
Universidad de Guadalajara

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS



ALGUNOS ASPECTOS SOBRE LA BIOLOGIA DE LOS CETACEOS,
PRINCIPALMENTE DE LA BALLENA GRIS Eschrichtius
robustus: ANALISIS DOCUMENTAL

TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGIA

P R E S E N T A :
ALBERTO RUBIO CASILLAS

GUADALAJARA, JALISCO. ABRIL 1992

M. C. Carlos Beas Zarate.
Director de la Facultad de
Ciencias Biológicas.
Universidad de Guadalajara
P R E S E N T E

Me dirijo a Ud. con el fin de poner a su consideración el trabajo de Tesis del C. Alberto Rubio Casillas intitulado: "Algunos Aspectos sobre la Biología de los Cetáceos, principalmente de la Ballena Gris *Eschrichtius robustus*: Análisis Documental", para ser sometido a revisión final por parte de los sinodales correspondientes y posteriormente se realicen los tramites para su examen. De mi parte considero que el trabajo está terminado.

Sin otro particular por el momento, reciba la seguridad de mis consideraciones mas distinguidas.

Guadalajara Jalisco, 1 de marzo de 1992.

ATENTAMENTE



Biól. Sergio Guerrero Vázquez.
Director de Tesis



Biól. Jorge Téllez López.
Asesor.

Dedicatoria

A la memoria de mi Madre.

Agradecimientos

A mi familia: Por su constante apoyo y estímulo a lo largo de mi vida.

A mis asesores: Biólogo Sergio Guerrero Vázquez y Biólogo Jorge Téllez López, cuyo análisis crítico y dedicación han posibilitado la realización del presente trabajo.

A mi hermano Bernardo: Por su valiosa cooperación en la elaboración de los mapas.

A Dale W. Rice, quien amablemente me obsequió un ejemplar de su libro: *The life history and ecology of the gray whale (Eschrichtius robustus)*, así como otros artículos.

A C.J. van Nie, Ray Gambell y Jonathan Gordon, quienes proporcionaron datos de suma importancia para el trabajo.

Deseo agradecer especialmente a todos los científicos que sin conocerme y sin importar su país de origen, colaboraron generosamente con sus trabajos:

- | | |
|-----------------------|-----------------------|
| - Bernd Würsig | - P.J. Bryant |
| - Stephen B. Reilly | - Ray Gambell |
| - Dave Withrow | - Louis M. Herman |
| - Hans Nelson | - C.J. van Nie |
| - Sue E. Moore | - S.K. Katona |
| - James L. Sumich | - Bertha C. King |
| - Marilyn E. Dahlheim | - K.J. Frost |
| - A.R. Martin | - Bruce R. Mate |
| - Philip D. Gingerich | - Mary Nerini |
| - Lawrence G. Barnes | - Hideo Omura |
| - Norman W. Kasting | - J.D. van der Toorn |
| | - Jorge Urbán Ramírez |

Indice de figuras

	Página
Fig. 1. Rorcual, <u>Balaenoptera</u> .	6
Fig. 2. Vista dorsal de la extremidad anterior derecha del delfín hocico de botella, <u>Tursiops truncatus</u> , Delphinidae.	7
Fig. 3. Dibujo esquemático de la hembra y macho de <u>B. physalus</u> , parte ventral.	8
Fig. 4. Cráneos de la ballena de groenlandia, el delfín y del perro.	9
Fig. 5. Vista dorsal de parte del cráneo de un delfín hocico de botella, <u>Tursiops truncatus</u> .	10
Fig. 6. Esqueleto de la ballena de groenlandia, <u>Balaena mysticetus</u> .	10
Fig. 7. Interior del tórax (parte dorsal) de una marsopa común, con su rete mirabilia.	24
Fig. 8. Representación anatómica esquemática del bulbo de la aorta en los cetáceos.	26
Fig. 9. Ritmo cardiaco promedio de un grupo de Amas Coreanas, medido antes, durante y después de la inmersión.	27
Fig. 10. Frecuencia cardiaca del delfín hocico de botella del Pacífico, <u>Tursiops truncatus gilli</u> , entrenado para bucear bajo mandato.	28
Fig. 11. Dibujo esquemático de la disposición de la capa de grasa en los cetáceos.	35
Fig. 12. Dibujo esquemático de la piel de un delfín.	36
Fig. 13. Representación esquemática del sistema de intercambio de calor por contracorriente en la aleta de un cetáceo.	38
Fig. 14. Intercambio de calor por contracorriente en el antebrazo humano.	39
Fig. 15. Representación esquemática de la desviación de sangre venosa bajo condiciones de frío y calor.	40
Fig. 16. Ejemplar adulto de la ballena gris.	53
Fig. 17. Región cefálica de una ballena gris.	54
Fig. 18. Barbas o placas de ballena en <u>E. robustus</u> .	55
Fig. 19. Aleta pectoral izquierda de una ballena gris.	56
Fig. 20. Aleta caudal de la ballena gris	57
Fig. 21. Tres ballenas grises durante el cortejo en la Laguna San Ignacio, México.	57
Fig. 22. Distribución de ballenas grises en Alaska, C.E.I. y Canadá.	61
Fig. 23. Ruta migratoria, zonas de alimentación y reproducción de <u>E. robustus</u> en el Pacífico Este.	65
Fig. 24. Areas de alta concentración de ballenas grises en México.	67
Fig. 25. Ubicación geográfica de la Laguna Ojo de Liebre, Laguna Guerrero Negro y Laguna Manuela.	68

Fig. 26. Ubicación geográfica de Laguna San Ignacio y Bahía Magdalena.	69
Fig. 27. Representación esquemática de una ballena gris alimentándose, y de las depresiones bentónicas resultantes.	72
Fig. 28. Hoyos de alimentación de las ballenas grises, modificados por las corrientes.	73
Fig. 29. Ballena gris con una pluma de fango semicircular.	74
Fig. 30. Ballenas grises con plumas de fango producidas durante actividades interpretadas como de alimentación.	74
Fig. 31. Ballena gris(juvenil) alimentándose en la Isla Vancouver, Columbia Británica, Canadá. Mecanismo de alimentación bentónica.	75
Fig. 32. Distribución de ballenas grises alimentándose en el Norte del Mar de Bering.	77
Fig. 33. Distribución de las comunidades bentónicas de anfípodos del género <u>Ampelisca</u> .	78
Fig. 34. Asociación de tres ballenas grises durante la cópula.	85

Indice de tablas

Tabla 1. Profundidad del buceo en diferentes cetáceos.	14
Tabla 2. Valores promedio de volumen sanguíneo y concentración de hemoglobina.	23
Tabla 3. Temperaturas corporales registradas en cetáceos.	34
Tabla 4. Pérdida evaporativa de agua en los cetáceos.	48
Tabla 5. Balance hídrico en humanos y cetáceos.	50
Tabla 6. Tipo de alimento en orden de selección.	51
Tabla 7. Conteos brutos, estimaciones poblacionales y sus desviaciones estándar para cada uno de los 13 censos anuales de ballenas grises.	91

Contenido

	Página
I. Introducción	1
II. Objetivos	4
III. Metodología	4
IV. Capítulo 1. Adaptaciones morfológicas y fisiológicas de los cetáceos al medio acuático.	6
1. Morfología externa	6
2. Adaptaciones al buceo	12
2.1. Efectos de la presión subacuática	14
2.1.1. Enfermedad por descompresión	15
2.1.2. Compresión de las cavidades aéreas del cuerpo	15
2.2. Modificaciones del sistema respiratorio	16
2.2.1. Costillas	17
2.2.2. Diafragma	17
2.2.3. Pasajes aéreos	17
2.2.4. Importancia del tamaño pulmonar en el buceo profundo	19
2.2.5. Volumen pulmonar	19
2.2.6. Colapso pulmonar	20
2.3. Modificaciones del sistema circulatorio	21
2.3.1. Almacenamiento de oxígeno	21
A. Capacidad de transporte de oxígeno	21
B. Hemoglobina	21
C. Mioglobina	22
D. Volumen sanguíneo	22
E. Rete mirabilia	23
2.3.2. Ajustes cardiovasculares durante el buceo	24
A. Bradicardia	25
B. Estructura del corazón	28
a. Fibras de Purkinje	29
b. Nódulo sinoauricular y células ganglionares autónomas	29
C. Redistribución del flujo sanguíneo	30
D. Metabolismo anaerobio	31
3. Regulación de la temperatura	33
3.1. Capa de grasa	35
3.2. Ajustes circulatorios	36

3.2.1.	Termorregulación an aguas frías	37
3.2.2.	Termorregulación en aguas cálidas	40
3.3.	Metabolismo basal	41
3.4.	Efecto del tamaño corporal en la regulación térmica	44
4.	Equilibrio hídrico	46
4.1.	Pérdida de agua	46
4.1.1.	Evaporación respiratoria	46
4.1.2.	Heces fecales	48
4.1.3.	Orina	48
4.1.4.	Leche	49
4.2.	Ganancia de agua	50
4.2.1.	Bebida	50
4.2.2.	Agua presente en los alimentos	50
4.2.3.	Agua metabólica	52
V.	Capítulo 2. La ballena gris, <u>Eschrichtius robustus</u> .	53
1.	Taxonomía	53
2.	Descripción física	53
2.1.	Cabeza	53
2.2.	Barbas o placas de ballena	53
2.3.	Surcos ventrales	53
2.4.	Aletas pectorales	55
2.5.	Aleta dorsal	55
2.6.	Aleta caudal	55
2.7.	Longitud y peso	55
2.8.	Dimorfismo sexual	56
3.	Determinación de la edad	56
3.1.	Barbas	56
3.2.	Ovarios	58
3.3.	Tapones del oído	58
4.	Madurez física	58
5.	Parásitos	58
5.1.	Ectoparásitos	58
5.2.	Endoparásitos	59
6.	Predadores	59
7.	Distribución estacional	60

7.1.	Ciclo migratorio estacional	63
7.1.1.	Migración hacia el Sur	64
7.1.2.	Velocidad de desplazamiento	66
7.1.3.	Zonas de apareamiento y crianza	66
7.1.4.	Migración hacia el Norte	70
8.	Alimentación	71
8.1.	Mecanismos de alimentación	71
8.2.	Tipo de alimento	73
8.3.	Areas de alimentación	76
8.3.1.	Los Mares del Norte	76
A.	Importancia ecológica de la especie	79
8.3.2.	El corredor migratorio	80
A.	Alimentación durante la migración Sureña	80
B.	Alimentación durante la migración Norteña	81
8.3.3.	Las Lagunas de Baja California	82
9.	Reproducción	84
9.1.	Madurez sexual	84
9.2.	Cortejos y cópulas	84
9.3.	Preñez o concepción	86
9.4.	Periodo de gestación	87
9.5.	Partos	87
9.6.	Lactancia	88
9.7.	Crecimiento de las crías	88
10.	Tamaño poblacional	89
10.1.	Captura comercial	89
10.2.	Protección	90
10.3.	Censos	90
10.4.	Manejo de la población	92
VI.	Discusión	93
VII.	Literatura citada	95

I. Introducción

En nuestro planeta la vida surgió probablemente en el mar hace aproximadamente 3000 millones de años (Dobzhansky y col., 1983). Las primeras formas de vida fueron semejantes a las actuales bacterias heterótrofas anaerobias; éstas iniciaron el largo y lento proceso evolutivo que las conduciría hacia formas más complejas y diversas (Johnson-Gleason, 1987). Algunos organismos incursionaron en la tierra, lo que impuso nuevas presiones selectivas a las que tuvieron que enfrentarse. Sin embargo, no todos los seres adoptaron a la tierra como su hábitat definitivo: un ejemplo lo constituyen los cetáceos, cuyos ancestros regresaron al mar, siendo dicha transición uno de los problemas más interesantes en la evolución de los mamíferos (Gingerich y col., 1983).

La teoría más aceptada en la actualidad indica que hace aproximadamente 50 a 60 millones de años, durante el Eoceno, un grupo de mamíferos primitivos invadieron los océanos. Progresaron y se diversificaron probablemente debido a la gran riqueza de alimentos que ofrecía el mar (Gingerich y col., 1983), o porque no existía competencia interespecífica por el nuevo hábitat, ya que en algunos casos los Arqueocetos (cetáceos primitivos) ocuparon los nichos ecológicos dejados al extinguirse los reptiles marinos (Barnes, 1984).

Una de las características más sobresalientes de los cetáceos es el gran tamaño alcanzado por algunas especies, siendo los animales más grandes que se conocen, vivos o fósiles (Romer, 1966). Fué debido quizá a esa característica que el ser humano se interesó por estos animales, al darse cuenta de que representaban una vasta fuente de alimento y otros productos, por lo que comenzó a cazarlos. Primero se efectuó una captura de subsistencia, y después, a consecuencia del crecimiento de la población humana y del perfeccionamiento de la tecnología pesquera, se desarrolló la captura comercial en los siglos XVIII y XIX. En esa época se creía que los recursos del mar eran ilimitados, por lo que la excesiva cacería ocasionó una considerable disminución en sus poblaciones y llevando a algunas especies al borde de la extinción (Talbot, 1974). Fué necesaria entonces la realización de investigaciones científicas que demostraran que su supervivencia estaba en peligro (Gulland, 1990), especialmente a aquellos países que estaban sobre-explotando el recurso.

En México se han realizado muy pocas investigaciones con relación a los cetáceos; éstas se han basado principalmente en el estudio de su distribución y comportamiento. Esta insuficiencia se debe a la dificultad que representa el estudio de dichos organismos en su hábitat natural y a lo costoso que resultan. Los conocimientos que se tienen sobre su anatomía y fisiología han sido genera-

dos en otros países; el único estudio reportado en la literatura consultada es el de Zúñiga-Tellez(1977), el cual es un trabajo documental sobre el delfín hocico de botella, Tursiops truncatus. Otra limitante lo constituye el hecho de que la mayoría de investigaciones efectuadas sobre esos aspectos son publicadas en revistas especializadas que no son fácilmente asequibles en nuestro país.

Con respecto a la ballena gris, Eschrichtius robustus, sus hábitos costeros han posibilitado la realización de importantes estudios en todo su rango de distribución, convirtiéndola en uno de los cetáceos mejor conocidos(Mate y Harvey, 1984). Un ejemplo de ello ha sido la publicación del libro titulado " The gray whale" (La ballena gris), editado por Jones, Swartz y Leatherwood en 1984. En dicha obra se abordan temas sobre el origen evolutivo, historia de cacería, comportamiento, distribución estacional y tamaño poblacional de la especie.

Aunque esta especie no se encuentra actualmente en peligro de extinción, los cetáceos en general y demás organismos marinos se enfrentan ahora a otros graves problemas, como son los derrames de petróleo, contaminación radioactiva y los desechos industriales que llegan al mar a través de los ríos. En la medida en que se conozca más sobre los cetáceos estaremos en posición de desarrollar programas adecuados de manejo que posibiliten su conservación.

En el presente trabajo se desarrolló un análisis documental que permitirá conocer mejor las adaptaciones morfológicas y fisiológicas de los cetáceos al medio acuático. Además se recopilaron los trabajos más recientes sobre la biología de la ballena gris, constituyendo así una obra de consulta para futuros estudios o para utilizarse como material didáctico.

La palabra cetáceo se deriva del latín "CETUS", que significa **gran animal marino**(Barnes, 1984). Los cetáceos actuales son casi todos marinos, con excepción de unas pocas especies que son dulceacuícolas(Würsig, 1979).

Romer(1966) menciona que los cetáceos pueden dividirse en tres subordenes: Arqueoceti(cetáceos extintos), Odontoceti(cetáceos dentados) y Mysticeti(cetáceos con barbas). Según Herman(1980), el suborden Odontoceti comprende 81 especies distribuidas en 6 familias; platanistidae(5 especies), Delphinidae(36), Phocoenidae(6), Monodontidae(2), Physeteridae(3) y Ziphiidae(18). El suborden Mysticeti comprende 11 especies distribuidas en 3 familias: Balaenidae(4), Balaenopteridae(6) y Eschrichtidae(1).

Resulta evidente que los ancestros de los cetáceos experimentaron a través de millones de años una serie de mutaciones que provocaron modificaciones morfológicas y fisiológicas que les permitieron adaptarse más eficazmente a su nuevo

medio. Las especializaciones de los cetáceos para la vida acuática implican divergencias del típico plan mammaliano más grandes que las encontradas en otros ordenes, y su organización refleja de modo notable los efectos del modo de vida y del ambiente(Young, 1985).

Uno de los campos de estudio más interesantes para la anatomía y la fisiología ha sido el de investigar la gran capacidad de buceo de estos mamíferos, que les permite efectuar inmersiones prolongadas y a gran profundidad. De particular importancia han resultado los trabajos de Kooyman y Andersen(1969) y los de Clarke(1979) y Nie(1987), quienes han demostrado que ciertas características anatómicas de los cetáceos explican cómo ellos resisten los efectos de la presión subacuática en el curso de una inmersión profunda. Otros autores(Elsner, 1969; Lenfant, 1969; Kanwisher y Ridgway, 1983; Nie, 1986a, b, 1988) han reportado que algunas modificaciones de los sistemas respiratorio y circulatorio permiten prolongar el tiempo de permanencia bajo el agua. Se sabe también por las investigaciones de Kooyman y Andersen(1969) y Kanwisher y Ridgway(1983), que estos animales no presentan la enfermedad por descompresión que en buzos humanos es común. Los estudios de Irving(1969) y Kasting y col.(1989) han aportado datos importantes sobre la regulación térmica, la cual lleva consigo la conservación del calor en unas condiciones más frías que en los mamíferos terrestres. Asimismo, Goldstein(1982), McAlpine(1985) y Ni y Zhou(1988) describen cómo las adaptaciones osmóticas desarrolladas por los cetáceos les permiten evitar la acumulación de cantidades excesivas de sales.

La ballena gris(Eschrichtius robustus) es la única representante de la Familia Eschrichtidae. En la actualidad existen dos poblaciones de la especie: La población del Pacífico Este o Californiana y la población del Pacífico Oeste o Koreana. En la literatura consultada destacan los estudios de Rice y Wolman (1971), Sumich(1983), Mate y Harvey(1984), Swartz y col.(1987), Mate y col. (1985), los que han posibilitado una comprensión detallada del comportamiento migratorio de estos Mysticetos. La distribución estacional de la población del Pacífico Este ha sido investigada por Bryant y col.(1984), Darling(1984), Vidal y col.(1985), Urbán y Aguayo(1985), Fleischer y Villalobos(1989), Clarke y col. (1989), Urbán y col.(1990) y Blokhin(1990). El comportamiento alimenticio de la especie ha sido analizado por Rice y Wolman(1971), Norris y col.(1983), Nerini (1984), Johnson y Nelson(1984), Nelson y Johnson(1987), Nelson y col.(1987), Kim y Oliver(1989) y Stoker(1990); así como su reproducción(Rice y Wolman, 1971; Rice, 1978a; Wilson y Behrens, 1982; Rice, 1983; Norris y col., 1983).

Por otra parte otros autores(Reilly y col., 1983; Reilly, 1984; Lankester y Beddington, 1986; Reilly, 1987; Breiwick y col., 1988; Breiwick, 1990; y Buckland, 1990), han abordado el estudio de uno de los aspectos más interesantes de la biología de estos cetáceos: su tamaño poblacional. Esta especie es la única que después de una severa explotación que casi las condujo a la extinción, se ha recuperado hasta alcanzar sus números originales(Rice, 1978a).

II. Objetivos

Objetivo general: Realizar una recopilación documental específica y actualizada sobre las adaptaciones morfológicas y fisiológicas de los cetáceos al medio acuático, así como algunos aspectos de la ecología y el comportamiento de la ballena gris, Eschrichtius robustus.

Objetivos particulares:

- A) Describir las principales características sobre la morfología externa de los cetáceos.
- B) Analizar las principales adaptaciones de estos mamíferos al buceo, regulación térmica y equilibrio hídrico.
- C) Describir el comportamiento migratorio, alimentación y reproducción de las ballenas grises.
- D) Describir las regiones de distribución estacional de la especie en el Pacífico Norte.
- E) Conocer, en base a la literatura consultada, su tamaño poblacional actual.

III. Metodología

El presente trabajo resume la información disponible sobre los objetivos en que se basa el estudio. Para la recopilación del material se realizó una búsqueda en libros y revistas de difusión científica del país, así como una consulta al Centro de Investigaciones Biológicas y a la Biblioteca de la Universidad Autónoma de Baja California, en la Ciudad de La Paz, B.C.S., México. Un alto porcentaje de la información requerida para la realización del presente trabajo ha sido publicada en revistas que no se encuentran en el país(Aquatic Mammals, Canadian Journal of Zoology, Cetology, Investigation on Cetacea, Canadian Field-Naturalist, Marine Mammal Science, etc.), por lo que se enviaron peticiones de artículos a investigadores en varios países. Además se solicitó información a las siguientes instituciones:

- **Sea Mammal Research Unit**
c/o British Antarctic Survey
High Cross, Madingley Road
Cambridge, CB3 0ET, United Kingdom.
- **National Marine Mammal Laboratory**
7600 Sand Point Way
Seattle, WA. 98115, USA.
- **The Cousteau Society**
930 West 21 Street
Norfolk, VA 23517, USA
- **The Institute of Cetacean Research**
Tokyo Suisan Bldg. 4-18 Toyomi-Cho
Chuo-Ku, Tokyo 104, Japan.
- **American Cetacean Society**
Box 4416, San Pedro, California 90731, USA.
- **Southwest Fisheries Center**
P.O. Box 271, La Jolla, California 92038-0271, USA.
- **International Whaling Commission**
The Red House, Histon
Cambridge CB4 4NP
United Kingdom.

IV. Capítulo 1. " Adaptaciones morfológicas y fisiológicas de los cetáceos al medio acuático".

1. Morfología externa.

En los peces y en los cetáceos se ha presentado el fenómeno de convergen--
cia evolutiva, es decir, cuando dos organismos de diferente origen filogenético
llegan a desarrollar estructuras con funciones similares: ésto puede observarse
en la aleta caudal de ambos grupos(Purves, 1983). La diferencia reside en su
orientación, en los peces está dispuesta en forma vertical y en los cetáceos en
forma horizontal, como puede apreciarse en la fig. 1.

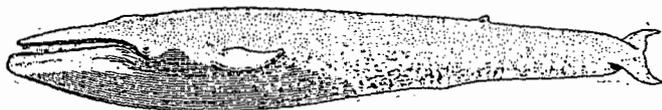


Fig. 1. Rorcual, Balaenoptera. (Tomado de Young, 1985).

El cuerpo de los cetáceos es altamente hidrodinámico, y sólo presenta las
protuberancias indispensables con el fin de ofrecer la mínima resistencia al
agua(Slijper, 1976).

Los miembros de este Orden han desarrollado otras modificaciones que los
han conducido a adoptar una configuración más hidrodinámica. Estos animales han
perdido los pabellones auriculares(Slijper, 1976) y se observa una desaparición
casi completa del pelaje(Bayard-McConnaughey, 1974), a excepción de algunas es-
pecies que presentan pelo facial, como las ballenas verdaderas(Right whales)
(Payne, 1976); dichos pelos tienen función sensoria(Slijper, 1976).

Las extremidades anteriores se han transformado en aletas hidrodinámicas
(Matthews, 1978) que proporcionan estabilidad y dirigen la natación(Young, 1985)

Dichas extremidades poseen todos los elementos esqueléticos encontrados en
los demás mamíferos(Slijper, 1976), aunque se encuentran algunas diferencias.
En la fig. 2 puede observarse que los extremos proximales(húmero, cúbito y ulna)
son cortos, mientras que los dedos suelen ser muy largos debido al incremento
del número de falanges en comparación con el número básico en los Euterios
(Vaughan, 1988). El número de dedos está a menudo reducido a cuatro(Young, 1985).

Las extremidades posteriores han desaparecido, quedando sólo vestigios pé-
licos(fig. 6) que no están fijos a la columna vertebral y no son visibles exter-
namente(Romer, 1966). En los embriones jóvenes pueden observarse los rudimentos
de dichas extremidades; sin embargo pronto desaparecen y en la etapa fetal ya
no son observables(Slijper, 1976).

El aparato reproductor presenta varias modificaciones relacionadas con el medio acuático(fig. 3). En los machos los testículos no se encuentran situados en el exterior como en los otros mamíferos, sino dentro del cuerpo; el pene es muy largo y cuando no está en erección está enrollado. Las hembras tienen un par de mamas invaginadas a los lados de la hendidura genital(Young, 1985).



Fig. 2. Vista dorsal de la extremidad anterior derecha del delfín hocico de botella(Tursiops truncatus), Delphinidae.(Tomado de Vaughan, 1988).

Las adaptaciones alimentarias proporcionan más rasgos especiales, ya que en las características anatómicas del aparato bucal de los cetáceos reside su actual clasificación en dos subordenes:

- Suborden Odontoceti: Incluye a los cetáceos con dientes, tales como las orcas, marsopas y delfines. Dichas estructuras se encuentran generalmente en ambas mandíbulas. Con el alargamiento de éstas, la función masticatoria de los dientes se ha reducido y sólo sirven para sujetar a la presa(Young, 1985).
- Suborden Mysticeti: Estos cetáceos sólo presentan dientes durante el periodo fetal, ya que posteriormente se transforman en barbas(también llamadas ballenas, como los animales), que son una serie de láminas de queratina unidas a cada lado de la mandíbula superior(Young, 1985).

Durante su evolución, el grupo ha experimentado otros cambios que los apartan del plan general de los mamíferos. Las fosas nasales(nostrilos)se encuentran en la parte superior y posterior del cráneo(Slijper, 1976)(fig. 4); esa posición es única en los cetáceos, ya que en los demás mamíferos los nostrilos se encuentran en la parte anterior del cráneo(Matthews, 1978). Tal disposición posibilita al animal para que pueda respirar sin detener su movimiento: éste hiende la superficie del agua con la cabeza, abre el orificio respiratorio, espira e inspira, cierra luego dicho orificio y se sumerge nuevamente por completo, todo en pocos segundos(Cousteau, 1979).

Otra característica que diferencia a los dos subordenes de cetáceos es que los Mysticetos poseen dos fosas nasales, mientras que los Odontocetos poseen

sólo una (Bayard-McConnaughey, 1974). Debido al desplazamiento que han sufrido las fosas nasales, se han presentado alteraciones en la posición de los huesos craneales: básicamente un alargamiento. A tal fenómeno se le conoce como "Telescopización" (fig. 4). En embriones muy jóvenes (de 4 a 5 milímetros de longitud), las fosas nasales se localizan en la parte anterior del cráneo; pero cuando el embrión ha alcanzado una longitud de 22 milímetros, las fosas nasales han migrado hacia la parte posterior, donde estarán en el individuo adulto (Slijper, 1976). En este proceso los huesos maxilares son empujados hacia adelante para formar el pico o rostro, y al mismo tiempo los huesos premaxilares se extienden hacia atrás, desplazando consigo a los nostrilos (Matthews, 1978).

En la fig. 5 puede notarse que la telescopización ocasiona que los huesos frontales queden cubiertos en su mayor parte por los maxilares y premaxilares (Vaughan, 1988), y que los nasales queden muy reducidos en longitud (Matthews, 1978; Young, 1985).

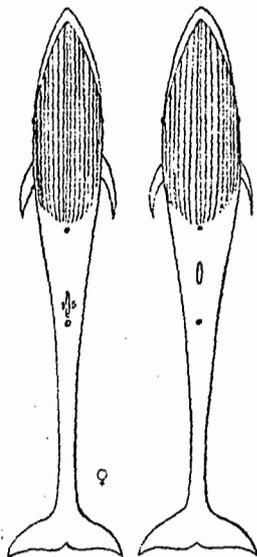


Fig. 3. Dibujo esquemático de la hembra y macho de Balaenoptera physalus, parte ventral. (Tomado de Slijper, 1976).

El hueso supraoccipital, en la parte posterior del cráneo, es movido hacia arriba y adelante para formar la sección posterior del techo de la caja cerebral.

Tan extensa es su proliferación que empuja a los parietales a derecha e izquierda, de tal forma que no se unen en la línea media. La telescopización ocurre en forma diferente en los dos subordenes(Matthews, 1978). Young(1985)

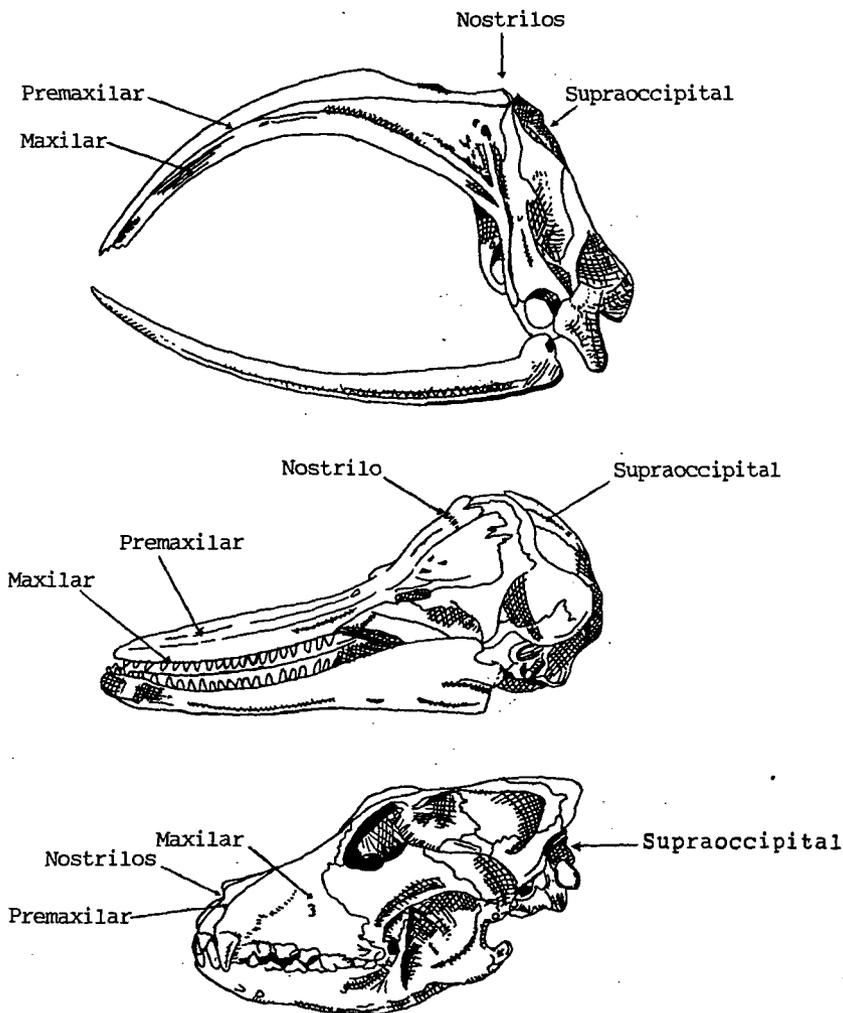


Fig. 4. Cráneos de la ballena de Groenlandia(arriba), del delfín hocico de botella(medio) y del perro(abajo). Se observa la telescopización del cráneo de los cetáceos comparado con el cráneo de un mamífero terrestre. (Tomado - de Slijper, 1976).

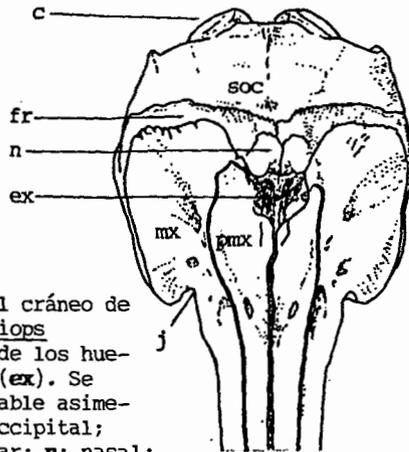


Fig. 5. Vista dorsal de parte del cráneo de un delfín hocico de botella (*Tursiops truncatus*). Nótese la asimetría de los huesos que rodean las fosas nasales (**ex**). Se desconoce la función de esta notable asimetría. Abreviaturas: **c**: cóndilo occipital; **fr**: frontal; **j**: yugal; **mx**: maxilar; **n**: nasal; **pmx**: premaxilar; **soc**: supraoccipital. (Tomado de Vaughan, 1988).

menciona que el cráneo de los Odontocetos es asimétrico. Sin embargo dicha aseveración no es compartida por Matthews (1978) y por Vaughan (1988), quienes explican que en realidad no todo el cráneo es asimétrico; sólo tienen esa característica los huesos nasales y premaxilares (fig. 5), siendo asimétricos en su tamaño, forma y posición. En los Mysticetos se observa lo contrario, es decir, una simetría en los huesos antes citados (Bayard-McConnaughey, 1974).

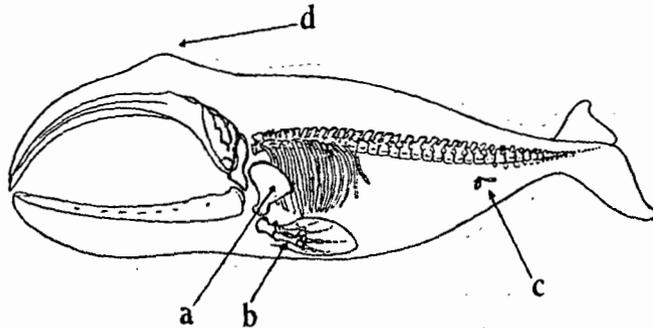


Fig. 6. Esqueleto de la ballena de Groenlandia, *Balaena mysticetus*. Abreviaturas: **a**: escápula; **b**: húmero; **c**: vestigio pélvico; **d**: nostrilos. (Tomado de Young, 1985).

La columna vertebral casi no soporta peso, excepto cuando el animal salta fuera del agua. Las vértebras no se articulan entre sí, sino que permanecen unidas a través de los discos intervertebrales, de modo semejante a como están dispuestas en los peces. Las vértebras cervicales están parcial o totalmente fusionadas (dependiendo de la especie), lo que ocasiona que los cetáceos no

presenten cuello(Young, 1985). Las aletas dorsal y caudal son "neomorfas", es decir, son estructuras que no se encontraban en los ancestros de los cetáceos, y que han sido desarrolladas a través de su evolución(Young, 1985). La aleta dorsal está ausente en algunas especies(Matthews, 1978).

La locomoción depende completamente del movimiento de la aleta caudal, ya que las aletas pectorales sirven principalmente para estabilizar el cuerpo del animal. El mecanismo natatorio consiste en oscilaciones hacia arriba y hacia abajo, efectuadas por los músculos de la cola(Slijper, 1976).

2. Adaptaciones al buceo

Los cetáceos, como los demás mamíferos, poseen respiración pulmonar; esto ocasiona que se vean obligados a regresar a la superficie para renovar el aire contenido en sus pulmones. El tiempo que un cetáceo permanece sumergido varía con la especie; al parecer existe una relación entre la profundidad del buceo y los hábitos alimenticios de las especies(Slijper, 1976).

Laurie(1933, en Kooyman y Andersen, 1969) asume que la ballena azul no desciende a más de 100 metros, ya que su alimento, el Krill, no se encuentra a mayores profundidades. Scholander(1940, en Kooyman y Andersen, 1969) obtuvo evidencia directa de la capacidad de buceo de la ballena de aleta(Balaenoptera physalus) al arponearla, utilizando un manómetro de profundidad unido a dicho arpón. Las profundidades registradas en cinco casos fueron 85, 105, 135, 230 y 355 metros.

Casi todos los delfínidos son capaces de contener la respiración durante 4 a 5 minutos, aunque suelen salir a superficie varias veces por minuto para respirar(Vaughan, 1988). Slijper(1976) menciona que los delfines no bucean a más de 25 metros, pero Kooyman y Andersen(1969) reportan profundidades muy diferentes para algunas especies de delfines(Tabla 1). Kanwisher y Ridgway(1983) reportan que el delfín mular(Tursiops truncatus) alcanza los 300 metros. Estas opiniones se contradicen debido a que los datos reportados por los investigadores son muy diferentes. Sin embargo, aunque el comportamiento normal de los delfines consiste en realizar buceos poco profundos, no necesariamente implica que en determinadas situaciones no puedan realizar inmersiones profundas.

Scholander(1940, en Butler, 1988) indica que un buceo de duración normal en la marsopa(Phocoena phocoena) es de 4 a 5 minutos. Harvey y Mate(1984), por medio de radiotransmisores determinaron la duración de los buceos de Eschrichtius robustus en la Laguna San Ignacio, México. El promedio fué de 1.57 ± 0.02 minutos ($n= 11,080$); el 51% (5,651) de los buceos fueron menores de 1 minuto, y el 99% (10,969) fueron menores de 6 minutos. La inmersión más larga fué de 25.9 minutos.

En las ballenas de Groenlandia(Balaena mysticetus) la duración promedio del buceo en los adultos es de 4.19 ± 6.176 minutos ($n= 296$), y el buceo más largo fué de 31.0 minutos(Würsig y col., 1986a).

Gallo(1984a) registró inmersiones de 10 y 11 minutos para los calderones, (Globicephala macrorhynchus); y de 20 minutos para una ballena de aleta.

Los cachalotes (Physeter macrocephalus) pueden hacer inmersiones a gran profundidad. Kooyman y Andersen(1969) reportan una profundidad máxima registrada de 1,134 metros(Tabla 1). El tiempo de inmersión para esta especie es de 80 minutos(Clarke, 1979); por su parte, Martin(1988) reporta que los machos adultos bucean por 40-80 minutos; las hembras y animales jóvenes lo hacen por periodos más cortos. Sin embargo, el récord para estos cetáceos se registró en 1969 en el Océano Indico, cuando dos cachalotes fueron capturados después de un buceo que duró 1 hora, 52 y 53 minutos, respectivamente. Se encontró que uno de los animales había tragado dos pequeños tiburones habitantes del fondo. La profundidad del suelo marino en esa área es de más de 3,000 metros(Gambell, 1989).

El Dr. Jonathan Gordon(comunicación personal, 1990) comenta que en las Islas Azores él ha registrado buceos a más de 500 metros, y en Sri Lanka a más de 800 metros. También menciona que las hembras y machos jóvenes típicamente bucean por cerca de 50 minutos; en los machos adultos ha registrado buceos de hasta 90 minutos, aunque éstos son usualmente más cortos.

El Zifio calderón del Norte(Hyperoodon ampullatus) puede permanecer sumergido hasta por dos horas(Bryden, 1988). Esta especializada capacidad para el buceo es el resultado de una serie de adaptaciones anatómicas, fisiológicas y etológicas que estos mamíferos han experimentado a lo largo de su evolución en el medio acuático.

Gran parte del conocimiento que ahora se tiene sobre la fisiología del buceo, se ha generado a partir de las investigaciones realizadas en el ser humano y en animales buceadores(patos, pinnípedos, manatíes, pingüinos, castores,), los cuales presentan mecanismos fisiológicos similares durante el buceo(Schlander, 1963; Hong y Rahn, 1967; Elsner, 1969; Kooyman y Andersen, 1969). "El hecho de que todos los animales buceadores hagan uso de mecanismos comunes, y que en un grado menor estos mecanismos estén presentes en los vertebrados no buceadores, sugiere que los primeros han tomado ventaja y han desarrollado mecanismos ya existentes"(Schmidt-Nielsen, 1979).

Los pinnípedos(especialmente las focas de Weddell, Leptonychotes weddelli) han proporcionado mayor cantidad de datos sobre inmersiones controladas en el laboratorio debido a su pequeño tamaño y a que es fácil domesticarlos(Schlander, 1963).

En este capítulo se analizarán las adaptaciones que permiten a los cetáceos superar los dos principales problemas que se presentan durante el buceo profundo: los efectos de la presión subacuática y la privación de oxígeno.

Tabla 1 . Profundidades de buceo en diferentes cetáceos

Especie	Profundidad	Método de observación
Mysticeti:		
- Ballena de aleta, <u>B. physalus</u>	500 m	- Arrojada, chocó con el fondo.
	355 m	- Manómetro en el arpón.
Odontoceti:		
- Delfín Piloto del P. Norte (<u>Globicephala macrohynchus</u>)	366 m	- Inferido a partir de sus hábitos alimenticios.
- Delfín de dientes ásperos (<u>Steno bredanensis</u>)	30 m	- Profundímetro fijo al cuerpo.
- Delfín mular del Pacífico, (<u>Tursiops truncatus gilli</u>)	50 m	- Durante la captura.
- Delfín mular del Atlántico, (<u>Tursiops truncatus</u>)	200 m	- Inferido a partir de sus hábitos alimenticios.
	92 m	- Observaciones visuales desde un batiscafo.
	185 m	- Vocalizaciones cerca de un batiscafo.
	170 m	- Entrenamiento para activar un timbre.
- Cachalote, <u>Physeter macrocephalus</u>	520 m	- Erosión.
	900 m	- Atorado en cable submarino.
	1134 m	- Atorado en cable submarino .

(Tomado de Kooyman y Andersen, 1969).

2.1. Efectos de la presión subacuática.

Durante sus inmersiones, los cetáceos quedan sometidos a intensas presiones, ya que cada 10 metros de profundidad representan un incremento de una atmósfera de presión sobre el cuerpo (Kooyman y Andersen, 1969; Schmidt-Nielsen, 1979; Zapol, 1987). Un animal que esté buceando a 200 metros (la cual es una profundidad bastante común para algunos cetáceos) está sometido a una presión de 20 atmósferas, lo que equivale a 20 Kg/ cm² (Vaughan, 1988).

Kooyman y Andersen (1969) explican que, conforme el animal desciende en el mar la presión ejerce 2 efectos peligrosos:

- A. Al incrementarse las presiones parciales de los gases respiratorios se incrementa también la cantidad de gases disueltos en los solventes corporales, y principalmente en la sangre.
- B. Comprime las cavidades que contienen aire (pulmones, senos aéreos de la cabeza y espiráculo).

2.1.1. Enfermedad por descompresión

Se produce cuando un buzo humano vuelve a la superficie después de pasar un tiempo considerable a gran profundidad (Schmidt-Nielsen, 1979). A mayor profundidad (Ley de Henry), se disuelven en los tejidos y la sangre cantidades mucho mayores de gases pulmonares (Kooyman y Andersen, 1969; Danty, 1978). En condiciones normales el nitrógeno pasa en forma inócua a la circulación, pero cuando el aire de los pulmones se somete a grandes presiones, el citado gas se disuelve en la sangre y los tejidos, pudiendo provocar narcosis (Zapol, 1987). Durante el ascenso, la presión a que está sometido el cuerpo va disminuyendo gradualmente; el nitrógeno abandona los tejidos y retorna al torrente circulatorio, de donde pasa a los pulmones para ser expulsado (Danty, 1978). Sin embargo, si el ascenso es demasiado rápido se produce una descompresión (un cambio brusco de presión), por lo que el nitrógeno no regresa a los pulmones con la suficiente rapidez para ser eliminado (Danty, 1978). El gas abandona la solución y forma burbujas en los tejidos y el torrente circulatorio, pudiendo provocar la muerte (Schmidt-Nielsen, 1979; Zapol, 1987).

2.1.2. Compresión de las cavidades aéreas del cuerpo

Un efecto de la presión subacuática es el aumento de la excitabilidad de las neuronas, que puede provocar convulsiones (Zapol, 1987). Otra consecuencia peligrosa es la compresión ejercida sobre los senos aéreos. Dichas cavidades son los pulmones, senos del oído medio y senos del espiráculo (Kooyman y Andersen, 1969). Durante el descenso, la presión comprime esas cavidades de acuerdo a la ley de Boyle. Significa que mientras mayor sea la presión del agua, menor será el volumen de los gases dentro de los senos aéreos. Si la presión sigue aumentando, tal compresión puede resultar dolorosa, y si el animal no logra igualar la presión ejercida desde el exterior, los vasos sanguíneos de esa región pueden expandirse y reventar, provocando así graves hemorragias (Zapol, 1987). En los cetáceos existen expansiones de la cavidad del oído medio que forman sacos neumáticos debajo de la base del cráneo y sirven para aislar el sonido y equilibrar las presiones variables a que están sometidos bajo el agua (Young, 1985). La cavidad del oído medio está revestida por una membrana mucosa delgada que posee un rico suministro venoso. Cuando un cetáceo bucea, la diferencia de presión entre el exterior e interior obliga a la sangre a penetrar dentro del plexo venoso. Al llenarse éste, el aire se comprime, reduciendo así el espacio y equilibrando la diferencia de presión (Kooyman y Andersen, 1969).

2.2. Modificaciones del sistema respiratorio

En términos generales, el sistema respiratorio de los cetáceos está estructurado en la misma forma que en los mamíferos terrestres. Sin embargo, debido a que los primeros han evolucionado en un medio completamente diferente al terrestre, encontramos algunas modificaciones importantes desde el punto de vista adaptativo. Estas están estrechamente relacionadas con la gran capacidad que estos mamíferos tienen para el buceo profundo.

Los cetáceos pueden efectuar inmersiones a gran profundidad y permanecen mucho tiempo bajo el agua, ascienden rápidamente a la superficie y no se ha observado que presenten los síntomas de la enfermedad por descompresión (Kooyman y Andersen, 1969; Slijper, 1976; Schmidt-Nielsen, 1979). Para comprender mejor cómo los cetáceos logran evitar la descompresión, tenemos que establecer una serie de comparaciones entre algunos animales buceadores y nuestra especie.

El ser humano generalmente no permanece bajo el agua por más de un minuto (Slijper, 1976). Como excepción a esa regla se han reportado casos de personas que han permanecido sumergidas por más tiempo del considerado normal para nuestra especie. Hong y Rahn (1967) mencionan que las buceadoras Japonesas llamadas "Amas", en ocasiones buceaban a profundidades de 25 metros y podían contener la respiración hasta por dos minutos.

A diferencia de estas pocas excepciones, la mayoría de los buzos tienen que utilizar tanques llenos de aire comprimido a fin de prolongar su permanencia bajo el agua. Durante ese tiempo reciben un aporte continuo de aire, por lo que están incorporando una cantidad cada vez mayor de nitrógeno a su organismo; mientras que los cetáceos sólo disponen del aire que inhalan antes de sumergirse (Schmidt-Nielsen, 1979), de tal forma que es poco el nitrógeno que entra a su torrente circulatorio y por lo tanto no se forman burbujas al ascender (Slijper, 1976). Sin embargo, esto no es suficiente para explicar la inmunidad de los cetáceos a la sobresaturación, ya que un buceador sin ningún equipo (a pulmón libre) que desciende repetidamente a profundidades considerables, también está en peligro de sufrir descompresión. Aunque un buceo o unos pocos intentos a 20 metros no tengan ninguna significación, muchos buceos a dicha profundidad son peligrosos (Schmidt-Nielsen, 1979).

Por lo tanto, los cetáceos deben tener otros mecanismos por los cuales se reduce aún más la cantidad de nitrógeno que pudieran incorporar a su cuerpo. Laurie (1933, en Kooyman y Andersen, 1969) propuso una hipótesis en la cual mencionaba que la sangre de los cetáceos contenía X organismos (posiblemente bac-

terias, las cuales absorberían el nitrógeno. Más tarde se supo que si se trataba de bacterias, pero se encontraron en la sangre debido a que se contaminaron las muestras. Scholander(1940, en Kooyman y Andersen, 1969) tomó en cuenta la anatomía del tórax; su hipótesis estaba basada en la medición del tamaño de los pulmones y otras vías aéreas de varios mamíferos marinos. Esta hipótesis es la más aceptada, por lo cual se efectuará un análisis comparativo de las principales características anatómicas del sistema respiratorio de los cetáceos, los pinnípedos y el ser humano.

2.2.1. Costillas

Una característica de los mamíferos marinos, pero especialmente de los cetáceos, es el pequeño número de costillas verdaderas(aquellas unidas directamente al esternón por medio de los cartílagos costales). Las costillas falsas son aquellas en las cuales los cartílagos costales no se unen al esternón, pero sí lo hacen con la costilla precedente(Kooyman y Andersen, 1969).

Los delfines son los menos especializados entre los cetáceos; tienen de 8 a 11 pares de costillas verdaderas, de un total de 11 a 15(Kooyman y Andersen, 1969). Los cartílagos costales de los Cachalotes y Zifios no están osificados y hay un número proporcionalmente mayor de costillas flotantes(las cuales no tienen conexión con el esternón u otras costillas, y no poseen cartílagos costales). Los Mysticetos son los más especializados de todos, ya que todas sus costillas, excepto el primer par, están libres de cualquier articulación esternal (Kooyman y Andersen, 1969). En los pinnípedos el número de costillas verdaderas es mayor, probablemente como resultado de su modo anfíbio de vida. La mayoría de especies tienen 15 pares de costillas, de las cuales 10 se articulan con el esternón(Kooyman y Andersen, 1969). En el ser humano la mayoría son costillas verdaderas, y sólo uno o dos pares son flotantes(Quiroz, 1976).

2.2.2. Diafragma

Otras características del tórax de los cetáceos que pueden ser adaptaciones importantes para soportar mejor los efectos de la presión durante el buceo profundo, son los pulmones colocados dorsalmente, y el diafragma en posición oblicua. Al descender el animal, la compresión empuja el diafragma hacia arriba, aplastando los pulmones contra la pared dorsal del tórax(Kooyman y Andersen, 1969). En los mamíferos terrestres, incluyendo al ser humano, el diafragma está dispuesto en forma perpendicular a la base de los pulmones(Quiroz, 1976).

2.2.3. Pasajes aéreos

Los pasajes aéreos de los cetáceos son relativamente estrechos. Por esta razón, y particularmente en el caso de los delfines(los cuales tienen grandes

pulmones), se presentan fluctuaciones significativas en la presión a través de todo el aparato respiratorio. Estas fluctuaciones imponen demandas muy estrictas a la estructura tisular de esos órganos; "así que no debería sorprendernos el encontrar varias adaptaciones estructurales a las variaciones de presión del aire en los pulmones, tráquea, laringe y faringe"(Slijper, 1976).

La tráquea es bastante corta en los cetáceos, pero su diámetro puede ser grande(más de 30 centímetros en algunas especies), además los anillos cartilagosos que le dan soporte están casi completos, tienen pequeñas interrupciones o están fusionados(Slijper, 1962, en Kooyman y Andersen, 1969). Los pulmones, en particular las paredes de los conductos y tabiques alveolares, contienen concentraciones altas de fibras elásticas. El refuerzo de las vías respiratorias facilita el colapso alveolar y una rápida exhalación e inhalación en la superficie del agua; el intercambio gaseoso rápido se efectúa gracias a la presencia de dos capas de capilares en los tabiques interalveolares(Goudapel y Slijper, 1958, en Kooyman y Andersen, 1969).

Michel y Fleischer(1984) estudiaron histológicamente el pulmón de ballenas grises(Eschrichtius robustus). Se observaron dos partes principales:el sistema ramificado(bronquios primarios y secundarios; y bronquiolos) y el parénquima. Se encontró la presencia de una gran cantidad de estructuras de soporte, características relacionadas a sus hábitos acuáticos. Por ejemplo, se observó una gran cantidad de cartílago hialino y tejido conectivo laxo alrededor de los conductos aéreos. En el parénquima no se encontró cartílago hialino, los septos alveolares son más gruesos y las ramificaciones alveolares más diseminadas.

Según Simpson y Gardner(1972, en Michel y Fleischer, 1984),esta es una característica de los cetáceos con mejor capacidad de buceo. Kooyman y Andersen (1969) citan los trabajos de varios investigadores, quienes han reportado que en Tursiops truncatus, Delphinapterus leucas, Physeter macrocephalus, Megaptera novaeangliae, Balaenoptera physalus y Balaenoptera musculus, se encuentran cantidades grandes de fibras elásticas dispersas a través del parénquima pulmonar.

Una gran variación en la estructura pulmonar(casi exclusiva de los Odontocetos) es la serie de esfínteres mioelásticos presentes en la sección terminal de los bronquiolos del delfín mular del Atlántico, Tursiops truncatus, el delfín común, Delphinus delphis, delfín azul, Stenella caeruleoalba y el delfín piloto común, Globicephala melaena. No se sabe que estas estructuras se presentan en varios de los grandes cetáceos: el cachalote, Physeter macrocephalus, la ballena de aleta, Balaenoptera physalus, ballena azul, B. musculus, la jorobada

(M. novaeanqliae) y el zifio(Hyperoodon ampullatus). La función de las citadas estructuras es difícil de determinar, aunque se sugiere que una serie de esfínteres(en lugar de uno: sólo para cerrar los alveolos) puede ser una adaptación para compensar la rápida fluctuación de la presión del aire en los pulmones durante buceos cortos y frecuentes(Kooyman y Andersen, 1969). La mayoría de especies que poseen esfínteres alveolares tienen capacidades pulmonares mayores y son buceadores de corta duración que efectúan inmersiones frecuentes y poco profundas(Goudapel y Slijper, 1958, en Kooyman y Andersen, 1969).

2.2.4. Importancia del tamaño pulmonar en el buceo profundo

Cuando un buzo desciende, la presión del agua le comprime el tórax, y en consecuencia el volumen pulmonar disminuye. La profundidad que puede alcanzar está limitada, naturalmente, por la compresión que el pulmón puede tolerar. Si se sumerge a una profundidad superior al nivel de máxima compresión pulmonar, sufre agobio doloroso, además, debido a que la presión hidrostática de los vasos sanguíneos es mayor a la presión del aire de los pulmones, los vasos pulmonares podrían reventar(Hong y Rahn, 1967).

Slijper(1976) menciona que " a menor tamaño de los pulmones, menos son los problemas ocasionados por la presión". Entre los cetáceos, sólo los mejores buceadores tienen pulmones pequeños(Kooyman y Andersen, 1969; Slijper, 1976).

En el ser humano los pulmones llenos ocupan aproximadamente un 7% del volumen corporal, en una ballena azul menos del 3%, y en el zifio Hyperoodon ampullatus, tan sólo el 1%(Scholander, 1940, en Schmidt-Nielsen, 1979). Tales datos demuestran la importancia que representa el hecho de que los cetáceos con mejor capacidad para el buceo tengan pulmones pequeños, ya que en los delfines, que no realizan buceos profundos ni de larga duración, los pulmones son proporcionalmente más grandes(Slijper, 1976). Los pinnípedos también poseen pulmones proporcionalmente más pequeños que los de mamíferos terrestres(Scholander, 1940, en Kooyman y Andersen, 1969). Un menor tamaño pulmonar también contribuye a que los cetáceos no presenten la enfermedad por descompresión, ya que es menor la cantidad de gases disueltos en la sangre, entre ellos el nitrógeno(Slijper, 1976).

2.2.5. Volumen pulmonar

Otro factor que puede ayudar a evitar la descompresión es el volumen de aire que contengan los pulmones antes de la inmersión. En este aspecto encontramos diferencias significativas en el comportamiento respiratorio de nuestra especie, los pinnípedos y los cetáceos. Un buzo humano que se sumerge a pulmón

libre llena de aire sus pulmones antes de iniciar el buceo(Hong y Rahn, 1967). Los pinnípedos exhalar antes de iniciar el buceo(Kooyman y Andersen, 1969;Zapol, 1987).

Según Zapol(1987), el efecto de exhalar puede significar las siguientes ventajas:

A.- Se reduce la flotabilidad, por lo que se facilita el descenso.

B.- Al exhalar se reduce aún más el volumen de gas contenido en los pulmones.

Scholander(1940, en Kooyman y Andersen, 1969) realizó un experimento con la foca de casco(Cystophora cristata), en el cual el animal fué obligado a bajar a una profundidad de 300 metros en 3 minutos. Cuando fué subido(9 minutos después), no presentó reflejos y murió al poco tiempo. La autopsia reveló una abundancia de burbujas de gas en las arterias mesentéricas, por lo que su muerte se atribuyó a la descompresión. Scholander sugirió que la foca no estaba lista para el buceo y se sumergió con los pulmones llenos de aire.

Por otra parte, parece que los cetáceos inhalan antes de sumergirse(Kooyman y Andersen, 1969), aunque Clarke(1979) afirma que los cachalotes pueden a veces exhalar antes de la inmersión. El que los cetáceos inhalen antes de iniciar el buceo no implica que tengan que llenar totalmente sus pulmones. Slijper (1976) destacó la importancia de que los animales que bucean a grandes profundidades tomen sólo una pequeña cantidad de aire al iniciar la inmersión.

2.2.6. Colapso pulmonar

Conforme se desciende, el aumento de la presión del agua comprime los pulmones y empuja el aire al interior de los espacios muertos del tracto respiratorio(Schmidt-Nielsen, 1979). Puesto que esos conductos(a diferencia de los alveolos) no establecen contacto directo con la sangre, tampoco introducen nitrógeno en la circulación(Zapol, 1987). Al salir el aire de los pulmones, éstos se aplastan o colapsan. El aplastamiento continúa y entonces los pulmones se vuelven progresivamente atelectáticos conforme aumenta la profundidad(Kooyman y Andersen, 1969). Sin aire en los pulmones, el nitrógeno no puede entrar en la circulación. Otra razón de que el gas no pase a ésta es que la sangre que fluye al pulmón está probablemente detenida durante el buceo, así, incluso si los pulmones contienen algo de aire, cuando el animal alcanza la profundidad a la que se colapsan dichos órganos, no se introducirá nitrógeno al resto del cuerpo(Schmidt-Nielsen, 1979). La profundidad a la que se colapsan los pulmones varía en cada especie, y probablemente en cada individuo, ya que depende de la cantidad de aire que contengan dichos órganos.

2.3. Modificaciones del sistema circulatorio

La principal característica fisiológica del buceo es la total privación de la respiración durante el periodo que dura la inmersión. El sistema circulatorio debe jugar un papel importante en la adaptación a la apnea prolongada del buceo, por lo que puede esperarse que la adaptación a este periodo de asfixia se realice en base a la conservación del oxígeno(Elsner, 1969).

2.3.1. Almacenamiento de oxígeno

A. Capacidad de transporte de oxígeno

Los cetáceos poseen una capacidad de transporte de oxígeno mayor que la de mamíferos terrestres(Elsner, 1969; Lenfant, 1969; Kanwisher y Ridgway, 1983). Debido a que la frecuencia respiratoria puede ser menor a uno por minuto, los cetáceos utilizan hasta el 90% de su volumen pulmonar total en cada inhalación (Wood y Lenfant, 1982). Olsen y col.(1969, en Wood y Lenfant, 1982) observaron que un delfín piloto en cautiverio podía espirar hasta 40 litros de aire en medio segundo(88% del volumen pulmonar total). Además, se utiliza hasta el 12% del oxígeno presente en el aire inhalado, mientras que en los mamíferos terrestres se utiliza sólo el 4%(Vaughan, 1988). Aunque la capacidad de transporte de oxígeno de la sangre humana(20 ml de oxígeno/100 ml de sangre) está en la parte superior de la gama de las especies terrestres, los cetáceos y pinnípedos tienen capacidades que van desde 30 a 40 ml de oxígeno por 100 ml de sangre - Schmidt-Nielsen, 1979)

B. Hemoglobina

La concentración de dicha proteína varía notablemente entre las diferentes especies, y se ha comprobado que existe una relación entre la concentración de hemoglobina y el grado de actividad del animal. Elsner(1969) encontró que en muestras sanguíneas tomadas de mamíferos marinos en cautiverio, sus concentraciones de hemoglobina parecían estar disminuídas. Por ejemplo, la concentración en un elefante marino del Norte(Mirounga angustirostris)(el cual había estado en cautiverio por 20 meses) promedió 19 gramos/100 ml de sangre; mientras que 2 individuos en su medio natural promediaron 22.1 gramos/100 ml. En otro caso, la concentración de hemoglobina en Orcinus orca disminuyó de 17.6 a 15.5 gramos /100 ml en los 10 días siguientes a su captura.

Otra característica importante de la hemoglobina de los cetáceos es que posee una capacidad de combinación con el oxígeno mayor que la de mamíferos terrestres(Lenfant, 1969).

C. Mioglobina

Es una proteína cuya función es igual a la de la hemoglobina, pero se encuentra localizada sólo en los músculos. Se ha encontrado que la mioglobina es abundante en los mamíferos marinos (Scholander e Irving, 1941, en Lenfant, 1969). Más recientemente otros autores han reportado el mismo resultado (Slijper, 1976; Schmidt-Nielsen, 1979; Kanwisher y Ridgway, 1983). La mioglobina también se encuentra en los músculos del ser humano y demás mamíferos, pero en cantidades mucho más pequeñas (Kanwisher y Ridgway, 1983). El color oscuro de la carne de los cetáceos indica que su contenido en mioglobina es mayor que en los mamíferos terrestres (Slijper, 1976). En los cachalotes, el color de la carne es muy oscuro, de apariencia casi negra. Otros cetáceos que no bucean por tanto tiempo ni a gran profundidad, tienen una carne de color más pálido (Gambrell, 1989).

Quando un ser humano bucea, las principales reservas de oxígeno de que dispone son: 34% en los pulmones, 41% en la sangre, 13% en los músculos y 12% en otros tejidos. En los cetáceos, el 9% se almacena en los pulmones. 41% en la sangre, 41% en los músculos y 8% en otros órganos (Slijper, 1976). La mioglobina constituye por lo tanto, una reserva de oxígeno puramente local, disponible para los músculos durante el buceo (Kanwisher y Ridgway, 1983). King y Hawkrigde, (1989) describen otro rol para la mioglobina que no había sido reportado previamente: el de facilitar el transporte de oxígeno en los músculos.

D. Volumen sanguíneo

En los mamíferos, las variaciones individuales y diferencias en el volumen de eritrocitos y en el volumen total de sangre está correlacionado con la actividad, comportamiento y el medio ambiente (Wood y Lenfant, 1982). Los pocos estudios que han sido reportados para los cetáceos indican que su sangre contiene menos eritrocitos por milímetro cúbico que la sangre de la mayoría de los mamíferos (Lenfant, 1969). El aumento en el número de eritrocitos en respuesta a las condiciones de hipoxia que se presentan durante el buceo profundo no es muy factible. Si se aumentara el número de células, la sangre se volvería tan viscosa que no sería capaz de fluir libremente; el corazón debería trabajar excesivamente para bombearla a través del sistema vascular. El aumento del volumen sanguíneo es un modo de aumentar la cantidad de hemoglobina del cuerpo sin aumentar la viscosidad de la sangre (Schmidt-Nielsen, 1979).

Se ha demostrado que el volumen sanguíneo de los mamíferos marinos es mayor que el de los mamíferos terrestres (Elsner, 1969; Kanwisher y Ridgway, 1983;

Zapol, 1987). En los primeros el volumen está entre 91 a 132 ml/Kg de peso corporal, mientras que en el ser humano es de aproximadamente 75 a 80 ml/Kg(Wood y Lenfant, 1982).

Elsner(1969) describe los trabajos de Ridgway y Johnston(1966) sobre los volúmenes sanguíneos y las concentraciones de hemoglobina en tres especies de cetáceos. Los valores promedio se muestran en la Tabla 2. Se puede notar que el almacenamiento de oxígeno(una función del volumen sanguíneo y de la cantidad de hemoglobina circulante) es más alto en la marsopa de Dall, Phocoenoides dalli, y es más bajo en el delfín hocico de botella, Tursiops truncatus. Ridgway y Johnston(1966) observaron que la especie con la mayor capacidad de almacenamiento de oxígeno es también la más activa y la que efectúa buceos más prolongados.

Tabla 2

Valores promedio de volumen sanguíneo y concentración de hemoglobina

Especie	Volumen sanguíneo (ml/Kg peso corporal)	Hemoglobina (gr/100 ml sangre)
Marsopa de Dall, <u>Phocoenoides dalli</u>	143	20.3
Delfín de lados blancos, <u>Lagenorhynchus obliquidens</u>	108	17.0
Delfín hocico de botella, <u>Tursiops truncatus</u>	71	14.4

(Modificado de Ridgway y Johnston, 1966).

E. Rete mirabilia(Redes admirables)

Las rete mirabilia están compuestas por pequeñas arterias que se bifurcan en todas direcciones. Se enrollan unas con otras formando una especie de maraña y pueden intercomunicarse. A través de los capilares, estas pequeñas arterias pasan junto a una red igualmente enmarañada de pequeñas venas eferentes(fig. 7).

Las rete mirabilia se localizan en la cavidad torácica y la región cervical, a lo largo de la columna vertebral, en la base del cerebro y sobre la parte externa de la base del cráneo(Slijper, 1976). La presencia de estas redes también ha sido detectada en las aletas pectorales, aleta dorsal y caudal de los cetáceos(Elsner, 1969).

La función de estas estructuras ha sido sugerida por una gran cantidad de investigadores. Bryden(1988) reúne las principales teorías, las cuales se describen

a continuación:

- 1) Estas estructuras desempeñan algún papel en la resistencia de los cetáceos a la descompresión. Dichas redes "atrapan" las burbujas de nitrógeno que pueden formarse durante los buceos frecuentes.
- 2) Toda la sangre que sale del corazón hacia el cerebro, pasa a través de una gran rete mirabilia que se encuentra en la parte superior de la cavidad torácica. Se ha opinado que las rete pueden ayudar a mantener un flujo sanguíneo uniforme hacia el cerebro.
- 3) Pueden servir como reservorios de sangre oxigenada, lo que ayudaría a prolongar la duración del buceo.
- 4) Funcionan como dispositivos termorreguladores(sistema de intercambio de calor por contracorriente) (ver página 37).

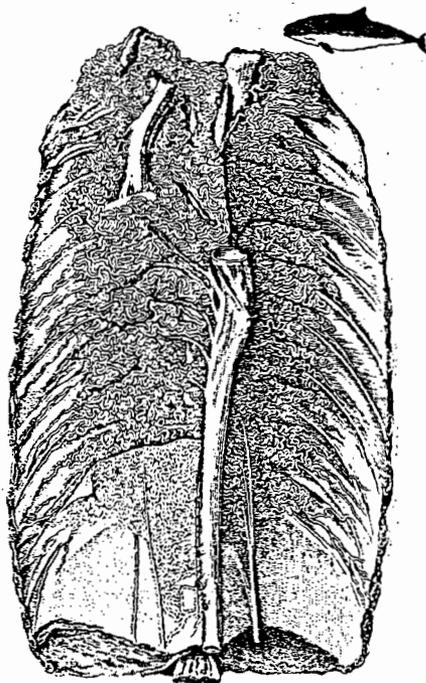


Fig. 7. Parte interior del tórax(sección dorsal) de una marsopa común, Phocoena phocoena, con su rete mirabilia. (Tomado de Slijper, 1976).

2.3.2. Ajustes cardiovasculares durante el buceo

La combinación de la capacidad de transporte de oxígeno relativamente alta

alta y el gran volumen sanguíneo permiten a los cetáceos un mayor almacenamiento de oxígeno(Elsner, 1969). No obstante, esta reserva rara vez duplica la de animales no buceadores. Ya a finales del siglo pasado, los fisiólogos Charles R. Richet y Christian Bohr(en Scholander, 1963) se dieron cuenta de que el oxígeno almacenado en la sangre, pulmones y músculos no era suficiente para mantener el metabolismo aerobio normal del animal mientras dura la inmersión(Scholander, 1963). Estas evidencias sugieren que:

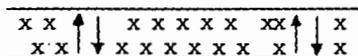
- 1) Los requerimientos de oxígeno durante el buceo disminuyen.
- 2) El oxígeno disponible ha sido redistribuido de tal forma que se conserve más eficazmente durante el buceo.

Parece que ambos ajustes desempeñan un papel central en la adaptación de los animales buceadores a los largos periodos de apnea(Elsner, 1969).

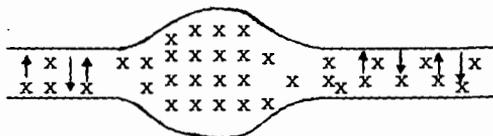
A. Bradicardia

Es una disminución de la frecuencia cardiaca. Fue la primera observación de una adaptación fisiológica especial en las especies buceadoras(Elsner, 1969), y se presenta en todos los animales buceadores estudiados: focas, delfines, hipopótamos, vacas marinas, castores, patos, pingüinos, cocodrilos y tortugas (Scholander, 1963). También ocurre en los seres humanos, pero es más profunda en especies que bucean habitualmente, como los pinnípedos y cetáceos(Zapol, 1987). En estos se presenta una extrema bradicardia durante el buceo, desde 120 hasta 12 latidos por minuto. El intervalo entre los latidos(5 segundos) puede ser particularmente peligroso para el cerebro y el tejido cardiaco debido al daño que puede ocasionar la falta de oxígeno. El principal peligro está en la pronunciada disminución en la presión sanguínea durante la diástole(Nie, 1985a).

Los pinnípedos y cetáceos presentan un engrosamiento importante del revestimiento elástico de la aorta(bulbus aortae), de tal forma que se dobla el diámetro de la aorta ascendente(fig. 8). Esta disposición puede generar la energía (a través del retroceso elástico) necesaria para mantener la presión diastólica (Wilson, 1989). El Dr. C.J. van Nie(comunicación personal, 1991) explica que el bulbo de la aorta(bulbus aortae) funciona como un "amortiguador", nivelando las variaciones de presión en la aorta ascendente provocadas por la función del ventrículo izquierdo. Así, existirá una presión sanguínea constante en las arterias coronarias y en los vasos cerebrales durante los prolongados periodos diastólicos



Pared sin fibras elásticas extras.



Pared del bulbo con una alta cantidad de fibras elásticas.

Fig.8.Representación anatómica esquemática del bulbo de la aorta. Dibujo proporcionado por C.J. van Nie, 1991.

Aunque la bradicardia también se ha reportado en nuestra especie, existe una diferencia singular: al medio minuto de buceo son alarmantemente comunes las arritmias(irregularidades en el latido cardiaco) ; fenómeno que no se ha observado en los animales buceadores(Scholander, 1963).

En un buceador humano la bradicardia aparece a los 20 o 30 segundos(Scholander, 1963). Hong y Rahn(1967) fijaron electrodos al tórax de mujeres buscando ras de perlas(Amas). Mientras nadaban hacia el fondo, un electrocardiógrafo registraba su ritmo cardiaco. En la fig. 9 puede apreciarse que antes de la inmersión, el corazón de estas mujeres latía a un ritmo promedio de unos 100 latidos por minuto. Durante la inmersión la frecuencia descendió hasta que, a los 20 segundos después de la inmersión, había descendido a 70 latidos; y a los 40 segundos bajó a unos 60 latidos por minuto.

Con respecto a los cetáceos, Elsner(1969) hace referencia a los trabajos de otros autores que han reportado la bradicardia en delfines, orcas, ballenas grises y globicéfalos. También se ha demostrado una profunda bradicardia en dos delfines hocico de botella del Pacífico, Tursiops truncatus gilli. Estos animales fueron entrenados para bucear en el fondo de una piscina. Se registraron inmersiones de hasta 4 minutos y 42 segundos de duración. En la fig. 10 se observa que la frecuencia cardiaca disminuyó rápidamente de 90 a 12 latidos por minuto conforme continuó el buceo(Elsner, 1969).

Kanwisher y Ridgway(1983) realizaron experimentos con delfines hocico de botella del Atlántico, Tursiops truncatus, en su hábitat natural, y no encontra

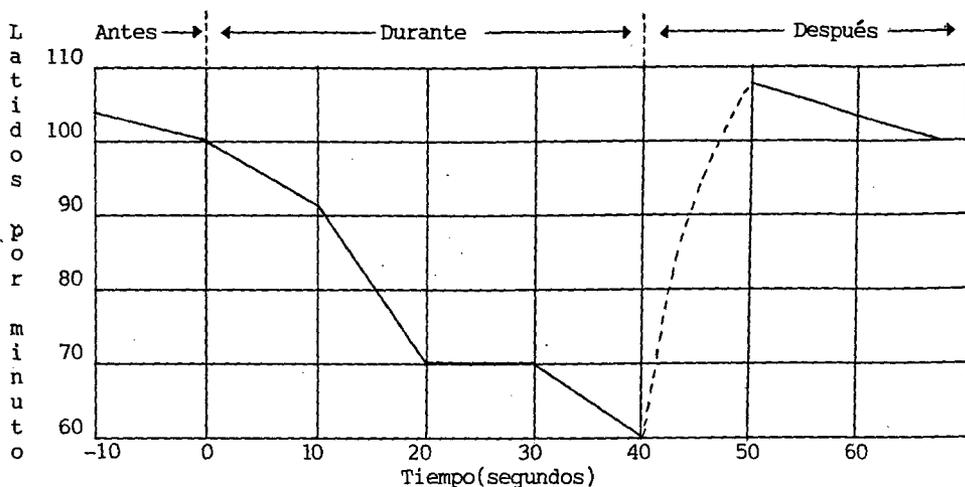


Fig. 9. Ritmo cardiaco promedio de un grupo de Amas Coreanas medido antes, durante y después de la inmersión. Todas las buceadoras alcanzaron una profundidad de unos 4.5 metros. (Tomado de Hong y Rahn, 1967).

ron la marcada bradicardia reportada por Elsner(1969). Esto se atribuye al comportamiento de la especie, realizan buceos cortos y a poca profundidad para no agotar sus reservas de oxígeno. Zapol(1987) realizó estudios de los buceos libres de la foca de Weddell, *Leptonychotes weddelli*, en la Antártida. Observó que los animales que efectuaban inmersiones poco prolongadas no presentaban la profunda bradicardia observada en las inmersiones obligadas en el laboratorio.

¿ Por qué, en éste, hasta las inmersiones breves desencadenaban la respuesta característica de las inmersiones prolongadas en el mar ?. Al principio del buceo la foca parecía decidir si su incursión sería larga o corta, y si recurriría o no a medidas de ahorro de oxígeno. En el laboratorio, la foca, que no sabía cuánto tiempo estaría sumergida, se preparaba para lo peor(Zapol, 1987). Puede deducirse que la bradicardia registrada no fué producida en condiciones normales de buceo. En éstas, la disminución de la frecuencia cardiaca se presenta sólo en las inmersiones prolongadas y no en los buceos cortos, que representan la mayoría(Zapol, 1987).

Esto lo podemos observar también en el caso de los delfines estudiados por Elsner(1969). El experimento fué efectuado en condiciones de laboratorio(buceo obligado), por lo que la situación de tensión provocada en los animales pudo inducir la profunda bradicardia registrada.

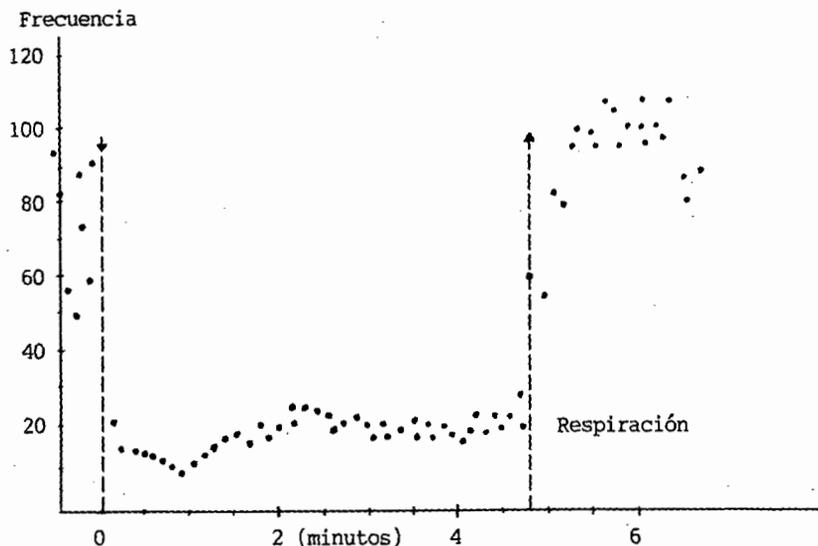


Fig. 10. Frecuencia cardíaca del delfín hocico de botella del Pacífico, *Tursiops truncatus gilli*, entrenado para bucear bajo mandato. El intervalo del buceo está indicado por las flechas. (Tomado de Elsner, 1969).

B. Estructura del corazón

Algunos investigadores han estudiado el corazón de los cetáceos y otros mamíferos acuáticos con la finalidad de encontrar características estructurales (macro y microscópicas) que ayuden a explicar su especializada capacidad de buceo. Slijper(1976), basándose en estudios sobre el peso del órgano, su forma general, arquitectura interna y la distribución de tejido elástico en su sistema arterial, concluyó que " el corazón de los cetáceos no da la más ligera indicación de adaptación a la vida acuática o a sus hábitos de buceo".

Nie(1989a) señala que las características macroscópicas del corazón de cetáceos pequeños no difieren mucho respecto al de mamíferos terrestres. En relación a la topografía de las arterias coronarias, los trabajos de Nie(1985b; 1989b) demuestran que no existen diferencias significativas entre algunos pinnípedos, cetáceos y nuestra especie.

Sin embargo, Nie y otros investigadores han efectuado estudios histológicos en los que se han encontrado algunas características que pudieran contribuir a la adaptación al medio por parte de los mamíferos acuáticos, por lo que dichos trabajos se describirán a continuación:

a. Fibras de Purkinje(f.P)

Su función es la de conducir el estímulo originado en el nódulo sinoauricular, desde el nódulo auriculoventricular y sus ramificaciones, hacia las fibras musculares ordinarias. El diámetro de las fibras varía de acuerdo con la especie.

Nie(1986a) analizó las f.P en los corazones de 5 focas comunes(Phoca vitulina vitulina), 4 focas del Baikal(Pusa sibirica), 2 neonatos de la foca peluda (Arctocephalus australis), 4 marsopas de puerto(Phocoena phocoena), y 2 delfines de hocico blanco(Lagenorhynchus albirostris). El diámetro de las f.P fue mayor en los corazones de los cetáceos que en el de los pinnípedos. Además, las fibras están envueltas en una delicada capa fibrosa, la cual es rica en elementos nerviosos autónomos. Este científico asume que "esas características pueden influenciar la velocidad de propagación del estímulo eléctrico en su camino a las fibras musculares cardiacas, y por lo tanto, la frecuencia del latido cardiaco, especialmente en la iniciación de la bradicardia provocada por el buceo!"

b. Nódulo sinoauricular y células ganglionares autónomas

La frecuencia cardiaca es iniciada a través y bajo la influencia del sistema de conducción del corazón(Nie, 1983). También se acepta que el sistema es controlado en casos especiales por ambas partes del sistema autónomo(ortosimpático y parasimpático). La influencia del primero provoca un incremento de la frecuencia cardiaca, mientras que la influencia del parasimpático ocasiona una disminución de la misma(Rushner, 1958; Munel, 1982; en Nie, 1986b).

Nie(1986b) analizó histológicamente el nódulo sinoauricular en los corazones de 2 delfines de hocico blanco, 4 marsopas de puerto, 4 focas del Baikal y 3 ratas almizcleras(Ondatra zibethicus). Para fines comparativos, se examinaron también los corazones de seres humanos, bovinos, chivos, perros y cerdos. Se encontró que en los mamíferos acuáticos el número de células ganglionares autónomas en las cercanías del nódulo sinoauricular, es mucho mayor que en los mamíferos terrestres analizados. Este resultado concuerda con el reportado para la foca común(Nie, 1983) y para la marsopa de puerto(Nie, 1988). En base a las evidencias mencionadas, Nie(1986b) concluye que: " La profunda bradicardia producida en los mamíferos acuáticos durante el buceo es causada por un predominio de la actividad del nódulo sinoauricular, a través de la parte parasimpática del sistema nervioso autónomo".

C. Redistribución del flujo sanguíneo

La bradicardia ocasiona que menos sangre sea bombeada por el corazón, por lo que el flujo sanguíneo decrece en proporción a la frecuencia cardiaca (Elsner, 1969). Al disminuir el flujo, la presión arterial tendría que disminuir proporcionalmente. En los experimentos realizados por Scholander (1963), Elsner (1969) y Zapol (1987), se ha demostrado que en los pinnípedos la presión arterial no disminuye, sino que se mantiene casi constante. Esto se debe a que los vasos sanguíneos periféricos han sufrido una vasoconstricción, provocando ésta una disminución del consumo de oxígeno en los órganos.

En la década de 1930, Lawrence Irving (en Scholander, 1963) concluyó que la base de la defensa contra la asfixia en los animales tenía que ser algún mecanismo para la redistribución selectiva de la circulación durante el buceo, con suministro preferencial del oxígeno almacenado a los órganos que menos soportan la falta del gas. La mayor parte de los tejidos del cuerpo muestran una tolerancia considerable a la asfixia. Sin embargo, el corazón y el cerebro son extremadamente sensibles a la falta de oxígeno.

En los animales buceadores sólo el sistema nervioso central recibe un flujo sanguíneo que no varía durante el buceo y la recuperación, mientras que los demás órganos reciben poca o ninguna irrigación (Hochachka, 1981).

Los trabajos de Scholander (1963) con focas, revelaron que tanto la arteria mesentérica como la renal (que llevan sangre al intestino y a los riñones, respectivamente) dejan de hacerlo durante el buceo. Zapol (1987) midió el flujo sanguíneo dirigido hacia varios tejidos de la foca de Weddell durante una inmersión de laboratorio. Se encontró que el suministro de sangre a la retina, cerebro y médula espinal (todos ellos vitales para la navegación y el control motor) se mantenían en el nivel normal. El corazón recibía sangre, pero en menor cantidad para ajustarse al menor gasto del órgano. Otros dos tejidos recibían un flujo normal: las glándulas suprarrenales, y en focas grávidas, la placenta. El que las suprarrenales reciban un aporte normal quizá tenga que ver con el hecho de que éstas elaboran gran cantidad de cortisol. Algunos indicios sugieren que dicha hormona colabora en la estabilización de las neuronas durante las inmersiones, evitando con ello la aparición de convulsiones inducidas por la presión del agua (ver página 15). El mismo autor confirmó que durante las inmersiones de laboratorio, la foca corta sustancialmente el flujo de sangre a la mayoría de órganos y tejidos. Cuando el flujo cesa, muchos de los órganos dejan de funcionar hasta que el animal sube en busca de aire.

D. Metabolismo anaerobio

Uno de los tejidos que deja de recibir sangre durante el buceo prolongado es el muscular. Al cesar el aporte sanguíneo, la mioglobina comienza a liberar localmente el oxígeno unido a ella (Chapman y Mitchell, 1965; Kanwisher y Ridgway, 1983). Si la inmersión se prolonga, dicha reserva de oxígeno es agotada y entonces los músculos cambian a un metabolismo anaerobio (Elsner, 1969). A esta forma de obtención de energía se le conoce también como "glucólisis anaerobia" ya que se realiza en ausencia de oxígeno; el producto final de la glucólisis es el ácido láctico (De Robertis y De Robertis, 1985).

Al estudiar la concentración de ácido láctico en la sangre de la foca de puerto, Phoca vitulina vitulina, Scholander (1963) notó que durante las inmersiones de laboratorio la concentración del metabolito aumentaba mucho en el tejido muscular, pero no en la sangre; luego, cuando la foca comenzaba de nuevo a respirar, el ácido láctico pasaba a la corriente circulatoria. Sin embargo, se ha demostrado que las focas no liberan ácido láctico a la circulación durante o después de viajes por mar de hasta 20 minutos: en las inmersiones cortas normales (es decir, la mayoría de buceos de las focas) los músculos no recurren al metabolismo anaerobio que se ha observado en las inmersiones de laboratorio y deben por lo tanto recibir algo de sangre durante el buceo. Sin ácido láctico que degradar después de la inmersión, o con muy poco, la foca vuelve a la pesca a los pocos minutos después de tomar unas cuantas bocanadas de aire en la superficie (Zapol, 1987). Este autor comenta que es importante cambiar a un metabolismo anaerobio cuando falta oxígeno, pero ello puede resultar extremadamente peligroso. El aumento de los niveles de ácido láctico disminuye el potencial de hidrógeno (PH) de la sangre y puede provocar acidosis, que origina calambres, debilita la capacidad de contracción del corazón e incluso provoca la muerte.

Los mamíferos marinos poseen una capacidad de amortiguación del PH sanguíneo mayor que la de los mamíferos terrestres (Lenfant, 1969). Esto no es sorprendente, en vista de los hábitos de buceo de esos organismos. La suspensión de la respiración durante la inmersión conduce a una acumulación de metabolitos ácidos que necesitan un incremento de esta capacidad de amortiguación.

Vaughan (1988) y Brix (1989) mencionan que la sangre de los cetáceos presenta una mayor tolerancia a las altas concentraciones de CO_2 , lo cual reduce la acidosis después de un buceo prolongado.

Antes de finalizar el segmento relativo a los ajustes cardiovasculares, es conveniente tomar en cuenta algunas consideraciones importantes en el estudio

de la fisiología del buceo, con la finalidad de que el lector no llegue a conclusiones erróneas.

La mayoría de experimentos han sido realizados en condiciones de laboratorio, donde el término "buceo" consiste en impedir que los animales suban a la superficie, y se logra cerrando el acceso a la cámara de respiración (Butler, 1989). Se concluyó que el oxígeno contenido dentro del cuerpo es preferencialmente suministrado a los tejidos dependientes de oxígeno (cerebro y corazón), mientras que el resto del cuerpo, incluyendo a los músculos, se vuelve isquémico y metaboliza anaeróticamente, produciendo ácido láctico. Además, el consumo total de oxígeno se reduce por debajo del nivel de reposo y el incremento de la resistencia periférica es compensada por una reducción proporcionalmente similar en el gasto cardíaco. Esto resulta por medio de una disminución en la frecuencia cardíaca por debajo del nivel de reposo, la "clásica" bradicardia del buceo (Butler, 1988).

Si analizamos el comportamiento de buceo en los cetáceos, podemos observar que, con pocas excepciones, la mayoría de las inmersiones son de poca duración (ver páginas 12 y 13). Los cachalotes, Physeter macrocephalus, pueden efectuar buceos prolongados; pero esto no significa que todas sus inmersiones sean tan largas. Lockyer (1977, en Butler, 1989) estableció que estos cetáceos pueden bucear por más de una hora, pero de 931 buceos registrados en animales de todos los tamaños, menos del 5% fueron mayores de 30 minutos y la mayoría fueron menores de 10 minutos.

Si la mayoría de buceos son cortos, al parecer no hay necesidad de que se recurra a los mecanismos de conservación de oxígeno: profunda bradicardia, redistribución del flujo sanguíneo y el metabolismo anaerobio. Si por cualquier razón el buceo se prolonga, la frecuencia cardíaca disminuirá a niveles muy bajos, los órganos no esenciales durante el buceo dejarán de recibir sangre. Los músculos cambiarán a un metabolismo anaerobio al faltarles oxígeno y producirán ácido láctico. De esta forma el animal disminuirá su consumo total de oxígeno, con lo que podrá permanecer por más tiempo bajo el agua.

Butler (1988) sugiere que "durante la gran mayoría de los buceos de los mamíferos acuáticos, el metabolismo es casi, si no es que completamente aeróbico". Esto no significa que no haya ajustes cardiovasculares asociados a dichos buceos. Si los hay, lo que en realidad ocurre es que la profunda bradicardia y demás respuestas metabólicas registradas en cetáceos y pinnípedos durante las inmersiones forzadas de laboratorio no reflejan las condiciones metabólicas

reales de las inmersiones voluntarias, sino que han sido inducidas y aumentadas por la tensión a que se someten dichos organismos durante los experimentos de laboratorio.

3. Regulación de la temperatura

"En una escala de tiempo evolutivo, la zoogeografía histórica (el estudio de cómo la distribución de las especies ha cambiado con el tiempo) es afectada por la historia de los cambios climáticos, la deriva continental y la respuesta evolutiva de los grupos animales a dichos factores. Sin embargo, para comprender los patrones de distribución necesitamos también examinar los factores que pueden afectar la distribución. Estos factores incluyen: profundidad y topografía del fondo marino, temperatura del agua, salinidad, así como la disponibilidad y abundancia de alimento" (Corkeron, 1988).

La distribución de los cetáceos en los océanos del planeta es influida por la temperatura del agua. Se sabe que algunas especies habitan en aguas cálidas, otras migran estacionalmente desde los polos hacia regiones tropicales; y por último, existen especies cuya distribución está limitada a las heladas aguas Árticas y Antárticas (Corkeron, 1988). El amplio rango de distribución de los cetáceos sugiere una gran adaptabilidad para hacer frente a los grandes cambios de temperatura que se presentan cuando estos animales migran o bucean (Irving, 1969).

Quizá el mayor problema fisiológico para un animal que pasa toda su vida en el agua, es el relacionado con su capacidad para regular su temperatura corporal. Esto se debe principalmente a las propiedades térmicas del agua, cuya conductividad térmica es 25 veces mayor que la del aire (Kasting y col., 1989). La tasa de pérdida de calor por parte de un endotermo sumergido en agua es de 10 a 100 veces mayor que la tasa de pérdida en el aire a la misma temperatura (Kanwisher y Sundness, 1966, en Vaughan, 1988). A pesar de ello, los cetáceos mantienen una temperatura interna constante, aunque ésta es ligeramente menor a la de otros mamíferos (Irving, 1969) (Tabla 3).

Kasting y col. (1989) reportan una temperatura de 36°C para una orca y de 35.8°C para una beluga; ambas mantenidas en cautiverio. En los mamíferos acuáticos puede analizarse con mayor propiedad la pérdida de calor que la que puede realizarse en los terrestres (Kanwisher, 1982). Kasting y col. (1989) explican que la pérdida de calor en los cetáceos está gobernada por dos procesos:

- 1) Conducción de calor desde el núcleo corporal a la piel.

2) Transferencia de calor de la piel hacia el agua.

Tabla 3
Temperaturas corporales registradas en cetáceos

Especie	Localidad	Temperatura(°C)
-Ballena de aleta, <u>Balaenoptera physalus</u>	Noruega	35.6
-Marsopa de puerto, <u>Phocoena phocoena</u>	Noruega	38(Sobrecalentado)
-Delfín piloto del Pacífico Norte, <u>Globicephala scammoni</u>	California	35.0 - 36.0
-Delfín hocico de botella, <u>Tursiops truncatus</u>	Florida	36.5

(Modificado de Irving, 1969).

Schmidt-Nielsen(1979) considera que la pérdida de calor tiene lugar solamente por conducción, convección, y mediante la radiación. El enfriamiento por evaporación en el medio acuático es imposible, ya que para que ésta se produzca es necesario que el medio externo(agua) tenga una temperatura superior a la del animal. Además, se sabe que los cetáceos no presentan glándulas sudoríparas (Warshall, 1974; Kanwisher y Ridgway, 1983). En conclusión, los principales mecanismos por los cuales estos mamíferos regulan su temperatura corporal son:

- A) La presencia de una capa de grasa subcutánea.
- B) Ajustes circulatorios.
- C) Elevación del metabolismo basal.
- D) Una forma corporal más favorable .

En los organismos endotermos, los mecanismos termoregulatorios consisten en una serie de ajustes fisiológicos que sirven para establecer un estado térmico estable y para mantener un equilibrio entre la ganancia y pérdida de calor. El grado en que tales ajustes son requeridos, depende altamente de la temperatura externa. En general puede establecerse que existe una zona termoneutra de metabolismo constante, en la que el aislamiento variable(principalmente debido a los ajustes circulatorios) es suficiente para mantener un estado térmico estable. Cuando la temperatura ambiental disminuye, ciertos mecanismos se activan con el fin de evitar una caída en la temperatura corporal. Esta regulación

contra el enfriamiento es primeramente lograda por reducción de la pérdida de calor, y es conocida como "regulación física". Si ésta no es suficiente para mantener constante la temperatura corporal, la producción metabólica de calor tiene que incrementarse por encima de la tasa basal, como una segunda línea de defensa; ésta es conocida como "regulación química".

3.1. Capa de grasa

En los mamíferos terrestres la presencia de pelo constituye una barrera térmica eficaz con la que evitan la pérdida de calor (Vaughan, 1988). En los cetáceos el ancestral pelaje ha sido sustituido por una capa de grasa localizada entre la piel y el músculo (fig. 11). Dicha capa difiere en grosor con respecto a la especie, tamaño, sexo y en su distribución en el cuerpo (Irving, 1969).

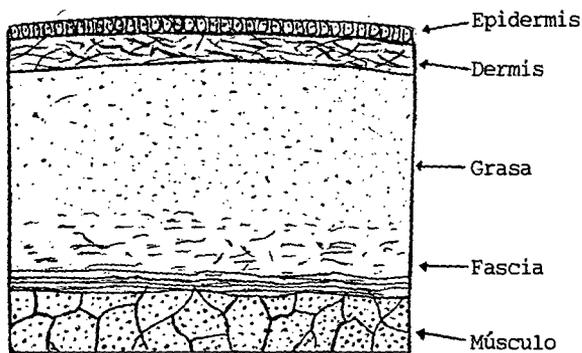


Fig. 11. Dibujo esquemático de la disposición de la capa de grasa en los cetáceos. (Tomado de Warshall, 1974).

Los cetáceos, a diferencia de otros mamíferos acuáticos (como las focas, morsas, nutrias), pasan toda su vida en el agua, y algunas especies habitan en aguas que se hallan en el punto de congelación o cerca de éste (Kanwisher, 1982).

En el Ártico, donde la temperatura del agua puede ser de -2°C , la diferencia de temperatura a través de la capa de grasa de una marsopa de puerto es de casi 40°C (Kanwisher y Ridgway, 1983). Puesto que la tasa de pérdida de calor en un cuerpo es proporcional a la diferencia entre su temperatura corporal y la del agua, es indispensable que estos mamíferos reduzcan su conductancia térmica, por lo que su capa de grasa representa el principal mecanismo para lograrlo (Vaughan, 1988). Los lípidos son malos conductores del calor, así que la grasa subcutánea de estos organismos constituye un buen aislante térmico (Wilson, 1989).

3.2. Ajustes circulatorios

Desde el punto de vista más simple, se puede considerar a un endotermo como una fuente de calor rodeada por una capa aislante. Un termostato central (localizado en el hipotálamo) registra la temperatura corporal y realiza los ajustes fisiológicos necesarios. Este modifica la producción y pérdida de calor de modo que la temperatura profunda del cuerpo se mantiene dentro de límites estrechos. De otra forma, el animal se enfriaría o sobrecalentaría. Este ajuste térmico continuo entre el aporte y la pérdida es necesario, dado que la magnitud de la fuente interna de calor del animal (al igual que la capacidad de enfriamiento y calentamiento del ambiente que lo rodea) puede variar dentro de amplios límites (Kanwisher, 1982); por ejemplo, durante el buceo o las migraciones de los cetáceos. Con respecto a la grasa de estos mamíferos, no sólo es una capa aislante inerte, debido a que está altamente vascularizada (fig. 12) y participa activamente en la regulación térmica (Warshall, 1974).

Las necesidades de un endotermo requieren del movimiento de cantidades variables de calor a través de diferentes tejidos. Un flujo sanguíneo excesivo puede ser utilizado para el transporte correspondiente de una cantidad variable de calor. Estos cambios en el flujo de calor son producidos por la disminución (vasoconstricción) o el aumento (vasodilatación) en el diámetro de los vasos sanguíneos locales. Este es el medio primario para controlar el flujo de calor hacia la superficie corporal, aumentándolo cuando está caliente y disminuyéndolo cuando está fría (Kanwisher, 1982).

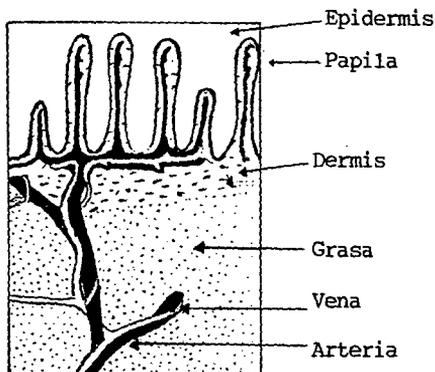


Fig. 12. Dibujo esquemático de la piel de un delfín. Las venas y arterias están entrelazadas, formando así un sistema de intercambio de calor por contracorriente. (Tomado de Warshall, 1974).

Para comprender mejor cómo en los cetáceos se llevan a cabo los ajustes circulatorios, se utilizará un análisis teórico sobre las diferentes situaciones térmicas a que se ven expuestos estos mamíferos. Esto se debe a que hasta el momento no existe suficiente evidencia experimental directa sobre la manera en que los cetáceos regulan su temperatura corporal.

3.2.1. Termorregulación en aguas frías

Algunas especies habitan permanentemente en estas aguas, como la beluga, Delphinapterus leucas, el narval, Monodon monoceros, y la ballena de Groenlandia, Balaena mysticetus. Las especies migratorias permanecen en las aguas frías (Árticas y Antárticas) sólo durante el Verano con fines alimenticios. En las especies que están expuestas constantemente a la pérdida de calor, la respuesta vascular parece ser la vasoconstricción, y se presenta en la piel y tejidos superficiales. La piel llega a enfriarse tanto que iguala a la temperatura del agua (Yablokov y col., 1974, en Kasting y col., 1989); debido a esto disminuye el gradiente de temperatura entre el interior del cuerpo y el agua, y por lo tanto se reduce la pérdida de calor (Kanwisher, 1982). El cuerpo de los cetáceos carece de grasa a nivel de las aletas pectorales, dorsal y caudal (Irving, 1969). Si éstas estructuras no están aisladas es de suponerse que exista una considerable pérdida de calor a través de ellas. Es aquí donde surge el interrogante de cómo se conserva el calor en dichas estructuras. Estas regiones deben recibir sangre que les suministre oxígeno y nutrientes; sin embargo, un flujo sanguíneo a través de ellas a temperatura corporal causaría una pérdida significativa de calor.

Esta cuestión saca a la luz un dispositivo de ingeniería biológica verdaderamente admirable: el sistema de intercambio por contracorriente. Irving (1969) comenta que la presencia de manojos o plexos vasculares (para los cuales se utiliza el término "rete mirabilia") localizados en las aletas pectorales, dorsal y caudal de los cetáceos, ha dado origen a mucha especulación en relación a su posible función.

Scolander y Schevill (1955, en Kasting y col., 1989) sugirieron que la circulación de las aletas está diseñada de tal forma que funciona como una estructura de conservación de calor por contracorriente. Un sistema de flujo por contracorriente está basado en un arreglo particular de los vasos circulatorios, de tal modo que las venas están en contacto con las arterias y se disponen paralelamente a ellas. En la fig. 13 se ilustra un diagrama de la aleta caudal de un cetáceo. En esa región periférica, la sangre arterial (más caliente) fluye

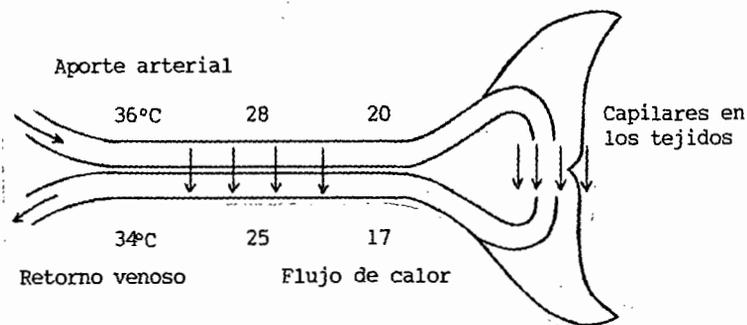


Fig. 13. Representación esquemática del sistema de intercambio de calor por contracorriente en la aleta de un cetáceo. (Modificado de Warshall, 1974).

hacia una región de menor temperatura. La sangre venosa que ha pasado a través de la aleta tiene menor temperatura que la sangre arterial, debido a que ha perdido calor hacia el medio. Dado el contacto que se establece entre la vena y la arteria, el calor de la sangre arterial pasa a la sangre venosa que retorna hacia el corazón. Mediante este mecanismo de conducción de calor de la arteria a la vena, la sangre que llega a la aleta no pierde tanto calor hacia el agua como lo haría la sangre arterial que no hubiera transferido cierta cantidad de calor a la sangre venosa. Dicho sistema promueve un intercambio de calor hacia la sangre que regresa al cuerpo, pero no obstante, permite que esta lleve los nutrientes esenciales y oxígeno a las células periféricas. El sistema también asegura que la sangre venosa no tenga una temperatura muy baja, que pudiera actuar como un estímulo para la producción de calor (Wilson, 1989).

La circulación sanguínea en las extremidades es por lo tanto considerablemente más fría que en el tronco, pero éstas pueden funcionar perfectamente (Schlander, 1957). Para aquellas especies de cetáceos que se encuentran permanentemente o estacionalmente en aguas frías, es de vital importancia que la temperatura del tronco no varíe. No es sorprendente que las extremidades sean consideradas menos importantes desde el punto de vista térmico que el cerebro, donde el cambio de 1°C es fisiológicamente importante (Kanwisher, 1982).

Estas redes o sistemas por contracorriente no son exclusivas de los cetáceos. Se ha demostrado que en el cuerpo humano existe una cierta transferencia de calor desde la arteria a la vena (fig. 14), sin embargo, el intercambio es

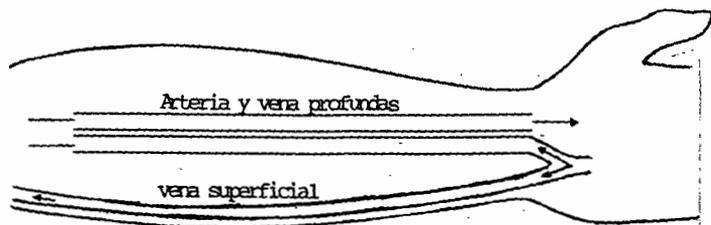


Fig. 14. Intercambio de calor por contracorriente en el antebrazo humano. Existen dos retornos venosos diferentes. Uno en la superficie, proporciona la mayor pérdida de calor hacia el aire. El otro se encuentra en la profundidad del brazo a lo largo de la arteria, donde se realiza el intercambio por contracorriente. En condiciones de calor las venas superficiales estarán en uso y pueden ser vistas fácilmente en el dorso. En condiciones de frío, las manos permanecerán más frías que las partes profundas del cuerpo, ya que son menos críticas desde el punto de vista térmico. (Tomado de Kanwisher, 1982).

incomparablemente menor que en los animales que han de exponer sus extremidades al frío durante mucho tiempo. En el ser humano las arterias están junto a una vena dispuesta paralelamente, mientras que en los cetáceos este arreglo se ha modificado de tal forma que las arterias están completamente rodeadas por un plexo o manojo de venas. Esto aumenta la superficie de contacto con la arteria y por consiguiente, la eficiencia del intercambio térmico es mayor (Bryden, 1988).

Ante condiciones de frío extremo, la vasoconstricción periférica y la presencia de intercambiadores de calor por contracorriente minimizan la pérdida de calor. No obstante, el animal puede en ciertas ocasiones llegar a sobrecalentarse, por ejemplo, durante la depredación. Herman (1980) menciona que las respuestas defensivas de los cetáceos ante un depredador (orcas o tiburones) varían, pero pueden incluir el buceo, huida, evasión, defensa en grupo o contra-ataque (ver Lowry y col., 1987; Arnborn y col., 1987).

Cuando se produce un ataque, en algunas ocasiones se realiza una considerable actividad física productora de calor, tanto en el depredador como en la presa. Podría pensarse que si el animal está aislado por la capa de grasa no podrá deshacerse del exceso de calor producido; sin embargo, debe recordarse que las aletas no poseen grasa y por lo tanto pueden utilizarse como estructuras disipadoras de calor. Pero ¿Cómo logran eliminar el exceso de calor si poseen un sistema que evita la pérdida del mismo? La respuesta se basa en una modificación de la circulación venosa. Schmidt-Nielsen (1979) comenta que las

disposiciones anatómicas de los intercambiadores de calor son tales que un aumento del aporte sanguíneo y un incremento de la presión arterial pueden provocar que el diámetro de la arteria central aumente, lo que a su vez hace que las venas que rodean a dicho vaso se compriman y colapsen. La sangre venosa debe ahora volver por medio de otras venas de utilización alternativa que están situadas más próximas a la superficie de la aleta. Dado que se "cortocircuita" el intercambiador de calor, la sangre arterial pierde calor frente al agua, y la sangre venosa regresa al corazón sin ser recalentada, enfriando así el núcleo corporal. El sistema circulatorio de las aletas de los cetáceos puede funcionar tanto para la conservación como para la disipación del calor (Bryden, 1988) (fig. 15).

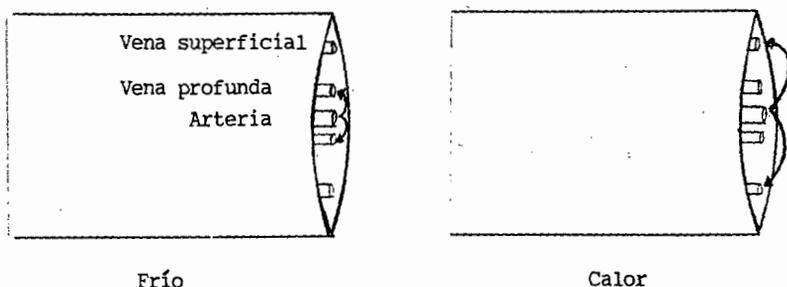


Fig. 15. Representación esquemática de la desviación de sangre venosa bajo condiciones de frío y calor. (Tomado de Schmidt-Nielsen, 1981a).

3.2.2. Termorregulación en aguas cálidas

Existen muchas especies de cetáceos que se distribuyen en aguas tropicales durante todo el año. Las especies migratorias se dirigen a los trópicos en el invierno con fines reproductivos (Corkeron, 1988).

Un animal que desarrolle una intensa actividad física (por ejemplo, las peleas entre machos que compiten por una hembra para efectuar la cópula) puede incrementar su metabolismo en unas 10 veces. Durante dicha actividad se produce calor a una velocidad mucho mayor que la disipación del mismo. Puesto que el encéfalo de los mamíferos comienza a funcionar anormalmente cuando se le somete a temperaturas de sólo 4 a 5°C por arriba de la temperatura basal, es importante proteger a ese órgano del calor producido durante el ejercicio físico intenso (Vaughan, 1988). El animal debe eliminar ese exceso de calor para evitar el

sobrecalentamiento. Esto se logra " desconectando " el intercambiador de calor por contracorriente; se produce entonces una importante vasodilatación que permite que aumente el flujo sanguíneo hacia las aletas y pared corporal, dando como resultado una mayor pérdida de calor hacia el agua(Schmidt-Nielsen, 1979).

El hecho de que un cetáceo se encuentre en aguas cálidas no significa que no pueda verse expuesto a un " enfriamiento " cuando bucea. Irving(1969) menciona que bajo la superficie del agua, la temperatura disminuye conforme aumenta la profundidad. Aún en la línea Ecuatorial, la temperatura del agua en el Atlántico se reduce de 27°C a 14°C al llegar a los 200 metros, y a 4°C a los 600 metros, profundidades en las cuales el cachalote bucea. Este cetáceo realiza descensos de 123 metros por minuto y ascensos de 154 metros por minuto(Clarke, 1979). Si el animal efectúa un buceo a 600 metros, el descenso durará aproximadamente 5 minutos. Debido a que las respuestas vasculares de vasodilatación y vasoconstricción son comunes en todos los endotermos(Vaughan, 1988), podemos esperar que este rápido cambio de temperatura estimule los receptores del frío, el hipotálamo procesaría dicha información y se provocaría la vasoconstricción y activación de los sistemas de intercambio de calor por contracorriente. Cuando el animal ascendiera se invertirían las respuestas vasculares, debido a que la temperatura del agua aumenta al acercarse a la superficie. Dado que el descenso como el ascenso son rápidos, los cachalotes y otros cetáceos experimentan variaciones bruscas en la temperatura externa, lo que revela una gran flexibilidad termorregulatoria que les permite ampliar en forma importante su rango de distribución vertical en los océanos.

3.3. Metabolismo basal

En los endotermos la pérdida de calor debe ser igual a la producción del mismo para que su temperatura interna se mantenga constante(Kanwisher, 1982). Debido a su gran conductividad térmica, el agua representa una gran pérdida de calor para los cetáceos(Kasting y col., 1989). Dicha pérdida es reducida por medio de la capa de grasa y de los ajustes vasculares antes citados. Sin embargo, si la temperatura del agua es muy baja, dichos mecanismos no son suficientes para evitar la disipación de calor corporal hacia el entorno. Como para temperaturas ambientales muy bajas no se puede aumentar el aislamiento(capa de grasa), se necesita un aumento en el metabolismo basal para equilibrar la pérdida de calor(Kanwisher, 1982).

Según Wilson(1989), la producción metabólica de calor en un animal se infiere habitualmente a partir de:

- 1) Calorimetría indirecta: En éste método se determina el oxígeno consumido en el intercambio respiratorio del gas, y es una medida del total de procesos oxidativos que se producen en el animal.
- 2) Calorimetría directa: El animal se coloca en una caja con agua y se determina el calor que fluye del animal por medio de la tasa de aumento de la temperatura del líquido.

Kanwisher y Ridgway(1983) estudiaron a la marsopa de puerto(Phocoena phocoena); utilizaron la técnica de calorimetría directa para determinar su tasa metabólica. Para precisar las dimensiones del problema enfrentado por la especie en aguas frías, estos investigadores estimaron cuánto calor metabólico tendrían las marsopas que generar para mantener su temperatura interna constante. Cuando se efectuaron los cálculos para estimar la pérdida de calor, la única conclusión a que llegaron fué que con un metabolismo común(es decir, igual al de los mamíferos terrestres) una marsopa no podría mantenerse caliente en las frías aguas del Norte.

Las tasas metabólicas de numerosos mamíferos terrestres han sido ordenadas en lo que se ha llamado la " Curva Ratón-Elefante". Se creía que, dado el peso corporal del animal, uno podría estimar cercanamente a partir de esta curva, la tasa metabólica de cualquier mamífero.. Kanwisher y Ridgway(1983) encontraron que la tasa metabólica de las marsopas fué tan alta que estaba en claro desacuerdo con los datos obtenidos a partir de mamíferos terrestres. Había dos formas de explicar la paradoja:

- A) Que el metabolismo de los cetáceos no se adapta a la curva Ratón-Elefante; esto significa que dichos organismos pueden tener una tasa metabólica basal intrínsecamente mayor que permite aún a un pequeño cetáceo sobrevivir en agua helada.
- B) Que los cetáceos tienen una tasa metabólica normal, pero que al ejercitarse todo el tiempo cuando ellos están en aguas fría, pueden generar suficiente calor " extra " para evitar enfriarse demasiado.

Los resultados probaron estar claramente a favor de la primera de las dos posibles explicaciones: estas pequeñas marsopas tenían tasas metabólicas basales dos o tres veces mayores que las de mamíferos terrestres del mismo peso (Kanwisher y Ridgway, 1983). Es importante mencionar que ya antes otros investigadores habían llegado a la misma conclusión(ver Kasting y col., 1989).

Sin embargo, Innes y col.(1987) están en desacuerdo con esa proposición, al afirmar que las tasas metabólicas basales de cetáceos y mamíferos terrestres son similares cuando éstas son medidas bajo condiciones estandarizadas. "Esa conclusión es el resultado de muy pocos estudios que han examinado las tasas basales en los cetáceos, y falta evidencia de que los animales empleados en dichos estudios reunieran los criterios para la determinación de la tasa metabólica basal" (Kasting y col., 1989). Debido a tal controversia, los antes citados retomaron la cuestión de la determinación de la tasa metabólica basal. Los propósitos de su trabajo fueron:

- A) Determinar si, en efecto los cetáceos tienen tasas metabólicas mayores que las esperadas de acuerdo a su peso.
- B) Determinar si la elevada tasa metabólica basal reportada para los cetáceos era aplicable a los de mayor tamaño, ya que todos excepto uno habían involucrado animales de menos de 60 kilogramos.

Los sujetos del estudio fueron tres orcas(Orcinus orca) y tres belugas (Delphinapterus leucas), mantenidos en cautiverio. La tasa metabólica basal se determinó por medio de la calorimetría indirecta. La conclusión a que llegaron fué que " las altas tasas metabólicas basales de estos cetáceos son un fenómeno real y no el resultado de irregularidades en las mediciones o en los animales". Asimismo comentan que" las dos especies que utilizamos pertenecen al suborden Odontoceti, así que la generalización de nuestras observaciones sobre la tasa metabólica basal al suborden Mysticeti sería cuestionable".

La única especie grande para la cual la tasa metabólica ha sido calculada fué una ballena gris inmadura mantenida en cautiverio, y pertenece al suborden Mysticeti(Wahrenbrock y col., 1974, en Kasting y col., 1989). Esta ballena era ligeramente mayor que una de las orcas estudiadas por Kasting y sus colaboradores; su última medición antes de ser liberada también sugiere una tasa metabólica basal considerablemente elevada con respecto a la predicha por la curva Ratón-Elefante. " Quizá, por consiguiente, las tasas metabólicas altas son comunes entre los cetáceos en general" (Kasting y col., 1989).

Esta elevación del metabolismo basal ha sido detectada en otros animales acuáticos como los pinnípedos(Irving, 1969), pingüinos(Kooyman y col., 1976), y en mujeres buceadoras que se dedican a la recolección de perlas(Hong y Rahn, 1967).

3.4. Efecto del tamaño corporal en la regulación térmica

El cuerpo de los cetáceos presenta una forma geométrica favorable con respecto a la regulación térmica. Esto se debe a que durante su evolución se ha producido una reducción en la longitud de las extremidades anteriores y las posteriores se han perdido, disminuyendo así el área superficial del cuerpo (Bryden, 1988). En cuanto a su tamaño, los cetáceos presentan una gran diversidad, desde las marsopas y delfines, que son las especies más pequeñas, hasta la ballena azul que llega a medir 30 metros (Rice, 1978b).

Vaughan (1988) comenta que, en general, el tamaño grande promueve la conservación del calor, mientras que el tamaño pequeño facilita la disipación del mismo; cuanto más grande es el animal, mayor es su volumen o masa respecto a su área superficial, y cuanto más pequeño es el animal, mayor es el área superficial respecto a su volumen.

Las especies de cetáceos pequeños poseen una mayor relación área superficial-volumen; esto significa que la superficie corporal a través de la cual se realiza el intercambio térmico es mayor si se le compara con el volumen corporal. Debido a eso, los cetáceos de menor tamaño pierden el calor corporal con más facilidad que los de mayor tamaño. Si éstos últimos conservan mejor el calor, ¿Por qué entonces poseen mayor cantidad de grasa?. Una ballena de Groenlandia (Balaena mysticetus) tiene una capa de grasa de hasta 50 centímetros de grosor (Bryden, 1988), mientras que en una marsopa de puerto (Phocoena phocoena) es de 2 centímetros de grosor (Kanwisher, 1982).

Kanwisher y Ridgway (1983) mencionan que, mientras que una marsopa puede equilibrar su pérdida de calor con la ayuda de una capa de grasa del grosor antes citado, una ballena podría hacerlo con un grosor no mayor de 2 milímetros. Sin embargo, tal ballena parece estar sobreaislada en un factor de 100 veces.

Estos investigadores se cuestionaron que, si en los grandes cetáceos la capa de grasa es más gruesa de lo que las necesidades de aislamiento requieren, ¿Para qué otras funciones sirve?. Primero, el tejido adiposo (el cual es bajo en gravedad específica) proporciona la suficiente flotabilidad para compensar la flotabilidad negativa de los músculos y el esqueleto. Segundo, constituye un almacén de energía lo suficientemente grande para satisfacer las necesidades metabólicas de estos animales durante sus largos periodos migratorios (Kanwisher y Ridgway, 1983).

Las especies de mayor tamaño son las que efectúan las grandes migraciones, por ejemplo, los cachalotes, ballenas azules, ballenas grises y jorobadas,

mientras que las especies pequeñas no lo hacen.

El tamaño corporal puede constituir un factor determinante para que una especie migre o nó. Se sabe que el metabolismo de un animal es inversamente proporcional a su tamaño (Schmidt-Nielsen, 1979; Kanwisher, 1982), es decir, mientras menor sea el tamaño corporal mayor será su metabolismo, y a mayor tamaño el metabolismo disminuye. Kanwisher (1982) señala que las grandes necesidades energéticas de los endotermos se reflejan directamente en su alimentación; así, un animal está siendo siempre consumido por su propio metabolismo. Cuanto mayor sea éste, más rápido se consumirá el animal si le falta alimento. Es decir que la tasa metabólica específica determina la frecuencia con que se debe alimentar un organismo.

Las tasas metabólicas de los cetáceos difieren en forma notable de una especie a otra. Los delfines tienen tasas metabólicas absolutas mucho más altas que las de las grandes ballenas. Debido a esto, las marsopas, delfines y otros cetáceos pequeños deben ingerir proporcionalmente más alimento que una especie grande (Kanwisher y Ridgway, 1983). " Para satisfacer la demanda de oxígeno para la producción de calor, la marsopa sacrifica su capacidad de buceo y limita también el tiempo disponible para la migración" (Kanwisher, 1982).

Por otra parte, si tomamos en cuenta la menor tasa metabólica absoluta de los grandes cetáceos y su capacidad para acumular una reserva energética en forma de grasa, se hace evidente que éstos son relativamente independientes de los suministros locales de alimento. Ellos pueden satisfacer sus necesidades metabólicas por 3 a 6 meses simplemente utilizando la mitad de su grasa; esto les permite alimentarse en las ricas aguas polares e ir a parir a sus crías a miles de kilómetros de distancia en las cálidas aguas tropicales (Kanwisher y Ridgway, 1983).

4. Equilibrio hídrico

Los ancestros de los cetáceos fueron animales terrestres (Barnes, 1984; Gingerich y col., 1990) que regresaron secundariamente a los océanos, y al hacerlo se han adaptado en términos generales al medio acuático. Sin embargo, " con respecto a los problemas del agua y de la sal todavía son animales esencialmente terrestres, y en comparación con los peces están fisiológicamente aislados del agua marina que los rodea (Schmidt-Nielsen, 1979). Goldstein (1982) señala que los cetáceos son hiposmóticos con relación a su ambiente, es decir, tienen una concentración de electrolitos menor que la del agua de mar, por lo que se enfrentan a tres principales problemas:

- 1) Están amenazados por la deshidratación, debido a la tendencia del agua a desplazarse hacia el ambiente más concentrado.
- 2) Existe un desbalance iónico, dado que el Magnesio, Sulfato y Calcio están más concentrados en el medio externo que en sus líquidos corporales y penetran continuamente al cuerpo.
- 3) Hay un exceso de sal que entra al cuerpo, ya sea por difusión a través de las membranas epiteliales expuestas al medio o por ingestión de la dieta.

Wilson (1989) refiere que para que cualquier organismo esté en equilibrio hídrico, es necesario que, sobre un periodo de tiempo más o menos amplio, toda pérdida esté compensada por una ganancia de agua igual. Los componentes del equilibrio hídrico son:

Pérdida de agua	Ganancia de agua
1. Evaporación	1. Bebida
2. Heces fecales	2. Agua presente en los alimentos
3. Orina	3. Agua metabólica
4. Leche	

(Modificado de Krogh, 1939).

4.1. Pérdida de agua

4.1.1. Evaporación respiratoria

El aire inhalado por un mamífero se calienta al pasar por los conductos nasales y tracto respiratorio superior, de forma que cuando llega a los pulmones está saturado de vapor de agua y ha alcanzado la temperatura corporal (Kolb, 1979). Cuando el animal inhala aire seco, el agua de la superficie húmeda de la cavidad nasal se evapora, haciendo que la temperatura de la superficie nasal

descienda por debajo de la del aire; al exhalar, el aire caliente cede progresivamente su calor y humedad conforme se acerca a las fosas nasales, de tal forma que el aire exhalado tiene una temperatura más baja que la corporal (Schmidt-Nielsen, 1981b).

La respiración afecta el balance hídrico de los mamíferos, ya que el aire espirado está saturado de vapor de agua y el inhalado no lo está. En consecuencia, el animal pierde agua en cada exhalación. Sin embargo, esta pérdida encuentra un obstáculo: el aire frío posee menor capacidad de contenido de agua que el aire caliente. El grado de enfriamiento del aire exhalado varía para cada especie y está estrechamente relacionado con las condiciones climatológicas del hábitat de los mamíferos. Schmidt-Nielsen (1981b) señala que el enfriamiento del aire exhalado constituye un mecanismo conservador de agua en mamíferos que habitan en los desiertos, como la rata canguro de Arizona (Dipodomys spectabilis) y el camello. Estos animales viven en regiones geográficas donde el agua es escasa, y es bien sabido que los camellos pueden permanecer sin beber agua hasta por dos meses.

Por otra parte, y aunque parezca irónico, los cetáceos también se enfrentan a la escasez de agua. El mar contiene suficiente; el problema es de que este líquido contiene unos 35 gramos de sal por litro.

Recientemente Kasting y col. (1989) detectaron que la temperatura del aire exhalado en los cetáceos es "significativamente más baja que la del núcleo corporal y no está saturado con vapor de agua" (ver tabla 4). Estos investigadores comentan que desconocen el mecanismo por el cual se reduce la temperatura del aire exhalado, aunque se ha sugerido que los cambios de presión del aire dentro del espiráculo (fosas nasales) pueden explicar el hecho de que los cetáceos exhalen aire insaturado con vapor de agua. Si la presión aumenta en el espiráculo, previo a la liberación del aire, esto podría resultar en la condensación de una porción del vapor en el espiráculo.

Los primeros tres individuos enumerados en la tabla 4 pertenecen a la especie Orcinus orca, mientras que los dos restantes a la especie Delphinapterus leucas. El estudio realizado por Kasting y col. (1989) prueba que el enfriamiento del aire exhalado en los cetáceos analizados disminuye la pérdida de agua por evaporación. Aunque resulta muy probable que este mecanismo fisiológico ocurra en las especies de mayor tamaño, es muy comprometedor generalizar en tal aspecto, principalmente si tomamos en cuenta que debido al gran tamaño de algunas especies se originan dificultades técnicas para el estudio de su fisiología.

Tabla 4
Pérdida evaporativa de agua en los cetáceos

Individuo	Temperatura exhalación	% Saturación	Pérdida de agua(mg/lt)
Hyak	29.3 ± 1.2	56	7.8 ± 1.0
Bjossa	30.2 ± 0.8	45	5.5 ± 0.3
Finna	30.0 ± 0.0	49	8.0 ± 1.4
Churchill	23.4 ± 1.2	65	1.1 ± 0.4
Kavna	24.0 ± 0.1	57	4.4 ± 0.8

(Modificado de Kasting y col., 1989).

4.1.2. Heces fecales

Los cetáceos, al igual que muchos otros animales, pierden agua contenida en las heces que expulsan como producto final de la digestión. La apariencia de las heces es semisólida, y al tacto tiene una consistencia muy suave (observación personal). Desafortunadamente, en la literatura consultada no se encontró información sobre el contenido hídrico de las heces de los cetáceos.

4.1.3. Orina

La formación de orina comprende los complejos procesos de filtración de la sangre y reabsorción de sustancias esenciales, incluyendo el agua. Los riñones son responsables del mantenimiento de la homeostasis, comprendiendo la regulación de los líquidos corporales, del equilibrio ácido-base, del equilibrio electrolítico y la excreción de los productos de desecho; también participa en el mantenimiento de la presión osmótica sanguínea (Graff, 1987). La realización de estas funciones requiere de la utilización de cantidades variables de agua, por lo que durante la formación de la orina se pierde una importante cantidad de agua.

Si un vertebrado bebe agua de mar, las sales son absorbidas y su concentración en los líquidos corporales aumentará. A menos que éstas sean eliminadas con un volumen de agua más pequeño que el que ha sido ingerido, no puede haber una ganancia neta de líquido. Las sales deben ser excretadas en una solución que sea al menos tan concentrada como el agua del mar; de otro modo el cuerpo se irá deshidratando cada vez más (Schmidt-Nielsen, 1979). ¿Cómo logran los cetáceos producir una orina concentrada ?.

McAlpine (1985) analizó los riñones de ballenas de aleta, ballena Sei, y de cachalotes, y confirmó que "los cetáceos marinos" poseen riñones más grandes

que los de mamíferos terrestres. Ni y Zhou(1988) estudiaron 21 marsopas de la especie Neophocaena phocaenoides, encontrando que el número promedio de glomérulos es de 3.26 millones(en humanos es de 1 millón); esto significa que los riñones de los cetáceos marinos son proporcionalmente más grandes que los de mamíferos terrestres de tamaño equivalente. Debido a que los cetáceos tienen altas tasas metabólicas basales y a que no poseen otros órganos de excreción accesorios aparte de los riñones, Ni y Zhou(1988) sugieren que " la causa principal del incremento en el tamaño de dichos órganos es el de aumentar la superficie funcional renal para solucionar las necesidades excretorias".

Por otra parte, Graff(1987) señala que en los humanos la absorción de agua en la porción distal de la nefrona está regulada por la hormona antidiurética o ADH, que es segregada por la hipófisis. Cuando el organismo necesita conservar agua se segrega ADH, y las paredes de los túbulos distales y colectores se tornan muy permeables, permitiendo de ese modo la reabsorción del líquido. Si el cuerpo necesita eliminar el exceso de líquido, se produce menor cantidad de ADH, las paredes tubulares se tornan menos permeables y el volumen excretado de orina aumenta. Como esta hormona se encuentra presente en todos los mamíferos, sería de particular interés el investigar la acción de esta hormona sobre el equilibrio hídrico de los cetáceos. Estos mamíferos producen una orina muy concentrada, indicando que en sus riñones se produce una reabsorción considerable de agua, reduciendo así la pérdida del líquido.

4.1.4. Leche

La producción de leche implica la utilización de importantes cantidades de agua. Una manera de disminuir la pérdida de líquido sería el producir una leche más concentrada. Schmidt-Nielsen(1979) menciona que la leche de los cetáceos es muy concentrada, conteniendo grasa en una proporción de 30 a 40 gramos por 100 mililitros, a diferencia de la leche de vaca que no suele contener más de 4 gramos por 100 mililitros. Esto se ha interpretado como una necesidad para el crecimiento rápido de las crías, y particularmente como un medio de transferir una gran cantidad de lípidos que se depositen en forma de grasa subcutánea y sirva como aislamiento térmico. Sin embargo, parece que el elevado contenido de grasa de la leche de los cetáceos contribuye también a " economizar" el agua del organismo materno durante la lactancia(Schmidt-Nielsen, 1979).

4.2. Ganancia de agua

4.2.1. Bebida

Como se mencionó anteriormente, para que exista un estado de equilibrio, la pérdida debe ser equivalente a la ganancia de agua, pero, ¿Cómo obtienen los cetáceos el agua necesaria para compensar la pérdida del líquido?. Podría pensarse que bastaría con beber agua de mar, sin embargo, aunque Hui(1981, en Toorn, 1987) ha demostrado que los delfines beben algo de agua de mar, aún existe muy poca información respecto a la cantidad y frecuencia con que lo hacen los cetáceos en general.

Schmidt-Nielsen(1979) comenta que una ballena que traga alimento con un alto contenido de sal o incluso agua de mar, puede ser capaz de eliminar la sal sin dificultad. Por otra parte, sabemos que el agua de mar es tóxica para el ser humano, y que un náufrago en el mar solamente acelera el proceso de deshidratación si la bebe. El efecto de beber agua de mar sobre el balance hídrico de un humano se compara con el de una ballena en la Tabla 5. Una ballena puede ingerir un litro de agua de mar y tener una ganancia neta de aproximadamente 1/3 de litro de agua pura después que las sales son excretadas. El riñón humano es menos poderoso; la máxima concentración de su orina está por debajo de la que hay en el mar, y si bebe un litro de esa agua, inevitablemente termina con una pérdida neta de aproximadamente 1/3 de litro, y está todavía peor que si no hubiera bebido.

Tabla 5
Balance hídrico en humanos y cetáceos

	Agua de mar consumida (ml)	Concentración cloruro (mMoles /Litro)	Orina producida (ml) (Conc. cloruro) (mMoles/L)	Balance hídrico	
Humano	1000	535	1350	400	-350 ml.
Ballena	1000	535	659	820	+350 ml

(Modificado de Schmidt-Nielsen, 1979).

4.2.2. Agua presente en los alimentos

El alimento que estos mamíferos acuáticos consumen varía considerablemente en su contenido de sal y agua(Schmidt-Nielsen, 1979). A continuación se enumeran algunas especies de cetáceos y su tipo de alimento. Lowry y col.(1987) han reportado que las orcas se alimentan de otros mamíferos marinos como las balle-

nas Minke, ballenas grises, morsas (Odobenus rosmarus), focas (Fam. Phocidae) y belugas. Katona y col. (1988) hacen mención que las orcas también consumen atunes cola amarilla (Thunnus thynnus), arenques (Clupea harengus), calamares e inclusive tortugas como la Laud (Dermochelys coriacea).

Los cachalotes se alimentan principalmente de cefalópodos (pulpos y calamares), aunque también consumen peces (Martin y Clarke, 1986).

Gallo (1984b) reporta que los delfines comunes (Delphinus delphis) ingieren peces como las anchovetas (Anchoa spp), sardinias (Sardinops sagax caerulea) y merluzas (Merluccius productus). En la Tabla 6 aparecen las seis especies de ballenas de la Familia Balaenopteridae. Su principal componente alimenticio lo constituyen crustáceos planctónicos conocidos como "Krill".

Tabla 6
Tipo de alimento en orden de selección

Especie	Alimento
<u>Ballena azul</u> <u>Balaenoptera musculus</u>	Eufásidos
<u>Balaenoptera physalus</u> Ballena de aleta	Eufásidos > copépodos grandes > peces gregarios > calamares.
<u>Balaenoptera edeni</u> Ballena de Bryde	Eufásidos = peces gregarios > copépodos.
<u>Balaenoptera borealis</u> Ballena Sei	Copépodos > anfípodos > eufásidos > peces gregarios > calamares.
<u>Megaptera novaeangliae</u> Ballena jorobada/yubarta	Eufásidos = peces gregarios > copépodos.
<u>Balaenoptera acutorostrata</u> Ballena Minke	Eufásidos = peces gregarios > copépodos.

(Tomado de Nemoto y Kawamura, 1977).

los cetáceos obtienen agua a partir de los tejidos de sus presas. Martin (1984) menciona que en el ser humano, la mayor parte del contenido hídrico proviene del agua ingerida o de la que está contenida en los alimentos. Esto podría también cumplirse para los cetáceos; sin embargo, resulta difícil asegurar si el mayor aporte hídrico lo obtienen bebiendo agua de mar o a partir de sus

presas. Schmidt-Nielsen(1979) señala que gran parte del alimento tiene un elevado contenido en sales, aunque su composición iónica se diferencía sustancialmente de la del agua de mar. Las plantas y los animales invertebrados, cuando son consumidos, presentan aproximadamente el mismo problema que el beber agua de mar. Los peces teleosteos marinos, como ya hemos visto, contienen mucha menos sal, y los cetáceos que subsisten primariamente a base de peces tienen menos problemas con la sal que los que se alimentan de plantas o invertebrados (Schmidt-Nielsen, 1979).

4.2.3. Agua metabólica

El agua también se forma como producto de reacciones moleculares de oxidación(Martin, 1984). La oxidación de un gramo de glucosa y de almidón dan lugar a 0.60 y 0.56 gramos de agua, respectivamente. La oxidación de las grasas proporciona mayores cantidades de agua que la que se obtiene de otros componentes: 1.07 gramos de agua por gramo de grasa(Wilson, 1989). La capa de grasa de los cetáceos constituye una importante reserva de lípidos que puede tener varias funciones(ver páginas 35 y 44). Dicha capa puede ser importante también en el balance hídrico, ya que a partir de los lípidos, los cetáceos pueden obtener agua adicional.

V. Capítulo 2. La ballena gris, Eschrichtius robustus.

1. Taxonomía

Clase: Mammalia
Orden: Cetacea
Suborden: Mysticeti
Familia : Eschrichtidae
Género : Eschrichtius
Especie : E. robustus



Fig. 16. Ejemplar adulto de la ballena gris.

2. Descripción física

2.1. Cabeza

Las ballenas grises tienen una cabeza estrecha y ahusada(fig. 17). La mandíbula superior tiene un contorno arqueado y translapa ligeramente sobre la mandíbula inferior(Barnes y Mcleod, 1984). El rostro(mandíbula superior) tiene hoyuelos, y cada una de estas depresiones contiene un pelo rígido(American Cetacean Society, 1990).

2.2. Barbas o placas de ballena

Eschrichtius robustus pertenece a los cetáceos que carecen de dientes. En su lugar tiene una serie de placas o barbas compuestas de queratina, creando una estructura en peine(fig. 18). Esta especie posee las más gruesas barbas y el menor número de ellas entre los Mysticetos vivos(Barnes y Mcleod, 1984). En cada lado de la mandíbula superior hay de 130-180 barbas; cada una mide de 5 a 25 centímetros de longitud(American Cetacean Society, 1990).

2.3. Surcos ventrales

Varias especies de cetáceos poseen surcos longitudinales en la garganta. Estos funcionan como pliegues que permiten probablemente que la garganta se expanda durante la alimentación. Dichos surcos aparecen en gran número en los Rorcuales(Fam. Balaenopteridae) y están ausentes en las especies de la Fam. Balaenidae. Las ballenas grises tienen solamente de 2 a 4 surcos(fig. 21)(Barnes

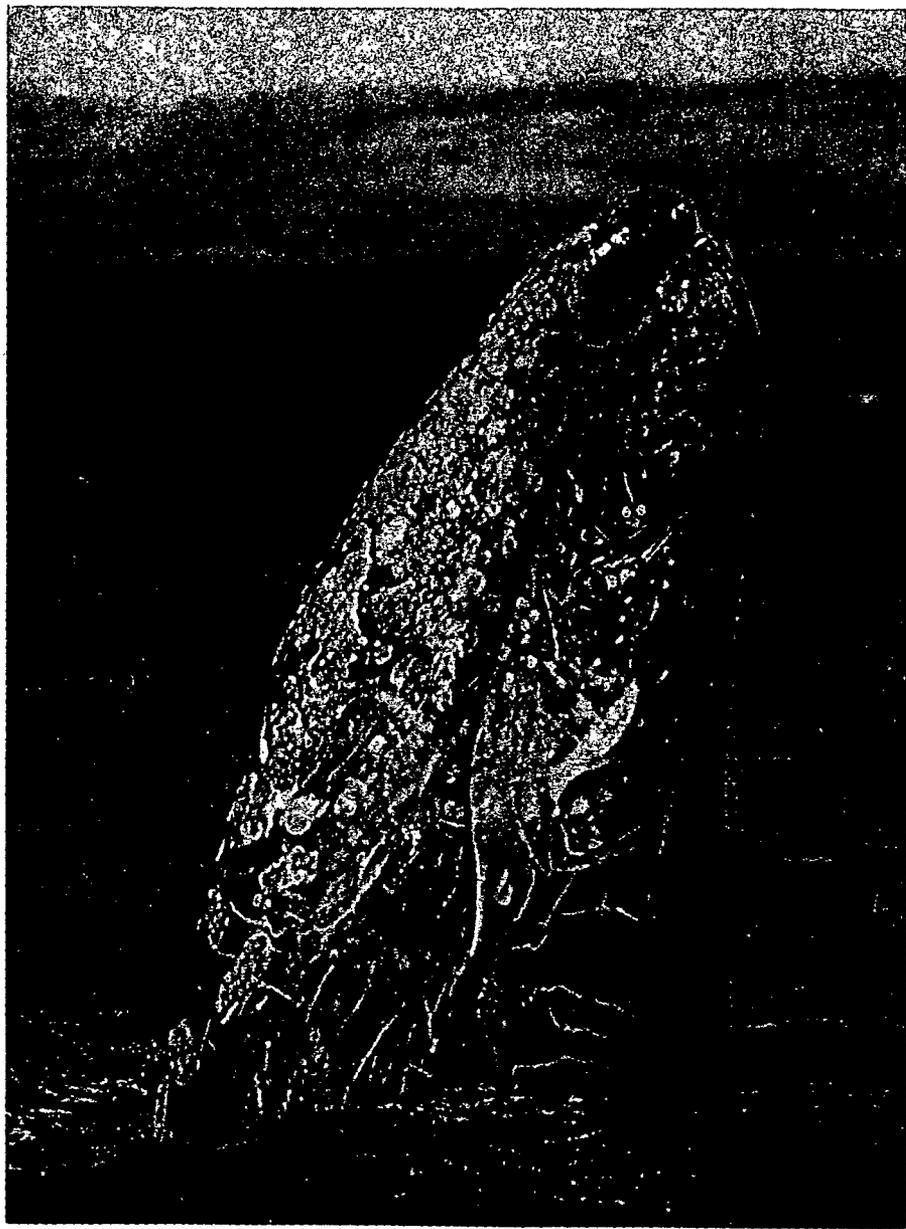


Fig. 17. Región cefálica de una ballena gris. (Fotografía tomada de Walker, 1971).

y Mcleod, 1984), y miden aproximadamente 1.5 metros de longitud(American Cetacean Society, 1990).

2.4. Aletas pectorales

En todos los cetáceos las aletas pectorales tienen forma de remo y no existen dígitos ni garras externas(Vaughan, 1988) (fig. 19). Entre los Mistice-
tos, sólo los Balaénidos retienen la condición primitiva de poseer 5 dígitos,

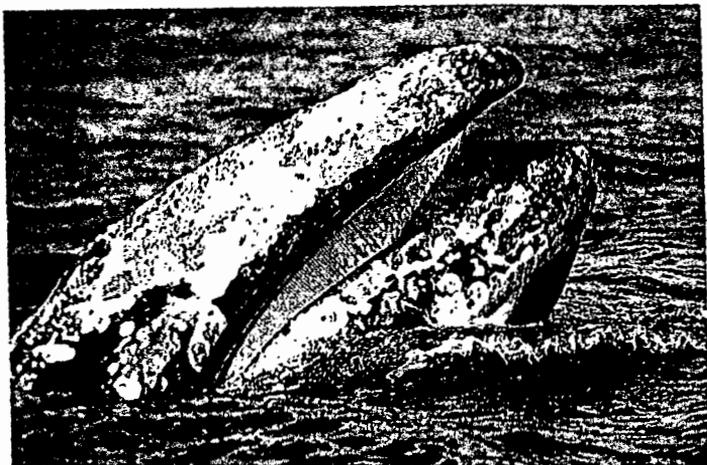


Fig. 18. Barbas o placas de ballena en E. robustus. Puede observarse también la gran cantidad de ectoparásitos y las manchas blancas en casi toda la cabeza. (Fotografía tomada de Swartz y Jones, 1987).

todos los demás Mistice-
tos vivos, incluyendo a E. robustus, tienen sólo 4 dígitos(Barnes y Mcleod, 1984).

2.5. Aleta dorsal

Las ballenas grises no poseen aleta dorsal. En lugar de ésta tienen una pequeña joroba(fig. 16), seguida de una serie de 6 a 12 protuberancias que se encuentran a lo largo del dorso hasta el pedúnculo caudal(Rice, 1978a).

2.6. Aleta caudal

Mide aproximadamente 3 metros de extremo a extremo y tiene una profunda hendidura en su centro(fig. 20) (American Cetacean Society, 1990).

2.7. Longitud y peso

La longitud del animal se determina midiendo la distancia que hay desde la punta del hocico hasta la hendidura de la aleta caudal(Rice y Wolman, 1971). La

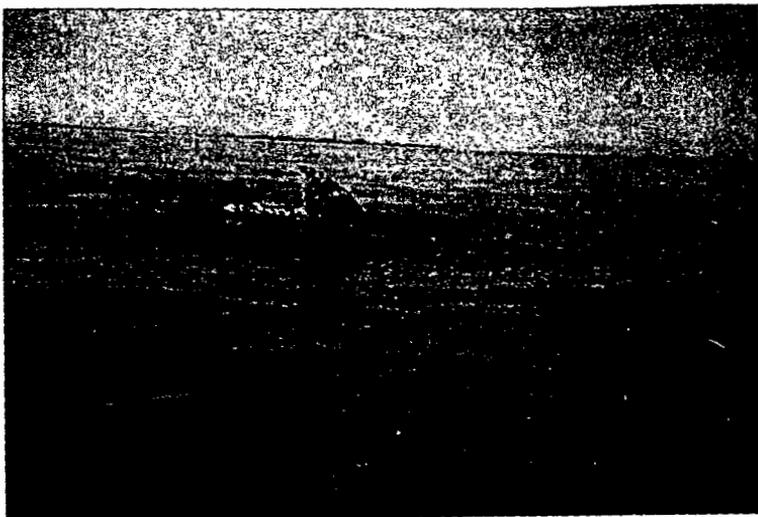


Fig. 19. Aleta pectoral izquierda de una ballena gris. Fotografía tomada por el autor en la Laguna Guerrero Negro, 1986).

mayor longitud registrada para los machos es de 14.3 metros y para las hembras de 15.0 metros(Zenkovich, 1937, en Rice y Wolman, 1971). El peso en individuos adultos varía desde 16 hasta 45 toneladas(Rice, 1978a).

2.8. Dimorfismo sexual

Con respecto a la longitud, las hembras son más grandes que los machos a cualquier edad. Los machos poseen aletas pectorales ligeramente mayores y aleta caudal más pequeña que las hembras. No existe dimorfismo sexual en el número de surcos en la garganta, placas de ballena o las protuberancias del pedúnculo caudal(Rice y Wolman, 1971).

3. Determinación de la edad

3.1. Barbas

Las barbas de la mayoría de ballenas grises muestran zonas de crecimiento moderadamente definidas, cada una de las cuales "presumiblemente" representa un año de crecimiento(Rice y Wolman, 1971). Ninguna de las ballenas investigadas por estos científicos mostraron más de 4 zonas de crecimiento; el número de éstas en las barbas de la mayoría de los animales fué menor que el número de capas de crecimiento en los tapones del oído. A partir de dichos datos puede deducirse que este método para determinar la edad no es confiable.

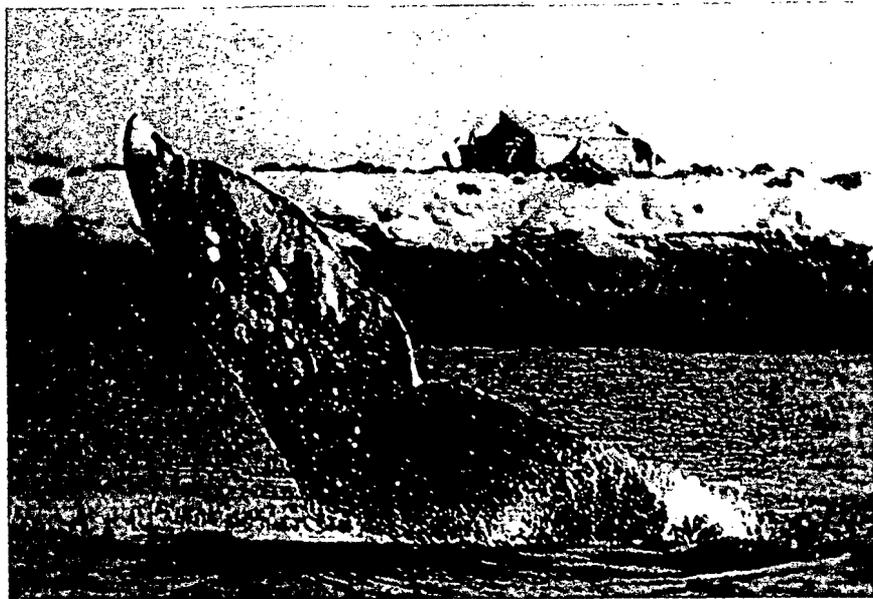


Fig. 20. Aleta caudal de la ballena gris. (Fotografía tomada de Swartz y Jones, 1987).

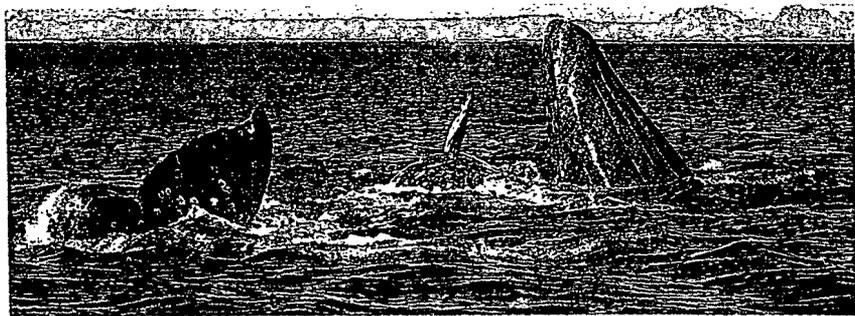


Fig. 21. Tres ballenas grises durante el cortejo en la Laguna San Ignacio, México. Pueden observarse también los surcos ventrales en uno de los animales. (Fotografía tomada de Swartz y Jones, 1987).

3.2. Ovarios

Debido a que la tasa de ovulación parece ser regular(0.50 por año) y los "corpora albicantia" permanecen visibles constantemente en los ovarios, el número de corpora en los ovarios proporciona una estimación confiable del número de años transcurridos desde que una hembra alcanzó la pubertad(Rice y Wolman, 1971).

3.3. Tapones del oído

La determinación de la edad en los Mysticetos se basa normalmente en el conteo de las capas de crecimiento en los tapones cerosos que se encuentran en sus oídos; mientras que en los Odontocetos se cuentan las zonas de crecimiento de los dientes(Allen y Kirkwood, 1988). Blokhin y Tiupeleyev(1987) encontraron dichos tapones en el 80.9 % de las ballenas estudiadas. Pueden ser clasificados como suaves(el 35.9%) y duros(el 64.1%). Su longitud varía desde 0.3 hasta 21.0 centímetros.

Rice y Wolman(1971) encontraron que algunos animales(especialmente los más pequeños) tenían tapones demasiado suaves y difíciles de ser removidos sin distorsión o rompimiento; otros tenían tapones con estructura amorfa o fibrosa que carecían de capas discernibles. Descubrieron también que sólo el 53.2% de las ballenas analizadas tenían tapones que se podían distinguir con facilidad, mientras que Blokhin y Tiupeleyev(1987) reportan un 54.3%.

Cada capa de crecimiento consta de una lámina clara mas una oscura(Rice y Wolman, 1971; Blokhin y Tiupeleyev, 1987), y por cada año se forma sólo una capa de crecimiento en los tapones del oído(Sumich, 1986; Blokhin y Tiupeleyev, 1987). Por último, Rice(1990) concluye que las capas de crecimiento en los tapones del oído son el método más útil para determinar la edad de las ballenas grises.

4. Madurez física

Es alcanzada a una longitud promedio de 13.0 metros en los machos y 14.1 metros en las hembras; a una edad promedio de 40 años(Rice y Wolman, 1971).

5. Parásitos

5.1. Ectoparásitos

En realidad, el color de E. robustus no es gris, sino negro. Lo que ocurre es que su piel, en algunas zonas, está cubierta de parásitos de color más o menos blanco, ocasionando que se aprecie como grisáceo el color de estos cetáceos. Cuando tales parásitos se desprenden de la piel dejan una marca de color blanco en el área donde se encontraban(Vargas, 1981) (figs. 17,18,19 y 20).

5.2. Endoparásitos

Rice y Wolman(1971) encontraron 8 especies de endoparásitos en el sistema digestivo. No se encontraron en los riñones, pulmones, senos aéreos peribulares o en la capa de grasa subcutánea.

"Las ballenas grises son infrecuentemente infestadas por endoparásitos. Los largos periodos de ayuno de estos cetáceos pueden inhibir la supervivencia de los parásitos en el tracto digestivo. Excepto por los gusanos encontrados en el hígado, (Lecithodesmus goliath), ninguno de los endoparásitos parece tener efectos patógenos significativos para sus hospederos"(Rice y Wolman, 1971).

6. Predadores

Scammon(1874, en Rice y Wolman, 1971) observó a 3 orcas atacar y matar a una cría de ballena gris acompañada por su madre en una Laguna de Baja California. Más recientemente, Rice y Wolman(1971) encontraron cicatrices que eran obviamente las marcas de los dientes de orcas, en 57(18%) de las ballenas examinadas. De éstas, 52 tenían cicatrices en la aleta caudal, y 15 animales las tenían en una o ambas aletas pectorales. Otras 8 ballenas tenían cicatrices en otras partes del cuerpo: en los flancos(4), pedúnculo caudal(1), región anal(1), joroba dorsal(1), garganta(1) y hocico(1). La predominancia de cicatrices en la aleta caudal y en las aletas pectorales sugiere que las orcas usualmente intentan matar a las ballenas grises atrapando sus aletas pectorales y caudal para inmovilizar al animal y ahogarlo. El número de ballenas con cicatrices indica una frecuencia bastante alta de ataques sin éxito sobre E. robustus, y la proporción de ataques exitosos es desconocida(Rice y Wolman, 1971). En la literatura consultada, el reporte más reciente es el de Lowry y col.(1987) quienes presentan evidencia de un ataque de orcas hacia una ballena gris en Alaska.

7. Distribución estacional

En la actualidad, las ballenas grises se encuentran distribuidas solamente en el Océano Pacífico Norte y aguas adyacentes del Océano Artico (Rice y Wolman, 1971). La especie también existió en ambas costas del Atlántico, y estuvo presente en las costas de Norte América hasta el siglo XVII D.C. (Mead y Mitchell, 1984). Fué extirpada en el Atlántico Norte aparentemente por la cacería humana (Reeves y Mitchell, 1988).

En el Pacífico Norte existen dos poblaciones geográficamente aisladas. Una es la población del Pacífico Este, que migra entre los Mares de Bering y Chukchi; y Baja California, México. La otra es la población del Pacífico Oeste, la que se creía migraba entre el Mar de Okhotsk y la costa Sur de la Península Koreana. Se le denominó población "Koreana" debido a que por mucho tiempo se pensó que la costa Sur de dicha Península constituía su zona de crianza (Rice y Wolman, 1971). Sin embargo, Wang (1984, en Omura, 1988) notó la presencia de ballenas grises en el Mar Amarillo, los Mares Este y Sur de China, y describió que las zonas de crianza de las ballenas están localizadas posiblemente en la Bahía Baya y el Puerto Wailuo. Esta población está severamente disminuida; se ha asumido que para 1930 había sido virtualmente exterminada (Rice y Wolman, 1971), pero algunas aún sobreviven (Yablokov y Bogoslovskaya, 1984, en Reeves y Mitchell, 1988). Reeves y Mitchell (1988) comentan que el número de ballenas sobrevivientes es probablemente de decenas o unos pocos cientos. Votrogof y Bogoslovskaya (1986) concluyen que: "la recuperación de esta población tomará un tiempo considerable, aún bajo la condición de estricta protección que ahora existe". En el presente trabajo no se hará referencia a dicha población debido a la falta de información existente sobre su distribución, comportamiento migratorio y tamaño poblacional.

Desde finales de Mayo hasta Octubre, las ballenas grises de la población del Pacífico Este ocupan las aguas someras (poco profundas) del Norte y Oeste del Mar de Bering, Chukchi, y el Mar de Beaufort con fines alimenticios (Rice y Wolman, 1971). Estos cetáceos se encuentran regularmente desde Cape Thompson hasta el Este, en Point Barrow; y unas pocas han sido reportadas por Esquimales a lo largo de las costas del Mar de Beaufort, tan al Este como la Isla Barter (fig. 22). Rugh y Fraker (1981) reportaron que durante el verano de 1980 observaron a tres animales en el Mar de Beaufort Canadiense, más hacia el Este que cualquier otro registro previo. Estos avistamientos constituyen una extensión de 575 kilómetros del rango conocido en el Este del Mar antes citado. Berzin

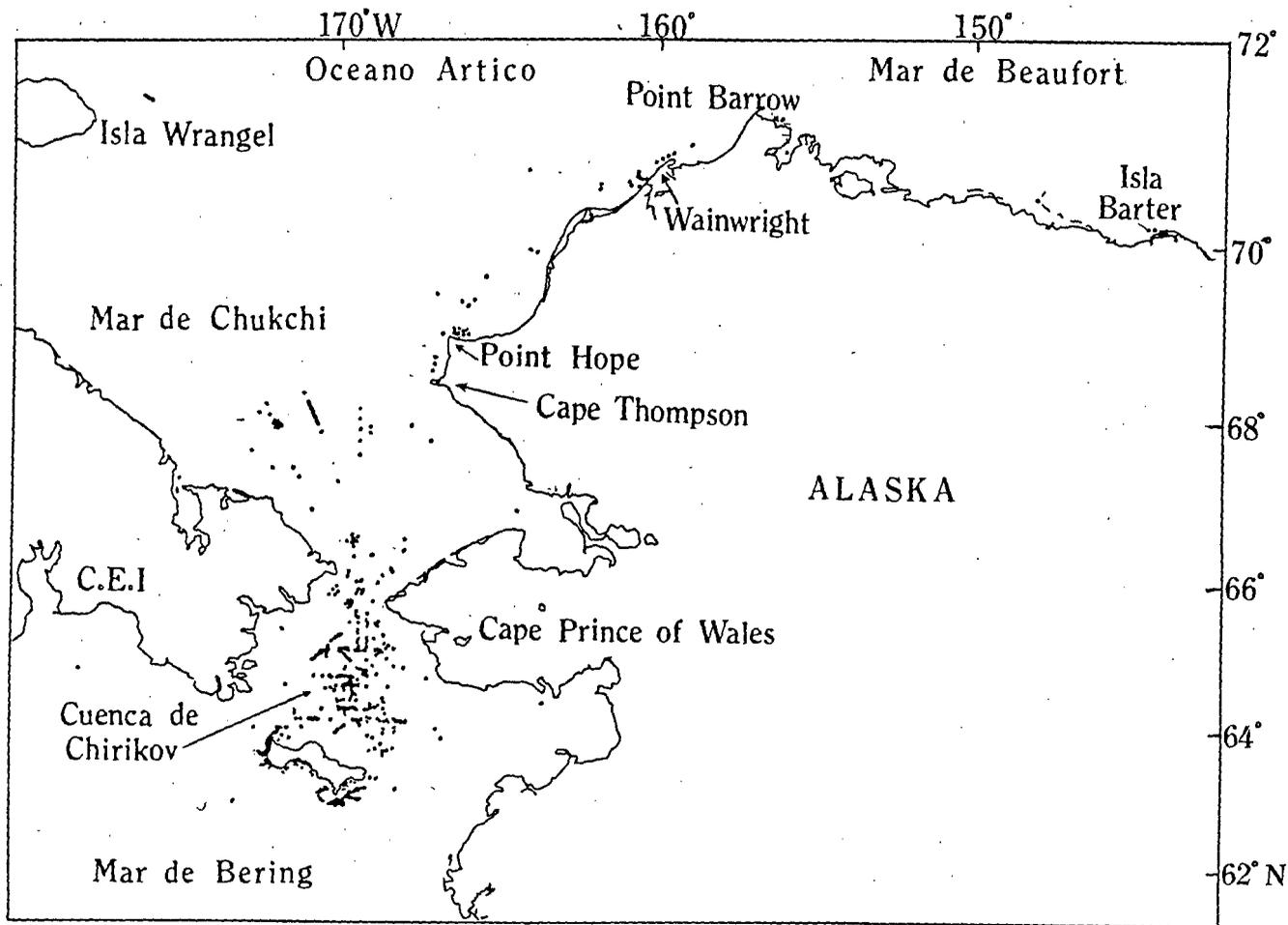


Fig. 22. Distribución de ballenas grises en Alaska, C.E.I. y Canadá. Los puntos representan avistamientos de ballenas; 1975-80. (Tomado de Braham, 1985).

(1984) reporta grandes agregaciones de ballenas en Point Barrow, entre los años 1969-1982.

Aunque las ballenas grises están ampliamente distribuidas en los Mares de Chukchi y Bering durante el verano, parece que hay varias áreas donde las concentraciones de animales se repiten año con año y donde las actividades alimenticias parecen intensificarse (Stoker, 1990). La presencia más hacia el Oeste es en los $174^{\circ} 08'$, en el Este del Mar de Siberia; el movimiento de los animales hacia el Oeste puede ocurrir regularmente cuando las condiciones del hielo lo permiten, pero también puede ser una respuesta al incremento del tamaño poblacional de la especie en las últimas décadas, y pueden estar "reocupando" hábitats no utilizados durante los periodos de bajo tamaño poblacional causados por la captura comercial (Miller y col., 1985).

Las mayores densidades se han registrado en la parte central de la Cuenca de Chirikov (figs. 22 y 32), localizada entre la Isla St. Lawrence y el Estrecho de Bering (Moore y Ljungblad, 1984). Moore y col. (1986) reportan altas densidades en el Norte de la Isla St. Lawrence, entre los $167^{\circ}W$ y $169^{\circ}W$, y a lo largo de sus costas Sureste y Noroeste.

La distribución en el Mar de Chukchi se acumula al Norte de Cape Prince of Wales ($66^{\circ} 40' N$) y cerca de los promontorios costeros entre Point Hope y Point Barrow (fig. 22) (Moore y col., 1986). Clarke y col. (1989) estudiaron los patrones de utilización de hábitat en el Noreste del Mar de Chukchi; la distribución y abundancia de las ballenas en esa región es menos extensa que en el Norte del Mar de Bering, y puede estar influenciada por las variaciones en la cubierta de hielo.

La densidad de los animales que se encuentran alimentándose en las zonas antes citadas parece variar de un año al siguiente en cualquier área dada. Moore y Ljungblad (1984) sugieren que "la distribución y comportamiento de estos mamíferos en aguas Árticas pueden estar dictadas principalmente por la disponibilidad del alimento". Los cambios en la abundancia relativa de ballenas puede implicar cambios similares en las densidades de la comunidad bentónica que soporta la alimentación de la especie. Si ellas se alimentan intensamente en una pequeña área en un año, la estructura de la comunidad bentónica puede alterarse tanto que la misma área no pueda soportar tantas ballenas en el siguiente (Moore y col., 1986). Por último, Clarke y Moore (1990), al analizar la distribución en el Sur del Mar de Chukchi (Alaska) y el Norte del Mar de Bering (Alaska) en los años 1980 a 1989, indican que los índices de abundancia son probablemente

influenciados por el limitado y esporádico esfuerzo de observación.

7.1. Ciclo migratorio estacional

En sus migraciones anuales entre las zonas de alimentación veraniegas en aguas Articas, y las zonas invernales de reproducción en aguas subtropicales, las ballenas grises pueden viajar de 15,000 a 20,000 kilómetros cada año, una distancia que excede a la viajada por cualquier otro Mysticeto (Sumich, 1983). Esta migración abarca 50° de latitud, y las expone a un amplio rango de condiciones ambientales. La temperatura superficial del agua en las zonas de alimentación varía desde 8°C a 0°C o ligeramente menos en el paquete de hielo. En las zonas de reproducción invernales, las temperaturas varían desde 18°C en la latitud de la Laguna Ojo de Liebre, a 22°C en Cabo San Lucas (Rice y Wolman, 1971).

A la mitad del verano, la mayoría de ballenas grises experimentan una exposición a la luz de más de 22 horas cada día; y aquellas que se encuentran al Norte del círculo Artico experimentan una exposición continua a la luz por varias semanas; cuando las ballenas migran hacia el Sur, están sujetas a un fotoperiodo que disminuye rápidamente, alcanzando un mínimo de ocho horas a principios de Diciembre. La cantidad de horas-luz en el día se incrementa lentamente durante la parte final de la migración, cuando los mamíferos se encuentran en sus regiones de reproducción invernal. El fotoperiodo se incrementa rápidamente conforme los animales se desplazan hacia el Norte en la Primavera. Los variables fotoperiodos a que está expuesta la especie puede ser un factor importante en la iniciación de la migración (Dawbin, 1966; Farner, 1976) y en la regulación del desarrollo gonadal (Rice y Wolman, 1971).

Las razones para tan larga migración se hacen aparentes cuando se consideran los hábitos alimenticios de la especie. En el Verano, requieren aguas someras con abundante alimento bentónico. En el Pacífico Norte, grandes áreas con tales condiciones se encuentran solamente en algunas partes del Mar de Bering y aguas adyacentes del océano Artico; así como en el Norte del Mar de Okhotsk.

Las largas migraciones anuales que caracterizan los ciclos de vida de los Mysticetos han sido explicadas como estrategias de comportamiento que colocan a las crías recién nacidas en aguas cálidas durante su periodo inicial de crecimiento postnatal (Rice y Wolman, 1971). Los ballenatos al nacer no poseen suficiente grasa subcutánea, y debido a su tamaño, pierden mayor cantidad de calor corporal que las ballenas adultas (ver páginas 51 y 52). Sumich (1986) cree que "los beneficios de reducir las pérdidas de calor en las crías compensa en gran

parte el costo energético de estas migraciones".

7.1.1. Migración hacia el Sur

La mayoría de ballenas grises pasan de 5 a 6 meses cada año (Mayo a Octubre) en las regiones de alimentación, en el Norte del Mar de Bering y Chukchi (Stoker, 1990). En Octubre, los Mares Articos comienzan a congelarse, por lo que las ballenas inician su larga migración hacia el Sur (Rice, 1978a). Las observaciones realizadas por Rice y Wolman (1971) han demostrado que la mayoría de individuos pasan a pocos kilómetros de la costa cuando cruzan promontorios y sectores de la línea costera donde la plataforma continental es estrecha y no hay Islas cercanas a la costa. Withrow (1990) analiza las distancias a las que pasaron las ballenas frente a California Central, y comenta que la mayoría de los grupos observados dentro de los primeros 5.5 kilómetros a partir de la costa.

Sin embargo, muchas tienden a tomar una ruta más directa cuando cruzan caletas e indentaciones de la línea costera (Rice y Wolman, 1971). A diferencia de otras especies de Mysticetos, la ballena gris migra siguiendo la costa (fig. 23), por lo que Braham (1984) ha sugerido que la disponibilidad de recursos alimenticios sublitorales es la principal razón que explica sus hábitos costeros.

Durante la migración existe una segregación temporal parcial de las ballenas de acuerdo al sexo, edad y condición reproductiva. En términos generales, tanto en la migración al Sur como hacia el Norte, las hembras migran antes que los machos, y los adultos migran antes que los animales sexualmente inmaduros. La vanguardia de la migración al Sur (desde mitad de Diciembre al 1 de Enero) está compuesta predominantemente por hembras que están en la última fase de la gestación. Las hembras recién preñadas son seguidas por hembras adultas que han ovulado recientemente pero que no tienen una preñez macroscópicamente visible en el útero: la mayoría de estas hembras presumiblemente han destetado a su cría pocos meses antes. Las siguientes en pasar son las hembras inmaduras, y, casi al mismo tiempo, los machos adultos. Los últimos en pasar son los machos inmaduros (Rice y Wolman, 1971).

No todas las ballenas grises de la población del Pacífico Este migran hacia el Artico en el verano (Rice y Wolman, 1971). Aunque la migración a lo largo de la Columbia Británica (Canadá) ha sido conocida por algún tiempo, no fue sino hasta los años 70's que se describió la presencia de ballenas grises durante el verano en la Isla Vancouver, Canadá (Hatler y Darling, 1974, en Reeves y Mitchell, 1988). El número de ballenas residentes en la Columbia Británica es

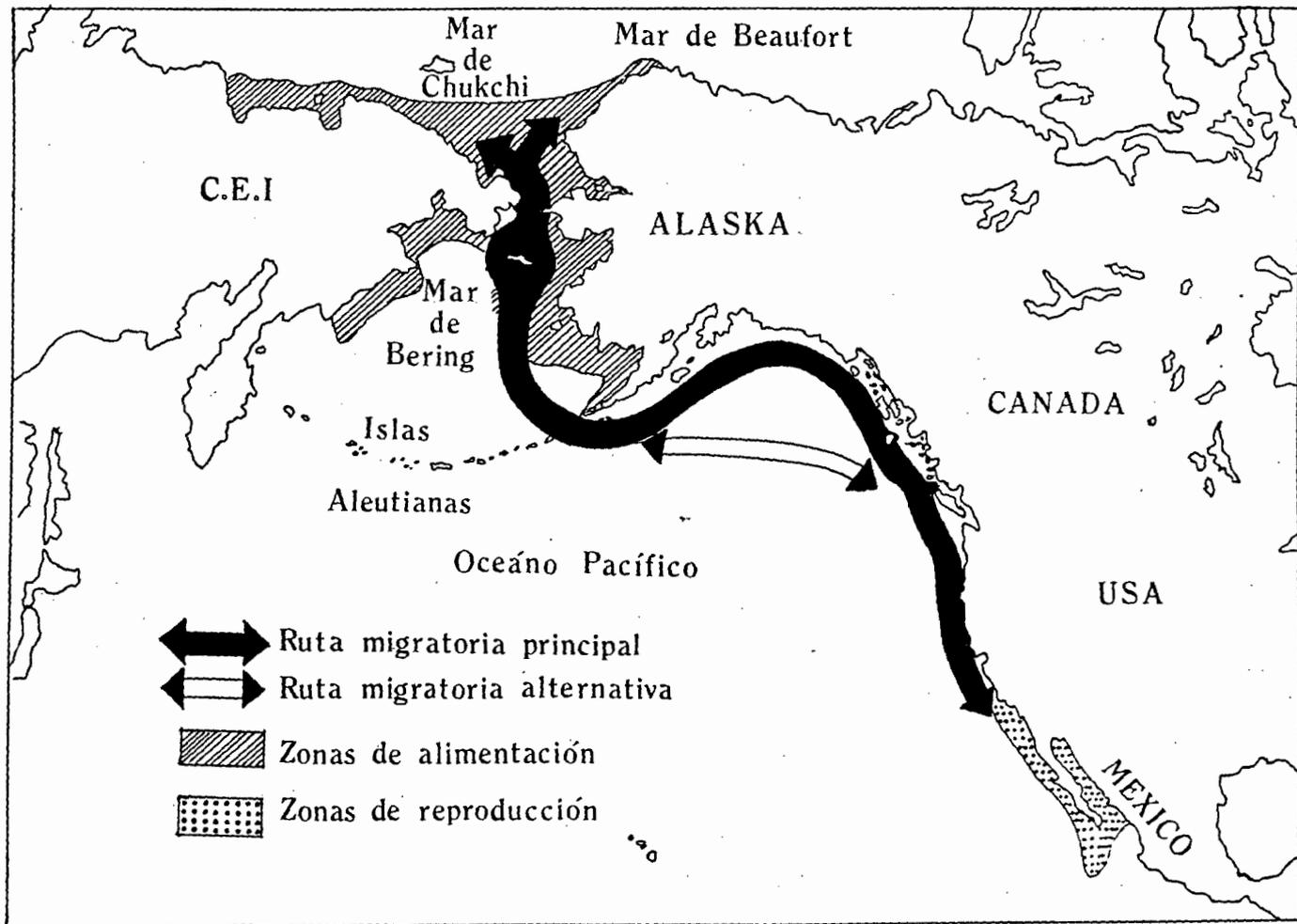


Fig. 23. Ruta migratoria, zonas de alimentación y reproducción de *E. robustus* en el Pacífico Este. (Modificado de Gambell. 1989).

probablemente del orden de 35 a 50 individuos. Es importante mencionar que también se han detectado otros grupos de ballenas grises que no migran hacia el Artico en el verano; dichos grupos han sido observados frente a las costas de California, Oregon y Washington(USA) (ver Jones, Swartz y Leatherwood, 1984).

Las ballenas viajan solas o en grupos de hasta 16 individuos. En el curso de la migración Sureña, al pasar por California, existen marcados cambios en los tamaños de los grupos. Durante la primera parte de la migración, las ballenas solas predominan(posiblemente se trate de hembras con fetos cercanos a término), y casi no se observan ballenas en grupos de más de seis. Durante el resto de la migración, predominan los grupos de dos. La mayoría de los grupos grandes pasan a la mitad de la temporada, y hacia el final de ésta ningún grupo contiene más de cinco individuos(Rice y Wolman, 1971).

7.1.2. Velocidad de desplazamiento

Las ballenas grises observadas en migración nadan uniforme y continuamente en una dirección constante, en curso paralelo a la costa. Suben a la superficie aproximadamente cada 3-5 minutos para respirar de 3 a 5 veces. La longitud de su ruta migratoria, y su velocidad de natación relativamente baja, hace necesario que viajen casi constantemente, tanto en el día como en la noche(Rice y Wolman, 1971). Swartz y col.(1987) utilizaron la radiotelemetría para analizar la migración de estos cetáceos a lo largo de la costa de California. La tasa promedio de desplazamiento durante el día fué de 5.85 Km/Hora, y durante la noche de 6.26 Km/Hora. No hubo diferencia significativa entre las dos velocidades. Estos hallazgos confirman la hipótesis de que las ballenas migran a la misma velocidad las 24 horas durante la migración hacia el Sur, y que las estimaciones poblacionales basadas en conteos diurnos no necesitan ser ajustadas.

7.1.3. Zonas de apareamiento y crianza

A fines de Diciembre, las primeras ballenas llegan a las zonas de reproducción, ubicadas a lo largo de la costa Oeste de Baja California(fig. 24). Unas pocas se dirigen, bordeando Cabo San Lucas, hacia el extremo Sur del Golfo de California(Rice, 1978a). Las Lagunas costeras de Baja California son las áreas más cercanas de aguas cálidas y poco profundas disponibles para la crianza(Rice y Wolman, 1971). La mayoría de las crías nacen en las siguientes áreas: Laguna Ojo de Liebre, Laguna Guerrero Negro y Laguna Manuela(fig. 25), Bahía Magdalena y aguas adyacentes(incluyendo Bahía de Almejas, Canal San Carlos, Estero Soledad, Estero Santo Domingo y Estero Las Animas)(Rice y Wolman, 1971) (fig. 26).

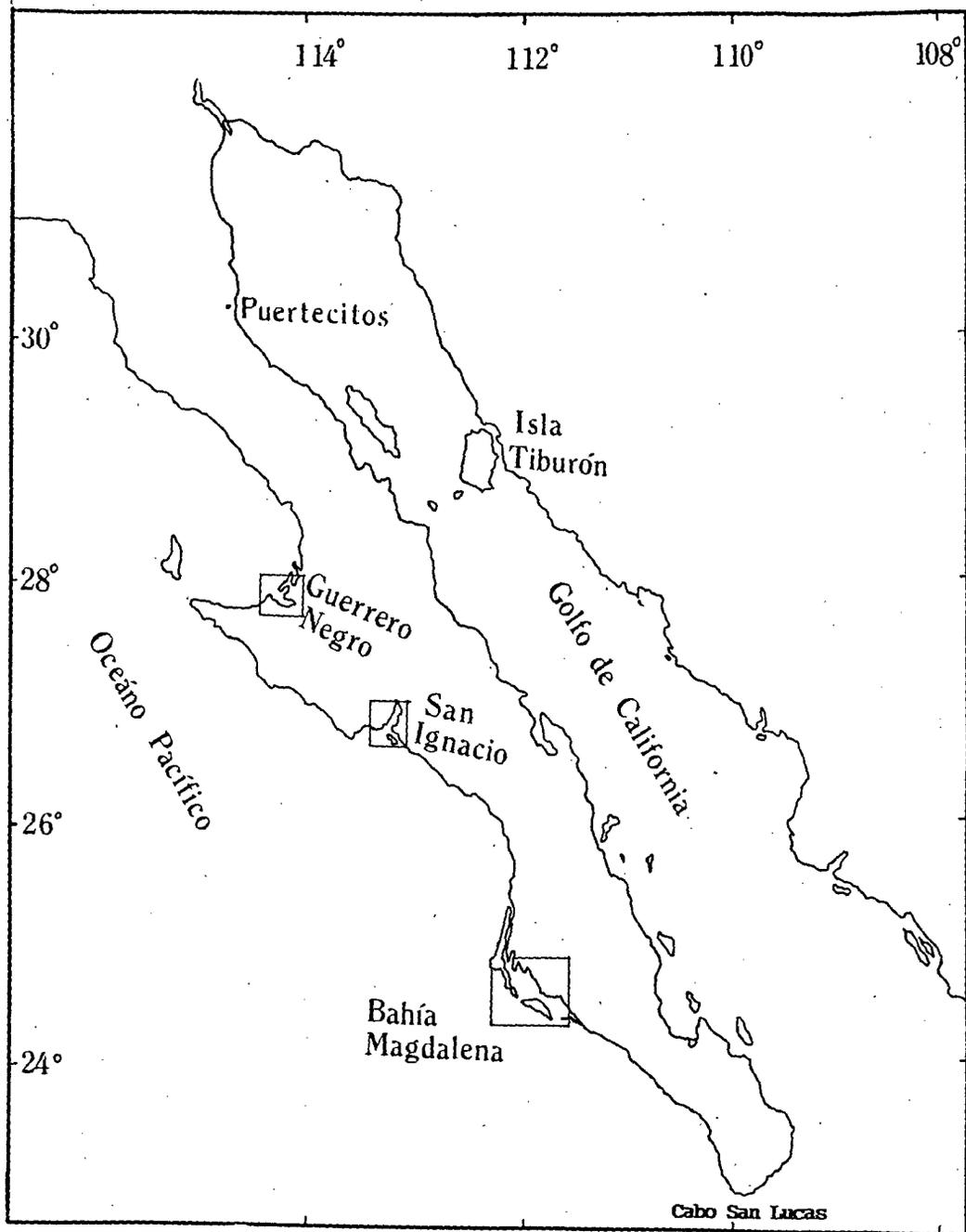


Fig. 24. Areas de alta concentración de ballenas grises en México. (modificado de Fleischer y col., 1984).



Fig. 25. Ubicación geográfica de la Laguna Guerrero Negro, Laguna Ojo de Liebre y Laguna Manuela. (Tomado de Michel y Fleischer, 1984).

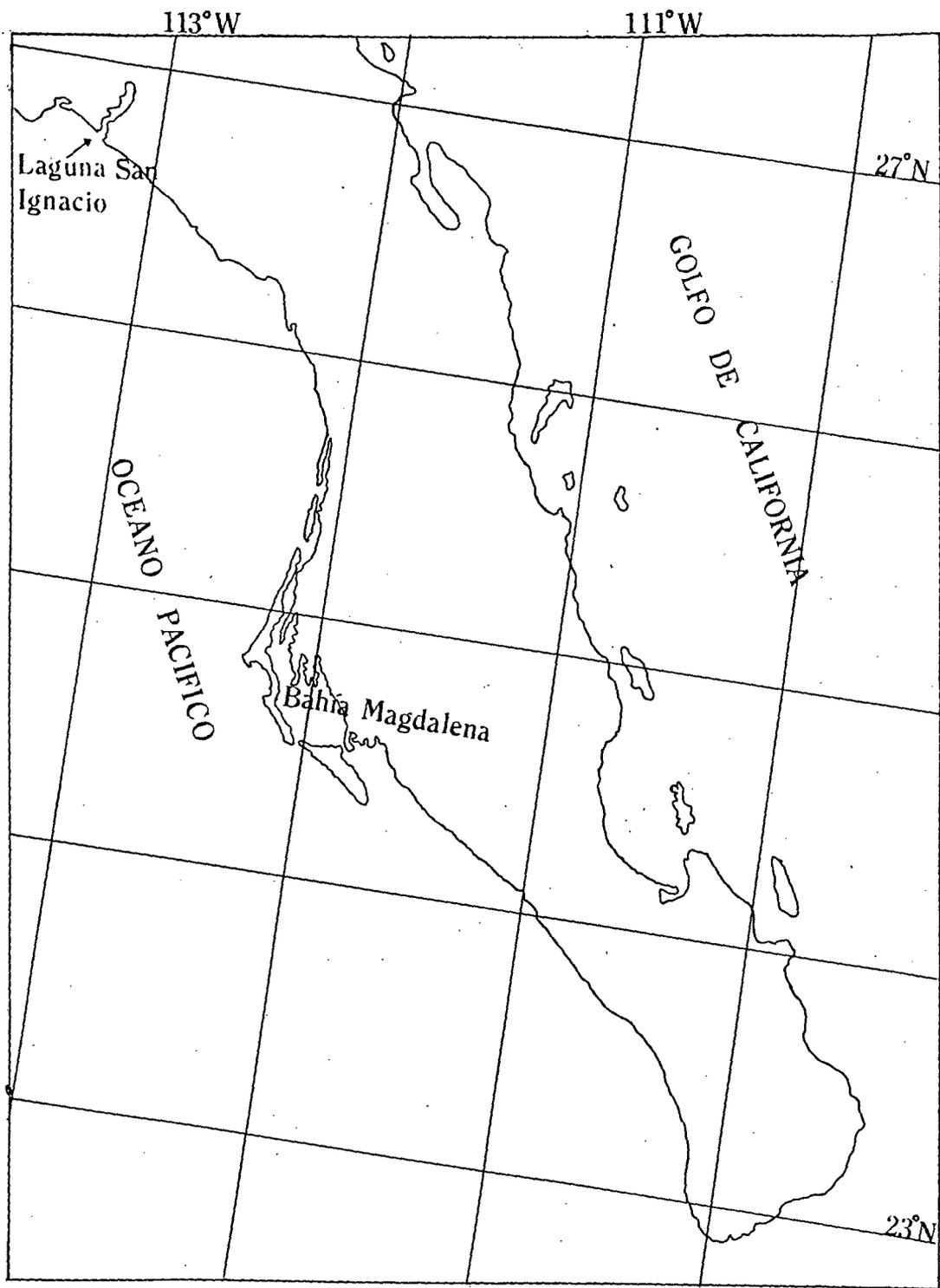


Fig. 26. Ubicación geográfica de L. San Ignacio y Bahía Magdalena. (Tomado de Vargas, 1981).

Las principales áreas de crianza según Rice y col.(1981) son:

- Laguna Ojo de Liebre(53% de las crías)
- Estero Soledad(12%)
- Laguna San Ignacio(11%)
- Laguna Guerrero Negro(9%)

Otras áreas de crianza menores(cada una con menos del 6%) son: Caleta San Juanico, Bahía Magdalena, Bahía Almejas y Bahía Santa Marina.

Rice y Wolman(1971) y Vidal y Findley(1989) mencionan que unas pocas hembras paren cada año en el lado Este del Golfo de California, a lo largo de las costas de Sonora y Sinaloa. Esta población(no más de 50 ballenas) no realiza la migración hacia las regiones Articas, es decir que permanecen durante todo el año en las citadas costas(Vidal y Findley, 1989).

Wells y col.(1981) reportan el avistamiento de una ballena gris al Sur de Puertecitos(fig. 24), el cual parece ser el avistamiento más Norteño en el Golfo de California. Por su parte, Vidal y col.(1985) avistaron un animal el 4 de Mayo en la Bahía Agua Dulce(Tecomate), en el extremo Norte de la Isla Tiburón(fig. 24). El reporte puede ser clasificado como fuera de la época de ocurrencia normal de la especie en el Golfo. El avistamiento más Sureño reportado en la literatura consultada es el de Rice y Wolman(1971), quienes observaron ballenas grises en Punta de Mita, Bahía de Banderas, México.

7.1.4. Migración hacia el Norte

Durante esta parte de su ciclo migratorio, las primeras ballenas en pasar frente a las costas de California Central son las hembras recién preñadas, las cuales constituyen la clase de hembras que habían ovulado recientemente en la precedente migración hacia el Sur. La mayoría de ellas pasan dentro de un período límite de cerca de 15 días. El paso de los machos adultos ocurre más de 2 semanas después que el de las hembras preñadas. Los machos adultos son seguidos por unas pocas hembras que no han sido preñadas. Los individuos inmaduros de ambos sexos son los siguientes en pasar; y por último, las hembras con crías recién nacidas(Rice y Wolman, 1971).

La migración hacia el Norte ocurre desde Marzo hasta Junio y está dividida en 2 fases u olas. Poole(1984) monitoreó la migración de la especie a lo largo de la costa Central de California(USA); describe que la fase A(Febrero-Marzo) está compuesta por diferentes clases de ballenas, excepto ballenas con crías, y la fase B(Abril-Mayo), compuesta por un 90% de ballenas con crías, pasaron por Point Piedras Blancas 2 meses después que la fase A. La migración Norteña sigue

la misma ruta que la migración Sureña, con excepción de las hembras con crías, quienes aparentemente viajan alejadas de la costa (Rice y Wolman, 1971).

La distancia promedio viajada por día durante la migración Norteña fué de 85 kilómetros, y fué mayor en la porción más hacia el Norte, estimada en 127 kilómetros/día. Al parecer las ballenas aceleran su movimiento al acercarse a las zonas de alimentación (Mate y Harvey, 1984). Herzing y Mate (1984) reportan que más del 50% de los individuos, tanto durante la fase A de la migración al Sur como hacia el Norte, pasaron por Yaquina Head (Oregon) entre los 1.6 y 3.2 kilómetros de distancia de la playa.

Las hembras preñadas son las primeras en llegar a las regiones de alimentación y pasan más tiempo allá que las hembras en lactancia (Rice y Wolman, 1971); las hembras preñadas son las primeras en abandonar dichas áreas (Blokhin, 1982).

El almacenamiento de energía extra es necesario en las hembras recién preñadas para sostener el rápido crecimiento fetal y mantener a la cría recién nacida, y para proporcionar energía para sus propias necesidades metabólicas durante la migración hacia el Sur, el Invierno, y la migración hacia el Norte (Rice y Wolman, 1971). Debido a que llegan mucho tiempo después que otras ballenas grises, las hembras con crías pasan sólo aproximadamente 3.5 meses en las zonas de alimentación del Norte, mientras que las hembras recién preñadas pasan cerca del doble de tiempo (6.9 meses) en altas latitudes (Swartz, 1986, en Reeves y Mitchell, 1988). Blokhin (1986) ha observado que en el Mar de Bering las primeras ballenas han sido registradas en la región de Mys Chaplino desde el 26 de Mayo, pero con mayores números desde el 3 de Junio.

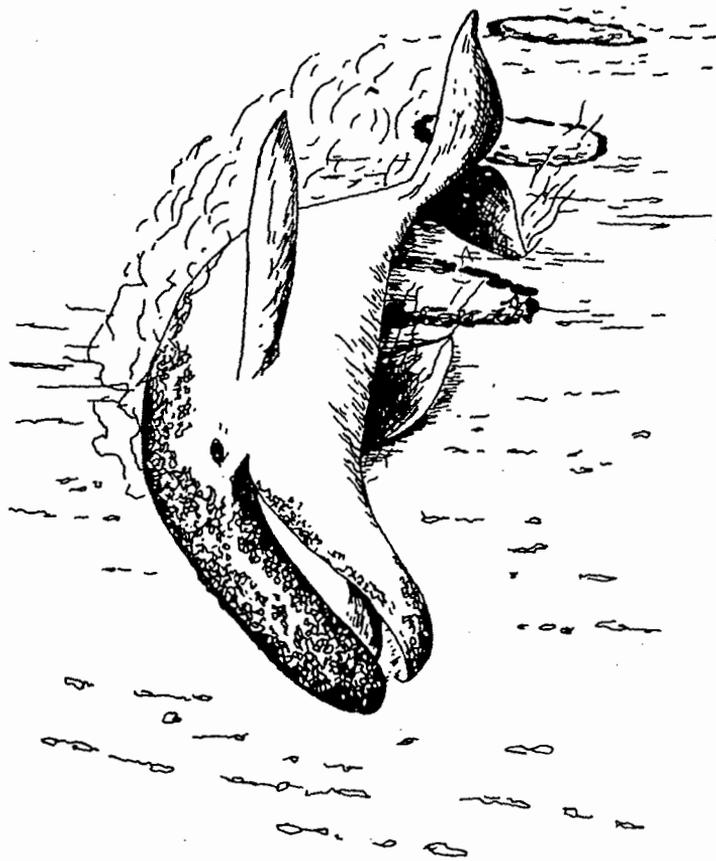
8. Alimentación

8.1. Mecanismos de alimentación

Aunque otras ballenas pueden ocasionalmente alimentarse de la fauna bentónica, la ballena gris es el único Mysticeto que regularmente consume dichos recursos (Rice y Wolman, 1971). Numerosos autores, iniciando con Scammon (1874, en Nerini, 1984), notaron que estos mamíferos salían a la superficie del agua con sedimentos del fondo adheridos al rostro y saliendo de su hocico. Walker (1971) sugirió que las ballenas actuaban como "dragas", engullendo a la fauna bentónica y a los sedimentos asociados con ésta. Sin embargo, Nerini (1984) menciona que tal sugerencia es improbable, ya que las presas de esta especie viven en la parte superior del sedimento (aproximadamente 2 centímetros), por lo que una excavación profunda sería innecesaria; además, la piel de los cetáceos se desgasta fácilmente y no resistiría el contacto con los sedimentos arenosos.

Esta autora señala que, " a partir de los datos disponibles, parece más probable que las ballenas succionen de alguna forma a sus presas". Para alimentarse, la ballena se tiende de costado(generalmente el derecho), con la boca paralela al lecho marino(fig. 27), retrae su enorme lengua y crea una fuerza de succión que aspira, por un lado de la boca, una bocanada de sedimento rico en fauna; entonces expelle el sedimento a través de sus barbas y consume a los animales retenidos(Nelson y Johnson, 1987). Este método de alimentación deja hoyos o depresiones en el fondo marino(fig. 28); dichas depresiones son similares en tamaño y forma al hocico del animal(longitud: 2 metros), y tienen el tamaño

Fig. 27. Representación esquemática de una ballena gris alimentándose y de las depresiones bentónicas resultantes.(Tomado de Nerini, 1984).



suficiente y reflectividad para ser detectados, medidos y mapeados por medio de la sonografía de barrido lateral (Johnson y Nelson, 1984). El fundamento de la técnica ha sido explicado en detalle por Nelson y Johnson (1987).

Los hoyos varían en tamaño, forma y densidad; aquellos que son frescos y no modificados por las corrientes, parecen ser ovales, de 0.5 a 4.0 metros de longitud, 0.5 a 2.0 metros de ancho y 0.1 a 0.4 metros de profundidad. Cada huella del fondo está compuesta de una serie de pequeñas depresiones a menudo



Fig. 28. Hoyos de alimentación de las ballenas grises, modificados por las corrientes. Cada barra equivale a 10 metros. (Modificado de Nelson y col., 1987).

dispuestas en una ligera curva, como si los animales excavaran unos cuantos hoyos antes de emerger en busca de aire (Nerini, 1984). El animal toma algo de sedimento al alimentarse en el fondo (fig. 31); éste es expelido a través de las barbas cuando el animal sube a la superficie, produciendo una estela de sedimento (figs. 29 y 30). Moore y Ljungblad (1984) sugieren que las plumas de fango en la columna de agua son indicadores de actividad alimenticia.

En adición a sus habilidades alimenticias bentónicas, la ballena gris es también capaz de alimentarse de presas que viven en la columna de agua. Se han reportado otros tres mecanismos alimenticios: filtración superficial (surface skimming), engullimiento (engulfing) y el descrito por Norris y col. (1983) en Bahía Magdalena, México. Estos autores mencionan que las ballenas se congregan en o cerca de las corrientes de marea para alimentarse, y que se sumergen y mueven sólo con lentitud contra la corriente, permitiendo que el agua en movimiento les lleve organismos planctónicos al pasar.

8.2. Tipo de alimento

Nerini (1984) realizó una excelente revisión sobre la ecología alimenticia de las ballenas grises. Esta investigadora resume los reportes de organismos

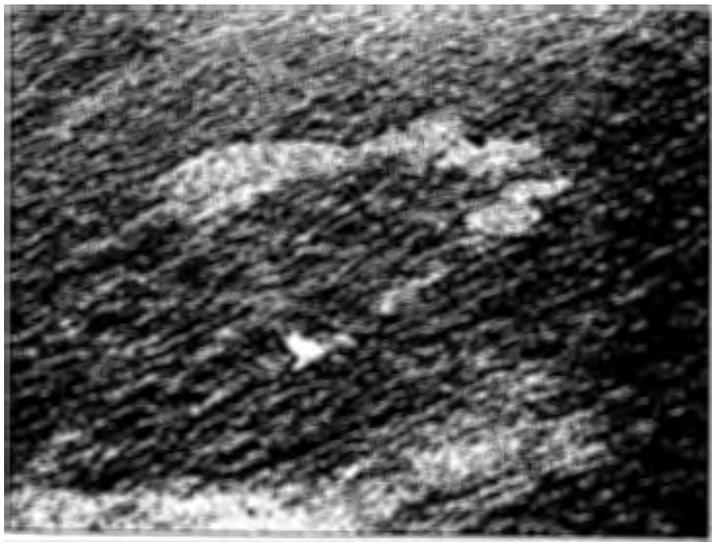


Fig. 29. Ballena gris con una pluma de fango semicircular. (Fotografía tomada de Moore y Ljungblad, 1984).

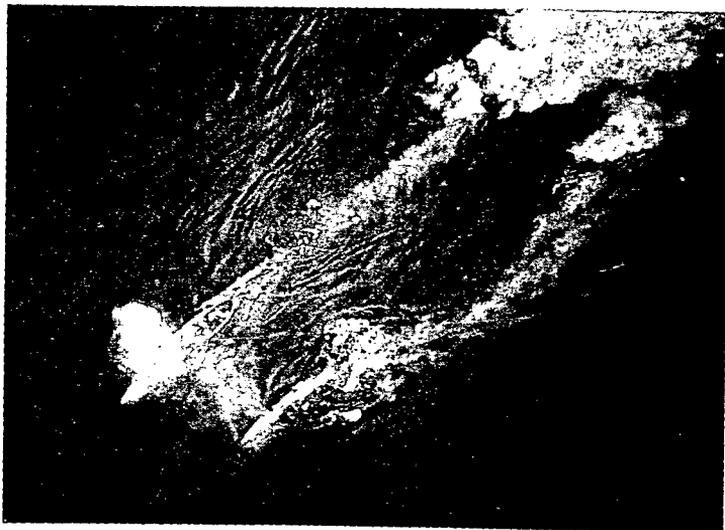


Fig. 30. Ballenas grises con plumas de fango producidas durante actividades interpretadas como de alimentación. (Fotografía tomada de Moore y Ljungblad, 1984).

que constituyen la dieta de estos cetáceos en todo su rango de distribución, los cuales son citados a continuación:

- | | | | |
|-----------------|--------------|--------------|----------------|
| - Porífera | - Priapulida | - Amphipoda | - Euphausiacea |
| - Hydrozoa | - Echiura | - Mysidacea | - Decapoda |
| - Anthozoa | - Sipuncula | - Cirripedia | - Gastropoda |
| - Polychaeta | - Isopoda | - Cumacea | - Bivalvia |
| - Holothuroidea | - Ascidiacea | - Pisces | - Vegetales |

" La infestación ocasional de las ballenas con parásitos que probablemente requieren de peces como hospederos intermediarios sugiere que se alimentan también de peces" (Rice y Wolman, 1971). En opinión de Nerini(1984), quizá el



Fig. 31. Ballena gris(juvenil) alimentándose en la Isla Vancouver, Columbia Británica, Canadá. Mecanismo de alimentación bentónica. (Fotografía tomada de Swartz y Jones, 1987).

aspecto más extraordinario de la ecología de las ballenas grises es la aparente flexibilidad de su dieta. Para un animal que ha desarrollado estructuras altamente especializadas como son las barbas, la ballena gris ha permanecido como

un consumidor generalísta. Si la especialización trófica es una desventaja selectiva como Fowler y MacMahon(1982, en Nerini, 1984) argumentan, entonces quizá esa es la razón por la cual la población del Pacífico Este ha persistido a través del tiempo geológico, se ha recuperado de una severa explotación y permanece hoy como una de las grandes ballenas en menor peligro de extinción (Nerini, 1984).

8.3. Areas de alimentación

8.3.1. Los Mares del Norte

Los contenidos estomacales(Rice y Wolman, 1971), las depresiones alimenticias(Johnson y Nelson, 1984; Nelson y col., 1987), el comportamiento alimenticio(Würsig y col., 1986b), las plumas de fango y la distribución de las ballenas(Moore y Ljungblad, 1984), indican claramente que el Sur del Mar de Chukchi y especialmente el Norte del Mar de Bering constituyen la principal área de alimentación para E. robustus.

Rice y Wolman(1971) examinaron el contenido estomacal de una hembra inmadura capturada en la Isla St. Lawrence. Más del 95% de la muestra consistía de crustáceos del Orden Amphipoda, aunque también fueron encontrados Cumáceos, Poliquetos, Holoturoideos y Tunicados. En la Cuenca de Chirikov, la distribución de ballenas grises registrada por Braham(1984) se reproduce en la fig. 32, y coincide con la de una extensa comunidad infaúnica de anfípodos de la Familia Ampeliscidae, principalmente Ampelisca macrocephala,(fig. 33).

Rice y Wolman(1971) y Nerini(1984) señalan que en estas regiones dicha especie es la más comunmente consumida por las ballenas grises. Además, la distribución de los hoyos se relaciona estrechamente con la distribución de los anfípodos ampeliscidos en la citada Cuenca(Nelson y col., 1987) y con las observaciones aéreas de ballenas alimentándose(Moore y Ljungblad, 1984; Johnson y Nelson, 1984; Moore y col., 1986), siendo el centro de la Cuenca de Chirikov el área de mayor actividad alimenticia(Nelson y col., 1987).

Aunque las ballenas grises consumen principalmente anfípodos, se han reportado otros tipos de presas en los Mares de Bering y Chukchi. Las ballenas son capaces de alimentarse efectivamente de concentraciones de crustáceos epibentónicos(que viven por arriba del sedimento marino) tales como mísidos, isópodos y camarones(Stoker, 1990). Ljungblad(1987, en Stoker, 1990) encontró ballenas alimentándose de mísidos epibentónicos, anfípodos y camarones, hacia el Sur de Point Hope, y en un área localizada al Noreste de Cape Lisburne, con densas poblaciones epibentónicas de isópodos(Tectaceps sp); éste investigador reporta

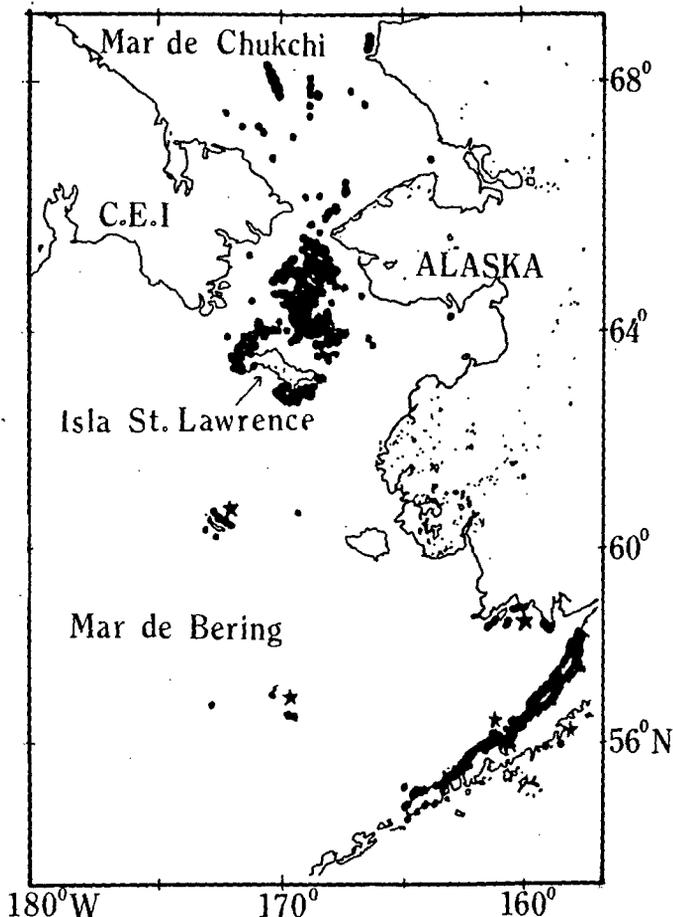


Fig. 32. Distribución de ballenas grises alimentándose en el Norte del Mar de Bering. (Tomado de Braham, 1984).

también que al Suroeste de Wainwright, la fauna consistió de anfípodos infaunales y otros crustáceos epibentónicos.

En el Mar de Chukchi, Kim y Oliver(1989) observaron a un grupo de 6 ballenas que probablemente se alimentaban de cumáceos. Gill y Hall(1983) documentaron grandes cantidades de ballenas alimentándose a lo largo de la costa Norte de la Península de Alaska(Nelson Lagoon y Port Heiden), y sugirieron que su principal presa eran los camarones. Más recientemente, las muestras cuantitativas y cualitativas obtenidas por Kim y Oliver(1989) en dicha región, revelaron que el camarón Crangon alaskensis, los mísidos Neomysis rayii y Xenacanthomysis pseudo

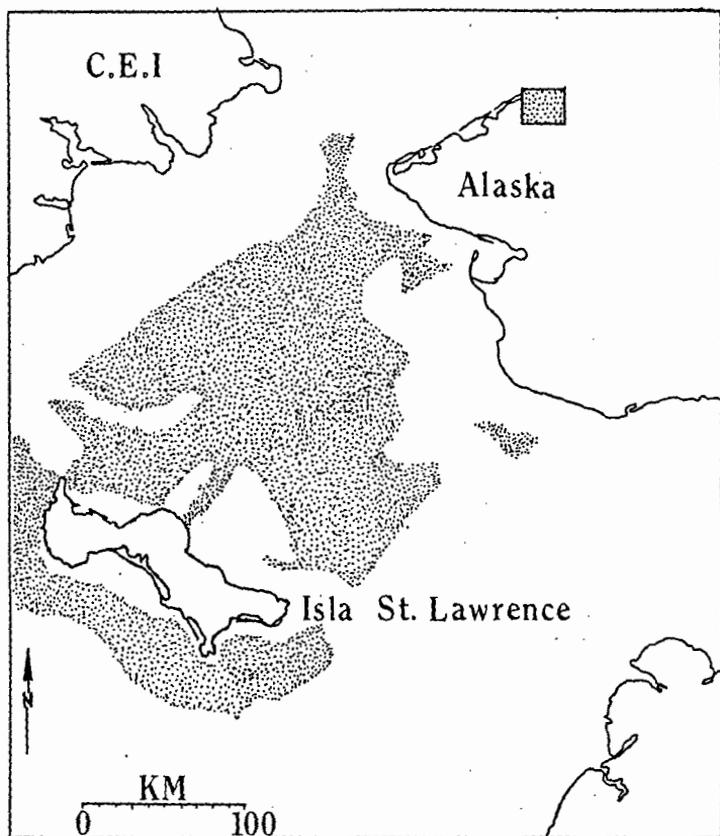


Fig. 33. Distribución de las comunidades bentónicas de anfípodos del género *Ampelisca*. (Modificado de Nelson y col., 1987).

macropsis y el eufásido *Thysanoessa raschii* dominaron el número y biomasa de la fauna epibentónica. En las Islas St. Lawrence y St. Matthew encontraron enjambres de mísidos; siendo la especie dominante *X. pseudomacropsis*. Asimismo, observaron a varias ballenas alimentándose de enjambres de mísidos en el Cabo Sureste y especialmente a lo largo de la costa Oeste de la Isla St. Lawrence.

La densidad y complejidad de los hoyos en el suelo marino son mayores donde las poblaciones de anfípodos ampeliscidos dominan (Johnson y Nelson, 1984; Nelson y col., 1987), mientras que cuando las ballenas consumen mísidos, isópodos o eufásidos, no se han detectado dichas depresiones ni las típicas plumas

fangosas(Kim y Oliver, 1989). Esto se debe a que dichas presas pasan la mayor parte del tiempo sobre el sedimento marino, por lo que las ballenas no necesitan succionar el fondo para obtenerlos. Nerini(1984) hace notar que, cuando la oportunidad se presenta, emplean también tácticas de engullimiento para capturar peces pequeños, calamares y zooplankton mayor. En general, parece que la ballena gris es una especie versátil y adaptable, capaz de emplear varias técnicas alimenticias alternativas y depredar a un amplio grupo de organismos bentónicos, epibentónicos, y en por lo menos algunas ocasiones, pelágicos(Stoker, 1990).

A. Importancia ecológica de la especie

Desde el descubrimiento de los hoyos provocados por las ballenas grises cuando se alimentan en aguas Articas, a finales de la década de 1970, un importante grupo de científicos realizó investigaciones con el objetivo de determinar el efecto de dichas perturbaciones sobre la ecología del fondo marino. De acuerdo con los cálculos de Johnson y Nelson(1984) y Nelson y col.(1987), los hoyos recientes(de una temporada de alimentación) y no agrandados(de 2 a 4 metros de longitud) removían el 5.6% de los 22,000 kilómetros cuadrados del área de alimentación de estos mamíferos, es decir, unos 1200 kilómetros cuadrados. Esta es una estimación conservativa, ya que en dichos cálculos no se tomaron en consideración los hoyos recientes de mayor tamaño y además, algunos hoyos no son detectados por la sonografía de barrido lateral(Nelson y col., 1987). Los datos de barrido lateral también permitieron estimar la cantidad de sedimento resuspendido por las ballenas y valorar las repercusiones de esa perturbación. Si la extensión alterada es de 1200 kilómetros cuadrados(1200 millones de metros cuadrados) y el hoyo promedio mide 0.1 metros de profundidad, la alimentación de los cetáceos resuspende cuando menos 120 millones de metros cúbicos de sedimento, lo que viene a triplicar aproximadamente, el sedimento en suspensión que el río Yukón descarga cada año en el sector Nororiental del Mar de Bering. Este río aporta fango a dicho Mar, mientras que la actividad de las ballenas extrae el que se acumula en la Cuenca de Chirikov. Una vez arrojado el sedimento a la columna de agua, las partículas más pesadas tienden a precipitarse de nuevo, pero las corrientes del Norte arrastran la arcilla y el limo fino hacia el Mar de Chukchi.

Esa separación de los componentes del sedimento impide que el fango cubra el antiguo manto de arena de la Cuenca, y de ese modo la zona conserva unas cualidades idóneas para los anfípodos. Además de "limpiarles" la arena de la Cuenca de Chirikov a los crustáceos, las ballenas se aseguran, sin proponérselo,

una abundante provisión de alimento para la siguiente temporada. A la vez que capturan a los anfípodos adultos, devuelven los juveniles al agua junto con el sedimento, y así, las ballenas "siembran" de anfípodos juveniles el suelo marino. Estos cetáceos estimulan también la regeneración del cultivo de dichos crustáceos: liberan al agua nutrientes que permanecían enterrados en el sedimento e incrementan la provisión alimenticia de los crustáceos. Al año siguiente, para cuando arriben los cetáceos, el tapete de tubos en que viven los anfípodos se habrá reconstruido y dará comienzo un nuevo ciclo(Nelson y Johnson, 1987).

8.3.2. El corredor migratorio

A. Alimentación durante la migración Sureña

Al igual que otras de las grandes ballenas, se cree que las ballenas grises ayunan la mayor parte de los 4 a 6 meses que están ausentes de las regiones veraniegas de alimentación(Rice y Wolman, 1971), dependiendo de reservas de grasa para satisfacer sus demandas metabólicas en áreas de baja disponibilidad de presas(Sumich, 1983). Los datos presentados por Rice y Wolman(1971) confirmaron los reportes de otros autores de que los estómagos de ballenas grises en migración estaban invariablemente vacíos; los estómagos de 180 ballenas en migración al Sur y 134(de 136) ballenas migrando hacia el Norte, no contenían trazas de alimento. Estos científicos determinaron el peso corporal de diferentes clases de ballenas al pasar frente a las costas de San Francisco, California; detectando que los animales en migración al Sur pesaron más que aquellos en migración al Norte. Esta pérdida de peso se atribuyó a la utilización de los lípidos necesaria para pagar el costo energético de la migración. La pérdida total de peso de las ballenas entre las migraciones(aproximadamente 68 días) fluctuó de 11 hasta un 29% del peso corporal. Por su parte, Sumich(1983, 1986) supone que las tasas de utilización lipídica se aproximan a un 6% del peso corporal por cada mes si no se presenta ingestión suplementaria de alimento para el periodo de 4 a 6 meses en el que se supone que las ballenas ayunan. Los cálculos de pérdida de peso de estos cetáceos llevaron a Rice y Wolman(1971) a la conclusión de que: "mientras migran, las ballenas grises raramente intentan alimentarse, por lo menos a lo largo del sector Sur de su ruta migratoria, y que no hay razón para asumir que las ballenas grises deban alimentarse mientras están en las regiones invernales".

Debido a que la migración hacia el Sur es más rápida que la migración hacia el Norte(Rice y Wolman, 1971), parece razonable que los animales tienen menos tiempo para buscar alimento, y particularmente las hembras cuyo parto se

aproxima. Sin embargo, machos y hembras inmaduras, así como las hembras no preñadas, pudieran al menos consumir algo de alimento(Norris y col., 1983). Los avistamientos de ballenas alimentándose en la columna de agua han sido realizados a lo largo de toda la ruta migratoria, pero se concentran en las regiones sureñas. Pueden ser divididos en aquellos animales que se alimentan en los bosques de algas(kelp) y aquellos que explotan recursos pelágicos como cardúmenes de peces pequeños y larvas de cangrejo. Estas dos últimas presas son impredecibles en el espacio y consecuentemente su explotación por las ballenas es probablemente oportunística y ciertamente rara(Nerini, 1984). Por último, Kim y Oliver(1989) hacen notar que existe un distinto gradiente de utilización de las comunidades de presas. Dichas comunidades disminuyen en extensión geográfica y uso alimenticio por parte de las ballenas grises, desde el Norte hacia el Sur de su ruta migratoria. También citan a otros autores que han reportado que la mejor evidencia de alimentación se presenta a lo largo de la costa de California, probablemente debido a que los enjambres de mísidos en dicha costa son más predecibles en tiempo y espacio que las presas planctónicas en Baja California (Kim y Oliver, 1989).

B. Alimentación durante la migración Norteña

La migración hacia el Norte es más lenta que la migración al Sur, requiriendo la primera un número aproximado de 90 días(Rice y Wolman, 1971). Especialmente en el movimiento hacia el Norte, hay considerablemente mayor tiempo en que las ballenas pueden alimentarse(Norris y col., 1983). En el Norte de California, Howell y Huey(1930, en Rice y Wolman, 1971) encontraron una cantidad de Euphausia pacifica en las barbas de una ballena gris capturada el 21 de Julio de 1926, aunque ellos no examinaron su contenido estomacal. Este eufásido es el principal alimento de los Rorcuales(Familia Balaenopteridae) en las aguas de California. Rice y Wolman(1971) encontraron que sólo 2 individuos, de un número de 136 en migración al Norte contenían alimento en sus estómagos.

Nerini(1984) indica que ballenas en migración han sido observadas alimentándose de fauna bentónica, principalmente en las bocas de los ríos o esteros. Los sedimentos cercanos a las bocas de los ríos pueden estar orgánicamente enriquecidos en comparación con el substrato adyacente, y consecuentemente la comunidad bentónica puede ser rica.

En las costas del Norte de California, Cacchione y col.(1987) detectaron por medio de la sonografía de barrido lateral, depresiones elongadas cuyos tamaños y formas son similares a los realizados por las ballenas en el Norte del

Mar de Bering; dichas depresiones son mucho menos abundantes que los de la región antes citada. Las áreas de alimentación mejor desarrolladas hacia el Sur del Mar de Bering se encuentran a lo largo de la costa de la Columbia británica (Canadá); donde los mísidos son la principal presa (Murison y col., 1984), aunque también se consume fauna bentónica (Oliver y col., 1984), huevos de arenque y pequeños peces (Guerrero, 1989, en Kim y Oliver, 1989).

Oliver y col. (1984) descubrieron que las ballenas se alimentan de anfípodos ampeliscidos a lo largo de la costa Oeste de la Isla Vancouver, en la Columbia Británica. Los géneros predominantes fueron: Ampelisca, Photis, Protomedeia y Anonix. Este constituye el primer reporte "documentado" de alimentación sobre organismos de la infauna bentónica al Sur del Mar de Bering. Murison y col. (1984) observaron ballenas dentro y alrededor de bosques de algas marinas (kelp), Nereocystis luetkeana, en la costa Oeste de la Isla Vancouver. Analizaron la materia fecal colectada directamente detrás de individuos alimentándose; se encontró en las heces una predominancia de fragmentos de exoesqueletos de mísidos. Kim y Oliver (1989) indican que los enjambres de mísidos están asociados con los extensos bosques de kelp que se encuentran en gran parte de la ruta migratoria, al Norte de Baja California.

Nerini (1984) reporta que encontró 120 litros de kelp (Laminaria sp) en el estómago de una ballena gris varada en Wauna, Washington. A lo largo de la parte Norte de la Península de Alaska, las ballenas en migración al Norte son comúnmente observadas produciendo plumas de fango. En resumen, los individuos alimentándose mientras migran o aquellos que pasan el verano a lo largo de la mitad Norte de la ruta migratoria, están casi siempre consumiendo recursos bentónicos (Nerini, 1984).

8.3.3. Las Lagunas de Baja California

Existen muy pocos reportes de animales alimentándose en las Lagunas de crianza y apareamiento (Nerini, 1984). Si estos cetáceos se alimentan o no ha sido objeto de controversia por muchos años. Muchos cetólogos han aceptado la teoría de que las ballenas no comen mientras dura su estancia en dichas Lagunas. Walker (1971) expresó su desacuerdo ante tal hipótesis y comentó que: "las ballenas grises se alimentan donde y cuando la oportunidad se presenta". El énfasis dado por éste científico a la posible alimentación de estos cetáceos se basa (opinión personal) en que el Dr. Walker observó ballenas grises produciendo depresiones (hoyos) en el fondo y plumas de fango en la Laguna Ojo de Liebre, lo que fué interpretado como alimentación. En Bahía Magdalena, Norris y col. (1983)

avistaron ballenas sacando la cabeza con agua escurriendo por las comisuras de la boca, algunas veces turbia con sedimentos del fondo; especialmente en la entrada de la Laguna. Los vuelos sobre el área revelaron lo que parecía ser buceo y tal vez alimentación de las ballenas, dejando largas y arqueadas plumas de fango.

Swartz y Jones(1980, 1981; en Nerini, 1984) observaron ballenas produciendo plumas de fango en la Laguna San Ignacio, sin embargo, ellos no consideraron que esa actividad fuera una indicación de alimentación, debido a que cuando muestrearon el fondo de la Laguna encontraron una pobre fauna bentónica.

Ante tales datos, debemos considerar con cautela cualquier reporte sobre la alimentación de esta especie, y más aún si no existe evidencia directa que lo demuestre. Nerini(1984) explica que la mejor y única prueba irrefutable de que una ballena está alimentándose se deriva a partir del análisis de sus contenidos estomacales, pero existen otras formas menos drásticas para identificar a ballenas alimentándose, como por ejemplo, las plumas de fango. La mayoría de reportes de animales comiendo son categorizados así debido a la presencia de las plumas de fango. Sin embargo, la presencia de éstas no es evidencia inequívoca de actividad alimenticia. Podrían ser creadas por animales investigando una comunidad de presas o haciendo contacto con el fondo por alguna otra razón, por lo que dichas actividades pueden ser erróneamente reportadas como alimentación; los recursos bentónicos disponibles para las ballenas grises parecen ser mínimos en las Lagunas; la alimentación que se presenta es probablemente sobre organismos pelágicos(Nerini, 1984).

A partir de varios arrastres de plancton efectuados en la Laguna San Ignacio, Swartz y Jones(1980, 1981, en Nerini, 1984) encontraron abundantes copépodos y mísidos en las cercanías de acúmulos de algas. Norris y col.(1983) observaron de vez en cuando cardúmenes de peces pequeños(2 a 4 centímetros) cerca de ballenas dirigiéndose a la superficie. También se hicieron arrastres con red de Neuston atrás de ballenas emergiendo, encontrándose larvas de cangrejos de la especie Pleuroncodes planipes y juveniles del eufásido Nyctiphanes simplex, en densas concentraciones, en la boca de Bahía Magdalena. El Dr. Edward Brinton(de la Scripps Institution of Oceanography) quién identificó a las formas planctónicas colectadas por Norris y colaboradores, hizo notar que el eufásido Nyctiphanes simplex es casi siempre abundante en las áreas de Bahía Sebastián-Vizcaino y Bahía Magdalena(el agua puede ser como sopa con los estadios más jóvenes) y que puede ser tan o más abundante en densidad que el alimento de las ballenas

en las aguas del Norte. Norris y col.(1983) admiten que:"No podemos asegurar en forma absoluta que la alimentación ocurra en la vecindad de las Lagunas de reproducción, aunque la perspectiva que comienza surgir es que, por lo menos las ballenas grises no parturientas y que no están amamantando pueden alimentar se quizá a niveles importantes en localidades donde puede concentrarse el alimento, como por ejemplo, en las corrientes de mareas a la entrada de las Lagunas.

9. Reproducción

9.1. Madurez sexual

En los cetáceos, la pubertad se refiere a la edad en la que los gametos son producidos por primera vez; y la madurez sexual es la edad en la que el animal ha alcanzado su total poder reproductivo; un animal que ha alcanzado la pubertad es considerado como un adulto(Rice y Wolman, 1971). La pubertad se alcanza a una edad promedio de 9 años(rango: 6 a 12 años) (Rice, 1990), y a una longitud corporal promedio de 11.1 metros en los machos y 11.7 metros en las hembras(Rice y Wolman, 1971).

9.2. Cortejos y cópulas

Algunas de las actividades del cortejo de los Mistictetos han sido sumariadas por Herman y Tavoilga(1980): La exhibición de las superficies ventrales, la postura invertida, y la exhibición u ondulación de las aletas pectorales o la caudal son comunmente observadas en lo que parece ser el contexto pre-copulatorio.

Norris y col.(1983) han descrito los patrones de cortejo en las ballenas grises como sigue:"En lugar del buceo regular, los animales comenzaron a girar sobre su eje longitudinal, sacando las aletas pectorales o partes de los lóbulos de la aleta caudal al aire. Las ballenas escudriñaban las áreas genitales de otras. Una ballena, nadando en la superficie, fué alcanzada por detrás por otro animal, y éste, a continuación escudriñaba el área genital del animal precedente. Con frecuencia, el primer animal arqueaba su aleta caudal sobre las fosas nasales del escudriñador y sus lóbulos caudales se levantaban bien arriba del agua o se deslizaban en la superficie.

Urbán y Aguayo(1985) observaron cortejos y cópulas fuera de las Lagunas de Baja California. El comportamiento de cortejo se caracterizó por saltos fuera del agua, golpes al agua con las aletas pectorales y caudal, atisbamientos(spy-hopping) y roces entre los animales. En seis ocasiones observaron cópulas, y

siempre en asociaciones de tres ballenas, con un comportamiento caracterizado por su posición vientre con vientre en la superficie, el posamiento de una aleta pectoral sobre el vientre o dorso de la otra ballena, y giros de los animales sobre su eje longitudinal. Wilson y Behrens(1982) y Swartz y Jones(1987)también han reportado la presencia de tres ballenas durante la cópula. Walker(1971) sugirió que el tercer animal es un macho cuya función es la de estabilizar a la pareja que está copulando(fig. 34).



Fig. 34. Asociación de tres ballenas grises durante la cópula. El tercer animal(orientado perpendicularmente respecto a la pareja) se coloca sobre éstos y mantiene la estabilidad mecánica de las ballenas mientras copulan. (Fotografía tomada de Walker, 1971).

Aunque se han reportado cortejos y cópulas durante todo el año, tales actividades no siempre conducen a la fertilización de las hembras. Para que eso suceda, las hembras tienen que estar en estro. Bone(1983) señala que, "a excepción de algunos primates y los conejos, las hembras de los mamíferos se muestran reacias a realizar el apareamiento, excepto durante la fase ovulatoria del ciclo de estro".

Gordon(1979) explica que el objetivo de dicho ciclo es llevar a un grupo de folículos ováricos a la maduración y ovulación, y al mismo tiempo, inducir el comportamiento sexual que provoca el apareamiento y la fertilización de los huevos ovulados. El comportamiento de cortejo puede servir para estimular la maduración final y ovulación, para iniciar el estro en la hembra y así sincronizar las actividades de apareamiento de los dos sexos.

9.3. Preñez o concepción

La mayoría de las hembras ovulan solamente una vez cada temporada, aunque las ballenas grises que no fueron preñadas después de su primera ovulación pueden experimentar un segundo ciclo de estro en la misma temporada. Las hembras adultas no preñadas regularmente ovulan cada 2 años, a fines de Noviembre y principios de Diciembre, mientras aún se encuentran al Norte de California Central(USA), durante la migración Sureña(Rice y Wolman, 1971). La mayor parte de las hembras quedan preñadas en este periodo de 2 a 3 semanas(ciclo de estro), aunque unas pocas hembras pueden ser preñadas en las Lagunas de Baja California (Rice y Wolman, 1971; Rice, 1978a).

Rice y Wolman(1971) encontraron que en los machos capturados durante la migración Sureña, los testículos pesaron más y el diámetro de los túbulos seminíferos fué mayor, comparados con aquellos de machos capturados durante la migración Norteña y en las regiones de alimentación. Estos datos indican que los machos tienen un marcado ciclo sexual estacional, con un máximo de actividad espermatogénica a fines del Otoño o principios del Invierno. Este periodo se correlaciona estrechamente con la época en que las hembras están en su ciclo de estro. Varios autores(Walker, 1971; Norris y col., 1983; Swartz y Jones, 1987) han reportado una intensa actividad sexual en las Lagunas de Baja California. Si la mayor parte de las preñeces se efectúan antes de que las ballenas lleguen a las Lagunas Mexicanas, ¿Cuál es entonces el valor del comportamiento sexual observado en éstas?. Norris y col.(1983) sugieren que "el agrupamiento a la entrada de las Lagunas no contribuye a la fertilización y que puede no ser funcional, reproductivamente hablando. Significa que todas las ballenas grises,

excepto madres y crías, nadan de California(USA) a las Lagunas de reproducción y de retorno, sin utilidad para la especie. En nuestra opinión, es difícil asignar una función a gran parte del cortejo aparente durante la migración o a la entrada de las Lagunas, excepto en los casos en donde se ha notado la erección o intromisión del pene. La mayoría de los miembros de estos grupos son ballenas juveniles, y su comportamiento puede considerarse como exploratorio del comportamiento sexual, pero es a menudo difícil estar seguro de que los adultos estén involucrados en una determinada actividad y cuál puede ser su sexo".

Sin embargo, Rice y Wolman(1971) comentan que puede haber algunas preñeces en las Lagunas de Baja California, en Enero; dicho periodo coincide con el segundo ciclo de estro de aquellas hembras que no fueron preñadas durante su primer ciclo estral. Estos autores detectaron preñez en dos hembras después del rango observado(del 27 de Noviembre al 13 de Diciembre). Una de las hembras fué preñada aproximadamente el 22 de Diciembre y la otra el 5 de Enero. Esta última era primípara(de primer parto).

Laws(1961, en Rice y Wolman, 1971) encontró que las hembras de B. physalus que recién han alcanzado la madurez sexual, son preñadas, en promedio, después que las hembras que han parido varias veces(múltiparas). Si lo anterior ocurre también en las hembras de E. robustus, entonces podría ser posible que dichas hembras fueran preñadas por primera vez cuando se encuentran en las Lagunas Mexicanas, en los meses de Enero-Febrero.

9.4. Periodo de gestación

La duración total del periodo de gestación es de aproximadamente 418 días (Rice, 1983), dando como resultado un promedio de 13.5 meses y no 13.0 meses como fué estimado previamente por Rice y Wolman(1971). El crecimiento fetal se acelera durante la primera mitad de la preñez(Junio a Octubre), y éste virtualmente cesa durante la última fase(Diciembre a Enero); un periodo denominado "diapausa prenatal" (Rice, 1983).

9.5. Partos

El nacimiento toma lugar entre el 26 de Diciembre y el 1 de Marzo(Swartz y Jones, 1983, en Rice, 1990), con una fecha de nacimiento promedio estimada para el 27 de Enero(Rice y col., 1981). La longitud corporal al nacer(para ambos sexos) fué calculada en 4.57 metros por Rice(1983) y 4.58 metros por Sumich (1986). La presentación caudal es común en el nacimiento(Rice y Wolman, 1971). En cuanto el ballenato es expulsado por completo, la madre(o bien una o dos hembras que la asisten en el parto) ayuda a que el recién nacido aflore a la super

ficie para que pueda respirar, ya que de no hacerlo se ahogaría. Generalmente la madre lo empuja hacia arriba con la cabeza o bien lo levanta con su propio cuerpo (Vargas, 1981). La mayoría de los partos ocurren dentro de las Lagunas, y especialmente en la parte superior de éstas, ya que en esa porción la profundidad es de pocos metros, y las madres con sus crías prefieren permanecer separadas de los grupos de cortejo por un mes o dos después del nacimiento (Swartz y Jones, 1987), aunque también se ha reportado que las hembras con crías entran y salen de las Lagunas durante el día y la noche (Sánchez y Llamapallas, 1985).

9.6. Lactancia

Dura aproximadamente 7 meses, finalizando en Agosto; y como en los otros cetáceos, el destete es probablemente gradual y prolongado (Rice y Wolman, 1971).

Zenkovich (1938, en Rice y Wolman, 1971) reportó que la leche de las ballenas grises está compuesta de un 53.04% de grasa, 6.38% de residuos secos y 40.58% de agua. Las ballenas con sus crías permanecen en las Lagunas por 2 a 3 meses, permitiendo que las crías desarrollen una gruesa capa de grasa, para que entre otras funciones (ver página 44), mantenga constante su temperatura corporal para cuando lleguen a las frías aguas Articas (American Cetacean Society, 1990).

9.7. Crecimiento de las crías

Sumich (1986) encontró que las longitudes promedio de las crías se incrementa linealmente de 4.58 metros al nacer, hasta 7.0 metros a los seis meses de edad, cuando son destetadas. Después del destete, las tasas de incremento de longitud disminuyen, las crías alcanzan los 8.0 metros al año de edad y 9.0 metros a los dos años. Asimismo, reporta que a partir de los pesos corporales típicos, de cerca de una tonelada (900 kilogramos), las crías duplican su peso a los tres meses de edad y casi lo duplican de nuevo (3.5 toneladas métricas) a los seis meses de edad.

El valor adaptativo de este rápido crecimiento probablemente esté relacionado con la termorregulación. Un incremento rápido de las dimensiones corporales aumenta también la relación volumen-área superficial de las crías, reduciendo grandemente sus pérdidas de calor.

10. Tamaño poblacional

10.1. Captura comercial

En 1946, los balleneros Norteamericanos descubrieron las regiones invernales de las ballenas grises, ubicadas a lo largo de la costa Oeste de Baja California, México. La congregación anual de la especie en las Lagunas Mexicanas atrajo a los balleneros, y para el invierno de 1860-61, cerca de 60 barcos estaban involucrados en la captura de estos cetáceos en las Lagunas (Starks, 1922, en Rice y Wolman, 1971).

Scammon (1874, en Rice y Wolman, 1971) estimó que la población de ballenas grises era "probablemente no mayor de 30,000 animales" entre 1853 y 1856. A partir de una reconstrucción detallada de la historia de capturas, Henderson (1972, en Reeves y Mitchell, 1988) concluyó que el tamaño poblacional en 1845 era de aproximadamente 15,000 a 20,000 individuos. Sin embargo, Rice (1981) menciona que antes de la explotación comercial (1846), la población era de "no más de 15,000 ballenas". Scammon calculó que cerca de 10,800 ballenas grises fueron matadas en las Lagunas entre 1846 y 1874. Este ballenero estimó que no más de 8,000 a 10,000 animales sobrevivieron para 1874. De acuerdo al modelo realizado por Ohsumi (1976, en Reeves y Mitchell, 1988), la población alcanzó un mínimo de 4,400 animales en 1875.

La captura regular terminó aproximadamente en 1900 (Starks, 1922), aunque se siguieron capturando ballenas en menor cantidad hasta 1937. Una información más detallada acerca de la historia de la captura de esta especie puede ser consultada en los trabajos de Rice y Wolman (1971), Maldonado (1981) y Reeves y Mitchell (1988).

No existe duda que entre los años 1870 y 1880 la población estaba reducida, pero no está claro hasta qué punto (Reeves y Mitchell, 1988). Se ha discutido que la población del Pacífico Este fué severamente sobre-explotada, quizá cercana a la extinción (Andrews, 1916; Howell y Huey, 1930, en Reeves y Mitchell, 1988). Sin embargo, Townsend (1887, en Reeves y Mitchell, 1988) creía que la población no estaba en peligro inmediato de exterminación a mediados de la década de 1880, a pesar de la continua captura costera. Los científicos que realizan modelos matemáticos sobre poblaciones animales generalmente han aceptado la opinión de Townsend (Reeves y Mitchell, 1988). Estos dos autores sugieren que "las capturas no especificadas o no registradas de ballenas grises ejemplifican la necesidad de efectuar una revisión más exhaustiva de la historia de capturas de

la población del Pacífico Este.

10.2. Protección

En 1937 se creó el Acuerdo Internacional para la Regulación de la Captura de Ballenas, el cual prohibía la matanza de ballenas grises; fué firmado por los gobiernos de muchas naciones balleneras, excepto Japón y la antes llamada URSS. En 1946 fué creada la Comisión Ballenera Internacional (International Whaling Commission, IWC) por los gobiernos de 15 países (Gambell, 1990), incluyendo a Canadá, Japón, México, URSS y los Estados Unidos. Esta comisión tiene por objetivo principal lograr el establecimiento de un sistema internacional de reglamentación de la caza de cetáceos, con el fin de asegurar su conservación y el desarrollo de las industrias derivadas de esa actividad (Vargas, 1981). La IWC prohíbe la cacería de ballenas grises, exceptuando a los aborígenes de la Comunidad de Estados Independientes (URSS) y Alaska, y sólo pueden ser capturadas cuando la carne y otros productos sean utilizados exclusivamente para consumo local (Rice y Wolman, 1971). En 1988, la IWC acordó que para cada uno de los años de 1989, 1990 y 1991, la captura de ballenas por parte de los Esquimales de Alaska y la Comunidad de Estados Independientes no deberá exceder los 179 animales (International Whaling Commission, 1990). Los gobiernos miembros de la Comisión pueden también obtener permisos especiales autorizando la recolección de ballenas grises para investigación científica (Rice y Wolman, 1971).

Por su parte, México nunca ha cazado ballenas, ni las ha explotado comercialmente, mucho menos ha otorgado permisos para que otros países las exploten dentro de nuestras aguas jurisdiccionales. En 1972, el gobierno Mexicano emitió un decreto por el que se declaró "Zona de refugio para ballenas y ballenatos a las aguas del área de la Laguna Ojo de Liebre" (Vargas, 1981). Esta restricción de acceso a dicha Laguna resultó en un cambio de la observación turística de ballenas hacia la Laguna San Ignacio (Reeves y Mitchell, 1988). En 1979 el gobierno Mexicano declaró a ésta Laguna como "Zona de refugio para ballenas y ballenatos y zona de atracción turístico-marítima" (Vargas, 1981).

10.3. Censos

Las ballenas grises han sido contadas desde sitios de observación en la costa por más de un siglo. La cercana proximidad de los cetáceos a la línea costera, particularmente durante la migración Sureña, hace posible que la especie sea censada conforme pasa por puntos estratégicos (Rugh y Dahlheim, 1990). Entre 1885 y 1981 se han efectuado 43 censos diferentes, desde el Sur de California hasta Alaska; una reseña de dichos censos es realizada por Reilly (1984). Antes

de 1967, los métodos utilizados para obtener conteos de ballenas grises en migración hacia el Sur variaron considerablemente, por lo que no es aconsejable recurrir a los primeros censos para una estimación exacta de la abundancia de la especie (Reilly, 1984). En 1967, el Laboratorio Nacional de Mamíferos Marinos (USA) inició una serie de censos anuales consecutivos por 13 años, cerca de Monterey, California, durante la migración Sureña de las ballenas. Los resultados obtenidos a partir de dichos censos se muestran en la Tabla 7.

Año	Conteo bruto	Estimación poblacional	Desviación estándar
1967-68	3,077	13,095	1,276
1968-69	3,265	11,954	1,545
1969-70	3,399	12,408	1,619
1970-71	3,264	11,117	1,625
1971-72	2,667	10,414	918
1972-73	3,684	14,534	1,348
1973-74	3,889	14,676	1,558
1974-75	3,836	13,110	1,366
1975-76	4,295	15,919	1,803
1976-77	4,720	16,621	1,798
1977-78	3,717	14,811	2,272
1978-79	3,927	13,676	1,127
1979-80	4,924	17,577	2,364

Tabla 7. Conteos brutos, estimaciones poblacionales, y sus desviaciones estándar para cada uno de los 13 censos anuales. (Tomada de Reilly y col., 1983).

Existen varios factores que deben ser determinados cuantitativamente a fin de estimar el tamaño poblacional a partir de los censos costeros (Rice y Wolman, 1971; Reilly y col., 1980, 1983; Reilly, 1984; Buckland, 1990; Rugh y Dahlheim, 1990; Breiwick, 1990)

Rugh (1984) estimó que 17,648 ballenas se desplazaron hacia el Sur a través de Unimak Pass (Alaska) en 1979, mientras que Reilly (1981, en Nerini, 1984) obtuvo un tamaño poblacional de 17,557 animales a partir de su conteo de 1979 en Yankee Point, California. Rugh y Dahlheim (1990) informan que desde 1981 se han efectuado tres censos más: en 1984/85, 1985/86 y en 1987/88. En el presente trabajo el autor no dispone de información sobre los censos de 1984/85 y 1985/86, por lo que se presentarán resultados del censo de 1987/88, los que aparecen en Breiwick y col. (1988). Las ballenas fueron censadas durante la migración Sureña al pasar por Granite Canyon, California, desde el 10 de Diciembre de 1987 al 7 de Febrero de 1988. La estimación poblacional obtenida a partir

de éste censo es de 21,113 ballenas(error estándar: 688). El Dr. Ray Gambell, Secretario de la IWC(comunicación personal, 1990) comenta que "el Comité Científico de la IWC ha acordado que su mejor estimación poblacional de las ballenas grises del Pacífico Este es la de Breiwick y col.(1988), es decir, de 21,113 individuos. También se ha acordado que la población ha estado incrementándose a una tasa del 3.2% (error estándar: 0.5%) para el periodo de 1967/68 y 1987/88, incluyendo una captura anual promedio de 174 ballenas".

10.4. Manejo de la población

Reeves y Mitchell(1988) han sugerido que esta población no debería ser clasificada como "en peligro" (endangered), ya que se ha recuperado sustancialmente de la depleción provocada por la captura comercial. Ante tan notable recuperación surge la interrogante de si la IWC permitirá en el futuro la captura comercial de ballenas grises. Con respecto a tal cuestión, el Dr. Ray Gambell (comunicación personal, 1990) informa que " hubo mucha discusión en nuestra Reunión Anual de 1990 sobre cómo deberá ser determinada cualquier captura comercial de cetáceos en el futuro. El procedimiento de manejo adoptado por la Comisión en 1975 ha mostrado ser inadecuado en varios aspectos; principalmente que no podemos determinar los tamaños y tendencias poblacionales con suficiente exactitud para proporcionar resultados seguros. Nosotros tenemos cinco procedimientos de manejo alternativos bajo desarrollo. Este año la Comisión decidió que no está preparada para permitir ninguna captura comercial hasta que se considere que el procedimiento sea seguro en términos de que haya poco o ningún riesgo para las poblaciones".

VI. Discusión

El estudio del comportamiento de los cetáceos en su medio natural plantea dificultades especiales, ya que estos organismos pueden ser observados en la superficie del agua sólo cuando salen a respirar, descansar o durante sus actividades reproductivas.

En años recientes, la utilización de equipos de filmación submarina ha posibilitado la observación directa de estos mamíferos. Sin embargo, la mayoría de ellos evaden la presencia del ser humano, lo que dificulta la realización de estudios conductuales sistemáticos.

Las ballenas grises son uno de los cetáceos mejor estudiados, y aún así su comportamiento dista mucho de ser comprendido. Un ejemplo de esto es su comportamiento migratorio. Sabemos que esta especie realiza una de las migraciones más largas entre los cetáceos, sabemos también cuándo se inicia la migración al Sur, su velocidad de desplazamiento, las fechas de llegada a las zonas de reproducción, etc. No obstante, con esto sólo analizamos los efectos de dicho comportamiento. Al preguntarnos por qué migra un cetáceo, debemos preguntarnos también qué es lo que le permite migrar, es decir, que no investigamos ya los efectos del comportamiento, sino sus causas.

Esta obra ha intentado explicar(basándose en el estudio de la anatomía comparada y la fisiología) qué es lo que determina que algunas especies migren y otras no lo hagan. En la página 52 se mencionó que las especies de mayor tamaño son las que efectúan largas migraciones. Esto sugiere que el tamaño del organismo afecta a su metabolismo, y éste a su vez influye sobre el comportamiento del animal.

Al iniciar esta tesis, el aspecto que más interesó al autor es el relacionado con el buceo. No todas las especies poseen la misma capacidad para el buceo. Esta investigación documental ha revelado que entre los cetáceos con una especializada capacidad de buceo y aquellos que no la poseen, existen diferencias tanto de estructura como de función que pueden ayudarnos a entender dicho comportamiento.

Es importante en este punto detenernos para aclarar que no se está afirmando que el comportamiento de buceo o las migraciones de los cetáceos están determinadas únicamente por sus características morfológicas y fisiológicas. El comportamiento animal está controlado por la compleja interacción del organismo con el medio ambiente, es decir, por factores internos y externos.

Tal vez la contribución más importante del presente trabajo sea la de

unificar a dos diferentes campos de investigación: La Fisiología y la Etología. Los fisiólogos efectúan experimentos de laboratorio intentando descifrar cómo funciona la maquinaria del comportamiento, mientras que los etólogos estudian a los organismos en su ambiente natural.

Según Tinbergen(1979), podríamos comparar la situación de los fisiólogos y la de los estudiosos del comportamiento animal con la de dos extraterrestres que estudiaran la maquinaria de control de un automóvil. Uno de ellos, el etólogo, observa al auto que corre, acelera, se detiene o toma las curvas del camino; quizá sepa ya que lo detienen las luces rojas o la falta de combustible, y que las ruedas cambian de dirección al hacer girar el volante, pero para encontrar la relación que hay entre el pisar el acelerador y el aumento de velocidad, tendrá que desarmar el automóvil. El otro extraterrestre, el fisiólogo, entenderá con gran detalle la mecánica del acelerador o la forma en que el carburador controla la mezcla de aire y gasolina; pero si ni él ni el etólogo han avanzado más en sus estudios, no podrán integrar sus conocimientos de un modo que les permita entender cómo funciona un automóvil.

VII. Literatura citada

- Allen, K.R. and Kirkwood, G.P. 1988. Marine mammals. In: Fish population Dynamics. Second edition. Ed. by Gulland, J.A. John Wiley & Sons Ltd. pp. 251-269.
- American Cetacean Society. 1990. The gray whale, Eschrichtius robustus. Special issue, 2 pp.
- Arnbon, T.; Papastavrou, V.; Weilgart, L.S. and Whitehead, H. 1987. Sperm whales react to an attack by killer whales. Journal of Mammalogy 68(2):450-453.
- Barnes, L.G. 1984. Search for the first whale: Retracing the ancestry of cetaceans. Oceans, 17(2):20-23.
- Barnes, L.G. and McLeod, S.A. 1984. The fossil record and phyletic relationships of gray whales. In: The gray whale. Ed. by Jones, M.L.; Swartz, S.L. and Leatherwood, J.S. Academic Press, New York, pp. 3-32.
- Bayard-McConnaughey, H. 1974. Mamíferos marinos. En: Introducción a la biología marina. (Editor). Editorial Acribia, España, páginas 286-297.
- Berzin, A.A. 1984. Soviet studies of the distribution and numbers of the gray whale in the Bering and Chukchi Seas, from 1968 to 1982. In: The gray whale. Ed. by Jones, M.L.; Swartz, S.L. and Leatherwood, J.S. Academic Press, New York, pp. 409-419. (Resumen).
- Blokhin, S.A. 1982. Investigations on gray whales taken off Chukotka in 1980. Rep. Int. Whaling Comm., 32:375-380. (Resumen).
- Blokhin, S.A. 1986. Observations of gray whales in their foraging areas in the Bering Sea, 1984. Rep. Int. Whaling Comm., 36:283-285. (Resumen).
- Blokhin, S.A. 1990. Distribution and abundance of gray whales of the California /Chukotka population off Siberian coast. Unpublished document submitted to International Whaling Commission, Scientific Committee, April 1990, 19 pp.
- Blokhin, S.A. and Tiupel'ev, P.A. 1987. Morphological study of the ear plugs of gray whales and the possibility of their use in age determination. (SC/38/PS18). Rep. Int. Whaling Comm. 37:341-345. (Resumen).
- Bone, J.F. 1983. Fisiología y anatomía animal. Editorial El manual moderno. 494 páginas.
- Braham, H.W. 1984. Distribution and migration of gray whales in Alaska. In: The gray whale. Ed. by Jones, M.L.; Swartz, S.L. and Leatherwood, J.S. Academic Press, New York, pp. 249-266. (Resumen).
- Braham, H.W. 1985. La substitución de la ballena Bowhead por la ballena gris, por los Esquimales de Alaska. X Reunión Internacional para el estudio de los mamíferos marinos; 24-27 Marzo, La Paz, B.C.S., México, 16 páginas.
- Breiwick, J.M. 1990. A note on gray shore-based distance estimates. Unpub. doc. submitted to IWC Scientific Committee, April 1990. 11 pp.
- Breiwick, J.M.; Rugh, D.J.; Withrow, D.E.; Dahlheim, M.E. and Buckland, S.T. 1988. Preliminary population estimate of gray whales during the 1987/88 Southward migration. Unpub. doc. sub. to IWC Scientific Committee, May 1988. 21 pp.

- Brix, O. 1989.** Arctic life adaptation: III. The function of whale (Balaenoptera acutorostrata) hemoglobin. *Comp. Biochem. Physiol. B. Comp. Biochem.* 94(1): 139-142. (Resumen).
- Bryant, P.J.; Lafferty, C.M. and Lafferty, S.K. 1984.** Reoccupation of Laguna Guerrero Negro, Baja California, México, by gray whales. In: *The gray whale*. Ed. by Jones, M.L.; Swartz, S.L. and Leatherwood, J.S. Academic Press, New York, pp. 375-387.
- Bryden, M.M. 1988.** Adaptation to the aquatic environment. In: *Whales, dolphins and porpoises*. Ed. by Harrison, R. and Bryden, M.M. Facts on file publications, New York, pp. 110-121.
- Buckland, S.T. 1990.** Estimated trends in abundance of California gray whales from shore counts, 1967/68 to 1987/88. Unpub. doc. submitted to IWC Scientific Committee, April 1990. 20 pp.
- Butler, P.J. 1988.** The exercise response and the "classical" diving response during natural submersion in birds and mammals. *Canadian Journal of Zoology*, 66:29-39.
- Butler, P.J. 1989.** Metabolic adjustments to breath holding in higher vertebrates. *Canadian Journal of Zoology* 67:3024-3031.
- Cacchione, D.A.; Drake, D.E.; Field, M.E. and Tate, G.B. 1987.** Sea floor gouges caused by migrating gray whales off Northern California. *Cont. Shelf. Res.* 7(6):553-560. (Resumen).
- Chapman, C.B. and Mitchell, J.H. 1965.** Fisiología del ejercicio. En: *Vertebrados, estructura y función*. Ed. por Wessells, N.K. *Selecciones de Scientific American*. H. Blume Ediciones, España. páginas: 95-101.
- Clarke, M.R. 1979.** The head of the Sperm whale. *Scientific American* 240(1):106-117.
- Clarke, J.T.; Moore, S.E. and Ljungblad, D.K. 1989.** Observations on gray whale, Eschrichtius robustus, utilization patterns in the Northeastern Chukchi Sea, July-October 1982-1987. *Canadian J. of Zoology* 67:2646-2654.
- Clarke, J.T. and Moore, S.E. 1990.** Observations of gray whales in the Southern Chukchi and Northern Bering Seas of Alaska, August-November 1980-89. Unpub. doc. submitted to IWC Scientific Committee, April 1990. 12 pp.
- Corkeron, P. 1988.** Distribution and ecology. In: *Whales, dolphins and porpoises*. Ed. by Harrison, R. and Bryden, M.M. Facts on file publications, New York, pp. 84-99.
- Cousteau, J.Y. 1979.** La sangre caliente en el mar. Ed. Urbion/Hyspamerica. Impreso en España. 140 páginas.
- Danty, M. 1978.** Straightening the bends. *Oceans*. A publication of the Oceanic Society 11(6):36-37.
- Darling, J.D. 1984.** Gray whales off Vancouver Island, British Columbia. In: *The gray whale*. Ed. by Jones, M.L.; Swartz, S.L. and Leatherwood, J.S. Academic Press, New York. pp. 267-287. (Resumen).
- Dawbin, W.H. 1966.** The seasonal migratory cycle of humpback whales. In: *Whales, dolphins and porpoises*. Ed. by Norris, K.S. University of California Press, Berkeley & Los Angeles. pp 145-169.

- De Robertis, E.D.P. y De Robertis, E.M.F. 1985.** Biología Celular y Molecular. Editorial El Ateneo, Argentina. Décima edición, 613 páginas.
- Dobzhansky, T.; Ayala, F.J.; Stebbins, G.L. and Valentine, J.W. 1983.** Evolución. Editorial Omega, España, 558 páginas.
- Elsner, R. 1969.** Cardiovascular adjustments to diving. In: The biology of marine mammals. Ed. by Andersen, H.T. Academic Press, Inc. Printed in the USA. pp. 117-143.
- Farner, D.S. 1976.** Fotoperiodismo en los animales. Ed. C.E.C.S.A, primera edición en Español, 36 páginas.
- Fleischer, L.A. y Villalobos, I.E. 1989.** Observación, distribución y dirección de ballenas grises en el litoral Pacífico de B.C.S., México, durante el invierno de 1987. XIV Reunión Internacional para el estudio de los mamíferos marinos; La Paz, B.C.S., Marzo 28-31. (Resumen).
- Fleischer, L.A.; Contreras, U.J.; Michel, G.E. y Contreras, T.J. 1984.** La ballena gris de México (Eschrichtius robustus) en la región Norte de Bahía Magdalena, B.C.S., México. IX Reunión Internacional para el estudio de los mamíferos marinos. La Paz, B.C.S., 29,30 y 31 Marzo, 47 páginas.
- Gallo, J.P. 1984a.** Interacción de calderones, Globicephala macrorhynchus, con la ballena de aleta, Balaenoptera physalus y con tursiones, Tursiops truncatus gilli. (Mammalia:Cetacea). An. Inst. Biol. UNAM. Serie Zoología 55(1):3.
- Gallo, J.P. 1984b.** Comportamiento grupal del delfín común, Delphinus delphis, durante la alimentación. IX Reunión Internacional para el estudio de los mamíferos marinos. La Paz, B.C.S., 29,30 y 31 Marzo, 8 páginas.
- Gambell, R. 1989.** Whales:How their live. Mallard Press. Printed in Italy, 46 pp.
- Gambell, R. 1990.** The International Whaling Commission- quo vadis?. Mammal Rev. 20(1):31-43.
- Gill, R.E. Jr. and Hall, J.D. 1983.** Use of nearshore and estuarine areas of the Southeastern Bering Sea by gray whales, E. robustus. Arctic 36(3):275-281. (Resumen).
- Gingerich, P.D.; Wells, N.A.; Russell, D.E. and Shah, S.M.I. 1983.** Origin of whales in Epicontinental remnant Seas: New evidence from the early Eocene of Pakistan. Science 220(4595):403-406.
- Goldstein, L. 1982.** Osmoregulación y excreción. En: Fisiología comparada. (Editor). Ed. Interamericana, primera edición en Español; páginas:241-291.
- Gordon, M.S. 1979.** Fisiología animal: Principios y adaptaciones. Ed. C.E.C.S.A, primera edición en Español, 747 páginas.
- Graff, L. 1987.** Análisis de orina. Primera reimpresión. Ed. Médica Panamericana, S.A. 222 páginas.
- Gulland, J.A. 1990.** Commercial whaling- the past, and has it a future ?. Mammal Rev. 20(1):3-12.
- Harvey, J.T. and Mate, B.R. 1984.** Dive characteristics and movements of radio-tagged gray whales in San Ignacio Lagoon, B.C.S., México. In: The gray whale. Ed. by Jones, M.L.; Swartz, S.L. and Leatherwood, J.S. Academic Press, New York, pp. 561-575.

- Herman, L.M.** 1980. Cetacean behavior, mechanisms and functions.(Editor). John Wiley & Sons, Inc.
- Herman, L.M. and Tavorlga, W.N.** 1980. The communication systems of cetaceans. In: Cetacean behavior: mechanisms and functions. Ed. by Herman, L.M. John Wiley & Sons, New York. pp. 149-209.
- Herzing, D.L. and Mate, B.R.** 1984. Gray whale migrations along the Oregon coast, 1978-1981. In: The gray whale. Ed. by Jones, M.L.; Swartz, S.L. and Leatherwood, J.S. Academic Press, pp. 289-307. (Resumen).
- Hochachka, P.W.** 1981. Brain, lung and heart functions during diving and recovery. Science. 1 May, 212(4494):509-514.
- Hong, S.K. y Rahn, H.** 1967. Fisiología del buceo. En: Vertebrados, estructura y función. Ed. por Wessells, N.K. Selecciones de Scientific American. H. Blume Ediciones, España, páginas 197-206.
- Innes, S.; Lavigne, D.M.; Earle, W.M. and Kovacs, K.M.** 1987. Feeding rates of seals and whales. Journal of Animal Ecology 56:115-130.
- Irving, L.** 1969. Temperature regulation in marine mammals. In: The biology of marine mammals. Ed. by Andersen, H.T. Academic Press, Inc. Printed in the USA, pp. 147-173.
- International Whaling Commission.** 1990. Press information, 1990 Annual Meeting of the International Whaling Commission, Noordwijk, The Netherlands, 3 pp.
- Johnson, K.R. and Nelson, C.H.** 1984. Side-scan sonar assessment of gray whale feeding in the Bering Sea. Science 225(4667):1150-1152.
- Johnson-Gleason, E.** 1987. Evolución. Primera edición. Ed. C.E.C.S.A., México, 125 páginas.
- Jones, M.L.; Swartz, S.L. and Leatherwood, J.S.** 1984. The gray whale, Eschrichtius robustus.(Editors). Academic Press. 624 pp.
- Kanwisher, J.** 1982. Regulación de la temperatura. En: Fisiología comparada. Ed. por Goldstein, L. Editorial Interamericana, primera edición en Español, páginas:411-443.
- Kanwisher, J. and Ridgway, S.H.** 1983. The physiological ecology of whales and porpoises. Scientific American 248(b):110-120.
- Kasting, N.W.; Adderley, S.A.; Safford, T. and Hewlett, K.G.** 1989. Thermoregulation in Beluga(Delphinapterus leucas) and Killer whales(Orcinus orca). Physiological Zoology 62(3):687-701.
- Katona, S.K.; Beard, J.A.; Girton, P.E. and Wenzel, F.** 1988. Killer whales(Orcinus orca) from the Bay of Fundy to the Equator, including the Gulf of México. Rit Fiskideildar 11:205-224.
- Kim, S.L. and Oliver, J.S.** 1989. Swarming benthic crustaceans in the Bering and Chukchi Seas and their relation to geographic patterns in gray whale feeding. Canadian Journal of Zoology 67:1531-1542.
- King, B.C. and Hawkridge, F.M.** 1989. Evidence for the role of myoglobin in facilitating oxygen transport. Talanta 36(1/2):331-334.
- Kolb, E.** 1979. Fisiología veterinaria. Vol. II. Ed. Acribia, España. Segunda reimpresión, páginas:580-1115.

- Kooyman, G.L. and Andersen, H.T. 1969.** Deep diving. In: The biology of marine mammals. Ed. by Andersen, H.T. Academic Press, Inc. Printed in the USA, pp. 65-94.
- Kooyman, G.L.; Gentry, R.L.; Bergman, W.P. and Hammel, H.T. 1976.** Heat losses in penguins during immersion and compression. *Comp. Biochem. Physiology* 54(A):75-80. (Resumen).
- Krogh, A. 1939.** Osmotic regulation in aquatic animals. Cambridge, England. Cambridge University Press, 242 pp.
- Lankester, K. and Beddington, J.R. 1986.** An age structured population model applied to the gray whale (Eschrichtius robustus). Report of the Int. Whaling Commission 36:353-358.
- Lenfant, C. 1969.** Physiological properties of blood of marine mammals. In: The biology of marine mammals. Ed. by Andersen, H.T. Academic Press, Printed in the USA, pp. 95-115.
- Lowry, L.F.; Nelson, R.R. and Frost, K.J. 1987.** Observations of killer whales, Orcinus orca, in Western Alaska: Sightings, strandings and predation on other marine mammals. *Can. Field-Naturalist* 101(1):6-12.
- Maldonado, V.A. 1981.** Seis siglos de persecución. I Reunión Nacional sobre la ballena gris. Aspectos biológicos, socioeconómicos y legales. Mayo 27-29, México, páginas:12-16.
- Martin, A.R. 1988.** Cetaceans around the Central Azores Islands in the summers of 1985 and 1986. *Mammalia* 52(4):541-547.
- Martin, D.W. Jr. 1984.** Agua y minerales. En: Bioquímica de Harper. Martin, D.W. Jr.; Mayes, P.A. y Rodwell, V.W. (Editores). Ed. El Manual Moderno, México. Novena edición, páginas:579-590.
- Martin, A.R. and Clarke. 1986.** The diet of Sperm whales, Physeter macrocephalus, captured between Iceland and Greenland. *J. Mar. Biol. Ass. UK.*, 66:779-790.
- Mate, B.R. and Harvey, J.T. 1984.** Ocean movements of radio-tagged gray whales. In: The gray whale. Ed. by Jones, M.L.; Swartz, S.L. and Leatherwood, J.S. Academic Press, New York. pp. 577-589.
- Mate, B.R.; Harvey, J.T. and Sánchez, R. 1985.** Radio tagging gray whales in Baja California, México. X Reunión Internacional para el estudio de los mamíferos marinos. La Paz, B.C.S., 24-27 Marzo, 10 páginas.
- Matthews, L.H. 1978.** The natural history of the whale. Columbia University Press, New York. 219 pp.
- McAlpine, D.F. 1985.** Size and growth of heart, liver and kidneys in North Atlantic fin (B. physalus), sei (B. borealis) and sperm whales (P. macrocephalus). *Canadian Journal of Zoology* 63(6):1402-1409. (Resumen).
- Mead, J.G. and Mitchell, E.D. 1984.** Atlantic gray whales. In: The gray whale. Ed. by Jones, M.L.; Swartz, S.L. and Leatherwood, J.S. Academic Press, New York. pp. 33-35. (Resumen).
- Michel, G.E. y Fleischer, L.A. 1984.** Histología comparativa de ejemplares neonatos de ballena gris, Eschrichtius robustus (Lilljeborg, 1861) de México. IX Reunión Internacional para el estudio de los mamíferos marinos. La Paz, B.C.S., 29,30 y 31 Marzo. 15 páginas.

- Miller, R.V.; Johnson, J.H. and Doroshenko, N.V. 1985.** Gray whales(Eschrichtius robustus) in the Western Chukchi and East Siberian Seas. Arctic 38(1):58-60. (Resumen).
- Moore, S.E. and Ljungblad, D.K. 1984.** Gray whales in the Beaufort, Chukchi and Bering Seas: Distribution and sound production. In: The gray whale. Ed. by Jones, M.L.; Swartz, S.L. and Leatherwood, J.S. Academic Press, San Francisco, CA. pp. 543-559.
- Moore, S.E.; Ljungblad, D.K. and Van Schoik, D.R. 1986.** Annual patterns of gray whale distribution, abundance and behavior in the Northern Bering and Eastern Chukchi Seas, July 1980-83. Report of the International Whaling Commission (Special issue 8): 231-242.
- Murison, L.D.; Murie, D.J.; Morin, K.R. and de Silva Curiel, J. 1984.** Foraging of the gray whales along the West coast of Vancouver Island, British Columbia. In: The gray whale. Ed. by Jones, M.L.; Swartz, S.L. and Leatherwood, J.S. Academic Press, New York. pp. 451-463. (Resumen).
- Nelson, C.H. and Johnson, K.R. 1987.** Ballenas y morsas, labradoras del fondo marino. Investigación y Ciencia 127:68-75.
- Nelson, C.H.; Johnson, K.R. and Barber, J.H. 1987.** Gray whale and walrus feeding excavation on the Bering Shelf, Alaska. Journal of Sedimentary Petrology, 57(3):419-430.
- Nemoto, T. and Kawamura, A. 1977.** Characteristics of food habits and distribution of baleen whales with special reference to the abundance of North Pacific Sei and Bryde's whales. Rep. Int. Whaling Commission(Special issue 1): 80-87.
- Ni, J. and Zhou, K. 1988.** On the measurement and enumeration of renculi and glomeruli of Neophocaena phocaenoides. Acta Zool. Sin. 34(2):118-127.
- Nie, C.J. van. 1983.** The conducting system in the heart of the common seal, Phoca vitulina vitulina. Aquatic Mammals 10:18-22.
- Nie, C.J. van. 1985a.** The bulbus aortae(Aorta ascendens) in the growing common seal, Phoca vitulina vitulina (A morphological approach). Aquatic Mammals 11.3:71-74.
- Nie, C.J. van. 1985b.** The conducting system of the heart of the white-snouted dolphin, Lagenorhynchus albirostris, (Gray, 1846). Lutra 28:106-112.
- Nie, C.J. van. 1986a.** The Purkinje fibres in the heart of the common seal, Phoca vitulina vitulina, the Baikal seal, Pusa sibirica, the fur seal, Arctocephalus australis, the harbour porpoise, Phocoena phocoena, and the white-beaked dolphin, Lagenorhynchus albirostris. Aquatic Mammals 12.2:61-64.
- Nie, C.J. van. 1986b.** The sinuatrial node and its adjacent autonomous ganglia cells in aquatic mammals(A morphological approach). Aquatic Mammals 12.3: 92-94.
- Nie, C.J. van. 1987.** Air-pressure in the thoracic cavity of the deep diving whale(A theoretical biomechanical approach). Aquatic Mammals 13.1:23-25.
- Nie, C.J. van. 1988.** The conducting system of the heart of the Harbour porpoise, Phocoena phocoena, Linnaeus, 1758. Aquatic Mammals 14.2:69-72.

- Nie, C.J. van. 1989a.** The heart of some small whales (A morphological and topographical approach). *Aquatic Mammals* 15.2:64-72.
- Nie, C.J. van. 1989b.** Normal and aberrant origins and course of the coronary arteries in small cetaceans. *Aquatic Mammals* 15.3:125-129.
- Nerini, M. 1984.** A review of gray whale feeding ecology. In: *The gray whale*. Ed. by Jones, M.L.; Swartz, S.L. and Leatherwood, J.S. Academic Press, New York, pp. 423-450.
- Norris, K.S.; Villa-Ramírez, B.; Nichols, G.; Würsig, B. and Miller, K. 1983.** Lagoon entrance and other aggregations of gray whales, *Eschrichtius robustus*. In: *Behavior and communications of whales*. Ed. by Payne, R. AAAS Sel. Symp. Westview Press, Boulder, Colorado. pp. 259-293.
- Oliver, J.S.; Slattery, P.N.; Silberstein, M.A. and O'Connor, E.F. 1984.** Gray whale feeding on dense ampeliscid amphipod communities near Bamfield, British Columbia. *Canadian J. of Zoology* 62(1):41-49. (Resumen).
- Omura, H. 1988.** Distribution and migration of the Western Pacific stock of the gray whale. *Sci. Rep. Whales Res. Inst., Tokyo*, 39:1-9.
- Payne, R. 1976.** At home with right whales. *National Geographic* 149(3):322-339.
- Poole, M.M. 1984.** Migration corridors of gray whales along the Central California coast. In: *The gray whale*. Ed. by Jones, M.L.; Swartz, S.L. and Leatherwood, J.S. Academic Press, New York. pp. 389-407. (Resumen).
- Purves, W.K. 1983.** *Life: The Science of Biology*. Sinauer Associates Inc. Publishers. 1182 pp.
- Quiroz, F. 1976.** *Anatomía humana*. Ed. Porrúa, México. Tomo I. Décima quinta ed. 489 páginas.
- Reilly, S.B. 1984.** Assessing gray whale abundance: A review. In: *The gray whale*. Ed. by Jones, M.L.; Swartz, S.L. and Leatherwood, J.S. Academic Press, Inc. pp. 203-223.
- Reilly, S.B. 1987.** Reanalysis of rate of change in the California-Chukotka gray whale stock, 1967/68 - 1979/80. *Rep. Int. Whal. Comm., SC/38/PS19*. pp.347-49.
- Reilly, S.B.; Rice, D.W. and Wolman, A.A. 1980.** Preliminary population estimate for the California gray whale based upon Monterey shore censuses, 1967/68 to 1978/79. *Rep. Int. Whal. Comm., 30*:359-368.
- Reilly, S.B.; Rice, D.W. and Wolman, A.A. 1983.** Population assessment of the gray whale, *E. robustus*, from California shore censuses, 1967-1980. *Fishery Bulletin*, 81(2):267-281.
- Reeves, R.R. and Mitchell, E. 1988.** Current status of the gray whale, *E.robustus*. *Canadian Field-Naturalist* 102(2):369-390.
- Rice, D.W. 1978a.** The gray whale. In: *The marine mammals of the Northwest coast of North America*. Ed. by Haley, D. Pacific Search Press. pp. 56-62.
- Rice, D.W. 1978b.** The blue whale. In: *The marine mammals of the Northwest coast of North America*. Ed. by Haley, D. Pacific Search Press. pp. 31-35.
- Rice, D.W. 1981.** Status of the Eastern Pacific (California) stock of the gray whale. *Mammals in the Seas*. Vol. 3. General papers and large cetaceans. Sel. pap. of the Sci. Consultation on the conservation and management of marine mammals and their environment. *FAO FISH.SER.* pp. 181-187. (Resumen).

- Rice, D.W. 1983. Gestation period and fetal growth of the gray whale. Rep. Int. Whal. Comm., 33:539-544. (Resumen).
- Rice, D.W. 1990. Life history parameters of the gray whale: A review of published estimates. Unpub. doc. submitted to IWC Scientific Committee, April 1990. 6 pp.
- Rice, D.W. and Wolman, A.A. 1971. The life history and ecology of the gray whale, Eschrichtius robustus. Special publication No. 3, The American Society of Mammalogists, 142 pp.
- Rice, D.W.; Wolman, A.A.; Withrow, D.E. and Fleischer, L.A. 1981. Gray whales on the winter grounds in Baja California. Rep. Int. Whal. Comm., 31:477-489.
- Ridgway, S.H. and Johnston, D.G. 1966. Science, 151:456.
- Romer, A.S. 1966. Whales. In: Vertebrate Paleontology. (Editor). Third edition. The University of Chicago Press. Chicago & London. Printed in the USA. pp. 279-301.
- Rugh, D.J. 1984. Census of gray whales at Unimak Pass, Alaska: Nov.-Dec. 1977-1979. In: The gray whale. Ed. by Jones, M.L.; Swartz, S.L. and Leatherwood, J.S. Academic Press, New York. pp. 225-248.
- Rugh, D.J. and Fraker, M.A. 1981. Gray whale (Eschrichtius robustus) sightings in Eastern Beaufort Sea. Arctic 34(2):186-187. (Resumen).
- Rugh, D.J. and Dahlheim, M.E. 1990. A review of methods for counting gray whales from shore-based sites. Doc. SC/A90/G4, submitted to the Special Meeting of the Scientific Committee on the Comprehensive Assessment of gray whales. 13 pp.
- Sánchez, J.A. y Llamapallas, J. 1985. Flujo de ballena gris (E. robustus) en la boca de la Laguna Ojo de Liebre y su distribución en ésta. X Reunión Int. para el estudio de los mamíferos marinos, 24-27 Marzo, La Paz, B.C.S., México; páginas:71-91.
- Schmidt-Nielsen, K. 1979. Animal physiology: Adaptation and environment. Cambridge University Press, Cambridge.
- Schmidt-Nielsen, K. 1981a. Fisiología animal. Ed. UTEHA, México. Primera edición en Español, 201 páginas.
- Schmidt-Nielsen, K. 1981b. Sistemas de contracorriente en los animales. Investigación y Ciencia 58:74-81.
- Scholander, P.F. 1957. Los sistemas de contracorriente. En: Vertebrados, estructura y función. Ed. por Wessells, N.K. Selecciones de Scientific American. H. Blume Ediciones, España; páginas:197-206.
- Scholander, P.F. 1963. El equilibrio respiración-ritmo cardiaco. En: Vertebrados, estructura y función. Ed. por Wessells, N.K. Selecciones de Scientific American. H. Blume Ediciones, España; páginas:186-195.
- Slijper, E.J. 1976. Whales and dolphins. The University of Michigan Press, 170 pp.
- Stoker, S.W. 1990. Distribution and carrying capacity of gray whale food resources in the Northern Bering and Chukchi Seas. Unpub. doc. submitted to IWC Scientific Committee, April 1990, 10 pp.

- Sumich, J.L. 1983.** Swimming velocities, breathing patterns, and estimated costs of locomotion in migrating gray whales, Eschrichtius robustus. Canadian J. of Zoology 61:647-652.
- Sumich, J.L. 1986.** Growth in young gray whales(Eschrichtius robustus). Marine Mammal Science 2(2):145-152.
- Swartz, S.L. and Jones, M.L. 1987.** Gray whales at play in Baja's San Ignacio Lagoon. National Geographic 171(6):755-770.
- Swartz, S.L.; Jones, M.L.; Goodyear, J.; Withrow, D.E. and Miller, R.V. 1987.** Radio-telemetric studies of gray whale migration along the California coast: A preliminary comparison of day and night migration rates(SC/38/PS4). Rep. Int. Whaling Commission 37:295-299.
- Talbot, L. 1974.** The great whales and the International Whaling Commission. In: Mind in the waters. Ed. by McIntyre, J. Scribner's Sons./ Sierra Club Books, San Francisco. pp. 232-236.
- Tinbergen, N. 1979.** Conducta animal. Colección de la Naturaleza de Time-Life. Ed. Offset Larios, México. Segunda edición, 199 páginas.
- Toorn, J.D. van der. 1987.** A biological approach to dolphinarium water purification: I. Theoretical aspects. Aquatic Mammals 13.3:83-92.
- Urbán, R.J. y Aguayo, L.A. 1985.** Cetáceos observados en la costa Occidental de la Península de Baja California, México, Sept. 1981- Enero 1985. X Reunión Internacional para el estudio de los mamíferos marinos, La Paz, B.C.S., 24-27 Marzo; páginas:93-117.
- Urbán, R.J.; Bourillón, L.M.; Claridge, D.E. y Balcomb III, K.C. 1990.** La ballena gris(Eschrichtius robustus) en el extremo Sur de la Península de Baja California durante sus temporadas de reproducción 1989-1990. XV Reunión Int. para el estudio de los mamíferos marinos, La Paz, B.C.S., 18-20 Abril. (Resumen).
- Vargas, J.A. 1981.** La ballena gris de México. I Reunión Nacional sobre la ballena gris; aspectos biológicos, socioeconómicos y legales. Mayo 27-29. páginas:5-11.
- Vaughan, T.A. 1988.** Cetáceos: ballenas, marsopas y delfines. En: Mamíferos. Tercera edición. Ed. Interamericana, México. páginas:231-248.
- Vidal, O. y Findley, L.T. 1989.** Sinopsis sobre las ballenas grises en las áreas de crianza del Golfo de California, México. XIV Reunión Int. para el estudio de los mamíferos marinos, La Paz, B.C.S., Marzo 28-31. (Resumen).
- Vidal, O.; Aguayo, L.A.; Findley, L.T.; Robles, A.; Bourillón, L.; Vonend, I.; Turk, P.; Gárate, K.; Maroñas, L. y Rosas, J. 1985.** Avistamientos de mamíferos marinos durante el crucero "Guaymas I" en la región superior del Golfo de California, Primavera de 1984. X Reunión Int. para el estudio de los mamíferos marinos, La Paz, B.C.S., 24-27 Marzo, páginas:7-35.
- Votrogof, L.M. and Bogoslovskaya, L.S. 1986.** A note on gray whales off Kamchatka, the Kuril Islands and Peter the Great Bay. Rep. Int. Whal. Comm., 36:281-282. (Resumen).
- Walker, T.J. 1971.** The California gray whale comes back. National Geographic 139(3):394-415.
- Warshall, P. 1974.** The ways of whales. In: Mind in the waters. Ed. by McIntyre, J. Scribner's Sons./ Sierra Club Books, San Francisco, pp. 110-140.

- Wells, R.S.; Würsig, B. y Norris, K.S. 1981.** Un reconocimiento de los mamíferos marinos en el Alto Golfo de California, México. VI Reunión Int. para el estudio de los mamíferos marinos. La Paz, B.C.S, 10-13 Febrero, páginas:1-41.
- Wilson, J.A. 1989.** Fundamentos de fisiología animal. Primera edición. Limusa, México. 984 páginas.
- Wilson, T.C. and Behrens, D.W. 1982.** Concurrent sexual behavior in three groups of gray whales (E. robustus) during the Northern migration off Central California coast. California Fish & Game 68(1):50-53.
- Withrow, D.E. 1990.** Aerial surveys of gray whales off the Central California coast during the 1987/88 Southbound migration. Document SC/A90/G3 submitted to IWC Scientific Committee, April 1990, 9 pp.
- Wood, S.C. y Lenfant, C.J.M. 1982.** Circulación y respiración. En: Fisiología comparada. Ed. por Goldstein, L. Interamericana. Primera edición en Español. páginas:176-240.
- Würsig, B.; Dorsey, E.M.; Fraker, M.A.; Payne, R.S. and Richardson, W.J. 1986a.** Behavior of Bowhead whales, Balaena mysticetus, summering in the Beaufort Sea: A summary. Rep. Int. Whal. Comm.(Special issue 8):167-175.
- Würsig, B.; Wells, R.S. and Croll, D.A. 1986b.** Behavior of gray whales summering near St. Lawrence Island, Bering Sea. Canadian J. of Zoology 64:611-621.
- Young, J.Z. 1985.** Cetáceos. En: La vida de los vertebrados. (Editor). Omega. Cuarta impresión, España, páginas:544-552.
- Zapol, W.M. 1987.** Adaptaciones al buceo de la foca de Weddell. Investigación y Ciencia 131:64-70.
- Zúñiga-Tellez, M.L. 1977.** Estudio anatomo-fisiológico y etológico de Tursiops truncatus. Tesis profesional en Biología. UNAM, Facultad de Ciencias, 147 páginas.

Comunicaciones personales

- C.J van Nie. Loevestein 15, 2352 KN Leiderdorp, The Netherlands.
- Jonathan Gordon. Wildlife Conservation Research Unit, University of Oxford, Department of Zoology, South Parks Road, Oxford, OX1 3PS. United Kingdom.
- Ray Gambell. International Whaling Commission, The Red House, Station Road, Histon, Cambridge CB4 4NP United Kingdom.