales solo se consideraron 303, a partir de los criterios de calidad descritos en métodos (Tabla 1). Éstas correspondieron a 144 individuos foto-identificados (68 hembras, 48 machos y 28 no determinados), a los que se les estimó la longitud total (LT) promedio de 23.7 m (DE = 3.3, rango: 13.1 a 29.4 m) para las hembras; y de 21.3 m (DE = 3.2, rango: 14.0 a 26.9 m) para los machos (Fig. 2). La precisión de las mediciones se estimó en un valor de ± 0.4 m (intervalo: 0.01-1.27 m, CV = 1.7%).

Tabla 1. Foto-secuencias y número de individuos de ballena azul muestreados en el suroeste del Golfo de California.

Foto- secuencias	2006	2007	2008	2009	2010	2011	Total
Obtenidas	79	253	75	62	16	35	520
Descartadas	34	110	16	29	10	18	217
Consideradas	45	143	59	33	6	17	303
Número de Individuos	28	68	26	13	1	8	144

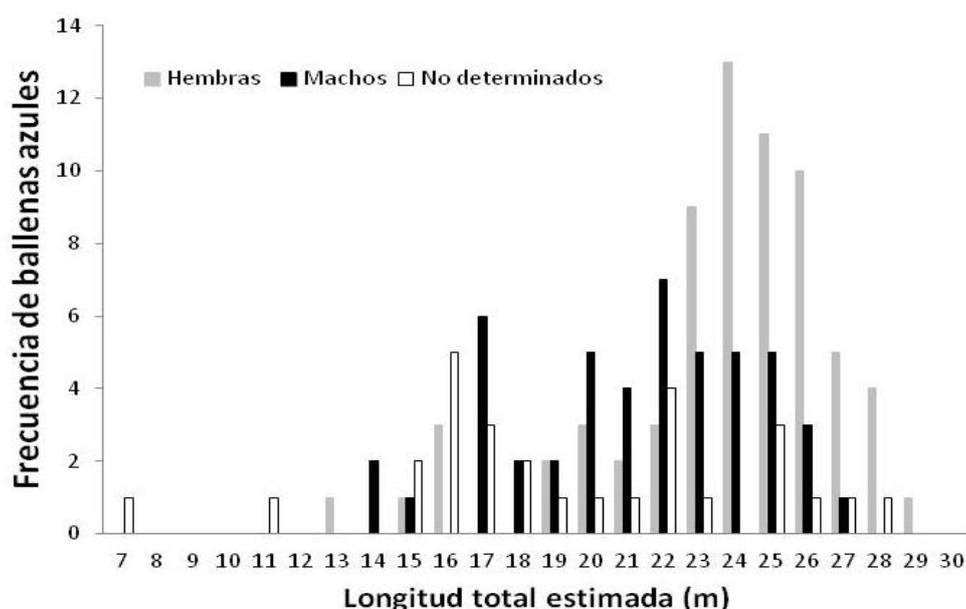


Figura 2. Estructura de tallas para hembras y machos de ballena azul del suroeste del Golfo de California durante el periodo entre 2006 y 2011.

7.2 Modelación del crecimiento individual

7.2.1 Determinación del modelo más representativo para hembras y machos de ballena azul

En la modelación del crecimiento individual entre hembras y machos se encontró un ajuste similar en los cuatro modelos aplicados (Tabla 2). Sin embargo, para las hembras no fue posible ajustar al modelo de Richards, debido al tamaño de muestra pequeña ($n = 7$) y a la complejidad del modelo que incluye un cuarto parámetro (m , sin sentido biológico). Con base en el valor de $AICc$ (Tabla 3), se determinó que el modelo de von Bertalanffy es el que mejor representa el crecimiento individual tanto para machos ($AICc = 47.80$) como para hembras ($AICc = 40.20$). Se obtuvo un soporte substancial (Δi) para el modelo Logístico y el de Gompertz con respecto al de von Bertalanffy, en ambos sexos; y un bajo soporte para el modelo de Richards, en el caso de los machos. El modelo de von Bertalanffy presentó el mayor peso de evidencia (ω_i) para ambos sexos (Tabla 3).

Tabla 2. Estimación de los parámetros (L_∞ (m), k y t_0 (años)) de cada modelo de crecimiento individual ajustados a la información de hembras y machos de ballena azul del suroeste del Golfo de California.

Hembras	L_∞	k	t_0	m
von Bertalanffy	25.2	0.28	-2.38	-
Logístico	24.7	0.42	-0.14	-
Gompertz	25.0	0.35	-1.08	-
Richards	-	-	-	-
Machos	L_∞	k	t_0	m
von Bertalanffy	24.0	0.27	-2.71	-
Logístico	23.5	0.40	-0.46	-
Gompertz	23.7	0.33	-1.41	-
Richards	24.1	0.23	-1.68	0.6

Tabla 3. Criterio de Información de Akaike corregido ($AICc$) para cada modelo de crecimiento individual, empleados en la información de hembras y machos de ballena azul del suroeste del Golfo de California.

Hembras	Verosimilitud	Parámetros	$AICc$	Δi	ω_i
von Bertalanffy	-6.10	4	40.20	0	51%
Logístico	-7.10	4	42.21	2.01	19%
Gompertz	-6.62	4	41.25	1.05	30%
Richards	-	-	-	-	-
Machos	Verosimilitud	Parámetros	$AICc$	Δi	ω_i
von Bertalanffy	-17.68	4	47.80	0	35%
Logístico	-17.83	4	48.11	0.31	30%
Gompertz	-17.73	4	47.91	0.11	33%
Richards	-17.66	5	52.83	5.03	2%

7.2.2 Análisis comparativo de las curvas de crecimiento individual entre hembras y machos de ballena azul

Se encontró una diferencia significativa ($T^2 = 392.7$, $p < 0.05$) al comparar los vectores de la media y la matriz de varianza-covarianza mancomunada de los parámetros obtenidos con el modelo de von Bertalaffy para hembras y machos por separado (Fig. 3). Los parámetros “ k ” y “ t_0 ”, no mostraron diferencia significativa entre sexos, mientras que el parámetro “ L_∞ ” fue significativo (Tabla 4).

Tabla 4. Resultados de la prueba de T^2 Hotelling, para detectar diferencias en los parámetros (L_∞ (m), k y t_0 (años)) entre hembras y machos de ballenas azules del suroeste del Golfo de California. IC = intervalos de confianza de Roy-Bose, F_0 = valor crítico.

Intervalos de Confianza	Valor crítico F_0 , $F\alpha = 3.20$
$2.53 \geq L_\infty(\text{♀}) - L_\infty(\text{♂}) \geq 0.07^{**}$	3.56
$0.11 \geq k(\text{♀}) - k(\text{♂}) \geq -0.09$	0.03
$1.40 \geq t_0(\text{♀}) - t_0(\text{♂}) \geq -0.72$	0.32

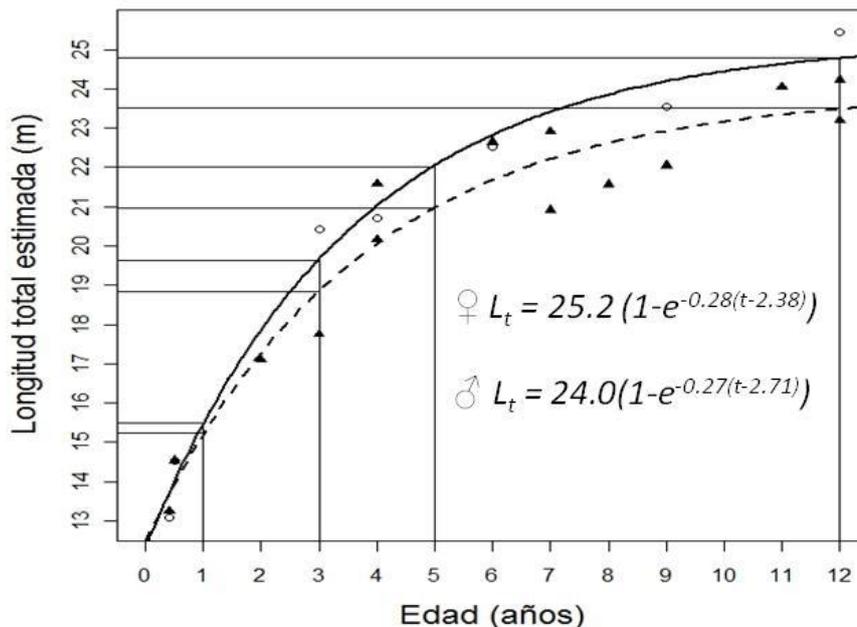


Figura 3. Ajuste de las curvas de crecimiento obtenidas con el modelo de von Bertalanffy para hembras (círculos, línea continua) y machos (triángulos, línea discontinua) de ballena azul del suroeste del Golfo de California.

7.2.3 Análisis de inferencia Bayesiana de las curvas de crecimiento individual de hembras y machos de edad conocida de ballena azul

Al aplicar la inferencia Bayesiana al crecimiento de hembras y machos de ballena azul de edad conocida, con el modelo de von Bertalanffy sin diferenciar t_0 entre sexos, se encontró que el parámetro L_∞ fue mayor en hembras que en machos (Fig. 4, Tabla 5). La mediana de la diferencia de L_∞ entre sexos fue 2.2 m (con un intervalo de credibilidad 95% ICR = -0.2 a 5.0 m), mostrando una alta diferencia (odd = 26.8). Para k fue de -0.05 (ICR = -0.2 a 0.1) mostrando una baja diferencia (odd = 0.2). La t_0 tuvo una mediana de -2.2 años y un ICR = -4.0 a -1.0 (Tabla 5).

Tabla 5. Distribuciones posteriores de los parámetros (L_∞ (m), k y t_0 (años)) del crecimiento individual de hembras y machos de ballena azul del suroeste del Golfo de California usando el modelo de von Bertalanffy.

Parámetros de la hembra	Mediana	Desviación estándar	Intervalos de credibilidad (95%)
L_∞	25.2	1.31	23.0 a 28.3
k	0.33	0.11	0.16 a 0.61
t_0	-2.24	0.74	-4.0 a -1.0
Parámetros de los machos	Mediana	Desviación estándar	Intervalos de credibilidad (95%)
L_∞	23.0	1.00	21.2 a 25.0
k	0.38	0.13	0.20 a 0.72
t_0	-2.23	0.74	-4.0 a -1.0

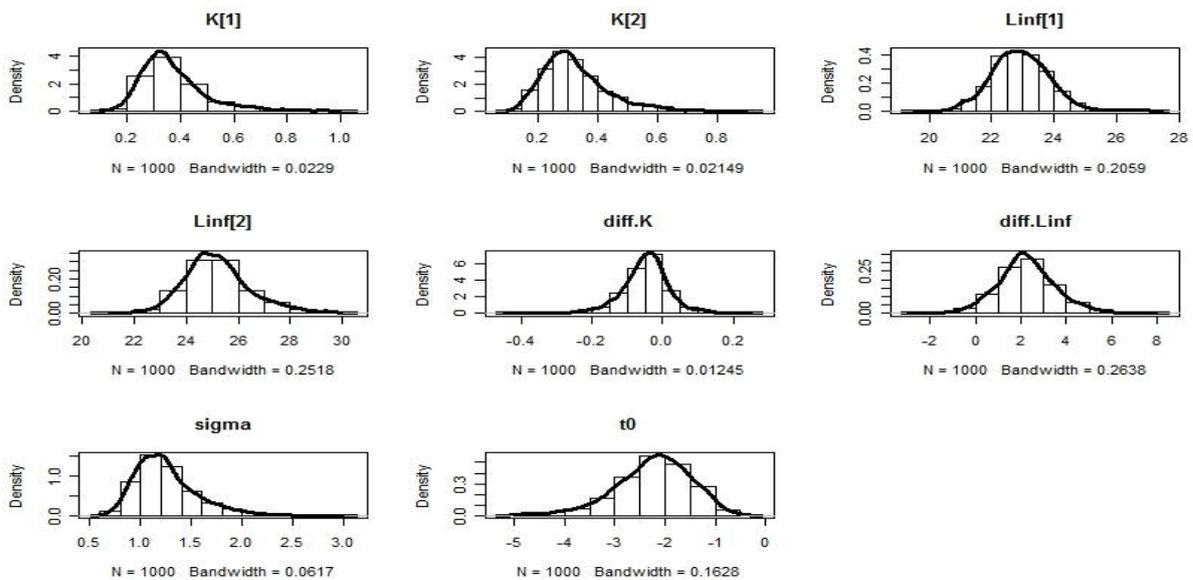


Figura 4. Distribuciones posteriores de los parámetros L_∞ (m), k y t_0 (años), [1] = machos; [2] hembras de ballena azul del suroeste del Golfo de California; con sus respectivas diferencias: diff.k y diff.Linf (lado derecho del cero probabilidad de la diferencia e izquierdo la igualdad).

Con respecto a la diferencia de la LT entre hembras y machos de edad conocida, se encontró que a partir de los 3 años de edad existe una diferencia substancial (mediana = 0.8 m ICR = -0.9 a 2.4; odd = 5.1). Esta diferencia en la LT se acentúa a mayor edad (5 a 12 años; odd > 24.7; Fig. 5); siendo más grandes las hembras que los machos en aproximadamente 1.5 m (Tabla 6).

Tabla 6. Diferencias en la LT (m) entre hembras y machos de ballena azul del suroeste del Golfo de California, a diferentes edades (años) esperadas a partir del modelo de crecimiento Bayesiano de von Bertalanffy.

Edad /LT de las hembras	Mediana	Desviación estándar	Intervalo de credibilidad 95%
0	12.0	1.1	9.7 a 14.2
0.5	14.0	0.8	12.3 a 15.6
1	15.7	0.8	14.1 a 17.3
1.5	17.0	0.8	15.4 a 19.0
2	18.2	0.9	16.5 a 20.3
3	20.0	0.9	18.4 a 22.0
5	22.2	0.7	21.0 a 23.7
12	24.7	0.9	23.0 a 26.6

Edad(años)/LT de los machos	Mediana	Desviación estándar	Intervalo de credibilidad 95%
0	12.1	1.1	9.9 a 14.3
0.5	14.0	0.8	12.3 a 15.7
1	15.5	0.8	14.0 a 17.1
1.5	16.7	0.8	15.3 a 18.3
2	17.7	0.8	16.3 a 19.3
3	19.2	0.7	17.9 a 20.7
5	21.0	0.5	20.0 a 22.0
12	22.7	0.8	21.1 a 24.2

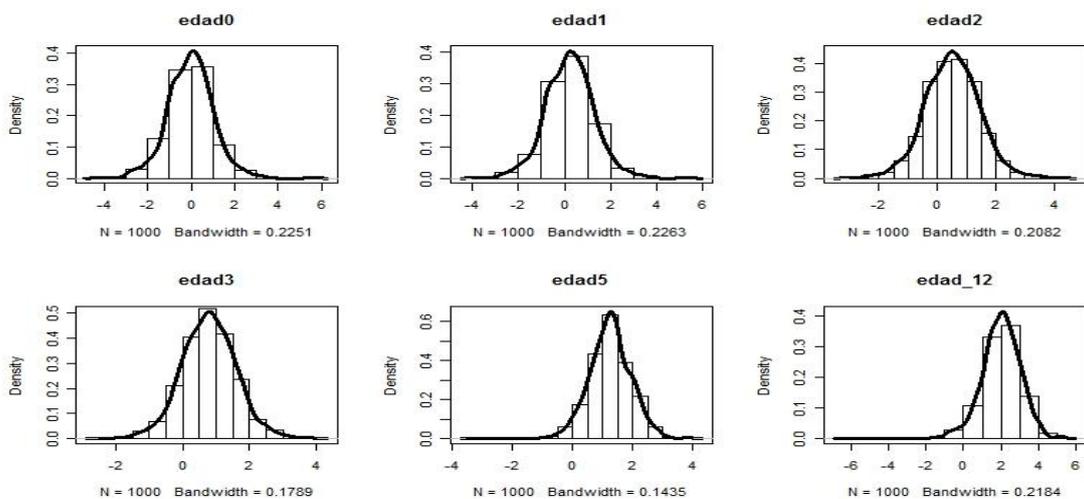


Figura 5. Diferencia en la LT entre hembras y machos de la ballena azul del suroeste del Golfo de California a edades similares (del lado derecho del cero es la densidad de la probabilidad de la diferencia y el izquierdo la igualdad).

7.2.4 Inferencia Bayesiana en el análisis de las curvas de crecimiento individual de hembras y machos de edad conocida de ballena azul

Al integrar la variación de todos los datos disponibles con el modelo de crecimiento jerárquico Bayesiano, se obtuvo una diferencia decisiva ($\text{odd} > 100$) en el parámetro L_∞ entre sexos, siendo más grandes las hembras (Fig. 6, Anexo IV), con una mediana de 1.4 m y un ICR (95%) de 0.42 a 2.39 m (Tabla 7; Anexo IV).

Tabla 7. Distribuciones posteriores de los parámetros (L_∞ (m), k y t_0 (años)) del crecimiento individual de hembras y machos de ballena azul del suroeste del Golfo de California usando el modelo jerárquico de von Bertalanffy.

Parámetros de la hembra	Mediana	DS	Intervalos de credibilidad (95%)
L_∞	26.1	0.37	25.5 a 26.9
k	0.21	0.02	0.17 a 0.26
t_0	-3.81	0.47	-4.85 a -2.98
Parámetros de los machos	Mediana	DS	Intervalos de credibilidad (95%)
L_∞	24.7m	0.45	23.9 a 25.7
k	0.24	0.03	0.18 a 0.29
t_0	-3.81	0.47	-4.85 a -2.98

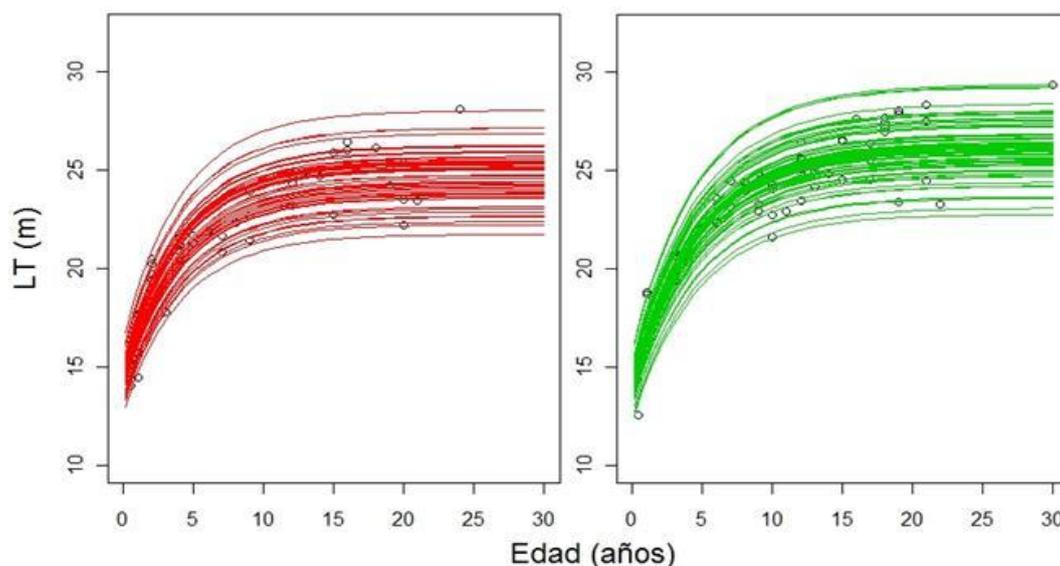


Figura 6. Curvas de crecimiento de 48 machos (rojo) y 68 hembras (verde) de ballena azul del suroeste del Golfo de California, a través del modelo de crecimiento jerárquico de von Bertalanffy.

7.3 Determinación de las categorías de edad para hembras y machos de ballena azul

Las frecuencias de LT de hembras (n=68) y machos (n=48) de ballenas azules obtenidas del 2006-2011 al ser ajustadas a una distribución multinomial, se observó una diferencia de alrededor de 1m entre sexos a partir de la categoría de juveniles. A excepción de la categoría de los sub-adultos, la cual mostró una media similar en ambos sexos (Tabla 8). Para definir los intervalos de talla de cada categoría (Fig. 7), se relacionó con las diferencias de LT a distintas edades entre sexos, observada en la modelación del crecimiento individual (Tabla 6, Fig. 3, 4, 5 y 6).

Tabla 8. Distribución de la verosimilitud de la LT (m) de cada categoría de edad para las hembras y machos de ballena azul del suroeste del Golfo de California, a partir del ajuste de distribución multinomial.

Categorías de las hembras	Desviación estándar	Intervalo inferior	Media	Intervalo superior	# Individuos por categoría
Crías	1.1	14.1	15.2	16.3	5
Juveniles	0.6	18.8	19.4	20.0	4
Sub-adultos	0.7	19.7	20.4	21.1	4
Adultos sexualmente maduros	1.1	22.7	23.8	24.9	28
Adultos físicamente maduros	1.2	24.9	26.1	27.3	27
Categorías de los machos	Desviación estándar	Intervalo inferior	Media	Intervalo superior	# Individuos por categoría
Crías	0.4	13.4	13.8	14.3	2
Juveniles	1.1	16.4	17.5	18.6	12
Sub-adultos	0.5	19.8	20.3	20.8	5
Adultos sexualmente maduros	0.9	21.0	22.0	22.8	14
Adultos físicamente maduros	1.1	23.6	24.7	25.8	15

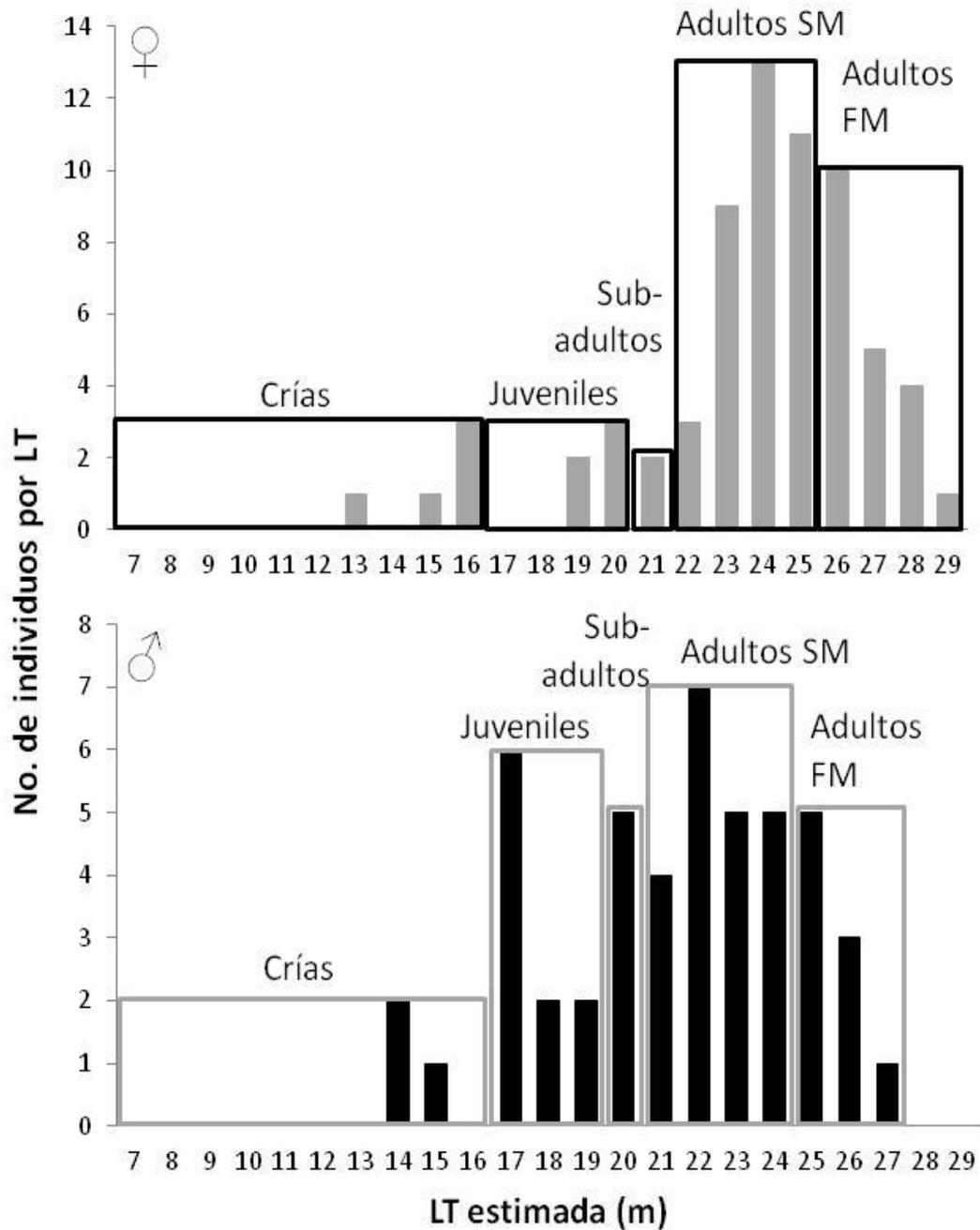


Figura 7. Frecuencia de las LT de hembras (color gris) y machos (color negro) de ballenas azules del suroeste del Golfo de California, por categoría de edad. Adultos SM = adultos sexualmente maduros y Adultos FM = adultos físicamente maduros.

7.4 Distribución espacio-temporal por categoría de edad y estado reproductivo de ballena azul en el suroeste del Golfo de California

Considerando las hembras lactantes, adultos sexualmente maduros y los juveniles como una categorización con significado ecológico en la historia de vida y ciclo reproductivo de la ballena azul se tomó en cuenta toda la información de los individuos sexados y categorizados por edad disponible de la base de datos. Se obtuvo un total de 542 avistamientos divididos por estados reproductivos: 262 hembras adultas (HA), 114 machos adultos (MA), 68 hembras lactantes (HL) y 98 juveniles (J; Fig. 8).

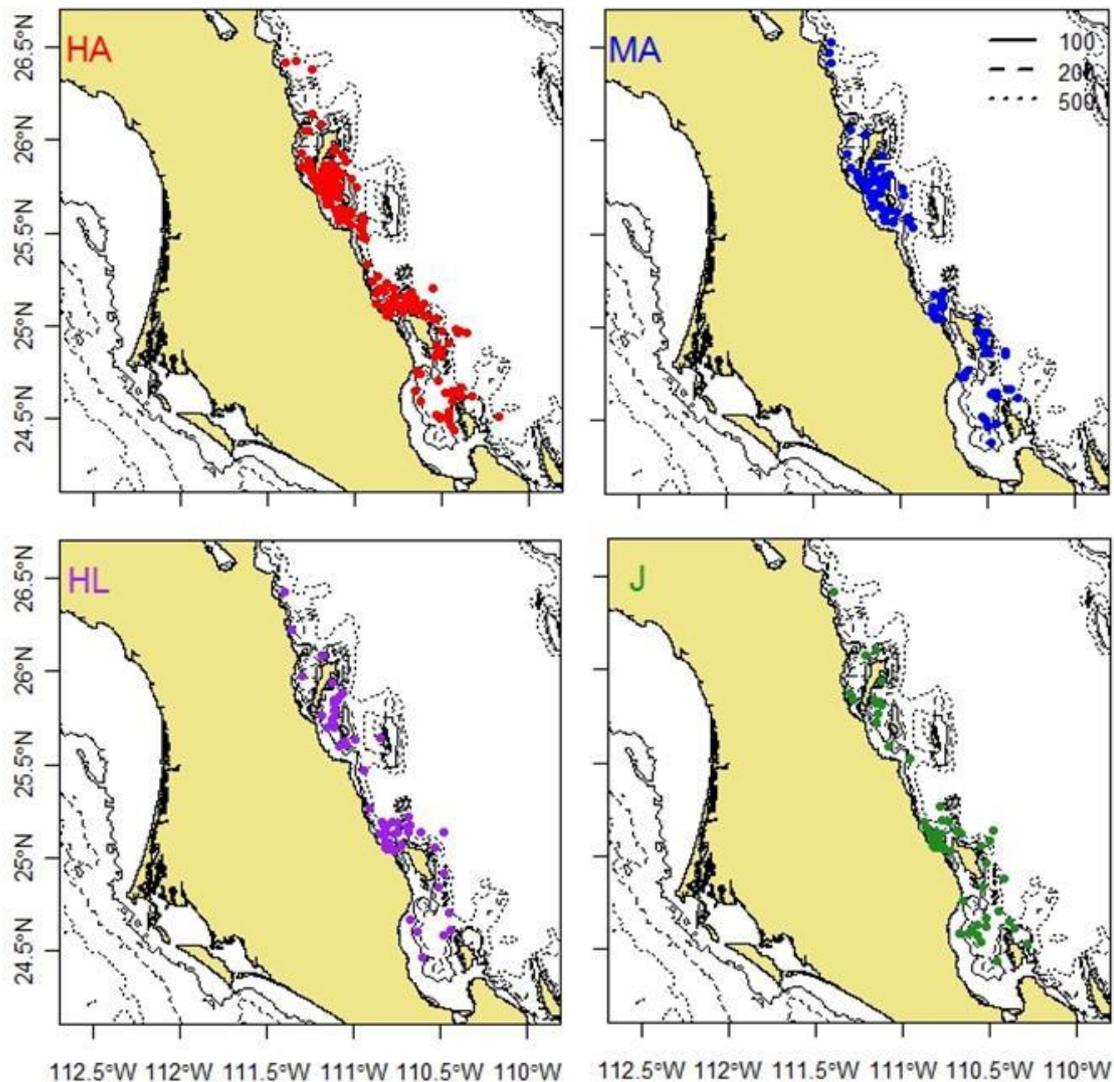


Figura 8. Ubicación geográfica de las ballenas azules del suroeste del Golfo de California clasificadas por estados reproductivos: hembras adultas (HA), machos adultos (MA), hembras lactantes (HL) y juveniles (J); con respecto a las isobatas (m).

La ubicación de los avistamientos se da a lo largo del área de estudio con agregaciones notorias al sur de la Isla del Carmen y alrededor de la Islas San José. No se observa diferencia marcada en la distribución espacial entre las categorías analizadas. Particularmente se nota que los juveniles se concentran cerca de la costa al norte de la isla San José (Fig. 8).

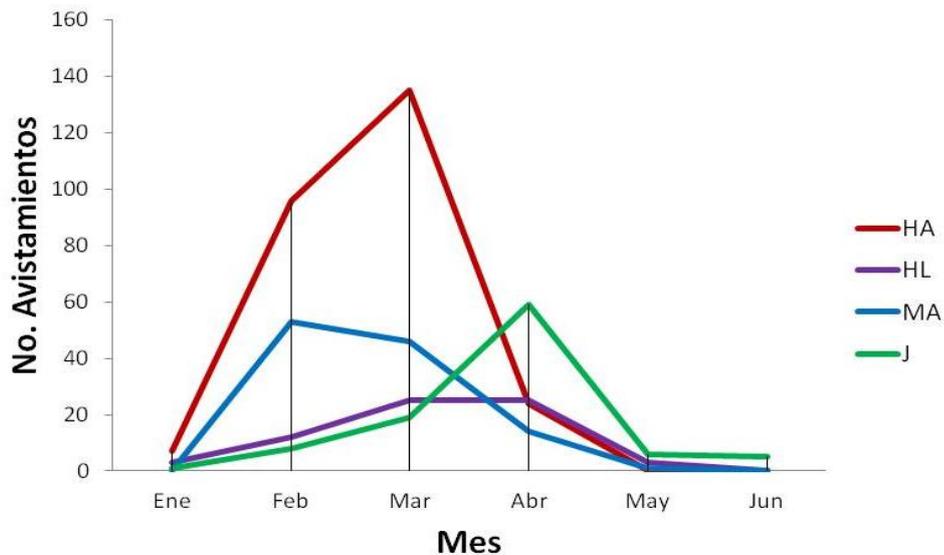


Figura 9. Frecuencia de avistamientos por categoría de edad y estado reproductivo (HL: hembras lactantes, HA: hembras adultas, MA: machos adultos y J: juveniles) de ballena azul por mes en el suroeste del Golfo de California del 2006 al 2011.

Los avistamientos de hembras comienzan desde enero (Fig. 9) y tanto las hembras y machos adultos predominaron en el mes de febrero y marzo; mientras que las hembras lactantes y los juveniles fueron predominantes en el mes de abril. Presenciando avistamientos de estas dos ultimas categorías a finales de la temporada (Fig. 9 y 10). Se encontró una diferencia significativa ($p < 0.05$) en la frecuencia de avistamientos de los estados reproductivos por mes (Fig. 10), batimetría (Fig. 11) y latitud (Fig. 12).



Figura 10. Gráfica de mosaico para la proporción de las categorías de edad y estado reproductivo (HL: hembras lactantes, HA: hembras adultas, MA: machos adultos y J: juveniles) de ballena azul del suroeste del Golfo de California por mes (las desviaciones de independencia son mostradas mediante dos intensidades de colores: en azul los positivos y en rosa los negativos; los cuales corresponden a la desviación estandar).

En cuanto a la posición de cada individuo con respecto a la profundidad, la única proporción que fue significativamente diferente ($p < 0.05$), fue para la categoría de los juveniles, que principalmente fueron avistados en profundidades someras o más cerca a la costa que el resto de las categorías (Fig. 11).

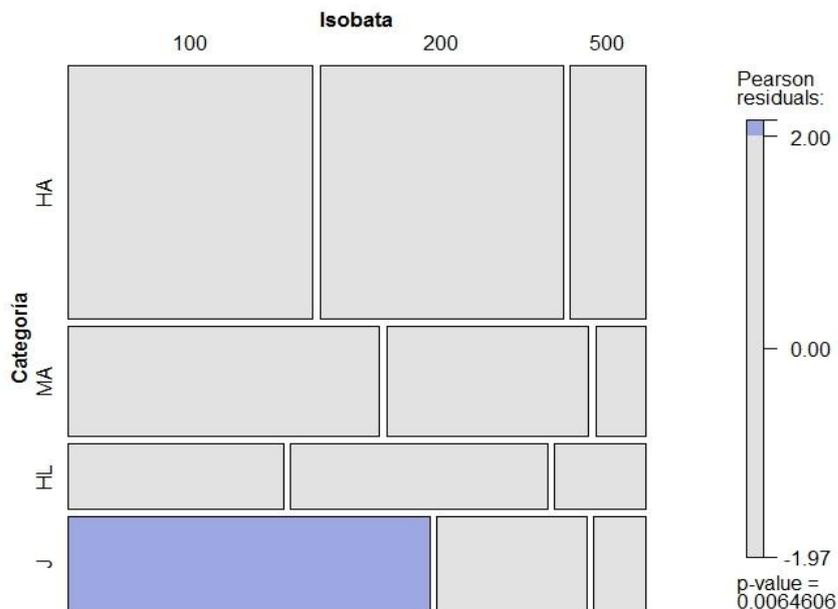


Figura 11. Gráfica de mosaico para la proporción de las categorías de edad y estado reproductivo (HL: hembras lactantes, HA: hembras adultas, MA: machos adultos y J: juveniles) de ballena azul del suroeste del Golfo de California con respecto a la batimetría (desviación de independencia tonalidad en morado unico valor positivo).

Para la posición geográfica de cada individuo con respecto a la latitud correspondiente a la Bahía de La Paz (24°N) y la Bahía de Loreto (26°N), nuevamente la única categoría de edad con diferencias significativas ($p < 0.05$), fueron los juveniles; los cuales se observan con mayor frecuencia cerca de la latitud 25°N (norte de la isla San José) y con menor frecuencia cerca de la latitud 26°N (Fig. 12).

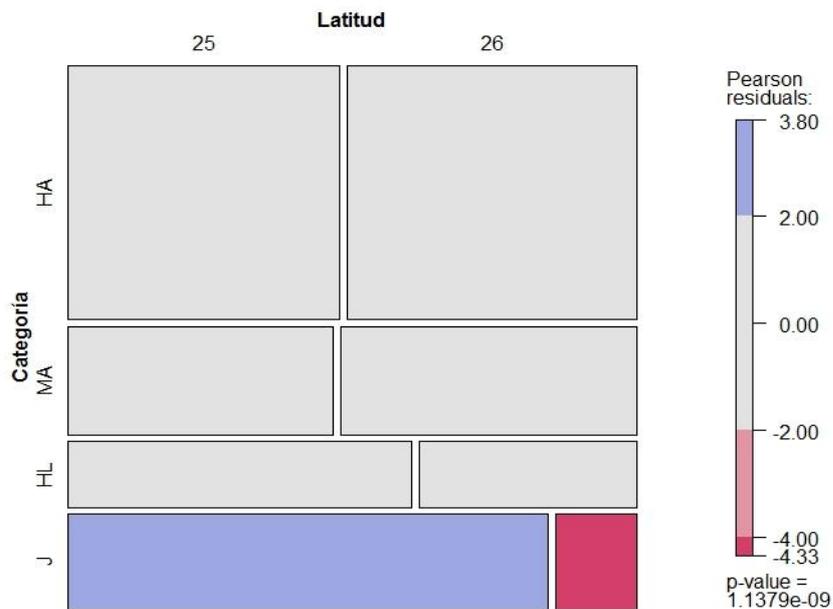


Figura 12. Gráfica de mosaico para la proporción de las categorías de edad y estado reproductivo (HL: hembras lactantes, HA: hembras adultas, MA: machos adultos y J: juveniles) de ballena azul del suroeste del Golfo de California con respecto a la latitud (desviación de independencia tonalidad morada positivo y la rosa negativo).

7.5 Residencia temporal por categoría de edad y estado reproductivo de ballena azul en el suroeste del Golfo de California

7.5.1 Análisis de residencia temporal con inferencia clásica

La residencia estacional (días) por categoría de edad y estados reproductivos de la ballena azul no se distribuye de forma normal ($p < 0.05$). Además, no se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) en la residencia temporal entre las categorías (Fig. 13). Sin embargo, se puede observar que las hembras presentan valores mayores de residencia temporal, mientras que los machos adultos y juveniles presentan valores menores. Al aplicar la prueba no paramétrica de Wilcoxon se encontró una tendencia de los juveniles a permanecer menos tiempo que las hembras lactantes ($p = 0.09$).

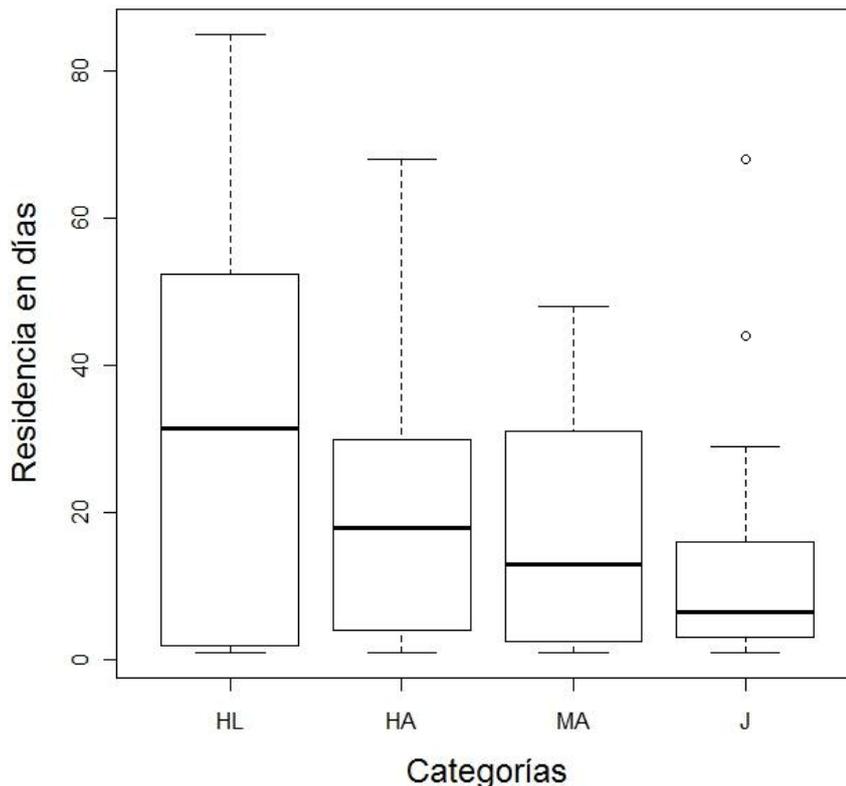


Figura 13. Residencia estacional (días) por categoría de edad y estado reproductivo (HL: hembras lactantes, HA: hembras adultas, MA: machos adultos y J: juveniles) de la ballena azul que visitan el suroeste del Golfo de California (caja = cuartiles 1 y 2, línea = mediana, los bigotes = valor máximo y mínimo considerados; y los círculos = datos extremos).

7.5.2 Residencia temporal en días con inferencia Bayesiana

Al aplicar la aproximación con inferencia Bayesiana, se encontró una diferencia baja en la residencia temporal de los machos con respecto a las hembras adultas y juveniles (odds = 2.2 y 2.7 respectivamente), una diferencia substancial entre las hembras adultas y juveniles (odd = 7.4) y una diferencia alta en la residencia de las hembras lactantes y el resto de las categorías (odds > 34); por lo tanto, estas hembras presentan la residencia temporal mayor en la zona de estudio (Tabla 9).

Tabla 9. Distribución posterior de la residencia temporal (días) por categoría de edad y estado reproductivo de ballenas azules observadas en el suroeste del Golfo de California.

Categoría/residencia temporal	Media (días)	Desviación estándar	Intervalo de credibilidad 95% (días)
Hembras lactantes	31	4.8	21 a 40
Hembras adultas	20	2.7	14 a 25
Machos adultos	17	4.1	9 a 25
Juveniles	14	4.7	5 a 23

7.6 Segregación o agregación (SSAS) por categoría de edad y estado reproductivo de la ballena azul del suroeste del Golfo de California

En general el estadístico SSAS no mostró una evidencia contundente de segregación o agregación entre categorías (la línea continua con puntos se observa dentro del polígono gris, Fig. 14). Sin embargo, se observa una tendencia de las hembras lactantes a segregarse de los machos adultos durante los meses de febrero y marzo (Fig. 14d) y de los juveniles en febrero y abril (Fig. 14b). Por otro lado, se nota una tendencia de agregación por parte de los adultos de ambos sexos en Febrero (Fig. 14e).

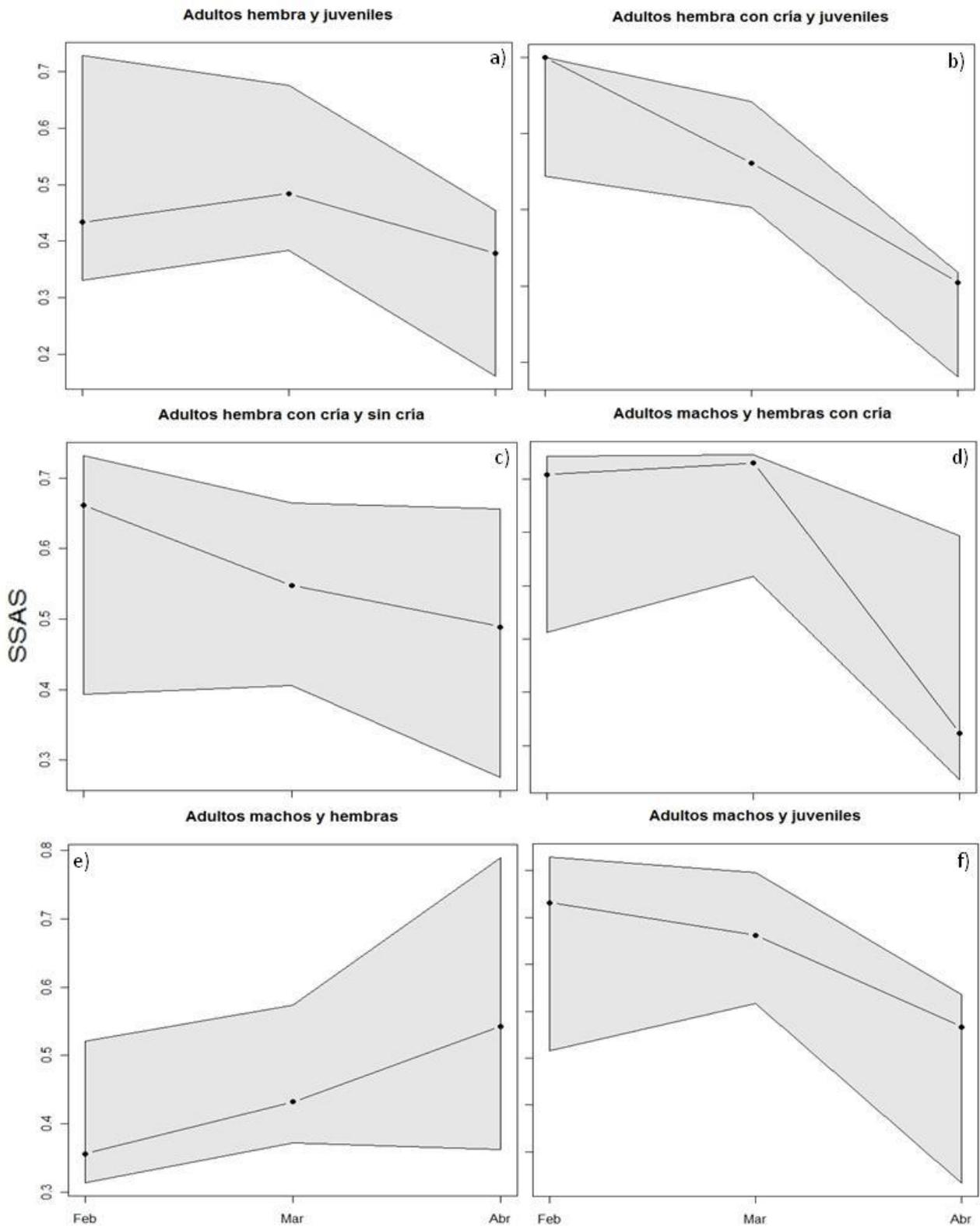


Figura 14. Análisis de agregación y segregación (SSAS) temporal por categoría de edad y estado reproductivo de los individuos de ballena azul del suroeste del Golfo de California. El polígono gris representa el área de aceptación de la H_0 = existe una distribución aleatoria. La línea con puntos a los datos observados cuando tiende hacia arriba del polígono refiere a la H_{A1} = segregación significativa, y cuando tiende hacia abajo del polígono refiere a la H_{A2} = agregación significativa.

8. DISCUSIÓN

8.1 Estimación de la longitud total de ballenas azules del suroeste del Golfo de California

La estimación de la longitud total (LT) de los individuos por el método de foto-secuencia de las ballenas azules en el Suroeste del Golfo de California 2006-2011, resultó ser más precisa ($\pm 0.4\text{m}$, $n = 225$ foto-secuencias de 73 individuos, $\text{CV} = 1.7\%$) que lo reportado al inicio del desarrollo del método ($\pm 0.7\text{m}$, $n = 174$ foto-secuencias de 64 individuos, $\text{CV} = 2.1\%$; Ortega-Ortiz, 2009). Esta diferencia en el CV, puede deberse a dos factores: a) una mayor cantidad de individuos con LT estimada por año y entre años y b) la depuración que se consideró en la selección de las secuencias, ya que en este caso se omitieron todas las secuencias que solo tenían una distancia obtenida del medidor láser. Esta precisión es semejante a la obtenida con el método de fotogrametría aérea en la estimación de la LT de otras especies como la ballena arqueada (CV de alrededor de 1.1% , Angliss *et al.*, 1995). Cabe resaltar que la fotogrametría por foto-secuencia tiene la gran ventaja de que además de que se identifica al individuo se pueden realizar muestreos biológicos (heces, biopsias, piel descamada, etc.), por lo que se puede dar un seguimiento de la historia de vida por individuo con la información sobre sexo, estado reproductivo y en algunos casos la edad verdadera e incluso el crecimiento individual (Ortega-Ortiz, 2009).

A partir de la LT estimada, se puede observar que hay una mayor frecuencia de hembras con una longitud entre los 23 y 26 m; mientras que los machos la LT se sitúa entre los 22 y 25 m, lo que sugiere que la mayoría de los individuos que ocupan el área de estudio son adultos de 23 a 25 m de LT (Fig. 2), considerando sexualmente maduros a los individuos de más de 21 m para machos y 22 m para hembras (Yochem & Leatherwood, 1985). Un análisis de LT en ballenas capturadas del Pacífico Norte muestra una mayor frecuencia de LT alrededor de los 20 y 22 m en la sub-población del Pacífico Nororiental (Gilpatrick & Perryman, 2008), contrastando con lo observado en este estudio (Fig. 2). Esta diferencia podría deberse a un sesgo debido a una cantidad mayor de individuos inmaduros capturados, tal como se ha reportado en el Antártico (Mackintosh & Wheeler, 1929) y en la región norte del Pacífico (Gregr *et al.*, 2000). Esta diferencia también se observa en un análisis de fotogrametría aérea de ballenas azules fotografiadas

desde California hasta el Domo de Costa Rica que muestra un rango de tallas de 14.5 a 24.5 m (Gilpatrick & Perryman, 2008), el cual es menor al rango obtenido de las ballenas azules foto-secuenciadas en este estudio (Fig. 2). Para este caso, la diferencia podría atribuirse a los diferentes métodos de mediciones de la LT entre los dos estudios, ya que se tienen evidencias de que al utilizar la técnica de la fotogrametría aérea puede haber una subestimación en la talla debido a la posición arqueada de las ballenas durante su desplazamiento (Ortega-Ortiz, 2009). Por otro lado, la frecuencia de LT de ballena azul adulta encontrada en este estudio (23-25 m; Fig. 2) apoya el resultado de que esta subespecie norteña es de tamaño menor a la del Hemisferio Sur, de la cual se reconoce un rango de 23-26 m para machos y 24-27 m para hembras (Mackintosh & Wheeler, 1929).

Se considera que, en el presente estudio, el muestreo de la LT de 68 hembras y 48 machos, incluyendo crías, juveniles, adultos sexualmente y físicamente maduros, es representativo de la población de ballenas del suroeste del Golfo de California. Aunque fueron pocas las crías medidas, el rango de LT de 7-16 m coincide con crías recién nacidas y de aproximadamente un año de edad (Fig. 2). Además de que el tamaño y la categoría de edad de las hembras sexualmente maduras coinciden con la LT de 22 m y la edad de 5-10 años (Fig. 3, 6 y 15) estimado a partir de ballenas azules capturadas en el Pacífico Norte (Yochem & Leatherwood, 1985).

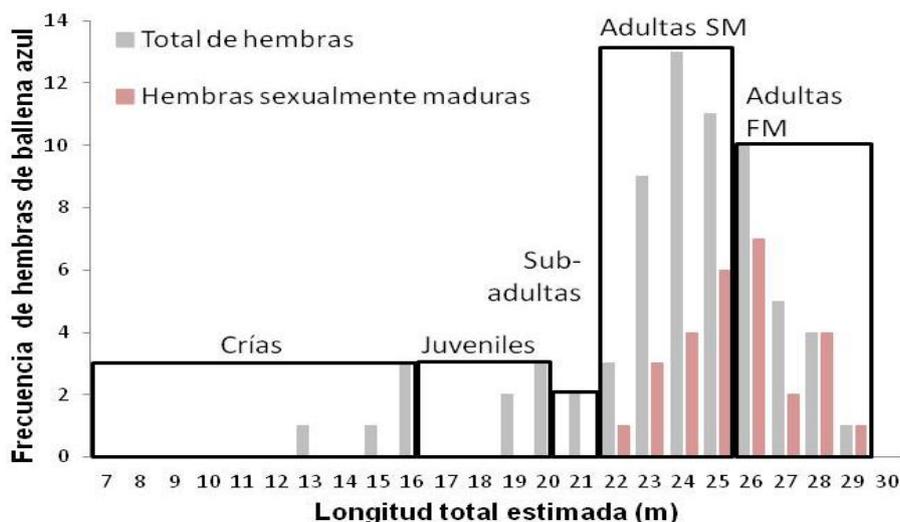


Figura 15. Frecuencia de la LT de ballena azul del suroeste del Golfo de California por categoría de edad del total de hembras, comparándolo con la frecuencia de LT de hembras avistadas con cría en el periodo de estudio o con registro en el historial. Adultas SM = adultas sexualmente maduras y Adultas FM = adultas físicamente maduras.

8.2 Modelación del crecimiento individual de las hembras y machos de ballena azul en el suroeste del Golfo de California

Aunque el modelo de Gompertz y el Logístico tuvieron un soporte similar al modelo de von Bertalanffy (Tabla 3), este último representó de mejor manera el crecimiento individual de hembras y machos de ballena azul que migran al suroeste del Golfo de California ($\omega_i = 51\%$ y 35% , respectivamente). La similitud encontrada entre estos tres modelos puede estar ligada al objetivo inicial con el que fueron desarrollados. Por ejemplo, el modelo de Gompertz se planteó para aplicarlo a la descripción de la relación de la mortalidad humana con respecto a la edad y posteriormente se aplicó para el crecimiento de los organismos (Gompertz, 1825; Winsor, 1932). Por otra parte, el modelo Logístico se elaboró de tal forma que reprodujera los principales cambios del crecimiento poblacional a través del tiempo y luego se aplicó al crecimiento individual (Verhulst, 1838, Tsoularis, 2001; Karkach, 2006). Mientras que el objetivo del modelo de von Bertalanffy, en sus inicios fue encontrar la relación del crecimiento con respecto al metabolismo en humanos (Bertalanffy, 1938), y desde entonces ha sido aplicado a varios organismos incluyendo mamíferos marinos (Bertalanffy, 1951, 1957; Lockyer, 1981; Karkach, 2006; Lubetkin *et al.*, 2012). Cabe señalar que aunque el modelo de Richards (1959) se derivó del modelo de von Bertalanffy, su meta fue determinar el crecimiento de plantas y no el de animales.

A pesar de que la verosimilitud (o la probabilidad de ajuste del modelo a los datos dados; Haddon, 2001; Burnham & Anderson, 2004) reflejada en el proceso de modelación evidenció un mejor ajuste para el modelo de Richards; éste incluye un parámetro adicional (m), al cual no se le puede asignar un significado biológico; lo que resulta en un modelo más complejo y es penalizado por el proceso de selección de modelos al alcanzar un valor mayor del $AICc$. Por otra parte, es de notar que los valores obtenidos en la verosimilitud y más aún en el de $AICc$, para el modelo de Gompertz y von Bertalanffy, fueron muy similares (Tabla 3). Esta semejanza puede deberse a que ambos se desarrollaron a partir de aspectos enfocados al metabolismo (Gompertz, 1825; Bertalanffy, 1938); sin embargo solo el modelo de von Bertalanffy lo relaciona directamente con el crecimiento del organismo en sí (Bertalanffy, 1951, 1957). Resultados similares se han obtenido en diversos estudios de mamíferos marinos, principalmente a través del uso del

modelo de Gompertz y el de von Bertalanffy (Lubetkin *et al.*, 2012); lo que ha mostrado cierta tendencia a utilizar el modelo de Gompertz en la modelación del crecimiento individual de odontocetos (Di-Méglio, *et al.*, 1996; Arruda-Ramos *et al.*, 2000; Clark *et al.*, 2000; Luque & Ferguson, 2006) y el de von Bertalanffy en los mysticetos (Lockyer, 1981; Aguilar & Lockyer, 1987; Stevick, 1999; Ortega-Ortiz, 2009; Lubetkin *et al.*, 2012). Estos resultados concuerdan con que el modelo de von Bertalanffy representa de manera fiable el crecimiento de las ballenas barbadas (Lockyer, 1981; Ortega-Ortiz, 2009; Lubetkin *et al.*, 2012).

La modelación del crecimiento individual de las 7 hembras y 14 machos de ballena azul del suroeste del Golfo de California, mostró un rápido crecimiento en los primeros años de edad en ambos sexos ($k = 0.28$ y 0.27 respectivamente, Tabla 2). Es notorio, sin embargo que la LT en las hembras es mayor conforme crecen (Fig. 3), derivándose en una L_{∞} mayor en las hembras que en los machos ($L_{\infty} = 25.2$ y 24.0 m respectivamente, Tabla 2 y 4). Este patrón encontrado coincide con lo reportado en el crecimiento individual de ballenas barbadas capturadas y varadas (Aguilar & Lockyer, 1987; Stevick, 1999; Lubetkin *et al.*, 2012). En contraste, el crecimiento en ballena azul de la Antártida se estimó con una $k = 0.24$ y 0.22 y $L_{\infty} 26.2$ y 25.0 m para hembras y machos, respectivamente (Lockyer, 1981). Mostrando más evidencias de que las ballenas azules que realizan su migración entre latitudes tropicales y templadas son de tamaño menor que las que migran entre latitudes templadas y polares (Brueggeman *et al.*, 1985; Yochem & Leatherwood, 1985; Reeves *et al.*, 1998; Gilpatrick & Perryman, 2008), coincidiendo con la idea de que los animales de zonas polares son generalmente de tamaño mayor que los de zonas templadas y tropicales (Garland & Adolph, 1991; Blackburn *et al.*, 1999; Freckleton *et al.*, 2003).

Por otra parte, la inferencia Bayesiana tanto del modelo general (Tabla 5) como del modelo jerárquico de von Bertalanffy (Tabla 7) permitió demostrar que la LT máxima (L_{∞}) es mayor en hembras que en machos (Fig. 4 y 6). Este resultado es relevante, ya que por primera vez se comprueba el crecimiento mayor de las hembras de ballena azul en el Hemisferio Norte (diferencia de alrededor de 1.4 m, entre hembras y machos; ver: Anexo IV). Asimismo el modelo jerárquico, permitió obtener una mejor estimación del parámetro L_{∞} entre hembras y machos para la población que arriba al suroeste del Golfo de California, estimando una mediana

de 26.1 m y 24.7 m para hembras y machos, respectivamente (Tabla 7); de esta forma se redujo la diferencia de 2.2 m obtenido con el modelo general Bayesiano (Tabla 5) a 1.4 m para el modelo jerárquico (Tabla 7, Anexo III y IV). Este resultado también contrasta con la estimación clásica de la L_{∞} del modelo de von Bertalanffy ($L_{\infty} = 25.2$ y 24.0 m, respectivamente; ver apartado 7.2.1 y 7.2.2). Esta diferencia se debe principalmente a que en el modelo jerárquico es posible incluir las diferencias individuales en las tasas de crecimiento y el error de estimación de la LT (Jiao *et al.*, 2010), permitiendo obtener una mayor certidumbre en la estimación de la diferencia en el parámetro L_{∞} entre hembras y machos (Clark, 2005; Kéry, 2010). La mayoría de los estudios se basan en la comparación de la media obtenida del parámetro L_{∞} entre sexos (Lockyer, 1981; Aguilar & Lockyer, 1987; Stevick, 1999) y no incorporan la variación de la LT por individuo, debido al error de medición y del crecimiento mismo (Schwarz & Runge, 2009; Jiao *et al.*, 2010; MacFee *et al.*, 2010). Incluso en un estudio reciente sobre la modelación del crecimiento individual de la ballena arqueada, no se reporta la comparación de la probabilidad de la diferencia de la L_{∞} entre sexos (Lubetkin *et al.*, 2012). En odontocetos se han realizado comparaciones de la diferencia del crecimiento entre organismos de diferentes sexos, usando el análisis de la varianza y covarianza de los parámetros calculados y evaluados por medio de la estadística clásica (Di-Méglio *et al.*, 1996; Arruda-Ramos *et al.*, 2000). Lo anterior ha provocado que con base en estos resultados no se puedan realizar interpretaciones más complejas (Clark, 2005; Gerrodette, 2011), ya que no considera la incertidumbre del modelo dados los datos (Burnham & Anderson, 2004). Por otro lado, a pesar de que los valores de la L_{∞} para el modelo jerárquico (26.1 y 24.7 m) son similares con los encontrados por Lockyer (1981) 26.2 y 25.0 m para machos y hembras de ballena azul, no es posible hacer una comparación directa entre estos dos resultados, dado que el proceso de la estimación de este parámetro fue diferente.

Otro aspecto de relevancia en el presente estudio es que por medio de la inferencia Bayesiana se encontró que la edad más probable a la cual la talla de las hembras difiere de los machos es a los 3 años aproximadamente (Tabla 6; Fig. 5); lo cual también sirvió de base para determinar con mayor precisión las categorías de edad a partir de la LT. En concordancia con el estudio de la ballena

arqueada, se encontró que a los 4 años es la edad a la que difiere la talla entre machos y hembras, siendo esta edad el inicio de la etapa catalogada como adolescencia o pubertad (Lubetkin *et al.*, 2012).

La estimación del crecimiento individual es una parte fundamental para los estudios de la historia de vida de los individuos de una población (Morales, 1988; Chivers, 2002, Craig *et al.*, 2003); y dado que con la inferencia Bayesiana se realizan comparaciones por medio de distribuciones de probabilidad y no a través de intervalos de confianza o sobre la probabilidad de que ocurra una observación bajo una hipótesis (valor de “p”), se comprueba que es posible obtener más información de los parámetros biológicos y hacer mejores interpretaciones en base a ellos (Ellison, 1996; Clark, 2005; Kéry, 2010; Gerrodette, 2011).

Con respecto a la aproximación de la edad se obtuvieron cinco categorías para hembras y machos por separado (Crías, Juveniles, Sub-adultos, Adultos sexualmente maduros y Adultos físicamente maduros; Tabla 8, Fig. 7), lo que en conjunto con el crecimiento individual, da una mayor aproximación al estado reproductivo y estructura de edad para cada sexo (Bertalanffy, 1951, 1957; Karkach, 2006). Este resultado, presenta una gran ventaja al realizar evaluaciones sobre los patrones de distribución entre hembras y machos, por categoría de edad y estado reproductivo (Swartz, 1986). Por lo general, los estudios que se enfocan en estos aspectos comparan los patrones de distribución a través de un solo enfoque, ya sea a través de la estimación de las tallas (Koski & Miller, 2009), diferencias entre sexos (Brown, *et al.*, 1995; Stevick *et al.*, 2003) o diferencias por estado reproductivo (Craig & Herman, 2000); pero carecen de un análisis integral abarcando los tres aspectos (Morales, 1988), ya que se ha indicado que es importante separar a los individuos por edad, sexo y estado reproductivo, para poder hacer mejores evaluaciones sobre los patrones de distribución de una población (Craig *et al.*, 2003).

8.3 Patrón de distribución de ballena azul por categoría de edad y estado reproductivo, en el suroeste del Golfo de California

La distribución de los avistamientos por estado reproductivo (Fig. 8), muestra que existen dos principales zonas dentro del área de estudio: 1) Isla San José

(principalmente en la parte norte de esta isla), y 2) Al sur de la Isla del Carmen (Fig. 1). Ambas áreas han sido reportadas como una importante concentración de individuos de ballena azul (Leatherwood *et al.*, 1982; Connally *et al.*, 1986; Gendron, 2002). Una de las principales razones es la existencia de considerables agregaciones de eufaúsidos (*Nectiphanes simplex*) encontradas especialmente entre febrero y abril (Gendron, 1990; 1992).

Se encontró una diferencia ($p < 0.05$) en la proporción de avistamientos por estado reproductivo entre estas dos áreas. Los juveniles fueron avistados principalmente en la parte norte de Isla San José (Fig. 12) cerca de la isobata de 100 m (Fig. 11), y más frecuentes durante el mes de abril. Esto podría indicar que los juveniles presentan un patrón de distribución espacio-temporal diferente al de los adultos, principalmente al final de la temporada, siendo quizás de los últimos en irse del área (Fig. 9 y 10). Este patrón concuerda con lo descrito por Lockyer (1981), quien mostró que el máximo de la abundancia de las ballenas azules inmaduras de la Antártica se da después del máximo de presencia de ballenas maduras, sugiriendo una migración jerárquica.

El hecho de que los juveniles se distribuyan principalmente cerca de la costa a diferencia del resto de los individuos (Fig. 10), concuerda con un estudio basado en capturas de ballena azul de la época de caza en British Columbia en Canadá, donde se sugirió que la predominancia de organismos inmaduros en las capturas, se debía a una mayor proporción de organismos maduros lejos de la costa (Gregg *et al.*, 2000). Análogamente, se ha determinado la existencia de una distribución costera de los juveniles y sub-adultos de la ballena arqueada (*Balaena mysticetus*) en el mar de Bering, Chukchi y Beaufort (Angliss *et al.*, 1995; Koski *et al.*, 2006; Koski & Miller, 2009), así como para la ballena jorobada de la población del Pacífico sureste a lo largo de su distribución de invierno, donde se presentan una mayor proporción de sub-adultos y hembras lactantes en aguas someras al norte de Perú (Pacheco *et al.*, 2009).

La razón por la que los organismos jóvenes se distribuyan en aguas más someras y sureñas, se debe probablemente a sus diferentes requerimientos energéticos respecto a los adultos (Craig *et al.*, 2003; Wearmouth & Sims, 2008; Koski & Miller, 2009) y a sus diferencias en el comportamiento de buceo (Acevedo-Gutiérrez *et al.*, 2002; O'Malley-Miller *et al.*, 2010). Esto puede estar relacionado

con la distribución del alimento (De Silva-Dávila, 1997; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2010), ya que hay evidencias de una posible alimentación diferencial entre los individuos de ballena azul del Golfo de California por categoría de edad, así como entre machos y hembras (Rueda-Flores, 2007; Busquets-Vass, 2008). Concordando con la existencia de un patrón temporal del alimento de la ballena azul *N. simplex* de su distribución vertical y horizontal con un aparente segregación ontogénica dentro del Golfo de California, alrededor de la plataforma continental (menos de 200 m; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2010). Además, recientemente por medio de escatología molecular se encontró que la dieta de la ballena azul está compuesta no solo de eufaúsidos, sino también de copépodos y peces (Jiménez-Pinedo, 2010). Tales aspectos podría explicar porqué los individuos inmaduros tienden a distribuirse de manera diferencial con respecto a los adultos (Fig. 11 y 12). Estos hallazgos coinciden con la distribución observada en juveniles de ballena gris en Rusia, los cuales se congregan en áreas más sureñas alrededor de la línea de costa de Koryak, de la Bahía de Glubokiv a Cabo Navarin (Swartz, 1986).

A pesar de que se determinó que las hembras lactantes se observan principalmente en el mes de abril (Fig. 9 y 10), los análisis mostraron que se distribuyen con la misma proporción alrededor de la Isla San José y al sur de la Isla del Carmen, así como cerca de la isobata 100 y 200 m al igual que los machos y hembras adultas (Fig. 11 y 12). Dicho patrón sugiere que la distribución de las hembras se diferencia de los machos y hembras adultas de manera temporal ($p < 0.05$). Similarmente, aunque no se encontró una diferencia significativa en términos de residencia temporal entre los estados reproductivos ($p > 0.05$), mediante la inferencia Bayesiana se determinó que las hembras lactantes son las que muestran una residencia temporal mayor, seguidas de las hembras adultas; mientras que los machos adultos y juveniles una residencia temporal menor (Fig. 13, Tabla 9), coincidiendo con lo reportado anteriormente (Gendron, 2002). Asimismo estos resultados concuerdan con lo observado en hembras de ballena azul y jorobada de la Antártida, ya que son las primeras en arribar a las áreas de crianza y reproducción, mientras que las hembras lactantes son las últimas en iniciar la migración a las áreas de alimentación (Lockyer, 1981; Brown *et al.*, 1995). Se ha sugerido que este patrón de distribución podría derivarse de

las diferencias en los gastos energéticos con respecto al sexo, edad y estado reproductivo (Lockyer, 1981; Craig *et al.*, 2003); por ejemplo, el cuidado de las crías puede tomarse como un factor determinante en la diferencia temporal que presentan las hembras lactantes con respecto al resto de los individuos (Craig & Herman, 1997, 2000). Esta hipótesis en conjunto con lo encontrado en este estudio, refuerza la idea de que es conveniente considerar a los individuos con respecto a su estado reproductivo (Craig *et al.*, 2003).

Este patrón espacio-temporal de la distribución, apoya la idea de que existe una diferencia jerárquica en la migración entre las zonas de alimentación y crianza en las poblaciones de ballenas barbadas con respecto al estado reproductivo entre hembras y machos (Rice & Wolman, 1971; Lockyer, 1981; Brown *et al.*, 1995; Craig & Herman, 2000; Koski & Miller, 2009), y confirma a la vez, que el suroeste del Golfo de California es de gran importancia en la historia de vida para la población de la ballena azul del Noreste del Pacífico (Gendron, 2002; Calambokidis *et al.*, 2009; Ortega-Ortiz, 2009), además de que representa un área de importancia para la reproducción (Gendron, 2002).

En general, la principal desventaja de los estudios de migración y distribución de cetáceos y en particular ballenas barbadas es que no se toma en cuenta la estimación de la talla de los individuos (Brown *et al.*, 1995; Stevick *et al.*, 2003). Los estudios de las tallas mediante fotogrametría aérea (Perryman & Lynn, 1994; Angliss *et al.*, 1995), no incluyen la edad y sexo (Cosens & Blouw, 2003; Koski *et al.*, 2006), debido a que este método no permite identificar a los individuos de forma clara y mucho menos el sexo al que pertenecen (Pacheco *et al.*, 2009), lo que resulta en categorías de edad cuyo alcance es limitado (Craig *et al.*, 2003; Koski & Miller, 2009).

Al definir los intervalos de tallas con base en la frecuencia de las LT y la estimación de los parámetros del crecimiento individual para hembras y machos, se logró asignar una mayor aproximación de la edad (Fig. 3 y 6, Tabla 6), lo que permitió hacer un análisis más confiable sobre la distribución. El patrón general de distribución encontrado en la ballena azul del suroeste del Golfo de California, comienza con una mayor frecuencia de avistamientos de machos y hembras adultas al inicio de la temporada (Febrero y Marzo), principalmente al sur de la Isla del Carmen, seguido de hembras lactantes y juveniles a finales de la

temporada (Marzo - Abril; Fig. 9 y 10). Dado que los juveniles predominan cerca de la costa norte de la Isla San José (Fig. 8).

8.4 Análisis de la segregación y agregación de ballena azul con respecto a la categoría de edad y estado reproductivo, en el suroeste del Golfo de California

Debido a la dificultad de realizar estudios de los patrones de distribución y movimientos de los cetáceos de vida libre (Connor *et al.*, 2000), los análisis con respecto a los patrones de agregación o segregación, han sido simples descripciones basadas en las diferencias en el tiempo de migración (Swartz, 1986; Brown *et al.*, 1995; Dawbin, 1997; Stevick *et al.*, 2003; Ortega-Ortiz & Mate, 2008) o en las preferencias por diferentes lugares con respecto al estado reproductivo (Swartz, 1986; Smultea, 1994; Craig & Herman, 2000). Este es el primer estudio que evaluó un patrón probable de agregación o segregación con respecto al sexo, categoría de edad y estado reproductivo (mediante el estadístico χ^2 modificado SSAS; Bonenfant *et al.*, 2007). Por consiguiente dado que no existen referencias de este tipo de análisis en cetáceos, para así poder hacer comparaciones (Wearmouth & Sims, 2008), se recurrió a interpretar los resultados con base en las hipótesis descritas en la literatura a partir de los estudios de segregación y agregación de ungulados (Ruckstuhl & Neuhaus, 2005), y compararlos con lo observado en los patrones de distribución y movimiento de los cetáceos (Wearmouth & Sims, 2008).

El SSAS no mostró alguna segregación o agregación significativa entre las diferentes categorías de edad y estados reproductivos de la ballena azul del suroeste del Golfo de California (Fig. 14). Sin embargo, se observó una tendencia de las hembras lactantes a segregarse de los machos adultos en febrero y marzo (Fig. 14d), lo cual podría indicar que en estos meses están parcialmente segregadas de manera temporal pero no espacial, tal como se encontró en el análisis espacio-temporal de su distribución (ver apartado 9.3 de esta sección). Es posible que las hembras lactantes eviten a los machos adultos, tal como se ha reportado para la ballena gris durante su estancia en las lagunas de reproducción en la Península de Baja California (Swartz, 1986; Gómez-Gallardo, 2004). Una de

las principales hipótesis que se maneja para poder explicar esta tendencia es basada en las diferencias de alimentación y el riesgo por depredación; se ha determinado que hembras lactantes prefieren zonas seguras aunque presenten una baja calidad de alimento (Young & Isbell, 1991; Ruckstuhl, 2007). De manera similar se puede notar que las hembras lactantes tienden a segregarse de los juveniles (Fig. 14b). Esto puede deberse a que los juveniles se encuentran en aguas más someras y sureñas (Fig. 11). Muchos son los patrones registrados y observados que evidencian la existencia de una segregación espacio-temporal dependiendo del estado reproductivo y sexo de los individuos que conforman a las poblaciones de cetáceos (Lockyer, 1981; Swartz, 1986; Brown *et al.*, 1995). En hembras lactantes de ungulados la segregación se atribuye a la protección de las crías, similar a lo observado en ballenas barbadas, donde las hembras lactantes se separan del resto (Smultea, 1994; Gendron, 2002; Gómez-Gallardo, 2004). En ballena jorobada se tiene documentada la existencia de un comportamiento de acompañamiento por parte de los machos a hembras lactantes, que tal vez sean machos en espera de aparearse (Clapham, 2000). Este comportamiento también ha sido observado en ballena azul en el Golfo de California; sin embargo, en este caso las hembras lactantes son acompañadas de hembras no lactantes; sugiriendo que es un comportamiento altruista y no de reproducción (Gendron, 2002).

En la actualidad se ha propuesto que los individuos de una población pueden presentar diferencias en el tiempo empleado por actividad con respecto a la edad y el sexo (Ruckstuhl, 1998, 1999; Ruckstuhl & Neuhaus, 2001), quizás probablemente por los distintos requerimientos energéticos o metabólicos, tal como ha mostrado las evidencias de una diferencia en la alimentación por categoría de edad y entre sexos de la ballena azul dentro del Golfo (Rueda-Flores, 2007; Busquets-Vass, 2008), así como la distribución temporal de su alimento (De Silva-Dávila, 1997; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2010). En general se ha observado en ungulados que los individuos jóvenes emplean más tiempo en la alimentación que los adultos, incluso más que los machos (Michelena *et al.*, 2006) y que los individuos de aproximadamente un año de edad se distribuyen cerca de las hembras (Ruckstuhl & Neuhaus, 2001), probablemente debido a que tienden a permanecer cerca de las que quizá fueron sus madres, similar a lo que se ha

observado en ballena jorobada del centro del Pacífico Norte (Craig *et al.*, 2003). Análogamente, se encontró una estructura social a escala fina en grupos de hembras de ballenas azules en el suroeste del Golfo de California, mostrando una fidelidad al sitio de las crías (Costa-Urrutia *et al.*, 2013).

Asimismo, es posible distinguir una ligera tendencia de agregación entre los machos y hembras adultas en febrero y marzo (Fig. 14e). Concordando con lo observado en algunos ungulados, tales como jirafas y ciervos, donde se ha mostrado que en la época de reproducción los adultos de ambos sexos pueden ser hallados con mayor proximidad (Young & Isbell, 1991; Alves *et al.*, 2013). Este comportamiento coincide con la idea de que el Golfo de California puede ser considerado como área de reproducción para la ballena azul, ya que se han registrado comportamientos de persecución entre pares de ballenas que podría ser de cortejo (Gendron, 2002). Del mismo modo se demostró la preñez de varias hembras mediante análisis de la progesterona en heces de ballenas azules, lo que confirma que el suroeste del Golfo de California también sirve de área de reproducción (Gendron, 2009, en prep.). Dado lo anterior, no es de extrañarse que los machos adultos se encuentren cerca de las hembras adultas (Fig. 14e), lo cual concuerda con lo reportado para la época de reproducción de los ungulados, que es cuando se muestra una mayor agregación entre hembras y machos durante esta temporada del año (Ruckstuhl & Neuhaus, 2005; Alves *et al.*, 2013).

9. CONCLUSIONES

1. La precisión en la estimación de la longitud total de los individuos de ballena azul demostró que el método de fotogrametría es confiable y presenta una precisión de ± 0.4 m (CV = 1.7%).

2. El modelo de von Bertalanffy proporcionó la mejor representación del crecimiento individual de machos y hembras de ballena azul del suroeste del Golfo de California, y demostró que las hembras son más grandes que los machos a partir de una edad de 3 años.

3. La longitud máxima (L_{∞}) más probable para machos y hembras de ballena azul que visitan el Suroeste del Golfo de California, es de 24.7 y 26.1 m, respectivamente.

4. Existe un patrón jerárquico en la distribución temporal con respecto a la categoría de edad y estado reproductivo de la ballena azul del suroeste del Golfo de California; con los adultos predominando al inicio de la temporada reproductiva y las hembras lactantes y juveniles hacia el final de la misma.

5. Los juveniles de ballena azul del suroeste del Golfo de California presentaron un patrón de distribución espacio-temporal distinto a las demás categorías, prefiriendo zonas someras al sur del área de estudio y a finales de la temporada invernal.

6. El análisis de segregación/agregación espacio-temporal sugiere de manera preliminar que las hembras lactantes de ballena azul del suroeste del Golfo de California tienden a segregarse de los machos adultos y juveniles; mientras que las hembras adultas a agregarse con los machos adultos.

10. RECOMENDACIONES

Se sugiere dar un seguimiento a la estimación de la LT de los individuos para que en un futuro se pueda mejorar la estimación de la edad verdadera y no solo tener que trabajar mediante categorías de edad o estados reproductivos. Es de gran importancia conocer la LT de los individuos de la población para dar un seguimiento a la historia de vida, así como el ciclo reproductivo de la ballena azul.

Para facilitar la estimación de la LT mediante el método de fotogrametría por fotosecuencias, se recomienda implementar aparatos que emitan luz láser de color verde montados en una base a una distancia determinada (tal vez 0.5 m), colocando la cámara fotográfica en medio de la base. Esto con el fin de obtener al mismo tiempo la escala de medición. Así mismo, se sugiere utilizar el programa PTgui para unir las secuencias de fotos, ya que este es un programa que facilita la unión de fotos. De la misma manera, sería conveniente mejorar la estimación del ángulo de la posición de la ballena con respecto a la cámara, dado que en muchas de las ocasiones el ángulo no coincide con el sugerido por las distancias tomadas, por lo que se tiene que hacer de forma visual comparando la posición de ballena de la unión con respecto a otra unión de ballena azul con el ángulo ya establecido. Una solución factible podría ser desarrollando una técnica a través de los medidores láser, y la base anteriormente descrita, utilizando los principios de la trigonometría analítica.

Seguir con los análisis de segregación para realizar mejores interpretaciones sobre el patrón de distribución espacio-temporal por edad, estado reproductivo y sexo de los individuos de ballena azul, evaluando las posibles causas que pudiesen originar este fenómeno, tales como el tiempo empleado por actividad, selección del alimento y riesgo por depredación, por lo que sería recomendable que se desarrollen nuevos métodos de muestreo, ya que para evaluar las características de las actividades de cada individuo con respecto a su sexo y estado reproductivo, es necesario hacerlo con diferentes técnicas para posteriormente contestar las hipótesis y quizás complementar los resultados descritos en este estudio. Para esto actualmente se han desarrollado otras herramientas estadísticas, tal es el caso de modelos aditivos generalizados (GAM) o el modelo jerárquico Bayesiano, los cuales permiten analizar en conjunto una gran cantidad de variables y hacer mejores inferencias

11. LITERATURA CITADA

- Acevedo-Gutiérrez, A., D. A. Croll & B. R. Tershy. 2002. High feeding costs limit dive time in the largest whales. *J. Exp. Biol.* 205: 1747-1753.
- Alves, J., A. Alves da Silva, A. M. V. M. Soares & C. Fonseca. 2013. Sexual segregation in red deer: is social behaviour more important than habitat preferences?. *Anim. Behav.* 30: 1-9.
- Angliss, R. P., D. J. Rugh, D. E. Withrow & R. C. Hobbs. 1995. Evaluations of aerial photogrammetric length measurements of the Bearing-Chukchi-Beaufort seas stock of bowhead whales (*Balaena mysticetus*). *Rep. Int. Whal. Comm.* 45: 313-324.
- Agnarsson, I. & L. May-Collado. 2008. The phylogeny of Cetartiodactyla: the importance of dense taxon sampling Missing data, and the remarkable promise of cytochrome b to provide reliable species-level phylogenies. *Mol. Phylogenet. Evol.* 48: 964-985.
- Agudelo-Gómez, D. A., M. F. Cerón-Muñoz & L. F. Restrepo-Betancur. 2008. Modelación de las funciones de crecimiento aplicadas a la producción animal. *Rev. Colomb. Cienc. Pec.* 21: 39-58.
- Aguilar, A. & C. H. Lockyer. 1987. Growth, physical maturity, and mortality of fin whales (*Balaenoptera physalus*) inhabiting the temperate waters of the northeast Atlantic. *Can. J. Zool.* 65: 253-264.
- Arnould, J. P. & R. M. Warneke. 2002. Growth and condition in Australian fur seals (*Arctocephalus pusillus doriferus*) (Carnivora: Pinnipedia). *Aust. J. Zool.* 50: 53-66.
- Arruda-Ramos, R. M., A. P. M. Di Benedetto & N. R. W. Lima. 2000. Growth parameters of *Pontoporia blainvillei* and *Sotalia fluviatilis* (cetacea) in northern Rio de Janeiro, Brazil. *Aquat. Mamm.* 26(1): 65-75.
- Bailey, H., B. R. Mate, D. M. Palacios, L. Irvine, S. J. Bograd & D. P. Costa. 2009. Behavioural estimation of blue whale movements in the Northeast Pacific from state-space model analysis of satellite tracks. *Endang. Species Res.* 10: 93-106.
- Bell, C. M., H. R. Burton & M. A. Hindell. 1997. Growth of Southern elephant seals, *Mirounga leonina*, during their first foraging trip. *Aust. J. Zool.* 45: 447-458.

- Berger, J. 1991. Pregnancy incentives, predation constraints and habitat shifts: experimental and field evidence for wild bighorn sheep. *Anim. Behav.* 41: 61-77.
- Bernard, D. R. 1981. Multivariate Analysis as a Means of Comparing Growth in Fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 233-236.
- Bertalanffy, L. v. 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquires on growth laws. II). *Human Biol.* 10: 181-213.
- Bertalanffy, L. v. 1951. Metabolic types and growth types. *Amer. Nat.* 85(821):111–117.
- Bertalanffy, L. v. 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. *Quart. Rev. Biol.* 32(3): 217-231.
- Beverton, R. J. H. 1954. Notes on the use of theoretical models in the study of the dynamics of exploited fish population. Miscellaneous Contribution, U.S. Fisheries Laboratory, American Fisheries Society, Special Publication 1-154pp.
- Bonenfant, C., J. M. Gaillard, S. Dray, A. Loison, M. Royer & D. Chessel. 2007. Testing sexual segregation and aggregation old ways are best. *Ecology* 88(12): 3202-3208.
- Blackburn, T. M., K. J. Gaston & N. Loder. 1999. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Divers. Distrib.* 5: 165-174.
- Bowyer, R.T. 2004. Sexual segregation in ruminants: definitions, hypotheses, and implications for conservation and management. *J. Mammal.* 85:1039–52.
- Branch, T. A. & Y. A. Mikhalev. 2008. Regional differences in length at sexual maturity for female blue whales based on recovered Soviet whaling data. *Mar. Mamm. Sci.* 24(3): 690-703.
- Brueggeman, J. J., T. C. Newby & R. A. Grotefendt. 1985. Seasonal abundance, distribution and population characteristics of blue whales reported in the 1917 to 1939 catch records of two Alaska whaling stations. *Rep. Int. Whal. Comm.* 35: 405-411.
- Bryden, M. M., M. S. R. Smith, R. A. Tedman & D. W. Featherston. 1984. Growth of the weddell seal, *Leptonychotes weddelli* (pinnipedia). *Aust. J. Zool.* 32: 33-41.

- Brown, M. R., P. J. Corkeron, P. T. Hale, K. W. Schultz & M. M. Bryden. 1995. Evidence for a sex-segregated migration in the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*). *Proc. R. Soc. Lond. B* 259(1355): 229-234.
- Burnham, K. P. & D. R. Anderson. 2004. Model Inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Soc. Method. Res.* 33(2): 261-304.
- Busquets-Vass, G. 2008. Variabilidad de Isótopos estables de Nitrógeno y Carbono en piel de Ballena azul (*Balaenoptera musculus*). Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional, La Paz, B.C.S. 84p.
- Calambokidis, J., G.H. Steiger, J.C. Cabbage, K.C. Balcomb, C. Ewald, S. Kruse, R. Wells & R. Sears. 1990. Sighting and movements of blue whales off central California in 1986-88 from photo-identification of individuals. *Rep. Int. Whal. Comm.* special issue 12:343-348.
- Calambokidis, J., J. Barlow, J. K. B. Ford, T. E. Chandler & A. B. Douglas. 2009. Insights into the population structure of blue whales in the Eastern North Pacific from recent sightings and photographic identification. *Mar. Mamm. Sci.* 1-17.
- Carabias-Lillo, J., E. Javier de la Meza, D. G. Carbonell, M. Gómez-Cruz & B. Bermúdez-Almada. 2000. *Programa de manejo Parque Nacional Bahía de Loreto*. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. México D.F. 185p.
- Castro, R., A. S. Mascarenhas, R. Durazo & C. A. Collins. 2000. Variación estacional de la temperatura y salinidad en la entrada del Golfo de California, México. *Cienc. Mar.* 26(4): 561-583.
- Cheal, A. J. & N. J. Gales. 1992. Growth, sexual maturity and food intake of Australian Indian Ocean bottlenose dolphins. *Aust. J. Zool.* 40: 215-223.
- Chivers, S. J. 2002. Cetacean ecology, 215-219. En: Perrin, W. F., B. Würsig, J. G. M. Thewissen (Eds.). *Encyclopedia of Marine Mammals*. Academic Press, U.S.A., 1414p.
- Clapham, P. J. 2000. The humpback whale: Seasonal feeding and breeding in a baleen whale, 173–196. En: J. Mann, R. C. Connor, P. L. Tyack & H. Whitehead (Eds.) *Cetacean Societies: Field Studies of Dolphins and Whales*. The University of Chicago Press, Chicago, 433p.

- Clark, J. S. 2005. Why environmental scientists are becoming Bayesians. *Ecol. Lett.* 8: 2-14.
- Clark, S. T., D. K. Odell & C. T. Lacinak. 2000. Aspects of growth in captive killer whales (*Orcinus orca*). *Mar. Mamm. Sci.* 16(1): 110-123.
- CONABIO, CONANP-TNC-PRONATURA. 2007. *Análisis de vacíos y omisiones en conservación de la biodiversidad de México océanos, costas e islas*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, The Nature Conservancy- Programa México, Pronatura, A.C. México. 129p.
- Connally, K. C., S. Leatherwood, G. James y B. Winning. 1986. A note on vessel surveys for whales in the Sea of Cortez, January through April 1983-1985 and on the establishment of a data reporting center for the area. Reporte interno (SC/37/0 25), Instituto Tecnológico y Estudios Superiores de Monterrey, Guaymas. 16p.
- Connor, R. C., J. Mann, P. L. Tyack & H. Whitehead. 2000. Introduction: The social lives of whales and dolphins, 173-196. En: J. Mann, R. C. Connor, P. L. Tyack & H. Whitehead (Eds.) *Cetacean societies: field studies of dolphins and whales*. The University of Chicago Press, Chicago, 433p
- Conradt, L. 1998. Could asynchrony in activity between the sexes cause intersexual social segregation in ruminant?. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265:1359–1363.
- Conradt, L. 1999. Social segregation is not a consequence of habitat segregation in red deer and feral soay sheep. *Anim. Behav.* 57:151-157.
- Conradt, L. 2005. Definitions, hypotheses, models and measure in the study of animal segregation, 11–32. En: Ruckstuhl KE, Neuhaus P, (Eds.) *Sexual segregation in vertebrates: ecology of the two sexes*. Cambridge University Press, New York, 488p.
- Cosens, S. E. & A. Blouw. 2003. Size and age-class segregation of bowhead whales summering in northern Foxe basin: a photogrammetric analysis. *Mar. Mamm. Sci.* 19(2): 284-296.
- Costa-Urrutia, P., S. Sanvito, N. Victoria-Cota, L. Enríquez-Paredes, D. Gendron. 2013. Fine-scale population structure of blue whale wintering aggregations in the Gulf of California. *Plos One* 8(3): 1-10.

- Craig, A. S. & L. M. Herman. 1997. Sex differences in site fidelity and migration of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) to the Hawaiian islands. *Can. J. Zool.* 75: 1923-1933.
- Craig, A. S. & L. M. Herman. 2000. Habitat preferences of female humpback whales *Megaptera novaeangliae* in the Hawaiian islands are associated with reproductive status. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 193: 209-216.
- Craig, A. S., L. M. Herman, C. M. Gabriele & A. A. Pack. 2003. Migratory timing of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in the central North Pacific varies with age, sex and reproductive status. *Behaviour* 140: 981-1001.
- Croll, D. A., B. Marinovic, S. Benson, F. P. Chavez, N. Black, R. Ternullo & B. R. Tershy. 2005. From wind to whales: trophic links in a coastal upwelling system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 289: 117-130.
- Dalgaard, P. 2008. *Introductory statistics with R. 2nd Edition.* Springer, U.S.A., 363p.
- Dawbin, W. H. 1997. Temporal segregation of humpback whales during migration in southern hemisphere waters. *Mem. Queensl. Mus.* 42(1): 105-138.
- De Silva-Dávila, R. 1997. Abundancia y distribución de los eufaúsidos y producción larvaria de *Nyctiphanes simplex Hansen*, en la bahía de La Paz, B.C.S., México. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional, La Paz, B.C.S. 112p.
- Di-Méglio, N., R. Romero-Álvarez & A. Collet. 1996. Growth comparison in striped dolphins, *Stenella coeruleoalba*, from the Atlantic and Mediterranean coasts of France. *Aquat. Mamm.* 22(1): 11-21.
- Eguchi, T. 2008. An introduction to Bayesian statistic without using equations. *Mar. Turt. Newslet.* 122: 1-5.
- Ellison, A. M. 1996. An introduction to Bayesian inference for ecological research and environmental decision-making. *Ecol. Appl.* 6(4):1036-1046.
- Enríquez-Paredes, L. 2005. Identidad Genética de la Población de la Ballena Azul (*Balaenoptera musculus*) en el Pacífico Nororiental: Agregaciones Mexicanas. Tesis de Doctorado. UABC. Ensenada, B. C., México. 198p.
- Evans, K. & M. A. Hindell. 2004. The age structure and growth of female sperm whales (*Physeter macrocephalus*) in southern Australian waters. *J. Zool.* 263: 237-250.

- Forbes, C., M. Evans, N. Hastings & B. Peacock. 2011. *Statistical distribution*. A John Wiley & Sons, Inc., publication, U.S.A. 212p.
- Freckleton, R. P., P. H. Harvey & M. Pagel. 2003. Notes and comments: Bergmann's rule and body size in mammals. *Amer. Nat.* 161(5): 821-825.
- Friendly, M. 1994. Mosaic displays for multi-way contingency tables. *J. Amer. Statist. Assoc.* 89(425): 190-200.
- Friendly, M. 2013. *Tutorial: working with categorical data with R and the vcd package*. York University, Toronto. 32p
- Gambell, R. 1979. The blue whale. *Biologist* 26: 209-215.
- Garland, T. Jr. & S. C. Adolph. 1991. Physiological differentiation of vertebrate populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22:193-228.
- Gendron, D. 1990. Relación entre la abundancia de eufausidos y de ballenas azules (*Balaenoptera musculus*) en el Golfo de California. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional, La Paz, B.C.S. 74p.
- Gendron, D. 1992. Population structure of daytime surface swarms of *Nyctiphanes simplex* (Euphausiacea:Crustacea) in the Gulf of California, Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 87:1-6.
- Gendron, D. 2002. Ecología poblacional de la ballena azul *Balaenoptera musculus* de la Península de Baja California. Tesis de doctorado. Centro de Investigaciones Científicas y de Educación Superior de Ensenada. 235p.
- Gendron, D. & A. Ugalde de la Cruz. 2012. A new classification method to simplify blue whale photo-identification technique. *J. Cet. Res. Manage.* 12(1): 79-84.
- Gerrodette, T. 2011. Inference without significance: measuring support for hypotheses rather than rejecting them. *Mar. Ecol.* 32: 404-418.
- Geyer, C. J. 2003. *Model selection in R. Master's level theory notes* 25p.
- Gilpatrick, J. W. & W. L. Perryman. 2008. Geographic variation in external morphology of North Pacific and Southern Hemisphere blue whales (*Balaenoptera musculus*). *J. Cet. Res. Manage.* 10(1): 9-21.
- Gómez-Gallardo, E. A. 2004. Uso de la laguna San Ignacio por la ballena gris *Eschrichtius robustus*, durante las temporadas invernales de 1996 y 1997. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional, La Paz, B.C.S. 86p.

- Gómez-Gutiérrez, J., N. Tremblay, S. Martínez-Gómez, C. J. Robinson, J. Del Ángel-Rodríguez, C. Rodríguez-Jaramillo & C. Zavala-Hernández. 2010. Biology of the subtropical sac-spawning euphausiid *Nyctiphanes simplex* in the northwestern seas of Mexico: vertical and horizontal distribution patterns and seasonal variability of brood size. *Deep-sea Research II* 57: 606-615.
- Gompertz, B. 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.* 115: 513-583.
- Gordon, J. C. D. 1986. Measuring blue whales: a photogrammetric technique. *Cetus* 6(2): 5-8.
- Gowans, S., H. Whitehead & S. K. Hooker. 2001. Social organization in northern bottlenose whales, *Hyperoodon ampullatus*: not driven by deep-water foraging?. *Anim. Behav.* 62: 369-377.
- Greenwood, P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim. Behav.* 28: 1140-1162.
- Gregr, E. J., L. Nichol, J. K. B. Ford, G. Ellis & A. W. Trites. 2000. Migration and population structure of northeastern Pacific whales off coast British Columbia: an analysis of commercial whaling records. *Mar. Mamm. Sci.* 16(4): 699-727.
- Haddon, M. 2001. *Modelling and quantitative methods in fisheries*. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, Florida. 406p.
- Heino, M. & V. Kaitala. 1999. Evolution of resource allocation between growth and reproduction in animals with indeterminate growth. *J. Evol. Biol.* 12(1999): 423-429.
- Hoyt, E. & M. Iñíguez. 2008. *Estado del avistamiento de Cetáceos en América Latina*. Global Ocean. Reino Unido. 59p.
- Hurvich, C. M. & C. L. Tsai. 1989. Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika* 76(2): 297-307.
- Jakimchuk, R.D., S.H. Ferguson, & L.G. Sopuck. 1987. Differential habitat use and sexual segregation in the Central Arctic caribou herd. *Can. J. Zool.* 65: 534-541.
- Jiao, Y., L. Rogers-Bennett, I. Taniguchi, J. Butler & P. Crone. 2010. Incorporating temporal variation in the growth of red abalone (*Haliotis rufescens*) using hierarchical Bayesian growth models. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 67: 730-742.

- Jiménez-Pinedo, N. C. 2010. Hábitos alimentarios y relación interespecífica entre la ballena azul (*Balaenoptera musculus*) y la ballena de aleta (*B. physalus*) en el suroeste del Golfo de California. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional, La Paz, B.C.S. 78p.
- Karkach, A. S. 2006. Trajectories and models of individual growth. *Demogr. Res.* 15(12): 347-400.
- Kass, R. E. & A. E. Raftery. 1995. Bayes factors. *J. Amer. Statist. Assn.* 90: 773-795.
- Kastelein, R. A., J. Mosterd, N. M. Schooneman & P. R. Wiepkema. 2000. Food consumption, growth, body dimensions, and respiration rates of captive false killer whales (*Pseudorca crassidens*). *Aquat. Mamm.* 26(1): 33-44.
- Kéry, M. 2010. *Introduction to winBUGS for ecologists: a Bayesian approach to regression, ANOVA, mixed models and related analyses*. Academic Press, China, 298p.
- Kooijman, S. A. L. M. 1986. Energy budgets can explain body size relations. *J. Theor. Biol.* 121: 269-282.
- Koski, W. R., D. J. Rugh, A. E. Punt & J. Zeh. 2006. An approach to minimise bias in estimation of the length – frequency distribution of bowhead whales (*Balaena mysticetus*) from aerial photogrammetric data. *J. Cet. Res. Manage.* 8(1): 45-54.
- Koski, W. R. & G. W. Miller. 2009. Habitat use by different size classes of bowhead whales in the central Beaufort sea during late summer and autumn. *Arctic* 62:(2) 137-150.
- Kozlowski, J. 1992. Optimal allocation of resources to growth and reproduction: implications for age and size at maturity. *Tree* 7(1): 15-19.
- Kozlowski, J., & A. T. Teriokhin. 1999. Allocation of energy between growth and reproduction: the pontryagin maximum principle solution for the case of age- and season- dependent mortality. *Evol. Ecol. Res.* 1: 423-441.
- Lavín, M. F. & S. G. Marinone. 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California, 173-204. En: Fuentes, O. U. V., J. Sheinbaum & J. Ochoa (Eds.) *Nonlinear processes in geophysical fluid dynamics*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, 376p.

- Leatherwood, S., R. R. Reeves, W. F. Perrin & W. E. Evans. 1982. *Whales, dolphins and porpoises of the Eastern North Pacific and adjacent arctic waters: a guide to their identification*. National Oceanic and Atmospheric Administration, Technical Report. NMFS. Circular 444, U.S.A., 245p.
- Li, Z. & Z. Jiang. 2007. Sexual segregation in Tibetan gazelle: a test of the activity budget hypothesis. *J. Zool.* 274: 327-331.
- Lluch-Belda, D., D. B. Lluch-Cota & S. E. Lluch-Cota. 2003. Baja California's biological transition zones: refuges for the California sardine. *J. Oceanogr.* 59: 503-513.
- Lockyer, C. H. 1981. Growth and energy budgets of large baleen whales from the southern hemisphere. *FAO Fish. Ser.* 3(5): 379-487.
- Lubetkin, S. C., J. E. Zeh & J. C. George. 2012. Statistical modeling of baleen and body length at age in bowhead whales (*Balaena mysticetus*). *Can. J. Zool.* 90: 915-931.
- Luque, S. P. & S. H. Ferguson. 2006. *Age structure, growth, and mortality of eastern Beaufort Sea beluga (Delphinapterus leucas): a comparison among Canadian populations*. Inuvialuit Fisheries Joint Management Committee Technical Report Series, Canada, 27p.
- MacFee, W. E., J. H. Schwacke, M. K. Stolen, K. D. Mullin & L. H. Schwacke. 2010. Investigation of growth phases for bottlenose dolphins using a Bayesian modeling approach. *Mar. Mamm. Sci.* 26(1): 67-85.
- Mackintosh, N. A. & J. F. G. Wheeler. 1929. Southern blue and fin whales. *Disc. Rep.* 1: 257-540.
- Mann, J. 2000. Unraveling the dynamics of social life: long-term studies and observational methods, 45-64. En: J. Mann, R. C. Connor, P. L. Tyack & H. Whitehead (Eds.) *Cetacean Societies: Field Studies of Dolphins and Whales*. The University of Chicago Press, Chicago, 433p.
- Martínez-Serrano, I. 2005. Patrón de asociaciones entre individuos de la ballena azul (*Balaenoptera musculus*) en el Suroeste del Golfo de California, México. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional, La Paz, B.C.S. 66p.
- McDonald, M. A., S. L. Mesnick, & J. A. Hildebrand. 2006. Biogeographic characterisation of blue whale song worldwide: using song to identify population. *J. Cet. Res. Manage.* 8(1): 55-65.

- McIntyre, T., C. A. Tosh, J. Plötz, H. Bornemann & M. N. Bester. 2010. Segregation in sexually dimorphic mammal: a mixed-effects modelling analysis of diving behaviour in southern elephant seals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 412: 293-304.
- McLaren, I.A. 1993. Growth in pinnipeds. *Biol. Rev.* 68: 1-79.
- Meyer, D., A. Zeileis & K. Hornik. 2006. The strucplot framework: visualizing multi-way contingency tables with vcd. *J. Stat. Softw.* 17(3): 1-48.
- Michelena, P., S. Noël, J. Gautrais, G. Jean-Francois, D. Jean-Louis & R. Bon. 2006. Sexual dimorphism, activity budget and synchrony in groups of sheep. *Oecologia* 148: 170-180.
- Mooring, M. S., D. D. Reising, E. R. Osborne, A. L. Kanallakan, B. M. Hall, E. W. Schaad, D. S. Wiseman & R. R. Huber. 2005. Sexual segregation in bison: a test of multiple hypotheses. *Behaviour.* 142: 897-927.
- Morales, E. G. 1988. Estrategias de ciclo de vida. *Ciencias revista de difusión UNAM* 37-43.
- Murphy, S. & E. Rogan. 2006. External morphology of the short-beaked common dolphin, *Delphinus delphis*: growth, allometric relationships and sexual dimorphism. *Act. Zool.* 87: 315-329.
- Mysterud, A. 1999. Seasonal migration pattern and home range of roe deer (*Capreolus capreolus*) in an altitudinal gradient in southern Norway. *J. Zool.* 247: 479-486.
- Nikolai, A. S. 2012. Package "qpcR": Modelling and analysis of real-time PCR data. *Package R topics documented* 123p.
- Obeso-Nieblas, M., B. Shirasago-Germán, J. Gaviño-Rodríguez, E. Pérez-Lezama, H. Obeso-Huerta & A. Jiménez-Illescas. 2008. Variabilidad hidrográfica en la Bahía de La Paz, Golfo de California, México (1995-2005). *Rev. Biol. Mar. y Ocean.* 43(3): 559-567.
- O'Leary, M.A. & J. Gatesy. 2008. Impact of increased character sampling on the phylogeny of Cetartiodactyla (Mammalia): combined analysis including fossils. *Cladistics.* 24: 397-442.
- O'Malley-Miller, P. J., A. D. Shapiro & V. B. Deecke. 2010. The diving behaviour of mammal-eating killer whales (*Orcinus orca*): variations with ecological not physiological factors. *Can. J. Zool.* 88: 1103-1112.

- Ortega-Ortiz, C. D. 2004. Morfometría de la ballena azul (*Balaenoptera musculus*) de Baja California mediante fotografías aéreas. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional, La Paz, B.C.S. 67p.
- Ortega-Ortiz, C. D. 2007. Modelos de crecimiento individual: métodos y parametrizaciones con énfasis en evaluar enfoques e interpretación de parámetros en función de la dinámica de crecimiento en mamíferos marinos. Ensayo Pre-doctoral. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional, La Paz, B.C.S. 40p.
- Ortega-Ortiz, C. D. 2009. Aspectos de la dinámica poblacional de la ballena azul (*Balaenoptera musculus*) del Pacífico Noreste. Tesis de Doctorado. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional, La Paz, B.C.S. 215p.
- Ortega-Ortiz, J. G. & B. R. Mate. 2008. Distribution and movement patterns of gray whales migrating by Oregon: shore-based observations off Yaquina Head, Oregon december 2007- may 2008. Report submitted. Oregon State University Marine Mammal Institute, U.S.A. 35p.
- Pacheco, A. S., S. Silva & B. Alcorta. 2009. Winter distribution and group composition of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) off northern Perú. *Lat. Am. J. Aquat. Mamm.* 7(1-2): 33-38.
- Pack, A. A., L. M. Herman, S. S. Spitz, S. Hakala & M. H. Deakos. 2009. Male humpback whales in the Hawaiian breeding grounds preferentially associate with larger females. *Anim. Behav.* 77: 653-662.
- Perryman, W. L. & M. S. Lynn. 1994. Examination of stock and school structure of striped dolphin (*Stenella coeruleoalba*) in the eastern Pacific from aerial photogrammetry. *Fish. Bull.* 92: 122-131.
- Perrin, F. W., B. Wursig & J. G. M. Tevissen. 2002. *Encyclopedia of Marine Mammals*. Academic Press, U.S.A., 1414p.
- Reeves, R. R., P. J. Clapham, R. L. Brownell & G. K. Silber. 1998. Recovery plan for the blue whale (*Balaenoptera musculus*). *National Marine Fisheries Service, Silver Spring, U.S.A.*, 42p.
- Reilly, S. B., J. L. Bannister, P. B. Best, M. Brown, R. L. Brownell, D. S. Butterworth, P. J. Clapham, J. Cooke, G. P. Urbán & A. N. Zerbini. 2008.

- Balaenopera musculus*. En: *IUCN 2012*. IUCN Red list of threatened species. Version 2012.2.
- Rice, D.W. & A. A. Wolman. 1971. The life history and ecology of the gray whale (*Eschrichtius robustus*). Publicación especial No. 3. *The American Society of Mammalogists*. Lawrence Kansas, U.S.A., 142 p.
- Richards, F. J. 1959. A flexible growth function for empirical use. *J. Exp. Bot.* 10(2): 290-301.
- Roden, G. I. 1964. Oceanographic aspects of the Gulf of California. En: T. H. van Andel & G. G. Shor (Eds.) *Marine geology of the Gulf of California: A symposium*. *Am. Assoc. Petrol. Geol. Mem.* 3: 30-58.
- Rueda-Flores, M. 2007. Variabilidad de perfiles de ácidos grasos de ballena azul, *Balaenoptera musculus*, en el Golfo de California. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional, La Paz, B.C.S. 67p.
- Ruckstuhl, K. E. 1998. Foraging behavior and sexual segregation in bighorn sheep. *Anim. Behav.* 56: 99-106.
- Ruckstuhl, K. E. 1999. To synchronise or not synchronise: a dilemma for young bighorn males? *Behaviour* 136: 805-818.
- Ruckstuhl, K. E. 2007. Sexual segregation in vertebrates: proximate and ultimate causes. *Integr. Comp. Biol.* 47(2): 245-257.
- Ruckstuhl, K. E. & P. Neuhaus. 2000. Sexual segregation in ungulates: a new approach. *Behaviour* 137: 361-377.
- Ruckstuhl, K. E. & P. Neuhaus. 2001. Behavioral synchrony in ibex groups: effect of age, sex and habitat. *Behaviour* 138: 1033-1046.
- Ruckstuhl, K. E. & P. Neuhaus. 2005. *Sexual segregation in vertebrates: ecology of the two sexes*. Cambridge. U.S.A. 488p.
- Ruxton, G. D. & G. Beauchamp. 2008. Some suggestions about appropriate use of the Kruskal-Wallis test. *Anim. Behav.* 76: 1083-1087.
- Sánchez, R. G., C. A. Miguel & E. H. Cid. 2009. Estudio poblacional y uso de hábitat por el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque templado de la sierra de Pachuca, Hidalgo, México. *Trop. Conserv. Sci.* 2(2): 204-214.
- Schorcht, W., F. Bontadina & M. Schaub. 2009. Variation of adult survival drives population dynamics in a migrating forest bat. *J. Anim. Ecol.* 78: 1182-1190.

- Smultea, M. A. 1994. Segregation by humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) cows with a calf in coastal habitat near the island of Hawaii. *Can. J. Zool.* 72: 805–811.
- Sokal, R.R. & F. Rohlf. 1998. *Biometry: The principles and practice of statistic in biological research*. Freeman, New York, U.S.A., 887p.
- Spitz, S. S., L. M. Herman, A. A. Pack & M. H. Deakos. 2002. The relation of body size of male humpback whales to their social roles on the Hawaiian winter grounds. *Can. J. Zool.* 80: 1938-1947.
- Stevick, P. T. 1999. Age-length relationships in humpback whales: a comparison of strandings in the western north Atlantic with commercial catches. *Mar. Mamm. Sci.* 15(3): 725-737.
- Stevick, P. T., J. Allen, M. Berube, P. J. Clapham, S. K. Katona, F. Larsen, J. Lien, D. K. Mattila, P. J. Palsboll, J. Robbins, J. Sigurjónsson, T. D. Smith, N. Oien & P. S. Hammond. 2003. Segregation of migration by feeding ground origin in North Atlantic humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). *J. Zool.* 259: 231–237.
- Stevick, P. T., A. Aguayo, J. Allen, I. C. Avila, J. Capella, C. Castro, K. Chater. L. D. Rosa, M. H. Engel, F. Félix, L. Flórez-González, A. Freitas, B. Haase, M. Llano, L. Lodi, E. Munoz, C. Olavarría, E. Secchi, M. Scheidat & S. Siciliano. 2004. Migrations of individually identified humpback whales between the Antarctic Peninsula and South America. *J. Cet. Res. Manage.* 6(2): 109-113.
- Sumich, J. L., T. Goff & W. L. Perryman. 2001. Growth of two captive gray whale calves. *Aquat. Mamm.* 27(3): 231-233.
- Schwarz, L. K. & M. C. Runge. 2009. Hierarchical Bayesian analysis to incorporate age uncertainty in growth curve analysis and estimates of age from length: Florida manatee (*Trichechus manatus*) carcasses. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 66: 1775-1789.
- Swartz, S. L. 1986. Gray whale migratory, social and breeding behavior. *Rep. Int. Whal. Comm.* 8: 207-229.
- Tanner, J. F., S. J. Ulijaszek, F. E. Johnston & M. A. Preece. 1998. *The Cambridge Encyclopedia of human growth and development*. Cambridge University Press, United Kingdom, 488p.

- Thornley, J. H. M. & J. France. 2007. *Mathematical models in agriculture: quantitative methods for the plant, animal and ecological sciences*. CABI, U.S.A., 887p.
- Tiwari, S. K. 1999. *Animal kingdom of the world*. Sarup y Sons, India, 283p.
- Tomilin, A. G. 1967. Mammals of the U.S.S.R. and adjacent countries. *Cetacea. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem*. 9: 76-112.
- Tsoularis, A. 2001. Analysis of logistic growth models. *Res. Lett. Inf. Math. Sci.* 2: 23-46.
- Ugalde de la Cruz, A. 2008. Abundancia y tasa de supervivencia de ballenas azules en el Golfo de California. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional, La Paz, B.C.S. 64p.
- Verhulst, P. F. 1838. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Correction Mathematic Physic* 10: 113.
- Wearmouth, V. J. & D. W. Sims. 2008. Sexual segregation in marine fish, reptiles, birds and mammals: Behaviour patterns, mechanisms and conservation implications. *Advan. Mar. Biol.* 54: 107-170.
- Winley, G. K. 2007. The logistic model of growth. *AU J. T.* 11(2): 99-104.
- Winsor, C. P. 1932. The Gompertz curve as a growth curve. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 18(1): 1-8.
- Williams, G. C. 1957. Pleiotropy, natural selection, and evolution of senescence. *Evolution* 11(4): 398-411.
- Yochem, P. K. & S. Leatherwood. 1985. Blue whale, *Balaenoptera musculus* (Linnaeus, 1758), 193-227. En: S. H. Ridgway y R. Harrison (Eds.) *Handbook of Marine Mammals: The sirenians and baleen whales*. Academic Press, Orlando Florida (Ill). 362p.
- Young, T.P. & L.A. Isbell. 1991. Sex differences in giraffe feeding ecology: Energetic and social constraints. *Ethology* 87: 79-89.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, U.S.A., 663p.

12. ANEXOS

Para ingresar los datos a cada uno de los siguientes escritos o sistemas de escritura del programa R, se copiaron los datos de un archivo de Excel a un bloc de notas, con espacio de tabulación y considerando el encabezado como verdadero (ver: ayuda en R). En cada Anexo se da un ejemplo.

Anexo I Aplicación del estadístico SSAS (ver. Apéndice A, B y suplemento en: Bonenfant *et al.*, 2007) en R

En este caso se crea una tabla de contingencia por cada comparación entre las categorías de edad y estado reproductivo (ver apartado 6.2.6), con lo cual se indica cuantos individuos de cada una de las categorías comparadas fueron avistados por día y mes, con respecto a todo el periodo de estudio (Tabla 10). Para esto con la herramienta filtro de Excel, se seleccionan las dos categorías implicadas después con esa misma herramienta se filtra el mes de interés, y se cuenta el número de individuos avistados por cada día de avistamiento, todo esto sin filtrar las temporadas (años).

Tabla 10. Datos de la tabla de contingencia para el análisis SSAS con base al número de individuos (HL= hembra lactante y HA = Hembra adulta) avistados por día y mes, del periodo de estudio (2006-2011).

HL	HA	día/mes
1	1	feb
0	1	feb
0	2	feb
0	3	feb
0	1	feb
0	1	feb
0	2	feb

```
# La función principal, calcula tanto la SSAS (Estadístico de la Segregación  
# y Agregación Sexual) y los límites al 95% de SSAS  
# bajo el supuesto de distribución al azar entre ambas categorías  
#En este caso no se requiere de ningún paquete o librería ya que esta es una  
función por si misma
```

```
SSAS <- function(x, conf.int = 0.95, B = 10000)  
{  
  x <- as.matrix(x)  
  nr <- nrow(x)  
  nc <- ncol(x)  
  sr <- rowSums(x)
```

```

sc <- colSums(x)
n <- sum(x)
E <- outer(sr, sc, "*/n)
dimnames(E) <- dimnames(x)
tmp <- .C("chisqsim", as.integer(nr), as.integer(nc), as.integer(sr),
         as.integer(sc), as.integer(n), as.integer(B), as.double(E), integer(nr * nc),
         double(n + 1), integer(nc), results = double(B), PACKAGE = "stats")
obs <- sum(sort((x - E)^2/E, decreasing = TRUE))/n
sim <- tmp$results/n
p0 <- (1 - conf.int)/2
return(c(obs, quantile(sim, p0), quantile(sim, 1 - p0)))
}

# Esta función es para que los formatos de datos se ejecuten con la función SSAS

splitmfd <- function(mfd) {
  loca1 <- function(x) {
    x <- t(x[, 1:2])
    dimnames(x) <- list(c("adHcc", "H"), as.character(1:ncol(x)))
    x
  }
  l0 <- split(mfd, mfd$mon)
  lapply(l0, loca1)
}

# Cargar los datos desde texto
##SSAS para hembras lactantes y hembras adultas
setwd(choose.dir())
SSAS.HL.HA <- read.table("SSAS.HL.HA.txt", sep = "\t", header = TRUE)

#Para graficar el SSAS
plot1 <- function(w, titre = "") {
  plot(1:3, w[, 1], ylim = range(w), ax = F, pch = 19,
       type = "n", ylab = "SSAS", xlab = "")
  title(main = titre)
  box()
  axis(1, 1:3, c("Feb", "Mar", "Abr"))

  axis(2, pretty(range(w)))
  polyx <- c(1:3, 3:1)
  polyy <- c(w[, 3], rev(w[, 2]))
  polygon(polyx, polyy, col = grey(0.9))
  points(w[, 1], pch = 19, type = "b")
}

# Función para graficar los datos con un 95% de significancia

l1 <- splitmfd(SSAS.HL.HA)
# Formato de dato para ser usado con la función SSAS
w <- matrix(unlist(lapply(l1, SSAS)), ncol = 3, byrow = T)
# "w" es una matriz compuesta de 3 columnas y 4 filas. En la primera columna es

```

```
# la estimación del SSAS para cada mes, y los límites inferior y superior en las
columnas 2
# y 3 respectivamente.
```

```
x11()
plot1(w, "hembra lactantes y hembras adultas")
```

Anexo II Inferencia Bayesiana

Tal como se indicó al principio de este apartado para ingresar los datos al programa R, se copiaron directamente del archivo de Excel y se pegaron en un archivo de bloc de notas. En este caso no se muestra un ejemplo del arreglo de la base de datos, debido a que es muy amplia. Esta base de datos quedará guardada en la computadora principal del laboratorio de Cetáceos y Quelonios del CICIMAR-IPN, con el nombre de “Datos de la LT de ballena azul”. Esta es utilizada para los dos siguientes análisis con inferencia Bayesiana. Para estos dos análisis se utiliza la librería “BRugs” (ver apartado 6.2.2.1 y 6.2.2.2 sobre la inferencia Bayesiana).

a) para las 7 hembras y 14 machos de ballena azul de edad conocida con el modelo general de von Bertalanffy

```
# modelo de von Bertalanffy para el crecimiento de la ballena azul
```

```
# leer los datos, 7 hembras y 14 machos
setwd(choose.dir())
bm.data <- read.table("bm.data.bayes.txt", sep="\t", header=TRUE)
ndx <- lis.na(bm.data$true.age) & !duplicated(bm.data$ID) # usa únicamente
los individuos con edad verdadera; también usa el primer avistamiento, no la
media
age <- bm.data$true.age[ndx]
len <- bm.data$total.length[ndx]
ID <- bm.data$ID[ndx] # factor
sex <- bm.data$sex[ndx]
sex <- ifelse(sex=="M", 1, ifelse(sex=="H", 2, NA)) # machos=1, hembras=2
table(sex)
```

```
library(BRugs)
```

```
##### modelo con k & Linf por sexo y con una to
BUGS.model <- function() {
  for (i in 1:n) {
    len[i] ~ dnorm(mu[i], tau)
    mu[i] <- Linf[sex[i]]*rate[i]
    rate[i] <- 1-exp(-K[sex[i]]*diff.t[i])
```

```

    diff.t[i] <- age[i]-t0
  }
  # distribuciones previas
  for (i in 1:2) {Linf[i] ~ dunif(18,30)}
  for (i in 1:2) {K[i] ~ dunif(0,1)}
  t0 ~ dunif(-5,1)
  sigma ~ dunif(0,5)
  #parametros derivados
  tau <- 1/sigma/sigma
  ##diferencia de la Linf, k y t0 entre hembras y machos
  diff.Linf <- Linf[2]-Linf[1]
  diff.K <- K[2]-K[1]
}
model.fname <- "model.txt"
writeModel(model = BUGS.model, con = model.fname)

#####
####
# datos
ndx <- !is.na(sex)
data.list <- list(
  n = length(age[ndx]),
  age = age[ndx],
  sex = sex[ndx],
  len = len[ndx]
)
data.fname <- bugsData(data = data.list)

# controles de la MCMC
n.chains <- 1
burnin <- 300
updates <- 1000
thin <- 50

# inicialización
inits.list <- lapply(1:n.chains,function(i) list(
  Linf = runif(2,18,30),
  K = runif(2,0,1),
  t0 = runif(1,-5,1),
  sigma = runif(1,0,5)
))
inits.fname <- bugsInits(inits = inits.list, numChains = n.chains)

# parametros para el monitoreo
monitor <- c(names(inits.list[[1]]), "diff.Linf", "diff.K")

# correr el BUGS
modelCheck(fileName = model.fname)
modelData(fileName = data.fname)
modelCompile(numChains = length(inits.list))

```

```

modellnits(fileName = inits.fname)
modelUpdate(numUpdates = burnin, thin = thin)
samplesSet(monitor)
modelUpdate(numUpdates = updates, thin = thin)

# diagnostico & resumen con la funcion de BRugs
npar <- length(row.names(samplesStats('*')))
if(npar<6) dimen <- c(ceiling(npar/2),2) else dimen <- c(ceiling(npar/3),3) #
selección de un razonable trazo para una gráfica multi-figura
samplesStats('*') # resumen de los estadísticos de la cadena
MCMC
samplesHistory('*',ask=F,mfrow=dimen) # gráfica del historial de la
cadena de MCMC
samplesBgr('*',ask=F,mfrow=dimen) # gráfica del estadístico de
Brooks-Gelman-Rubin
samplesAutoC('*',1,ask=F,mfrow=dimen) # gráfica de las
autocorrelaciones de la 1a cadena de cada variable
samplesDensity('*',ask=F,mfrow=dimen) # gráficas de la densidades
posteriores

```

b) Modelo de crecimiento jerárquico Bayesiano de von Bertalanffy de las 303 observaciones de los 144 individuos de ballena azul con LT

```

# Modelo jerárquico para  $L_{\infty}$ 
#  $L_{\infty}$  es referente a cada uno de los individuos de ballena azul,  $\mu.Linf$  "y"  $sd.Linf$ 
son la media y desviación estándar de la hiperdistribución normal

# datos para el modelo BUGS
# ocasiones (fechas o registros) de la ballena identificada
occ <- !duplicated(ID*year) # indicador para ocasiones
ocasion <- cumsum(occ) # índice de ocasion para cada registro
len.mean <- unlist(sapply(1:max(ocasion),function(i)mean(len.obs[ocasion==i])))
# media de la longitud en cada ocasion
n.rep <- sapply(1:max(ocasion),function(i) sum(ocasion==i))
# número de longitudes medidas en cada ocasion
# índices para la extracción de datos de las 144 ballenas para las 183 ocasiones
ndx.first <- which(!duplicated(ID[occ]))
# registros del primer avistamiento, por longitud
ndx.res1 <- which(duplicated(ID[occ])[!duplicated(ID[occ][duplicated(ID[occ])]])
# registro del primer reavistamiento
ndx.res2 <- which(duplicated(ID[occ])[ duplicated(ID[occ][duplicated(ID[occ])]])
# registro del segundo reavistamiento
rate1 <- rate2 <- rep(NA,length(ndx.first)) # NAs para la
respuesta de datos perdidos o ausentes
len.mid1 <- len.mid2 <- n.rep1 <- n.rep2 <- rep(1,length(ndx.first)) # valores
artificiales para la predicción
rate1[match(ndx.res1-1,ndx.first)] <- (len.mean[ndx.res1]-len.mean[ndx.res1-1]) /
(year[occ][ndx.res1]-year[occ][ndx.res1-1])

```

```

len.mid1[match(ndx.res1-1,ndx.first)] <- (len.mean[ndx.res1]+len.mean[ndx.res1-
1]) / 2 # punto medio de la longitud
n.rep1[match(ndx.res1-1,ndx.first)] <- n.rep[ndx.res1]
rate2[match(ndx.res2-2,ndx.first)] <- (len.mean[ndx.res2]-len.mean[ndx.res2-1]) /
(year[occ][ndx.res2]-year[occ][ndx.res2-1])
len.mid2[match(ndx.res2-2,ndx.first)] <- (len.mean[ndx.res2]+len.mean[ndx.res2-
1]) / 2
n.rep2[match(ndx.res2-2,ndx.first)] <- n.rep[ndx.res2]
# gráfico del cambio en la longitud contra la longitud de los reavistamientos
plot(c(len.mid1,len.mid2),c(rate1,rate2),xlab="Length",ylab="Change in length per
year (m)") # looks reasonable, with length measurement error
# datos para la estimación del error de la longitud
dev <- unlist(sapply(1:max(occasion),function(i)len.obs[occasion==i]-
mean(len.obs[occasion==i]))) # desviación de la media de la longitud para cada
registro, enfocado en cada ocasion (0 for records without replicates)
rep <- sapply(1:length(occasion),function(i) sum(occasion==occasion[i])) >1
# indicador para las replicas

```

```

data.list <- list(
  n.ID = length(ndx.first),
  len.mean = len.mean[ndx.first],
  age.obs = age.obs[occ][ndx.first],
  age.sd = ifelse(inferred[occ][ndx.first],0.1*age.obs[occ][ndx.first],0.001),
  sex = sex[occ][ndx.first],
  n.rep0 = n.rep[ndx.first],
  n.rep1 = n.rep1,
  n.rep2 = n.rep2,
  rate1 = rate1,
  rate2 = rate2,
  len.mid1 = len.mid1,
  len.mid2 = len.mid2,
  n.meas = length(dev[rep]),
  dev = dev[rep]
)

```

```

BUGS.model <- function() {
  # likelihoods
  for (i in 1:n.ID) {
    # observations of length and age
    len.mean[i] ~ dnorm(mu.len[i],tau.ID[i])
    tau.ID[i] <- pow(sd.ID[i],-2)
    sd.ID[i] <- sigma.meas/sqrt(n.rep0[i])
    mu.len[i] <- Linf[i]*(1-exp(-k[sex[i]]*(age[i]-t0)))
    age[i] ~ dnorm(age.obs[i],tau.age[i])
    tau.age[i] <- pow(age.sd[i],-2)
    # observations of length increment with age increment between first sighting and
    first resighting
    rate1[i] ~ dnorm(mu.rate1[i],tau.rate1[i])
    mu.rate1[i] <- k[sex[i]]*(Linf[i]-len.mid1[i])
  }
}

```

```

    tau.rate1[i] <- pow(sd.rate1[i],-2)
    sd.rate1[i] <- sigma.meas/sqrt(2/(n.rep0[i]+n.rep1[i]))
# observations of length increment with age increment between first resighting
and second resighting
    rate2[i] ~ dnorm(mu.rate2[i],tau.rate2[i])
    mu.rate2[i] <- k[sex[i]]*(Linf[i]-len.mid2[i])
    tau.rate2[i] <- pow(sd.rate2[i],-2)
    sd.rate2[i] <- sigma.meas*sqrt(2/(n.rep1[i]+n.rep2[i]))
# hyperdistribution of Linf
    Linf[i] ~ dnorm(mu.Linf[sex[i]], tau.Linf)
  }
# length measurement error
  for (i in 1:n.meas) {
    dev[i] ~ dnorm(0,tau.meas)
  }
# priors
  for (i in 1:3) {
    k[i] ~ dunif(0,1)
    mu.Linf[i] ~ dunif(18,30)
  }
  t0 ~ dunif(-5,0)
  tau.meas <- pow(sigma.meas,-2)
  sigma.meas ~ dunif(0,3)
  tau.Linf <- pow(sd.Linf,-2)
  sd.Linf ~ dunif(0,5)
##Diferencia en la Linf entre sexo
  d.Linf <- mu.Linf[2]-mu.Linf[1]
}
model.fname <- "model.txt"
writeModel(model = BUGS.model, con = model.fname)

# MCMC controls
n.chains <- 1
burnin <- 500
updates <- 1000
thin <- 200

# initialization
inits.list <- lapply(1:n.chains,function(i) list(
  k = runif(3,0,1),
  sigma.meas = runif(1,0,1),
  t0 = runif(1,-5,2),
  mu.Linf = runif(3,18,30),
  sd.Linf = runif(1,0,4)
))

# parameters to monitor
monitor <- c(names(inits.list[[1]])) # just the main parameters
monitor <- c(names(inits.list[[1]]),"Linf", "d.Linf") # Linf for each of the 144
whales

```

```

# Run BUGS
writeModel(BUGS.model)
modelCheck("model.txt")
modelData(bugsData(data.list))
modelCompile(length(inits.list))
modelSetRN(sample.int(14,1))
modelGenInits()
dicSet()
modelUpdate(burnin,thin)
samplesSet(monitor)
modelUpdate(updates,thin)

# diagnostics and summaries with BRugs functions
n <- length(row.names(samplesStats('*')))
dimen <- c(2,2) # select a reasonable layout for
multifigure plots
samplesStats('*') # summary statistics of the MCMC
chains
dicStats() # summary DIC statistics
samplesHistory(c("mu.Linf"),ask=F,mfrow=dimen) # plot the history of the
MCMC chains
samplesBgr("mu.Linf",ask=F,mfrow=c(2,2)) # plot the Brooks-Gelman-
Rubin statistics
samplesAutoC("mu.Linf",1,ask=F,mfrow=dimen) # plot autocorrelations of
1st chain of each variable
samplesDensity("mu.Linf",ask=F,mfrow=dimen) # plot the densities
summary.model3 <- samplesStats('*') # save Model 3 summary

# put posterior samples into a dataframe
post <- as.data.frame(sapply(row.names(samplesStats('*')),samplesSample))
save(post,file="post.model3.30Jan.robj")

# histogram of posterior medians of Linf by sex
windows(6,10)
par(mfrow=c(2,1))
hist(apply(post[,which(sex[occ][ndx.first]==1)],2,median),ylab="Frecuencia",
xlab="mediana Linf para machos",main=paste("Linf
para",sum(sex[occ][ndx.first]==1),"machos"))
hist(apply(post[,which(sex[occ][ndx.first]==2)],2,median),xlab="mediana Linf para
hembras",main=paste("Linf para",sum(sex[occ][ndx.first]==2),"hembras"))

# plot median estimated growth curve for each whale
windows(10,6)
par(mfrow=c(1,2))
x <- age.obs[occ][ndx.first]
y <- len.obs[occ][ndx.first]
z <- sex[occ][ndx.first]
x.plot <- seq(min(x),max(x),length=50)
title <- c("Machos","Hembras")

```

```

for (isex in 1:2) {
  plot(x,y,xlab="Edad",
  ylab="LT",type="n",main=paste(sum(sex[occ][ndx.first]==isex),title[isex]),ylim=c(10
,32))
  points(x[z==isex],y[z==isex],col=isex+1)
  sapply(which(z==isex), function(j) lines(x=x.plot,col=isex+1,
  y=sapply(x.plot,function(i)
median(vonB(i,post,c(paste("Linf[" ,j,"]",sep=""),paste("k[" ,isex,"]",sep=""),"t0"))))))))
}

```

```

# posterior difference of mu.Linf between males and females
x11()
plot(density(post$"mu.Linf[2]"-post$"mu.Linf[1]"),ylab="Probabilidad acumulada",
xlab="Diferencia en (m)", cex.lab=1.5, main="Diferencia en la longitud asintotica
(Hembra-Macho)\nModelo Jerárquico")
median(post$"mu.Linf[2]"-post$"mu.Linf[1"]) # median difference is 1.2m
p1 <- sum(post$"mu.Linf[2]">post$"mu.Linf[1])/nrow(post) # probability that
female Linf > male Linf is 0.99
p1/(1-p1)

```

Anexo IV Distribución posterior de la diferencia L_{∞} entre sexo a partir del modelo jerárquico, y la frecuencia de la L_{∞} calculada por individuo y sexo de ballena azul del suroeste del Golfo de California

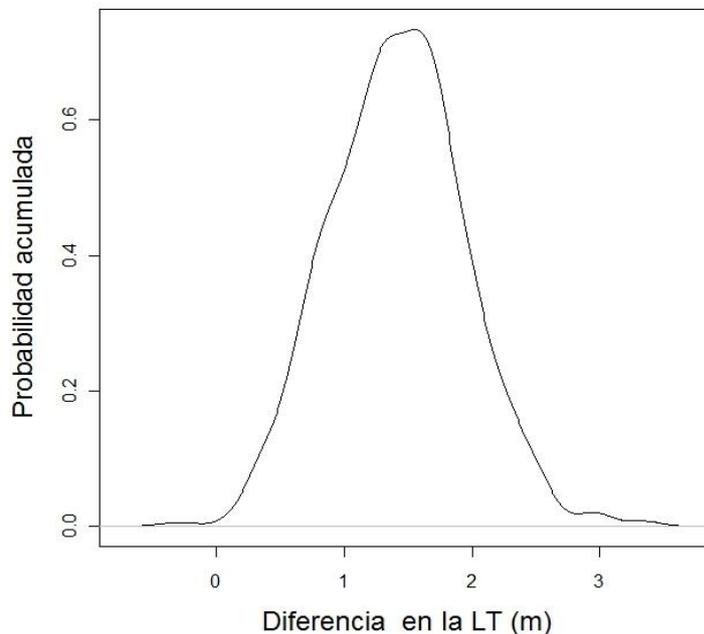


Figura 16. Distribución de la probabilidad de la diferencia de la L_{∞} entre machos y hembras de ballena azul del suroeste del Golfo de California, a partir del modelo jerárquico de von Beratalanffy.

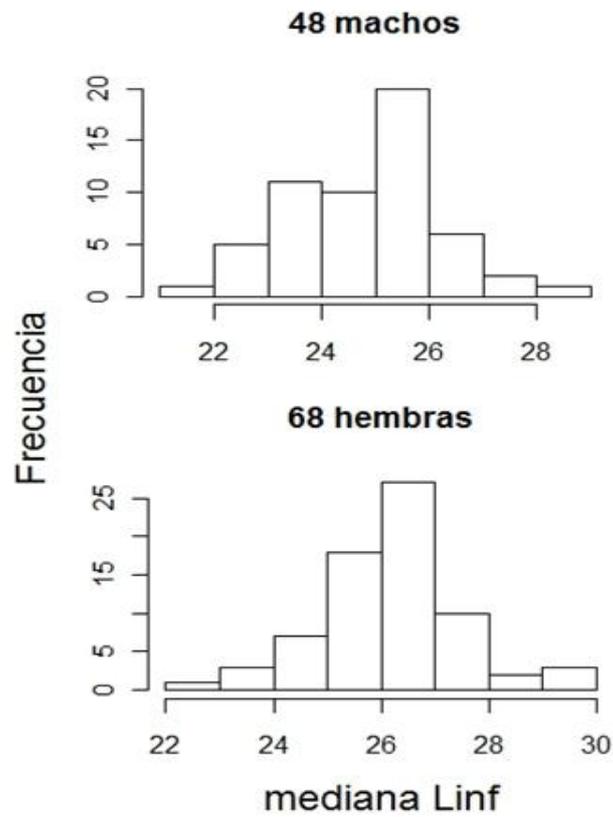


Figura 17. Frecuencia de la L_{∞} por individuo y sexo de la ballena azul del suroeste del Golfo de California, calculada a partir del modelo jerárquico de von Bertalanffy.