

Universidad Autónoma de Baja California

Facultad de Ciencias Marinas
Instituto de Investigaciones Oceanológicas



**Estimación del tamaño efectivo de la población de ballena azul
(*Balaenoptera musculus*) del Pacífico Nororiental con base en datos genéticos**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA

PATRICIA GAYO DE LINOS

Ensenada, Baja California, México
Diciembre de 2016

FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS
POSGRADO EN ECOLOGÍA MOLECULAR y BIOTECNOLOGÍA

“ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO EFECTIVO DE LA POBLACIÓN DE
BALLENA AZUL (*Balaenoptera musculus*) DEL PACÍFICO
NORORIENTAL CON BASE EN DATOS GENÉTICOS”

TESIS

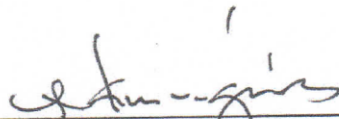
QUE PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS REQUISITOS NECESARIOS PARA
OBTENER EL GRADO DE

MAESTRA EN CIENCIAS

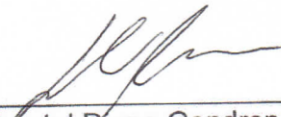
PRESENTA

PATRICIA GAYO DE LINOS


Aprobada por:



Dr. Luis Manuel Enríquez Paredes
Director de tesis



Dra. María Chantal Diane Gendron Lanier
Sinodal



Dr. Carlos Alberto Flores López
Sinodal

DEDICATORIA

*A mi hermosa madre
Por ser mi mayor pilar
A mi grandísimo padre
Por enseñarme que rendirse no es una opción*

*A los dos
Por haberme empujado siempre a volar alto
Con los pies en el suelo*

Que haya suerte, porque como haya justicia...

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero agradecerle a mi mentor, director y “*padre*” mexicano, el Dr. Luis Enríquez Paredes, por mostrarme lo apasionante que puede ser la genética. Por abrirme las puertas del Laboratorio de Ecología Molecular y más importante aún las puertas de su cabeza. Gracias por todo lo que me has enseñado, por toda la paciencia y dedicación, por cuidarnos (a tus “*hijos*”) como lo has hecho durante estos dos años y medio, y por siempre dar todo y lo mejor de ti.

También quiero agradecer a la Dr. Diane Gendron por permitirme participar en el proyecto de Ballena Azul y brindarme toda la información de la base de datos y el tejido para los análisis moleculares. Quiero agradecerle el haber aceptado formar parte de mi comité y por todas sus observaciones que han ayudado definitivamente a pulir y darle mejor forma al escrito.

Al Dr. Carlos Flores por haberse mostrado siempre optimista, aun cuando la situación no pintaba así, y mostrarme siempre su apoyo. Quiero felicitarte por aquellas clases de Evolución Molecular, las cuales fueron muy llevaderas (a pesar del horario) y por aceptar formar parte de mi comité sin pensarlo.

A mi compañera de clase, compañera de Laboratorio, amiga y en algún momento “*roomie*”, Itzel Montesinos. No tengo palabras para expresar cuanto agradezco todo lo que has hecho por mí. Por los viajes, las tardes de cafecito, las pláticas eternas, por ser mi agenda, por todo el tiempo compartido hermana, creo que sin ti no lo habría logrado.

Quiero agradecerle a todo el Laboratorio de Ecología Molecular por el “*buen rollo*” que hace mucho más fácil ir a trabajar todos los días. En especial, a la M. en C. Nelva Victoria, por toda la información y la ayuda que me ha proporcionado en el camino. A mi generación, porque a pesar de las diferencias, logramos hacer de ello una buena experiencia.

También quiero agradecer al Dr. Fausto Valenzuela del CIBNOR por toda la ayuda que me proporcionó para poder echar a andar el modelo y sobre todo por haber dedicado su valioso tiempo en contestar mis insistentes emails llenos de histerismo, jajaja.

No puedo ni quiero dejar afuera de estos agradecimientos a una parte muy importante de que todo esto haya salido adelante, mi “pequeña familia mexicana” (aunque quizás no tan pequeña). A mis *greenhouse* por ayudarme con las terapias de des-estrés. A mis *Pink Ladies* porque sin ellas todo habría sido mucho más aburrido. En general estaré siempre eternamente agradecida con mis *nutrias* (broma familiar) por aguantar todas mis crisis y mis “*patosidades*” y también, por haberme acompañado y enseñado la belleza de este país.

No puedo dejar fuera a las personas que vivieron de lejos todo este proceso y sin embargo son igualmente importantes. En especial a mis padres, por estar siempre, a cualquier hora del día, incluso si eso supone despertarse en la madrugada para hablar conmigo. Por apoyarme y ser mi pilar a 9,000 km de distancia. También incluyo en este punto al resto de mi familia española (y amigos) que hacen que cada una de mis visitas sea especial.

No hay duda de que esta tesis refleja años de esfuerzo y dedicación, por eso quiero agradecer a toda la gente que ha estado involucrado en algún momento en algún aspecto de este bonito y relevante proyecto acerca de esta criatura magnífica, sin su esfuerzo no habría sido posible.

De igual modo, agradezco a la Facultad de Ciencias Marinas, y a todo su equipo por el apoyo y la paciencia con las dudas y el fastidioso papeleo. Y finalmente, por no por ello menos importante, agradezco al CONACyT por proporcionarme el apoyo económico durante estos dos años a través de la beca 330604, para que pudiera vivir y llevar a cabo esta investigación.

Este momento es doblemente importante para mí por lo que me gustaría tomarme un momento para agradecer a esta ciudad que me abrió las puertas hace 4 años y medio (se dice pronto) y que desde el primer día hizo que me sintiera como en casa. Pero una ciudad no es nada sin su gente, por eso quiero agradecer a todas las personas que han pasado por mi vida durante este tiempo, a todo lo bueno y, porque no! también lo no tan bueno que me ha pasado porque me han enseñado a crecer y a convertirme en la persona que soy hoy. Gracias a este hermoso país, ahora sé que siempre tendré un hogar aquí!

PREFACIO

En los últimos años, los avances en las técnicas moleculares han permitido ahondar en el conocimiento de la historia evolutiva de especies logísticamente complejas de estudiar, como es el caso de los grandes cetáceos. El alto poder informativo de los datos moleculares permiten explorar dentro de la biología y la ecología de estas especies, y sumarlo al conocimiento obtenido por medio de foto-identificación y observaciones a lo largo de las últimas tres décadas. Así mismo, el desarrollo e implementación de tecnologías de telemetría aportan datos adicionales acerca de su distribución y rutas migratorias. Toda esta información ha sido de gran relevancia en la delimitación de stocks y en la estimación de los niveles actuales de abundancia de algunas poblaciones de cetáceos (Dizon et al., 1997); sin embargo, para establecer estrategias de manejo y conservación de aquellas poblaciones que estuvieron sujetas a una intensa explotación comercial es necesario contar con aspectos demográficos, como estructura de tallas y edades (tablas de vida). Estos datos son a menudo difíciles de obtener, pero con el uso de los datos moleculares es posible conocer el potencial evolutivo de la población, al estimar el número de individuos que se reproducen en cada generación.

La ballena azul (*Balaenoptera musculus*) fue una de las especies de cetáceos más afectadas por la explotación comercial cuando, en 1864, se inventó el primer arpón explosivo. Hasta este momento, ésta y otras especies de ballenas barbadas estaban fuera del radar de los balleneros, gracias a su amplia distribución oceánica, a que son rápidos nadadores y no tienden a agregarse (Gendron 2002). A medida que esta tecnología se hacía más popular, las poblaciones disminuían en todo el mundo, comenzando por el

Océano Antártico, a principios del siglo XX, y continuando en el Océano Pacífico, hasta 1966 cuando fue prohibida su cacería en el Pacífico Norte (IWC 1966). El total de capturas estimadas para el Pacífico Norte es de 3,411 ballenas azules cazadas entre 1905 y 1971 (Monnahan et al 2014). Adicionalmente, a pesar de que el análisis de las vocalizaciones sugiere al menos dos grupos distintos en el Pacífico Norte (Stafford et al 2001), no existe evidencia genética que sustente la existencia de poblaciones discretas, es por eso que la Comisión Ballenera Internacional reconoce un único stock de la especie en el Pacífico Norte (Donovan 1991).

El registro de las capturas comerciales permitió inferir los patrones de migración en la ballena azul, cuya población se encontraba en el Golfo de Alaska y al sur de las Islas Aleutianas durante primavera y verano, ocupando zonas de latitud más baja durante el invierno, particularmente al sur de California y frente a Baja California (Tomilin 1967); en el Golfo de California los primeros individuos se reportaron en los años ochenta (Leatherwood et al 1982; Wells et al 1982; Connally et al 1986). Desde que finalizó la explotación comercial, el número de avistamientos de ballenas azules en latitudes altas disminuyó drásticamente (Forney et al 1995), mientras que un aparente incremento de la abundancia tuvo lugar en las costas de California, particularmente durante la década de los ochentas. Calambokidis y colaboradores (2009) reportaron la presencia de algunos individuos en aguas del Golfo de Alaska y de la Columbia Británica, mismos que habían sido fotoidentificados con anterioridad en aguas de California. Actualmente, los números sugieren alrededor de 2,500 individuos para el 2008 en la costa de California (Calambokidis 2009), utilizando el método de captura-recaptura con

foto-identificación. Esta estimación es más alta que la obtenida años antes, en 1990, por medio de transectos lineales y que sugirió alrededor de 1,400 individuos (Wade y Gerrodette 1993), lo cual apoya la idea de un incremento en la abundancia de la población en los últimos años. Estos reavistamientos en el margen de su distribución norte histórica y el aparente incremento de la abundancia en California, también podrían ser explicados por cambios temporales en sus patrones e migración y distribución asociados a procesos oceanográficos de mayor escala (PDO, ENSO, Circulación de mesoescala) (Enríquez 2005; Calambokidis et al 2009), los cuales afectan a la composición y abundancia de sus presas (Benson y Trites 2002; Mantua y Hare 2002; Nichol et al 2002; Di Lorenzo et al 2013).

El Golfo de California es una importante zona de agregación invernal para la población del PNO (Gendron 2002) y, por ello, un ambiente crítico para la crianza, y posiblemente la reproducción de esta especie; sin embargo, las estimaciones que existen hasta la fecha para esta región sugieren que únicamente alrededor de 300 individuos hacen uso del Golfo de California durante el invierno, menos de la mitad de la población que reside en aguas de California durante el verano (Gendron 2002; Ugalde de la Cruz 2008). Estos resultados apoyan la idea de otra zona de agregación invernal para la población del PNO, y estudios con marcas satelitales (Mate et al 1999; Bailey et al 2009), foto-recapturas de individuos entre California y el Domo de Costa Rica (DCR), entre California y el GC y entre el GC y el DCR (Calambokidis et al 1990; Chandler et al 1999; Ugalde de la Cruz 2015) y similitudes en las vocalizaciones de las ballenas del PNO (Stafford et al 2001) parecen sugerir una distribución más amplia de la población del PNO, alcanzando aguas del

DCR, siendo esta otra zona de agregación invernal para la población de ballena azul del PNO (Calambokidis et al 1990; Chandler et al 1999; Stafford et al 2005; Bailey et al 2009; Ugalde de la Cruz 2015).

En la actualidad, la especie está catalogada como “en peligro” por la IUCN, debido a la importante reducción que sufrió durante el período de capturas (Reilly et al 2008), siendo la población del PNO el remanente poblacional más grande a nivel mundial. Por otra parte, una estimación fehaciente de los niveles de abundancia pre-capturas es clave para evaluar, de manera precisa, los niveles de recuperación de la población. Esta estimación hasta el momento es incierta y compleja, especialmente por el marco espacio-temporal que soportan los diferentes métodos empleados (Baker y Clapham 1993; Palsbøll et al 2013); la estimación reconocida por la Comisión Ballenera Internacional para la población del PNO sugiere un valor entre 4,900 y 5,500 individuos mediante un retro-cálculo demográfico haciendo uso de los reportes de captura (IWC 2007), sin embargo, existen otras estimaciones que emplean datos genéticos o modelos de dinámica poblacional (Enríquez 2005; Monnahan et al 2015).

El presente estudio forma parte de un proyecto a mayor escala acerca de la “Ecología de la Ballena Azul en el Pacífico Nororiental” y surgió por la necesidad de contar con mayor certidumbre en cuanto al estado actual de conservación y el nivel de recuperación de la población de ballena azul del PNO.

Haciendo uso de un parámetro clave en la conservación, el tamaño efectivo poblacional, es posible evaluar el potencial evolutivo de una especie. Tradicionalmente para conocer el tamaño efectivo de una población se requieren de estudios a largo plazo, mismos que permitan conocer aspectos

demográficos como el número de adultos reproductivamente activos y la varianza en la producción de la progenie. Con ello, es posible inferir la dinámica de una población y evaluar el impacto de factores como la explotación comercial o la alteración de su hábitat sobre la abundancia.

Alternativamente, con la disponibilidad de una gran cantidad de marcadores moleculares y de métodos analíticos para el estudio de la dinámica de genes en una población, hoy en día se cuenta con herramientas muy poderosas para evaluar, a través de cambios en las frecuencias de alelos y en los niveles de diversidad genética, la historia o la genealogía de estos marcadores y hacer inferencia sobre la dinámica de las poblaciones, particularmente sobre su tamaño efectivo.

Con base en lo anterior, para el desarrollo de este trabajo de tesis se decidió, haciendo uso de regiones altamente variables e informativas del genoma (microsatélites), estimar el tamaño efectivo de población de ballena azul del Pacífico Nororiental usando un conjunto de muestras de la región del Golfo de California; importante zona de agregación invernal de esta población, considerada de gran importancia para la crianza y posiblemente para la reproducción de la especie.

El trabajo de tesis se presenta en formato de artículo científico, siguiendo los lineamientos de la revista *Conservation Genetics*, en la que se ha contemplado someter a revisión el presente estudio para su publicación.

RESUMEN

Como consecuencia de la explotación comercial de principios del siglo XX, numerosas poblaciones de misticetos, entre ellos la ballena azul, vieron drásticamente reducidos sus números. Desde que se prohibió la captura de la ballena azul, en 1966, las agregaciones del Pacífico Nororiental (PNO) han representado el remanente poblacional más grande de la especie, siendo el Golfo de California (GC) la principal zona de agregación invernal para esta población. Por lo anterior, esta población se ha considerado estratégica para el manejo y, el GC como un hábitat crítico para la conservación de la especie. Aunque algunas evidencias indican que esta población ha incrementado notablemente sus números en los últimos 30 años, se ha planteado también que este aparente incremento en la abundancia pudiera ser tan solo reflejo de un cambio en la distribución asociado a procesos oceanográficos a gran escala en el Pacífico Norte. Lo anterior, aunado a la falta de consenso sobre los niveles de abundancia previos a la captura comercial, hace mucho más compleja la evaluación de las estrategias de conservación y manejo para esta población. Hoy en día, las aproximaciones basadas en datos genéticos permiten estimar el tamaño efectivo (N_e) reciente de una población a partir de una única muestra, mismo que puede extrapolarse al tamaño censal (N_c) con base en la información disponible sobre algunos parámetros demográficos de la especie. Para el presente estudio se emplearon muestras de ballena azul procedentes de la región suroeste del GC para estimar el N_e de la porción de la población de ballena azul del PNO que migra al GC, con base en el genotipo multilocus (21 microsatélites) de 178 individuos y diferentes aproximaciones de N_e . Nuestra estimación sugiere que 968 individuos (I.C 95%: 673 – 1,401) migran al Golfo de California durante el invierno. Esto representa poco menos de la mitad de la población que pasa el verano en California y es congruente con las proporciones de recapturas entre el GC y California, así como con resultados previos que evidencian el Domo de Costa Rica como otra zona de agregación invernal para esta población. Por último, el análisis de la tendencia demográfica de esta población, mediante el programa MsVar v1.3, sugieren una importante reducción en el tamaño de la población, misma que aparentemente ocurrió mucho tiempo antes de que comenzara el periodo de explotación comercial.

ABSTRACT

As a result of the commercial whaling of the early 20th century, numerous mysticete populations, such as the blue whale ones, were depleted. Once blue whale catch was prohibited in 1966, the Northeast Pacific aggregations had been considered the largest remnant of the species worldwide, which main wintering ground is located in the Gulf of California, Mexico (GC). Therefore, this population is considered a strategic management stock and the GC as a critical habitat for conservation of the species. Although some recent evidence has pointed out a substantial increase in the numbers in the last 30 years, this apparent population growth could be just the result of temporal shifts in distribution of individuals in response of large scale oceanographic changes in the North Pacific. Such scenario, together with the lack of consensus about pre-whaling abundance levels, handicaps the evaluation of current management strategies and conservation status for this population. Nowadays, genetic data based approaches allow us to estimate recent effective population size (N_e) from a single sample, so we can extrapolate census size (N_c) through available information on demographic parameters of the specie. In this study, we used blue whale samples from the southwest area of the GC to estimated N_e for Northeast Pacific population wintering in this area. Based on multilocus genotyping (21 microsatellites) from 178 individuals and different approaches to estimate N_e , our results suggest that around 986 blue whales (CI 95%: 673 – 1,401) migrate to the GC during winter. This represents a little less than half of the population that spends the summer in California and is congruent with the proportions of recaptures between the GC and California, as well as with previous results which point out the Costa Rica Dome as another wintering ground for this population. Finally, the analysis of the demographic trend of this population, through the program MsVar v1.3, suggests a significant reduction in population size which appears to have occurred much earlier than the period of commercial whaling.

CONTENIDO

DEDICATORIA.....	ii
AGRADECIMIENTOS	iii
PREFACIO	v
RESUMEN	x
ABSTRACT	xi
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. METODOLOGÍA.....	7
2.1. <i>Obtención de las muestras</i>	7
2.2. <i>Análisis de microsatélites</i>	8
2.3. <i>Estimación del tamaño efectivo contemporáneo de población</i>	9
2.4. <i>Cambios en el tamaño efectivo de población a largo plazo</i>	10
2.5. <i>Extrapolación del tamaño efectivo (N_e) al tamaño censal (N_c)</i>	11
3. RESULTADOS	13
4. DISCUSIÓN.....	16
4.1. <i>Consideraciones metodológicas</i>	17
4.2. <i>Aspectos demográficos de la población del ballena azul del PNO</i>	19
5. REFERENCIAS	27
ANEXOS	39
CONCLUSIONES Y PERSPECTIVA A FUTURO	47

LISTA DE TABLAS, FIGURAS Y ANEXOS

Tabla 1.	Estimaciones del tamaño efectivo de la población (N_e) y sus respectivos intervalos de confianza (C.I), a partir de diferentes aproximaciones.....	13
Figura 1.	Gráfico de densidad para N_0 (tamaño efectivo actual) y N_1 (tamaño efectivo histórico)	14
Figura 2.	Gráfico de densidad de T_a (tiempo desde que la población empezó cambiar, en años).....	14
Figura 3.	Tendencia en el tamaño censal (N_C) actual e histórico, extrapolado mediante parámetros demográficos y simulaciones MCMC a partir de las estimaciones de N_e (tamaño efectivo actual)	15
Anexo 1.	Microsatélites utilizados para el genotipado de las ballenas azules del Golfo de California	38
Anexo 2.	Frecuencias de alelos de cada locus microsatélite empleado en el análisis.....	39
Anexo 3.	Valores <i>a priori</i> (\log_{10}) para la media y la varianza del tamaño efectivo actual (N_0) e histórico (N_1) para los tres escenarios demográficos evaluados	43
Anexo 4.	Parámetros iniciales predeterminados en el programa MsVar.....	44
Anexo 5.	Parámetros demográficos empleados para el cálculo del tamaño censal (N_C) a partir del tamaño efectivo (N_e) estimado.....	45

ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO EFECTIVO DE LA POBLACIÓN DE BALLENA AZUL (*Balaenoptera musculus*) DEL PACÍFICO NORORIENTAL CON BASE EN DATOS GENÉTICOS

1. INTRODUCCIÓN

Desde finales del siglo XIX hasta mediados del siglo XX, un número importante de especies de mamíferos marinos fue blanco de la caza comercial en todo el mundo (Hilderbrandt y Jones 1992). Al ser el misticeto de mayor talla, la ballena azul (*Balaenoptera musculus*) fue una de las especies cuyas poblaciones fueron severamente diezgadas por la flota ballenera hasta que, en 1966, la Comisión Ballenera Internacional prohibió indefinidamente su captura (IWC 1966). En la actualidad, la especie está catalogada por la IUCN como “en peligro” (Reilly et al 2008), siendo la población del Pacífico Nororiental (PNO) el mayor remanente de la especie a nivel mundial. Aunque la IWC considera que en todo el Pacífico Norte (Donovan 1991) existe un solo stock de la especie, y a pesar de que no existe evidencia genética que refute tal argumento (Enríquez 2005; Costa et al 2014), diversos estudios bioacústicos en esta cuenca oceánica sugieren la existencia de dos stocks con base en la distribución y la frecuencia de dos tipos de vocalizaciones (Stafford et al 2001; Stafford 2016). El presente estudio se enfoca específicamente al stock de ballena azul del Pacífico Nororiental (PNO), que se distribuye entre el Golfo de Alaska y la región del Domo de Costa Rica (DCR), incluyendo el Golfo de California (GC) (Carreta et al 2010; 2011). Fue durante el período de explotación comercial que se obtuvieron los primeros datos sobre la distribución de la especie en la zona, abarcando aguas del Golfo de Alaska y las Islas Aleutianas, así como las

costas de Baja California (Rice 1974). Sin embargo, estudios más recientes mostraron una distribución más amplia (Chandler et al 1999; Mate et al 1999; Bailey et al 2009), que alcanza la región del Domo de Costa Rica (DCR).

Pese a que desde 1970 los avistamientos de ballenas azules en el margen norte de su distribución resultaron muy escasos (Forney et al 1995), el hecho de que recientemente se haya observado en estas regiones a individuos previamente fotoidentificados en aguas de California (Calambokidis et al 2009), aunado a un aparente incremento en las estimaciones de abundancia durante la última década (Wade y Gerrodette 1993; Barlow 1995; Calambokidis y Barlow 2004; Calambokidis 2009), se ha interpretado como señales de recuperación de la población. Sin embargo, tomando en cuenta que el esfuerzo de búsqueda no ha sido intenso en aguas del Golfo de Alaska, este aparente incremento en la abundancia bien podría también explicarse por una redistribución de los individuos en respuesta a procesos oceanográficos a gran escala, mismos que podrían estar afectando tanto a la composición, como a la abundancia del alimento (Benson y Trites 2002; Mantua y Hare 2002; Nichol et al 2002; Calambokidis et al 2009; Di Lorenzo et al 2013).

Determinar el tamaño de las poblaciones, así como los factores asociados con sus fluctuaciones a corto y largo plazo, son esenciales para poder evaluar su estado actual de conservación y su potencial evolutivo; el riesgo de extinción aumenta a medida que el tamaño de la población disminuye, como resultado de una estocasticidad demográfica y genética (Lynch y Gabriel 1990). Hasta ahora, el monitoreo de las tendencias demográficas de la población del PNO se ha llevado a cabo mediante estimaciones por muestreo a distancia (Wade y Gerrodette 1993), a través de modelos de captura-recaptura por

fotoidentificación (Calambokidis 2009; Ugalde de la Cruz 2008) y modelaciones a partir de datos de captura y otros parámetros poblaciones (Monnahan 2015).

Actualmente, el desarrollo de herramientas analíticas para la estimación del tamaño efectivo de población (N_e) con base en datos moleculares, permite contrastar la información demográfica basada en los niveles de diversidad genética, con las otras aproximaciones para obtener una evaluación más completa y precisa de estas tendencias. Fisher (1930) y Wright (1931) describieron el tamaño efectivo (N_e) como el tamaño de una población “ideal”, que perdería diversidad genética a la misma tasa que la población observada; en otras palabras, el término hace referencia al número de individuos que están aportando sus variantes génicas a la siguiente generación en la población. Al conocer los niveles de diversidad genética de una población, es posible entonces evaluar su tamaño efectivo, su potencial evolutivo y hacer inferencias sobre sus tendencias demográficas, a través de cambios a nivel genético (Schwartz et al 1998; Frankham 2005; England et al 2005; Charlesworth 2009).

El monitoreo de la población de ballena azul del PNO se ha realizado en su mayoría fuera de la costa oeste de Estados Unidos y la región tropical del Pacífico Oriental, desde 1990 cuando se estimó, mediante muestreo de distancia (transectos lineales), un total de 1,400 individuos (Pacífico Oriental Tropical; Wade y Gerrodette 1993). La estimación más reciente, de 2008, reportó, mediante el método de captura-recaptura con foto-identificación, un tamaño de 2,500 individuos (costa de California, Oregon y Washington; Calambokidis 2009).

El Golfo de California fue la primera zona de agregación invernal reconocida para la población del PNO, en donde frecuentemente se observan parejas de

madre y cría (Gendron 2002; Sears et al 2013). Por lo anterior, la zona se ha considerado relevante para la crianza (reclutamiento) y posiblemente para la reproducción de esta población. Sin embargo, la estimación de abundancia con base en muestreo de distancia y captura-recaptura para esta región sugiere que solo alrededor de 300 individuos migran a aguas de la porción suroeste del Golfo de California (Gendron 2002; Ugalde de la Cruz 2008).

El extenso trabajo de fotoidentificación que se ha realizado por más de 30 años en esta población de ballenas azules, ha mostrado evidencias claras de movimiento de individuos entre las zonas de alimentación de la costa oeste de Estados Unidos (principalmente en California) y las zonas de agregación invernal, el Golfo de California y el Domo de Costa Rica, en donde posiblemente realicen actividades de reproducción y alimentación (Calambokidis et al 1990; Chandler et al 1999; Stafford et al 2005; Bailey et al 2009; Ugalde de la Cruz 2015). Las estimaciones de abundancia obtenidas mediante el método de captura-recaptura con foto-identificación, y en las que se incluyen los individuos del Domo de Costa Rica para los periodos de 2002 y 2008, resultaron en un total de 2,700 y 5,900 individuos, respectivamente. Esto sugiere que el Domo de Costa Rica está siendo utilizado además por individuos que no pasan el verano en las zonas de alimentación de la costa de California (Calambokidis 2009), lo que representaría un sesgo negativo en las estimaciones actuales de abundancia basadas en individuos encontrados en California (Bailey et al 2009) y, consecuentemente, incertidumbre con respecto al nivel de recuperación de la población.

En poblaciones idealizadas (tamaño infinito, no selección, no mutación, no migración, generaciones discretas, apareamiento al azar), el tamaño censal

(N_c) es igual al tamaño efectivo (N_e); mientras que N_c hace referencia a procesos ecológicos, tales como competencia, depredación o tasas de crecimiento, N_e se refiere a procesos evolutivos, como deriva génica, pérdida de variabilidad genética, selección o flujo génico. Sin embargo, debido a diferencias en la contribución génica de los individuos a la siguiente generación, N_e tiende a ser menor que N_c en poblaciones naturales (Waples et al 2014). Adicionalmente, en especies iteróparas y con traslape generacional, estimar N_e resulta ser complejo y la comparación entre estimaciones basadas en diferentes aproximaciones de N_e (Hill 1981; Pudovkin et al 1996; Beaumont 1999; Luikart y Cornuet 1999; Nomura 2008; Waples y Do 2008; Wang 2009) se vuelve crítico para tener una estimación confiable (England et al 2005). N_c y N_e están altamente relacionados con la viabilidad de una población, y entender la relación entre ambos puede ayudar a comprender los factores ecológicos que reducen N_e con respecto a N_c (Kalinowski y Waples 2002).

Dado su alto poder informativo, los datos genéticos moleculares reflejan no solo el potencial evolutivo de las poblaciones, sino también la historia evolutiva de las especies, constituyendo una aproximación muy útil en el campo de la genética de la conservación. Lo anterior es particularmente importante para especies en riesgo, pues en la actualidad se han desarrollado herramientas analíticas que permiten obtener, a partir de un solo muestreo, no solo una estimación de N_e actual (Luikart y Cornuet 1999) y su extrapolación a N_c con base en la información disponible sobre los parámetros demográficos y la historia de vida de cada especie (Roman y Palumbi 2003), sino que estiman simultáneamente el N_e histórico. Para poder establecer el estado actual de recuperación de cualquier población, es necesario contar con una estimación

fehaciente de los niveles de abundancia previos a la explotación o a algún evento climático de interés. Desafortunadamente, el uso de diferentes métodos genéticos para reconstruir la historia demográfica de las poblaciones es, hasta el momento, incierto y complejo, especialmente por factores asociados con el marco espacio-temporal de las mismas (Baker y Clapham 1993; Palsbøll et al 2013).

Con la información disponible sobre los niveles de diversidad genética nuclear con marcadores microsatélites en las agregaciones de ballena azul del Golfo de California (Victoria-Cota 2010; Costa et al 2014), el cual representa el destino invernal más importante del stock del Pacífico Nororiental (Ugalde de la Cruz 2015), en el presente trabajo se estimó la abundancia actual de la población del PNO que migra durante el invierno al Golfo de California. Para ello se emplearon estimaciones de N_e por medio de diferentes aproximaciones, se extrapólo este valor a N_c por medio de parámetros demográficos empleados anteriormente para misticetos, para observar el papel que juega el Golfo de California en la ecología de la población del PNO y, por último, se estimó el tamaño histórico de la población del PNO para determinar su historia demográfica y evaluar su estado actual de conservación.

2. METODOLOGÍA

2.1. *Obtención de las muestras*

Como parte de un proyecto a gran escala sobre la ecología de la ballena azul en el Pacífico Nororiental, se han recolectado muestras de piel descamada y biopsia de piel y grasa de la especie en el Golfo de California y la costa occidental de la Península de Baja California, desde 1994. Dicha colección de tejido incluye muestras obtenidas por el Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional (CICIMAR-IPN), el Programa de Investigación de Mamíferos Marinos de la Universidad Autónoma de Baja California Sur (PRIMMA-UABCS) y el Laboratorio de Ecología Molecular de la Universidad Autónoma de Baja California (LEM-UABC). Los muestreos fueron no sistemáticos; se realizaron en función de la distribución de la especie y evitando re-muestreo. En el caso del Golfo de California en un polígono de la región suroeste que abarca la zona costera entre Loreto y La Paz y, en algunos años también en el norte del Golfo de California.

Para el desarrollo del presente trabajo se emplearon los genotipos multilocus obtenidos del análisis de 21 marcadores microsatélites a partir de 181 muestras, correspondientes a 178 individuos de ballena azul. Esta información había sido generada en estudios previos sobre el nivel de parentesco (Victoria-Cota 2010) y la estructura genética (Costa et al 2014) de la agregación del Golfo de California.

2.2. *Análisis de microsatélites*

La recolección y el procesamiento de las muestras, así como el protocolo de extracción del ADN se describen en Enríquez-Paredes (2005). El número de muestras así como una descripción de los loci microsatélites incluidos en el presente estudio se resumen en el Anexo 1 (ver Victoria-Cota 2010; Costa et al 2014). La probabilidad de identidad del conjunto de 21 loci microsatélites empleados es de 1.517×10^{-16} , lo que representa que la probabilidad de que dos individuos no relacionados compartan un genotipo idéntico es de 1 en algo más de 6 cuatrillones de individuos, y la probabilidad de que dos hermanos presenten el mismo genotipo es de 1 en 1,316,135 individuos. La amplificación de todos los loci microsatélites se llevó a cabo siguiendo el protocolo optimizado y descrito por Victoria-Cota en 2010. El control de calidad de las muestras así como del proceso de amplificación de los loci microsatélites y genotipado se realizó siguiendo las recomendaciones para estudios que hacen uso de datos genéticos en materia de conservación y manejo de vida silvestre (Morin et al, 2010; Tiedemann et al 2012). El tamaño de los alelos fue determinado con el programa GeneMarker v1.85 (SoftGenetics LCC) y por tres observadores independientes para resolución de discrepancias. Las frecuencias de los alelos de cada locus están recogidas en el Anexo 2.

2.3. *Estimación del tamaño efectivo contemporáneo de población*

El tamaño efectivo de la población (N_e) se estimó a partir de varios métodos. Una primera aproximación fue el método de desequilibrio de ligamiento (LD). El método estima N_e infiriendo el número de individuos que serían necesarios para explicar los niveles de diversidad genética de la muestra, basándose en el principio de que la deriva génica genera asociaciones no aleatorias entre alelos, a medida que el tamaño de la población disminuye (Hill 1981). Se utilizó el programa LDNe v1.31 (Waples y Do 2008) y el programa NeEstimator v2.01 (Do et al 2014) que emplea el método LD corregido para reducir el sesgo por falta de datos. Para ambos estimadores se eligió una frecuencia de alelos crítica del 1% ($P_{crit} = 0.01$), ya que, de acuerdo con Waples y Do (2010), cuando el tamaño de muestra es mayor a 100, los alelos raros causan una menor sobreestimación de N_e y se maximiza la precisión con un costo bajo en términos de sesgo.

Como segunda aproximación para estimar N_e , se empleó el método de asignación de hermanos (SA) de Wang (2009) implementado en el programa COLONY 2 (Jones y Wang 2010). Este método, infiere el parentesco y asigna parejas de hermanos para estimar N_e a partir de las frecuencias de hermanos y medios hermanos. Para el caso de la ballena azul se asumió un sistema de reproducción poligámico y ausencia de endogamia; bajo estos supuestos, el programa lleva a cabo un análisis de máxima verosimilitud de alta precisión para estimar N_e a través de un modelo de apareamiento al azar.

2.4. Cambios en el tamaño efectivo de población a largo plazo

Cambios en el tamaño efectivo de población (N_e) a largo plazo se evaluaron a partir de una aproximación Bayesiana implementada en el programa MsVar v1.3 (Beaumont 1999). Se evaluaron tres escenarios demográficos para estimar 4 parámetros poblacionales: tamaño efectivo actual (N_0), tamaño efectivo histórico (N_1), tasa de mutación (μ) y tiempo desde que la población comenzó a experimentar el cambio (T_a). Como escenarios demográficos se consideraron tanto la expansión, la estabilidad y la reducción en el tamaño de la población; los valores a priori para cada uno de los escenarios están resumidos en el Anexo 3. Con base en la información de los reportes de capturas de otras poblaciones de ballena azul (Laurie 1937; citado en Tomilin 1962) y de acuerdo a lo observado para la especie en el Golfo de California (Sears et al 2013) se decidió emplear un tiempo generacional de 22 años, equivalente al doble de la edad de primera reproducción (11 años). El valor previo del tiempo en años desde que el tamaño de la población cambió, T_a , se mantuvo constante durante todo el análisis ($\alpha T_a = 6$, $\sigma T_a = 1$). El resto de parámetros iniciales (Anexo 4) se mantuvieron con los valores predeterminados en el programa.

Para cada escenario se generó una cadena con un total de 1.25×10^9 pasos y 25,000 líneas de salida. El 10% inicial de cada cadena fue eliminado para reducir el efecto de los valores iniciales en la distribución inferida (calentamiento de la cadena). Se realizó un análisis de convergencia Gelman-Rubin (GRD) mediante la librería CODA 0.18-1 (Plummer et al 2015) implementado en R v3.2.4 (R Development Core Team 2016).

Esta librería incluye rutinas a través de las que se evalúa la proporción de la varianza dentro y entre cadenas independientes, donde valores entre 1-1.1 indican una convergencia razonable, mientras que valores >1.1 indican una pobre convergencia entre cadenas independientes (Girod et al 2011). El Factor de Bayes, utilizado para apoyar estadísticamente un cambio demográfico en la población, se calculó según lo descrito en Girod et al. (2011). Para el cálculo de la moda y los intervalos de máxima credibilidad (HPD), así como para el análisis de las distribuciones posteriores, se empleó la librería LOCFIT v1.5-9.1 para lenguaje R (Loader 2013), empleando la rutina desarrollada por Sousa y colaboradores (2010) y modificado posteriormente por Paz-Vinas y colaboradores (2013).

2.5. *Extrapolación del tamaño efectivo (N_e) al tamaño censal (N_c)*

Para extrapolar N_e a un N_c se utilizaron factores de conversión obtenidos a partir de información demográfica de los reportes de captura de otras poblaciones de ballena azul. Con esta información se pudieron obtener proporciones aproximadas de adultos reproductivamente activos / inactivos, así como adultos / juveniles (Laurie 1937; citado en Tomilin 1962; Brinkmann 1948; Sears et al 2013). Primero se extrapoló el tamaño efectivo estimado (hembras y machos reproductivamente activos) al número total de adultos en la población (incluyendo individuos maduros físicamente y senescentes que no son reproductivamente activos). Posteriormente, se adicionó la porción correspondiente a los jóvenes o individuos inmaduros de la población. Los factores de conversión empleados para la razón adultos inactivos:adultos activos, así como para la razón entre el total de la población y los adultos,

fueron de 2.0 y 1.8 , respectivamente. Dichas proporciones son muy similares a las empleadas por Roman y Palumbi (2003) para otras especies de misticetos.

Debido a que la información sobre los parámetros demográficos de la especie son escasos y con un considerable nivel de incertidumbre, se estimaron los valores promedio y los intervalos de confianza para el tamaño censal de la población mediante un esquema de remuestreo de Monte Carlo (1,000,000 simulaciones), implementado en el programa CrystalBall v11.1 (Oracle 2016). Las distribuciones teóricas empleadas para cada uno de los parámetros incluidos en el modelo se detallan en el Anexo 5.

3. RESULTADOS

Las estimaciones de N_e obtenidas para la población de ballena azul del PNO fueron similares entre diferentes estimadores y a los reportados anteriormente para el Golfo de California (Tabla 1).

Tabla 1. Estimaciones del tamaño efectivo de la población (N_e) y sus respectivos intervalos de confianza (C.I), a partir de diferentes aproximaciones.

Estimador	Método	Ne	C.I
<i>LDNe</i>	LD	559	303-2377
<i>NeEstimator v2.01</i>	LD corregido	192	148-265
<i>COLONY2</i>	SA	201	161-253
<i>MsVar v1.3</i>	Genealogía N_0	276	150-499
	Genealogía N_1	11 695	7 120-18 734

LD = Linkage disequilibrium (desequilibrio de ligamiento), SA = Sibling assignment (asignación de hermanos), N_0 = tamaño efectivo actual, N_1 = tamaño efectivo histórico.

Particularmente, al evaluar los cambios a largo plazo en el tamaño efectivo de la población, el análisis GRD indicó una muy buena convergencia entre las tres cadenas independientes para el tamaño efectivo histórico (GRD- $N_1 = 1.02$) y la tasa de mutación (GRD- $\mu = 1.00$) y una convergencia dentro del límite para el tamaño efectivo actual (GRD- $N_0 = 1.09$); pero no así para el tiempo en el que ocurrió el cambio en el tamaño efectivo (GRD- $T_a = 1.15$).

Las distribuciones a posteriori del análisis mostraron una importante reducción en el tamaño de la población desde un tamaño efectivo histórico de 11,695 (95% HPD: 7,120 – 18,734) a un tamaño efectivo actual de 276 (95% HPD: 150 – 499) individuos (Fig. 1).

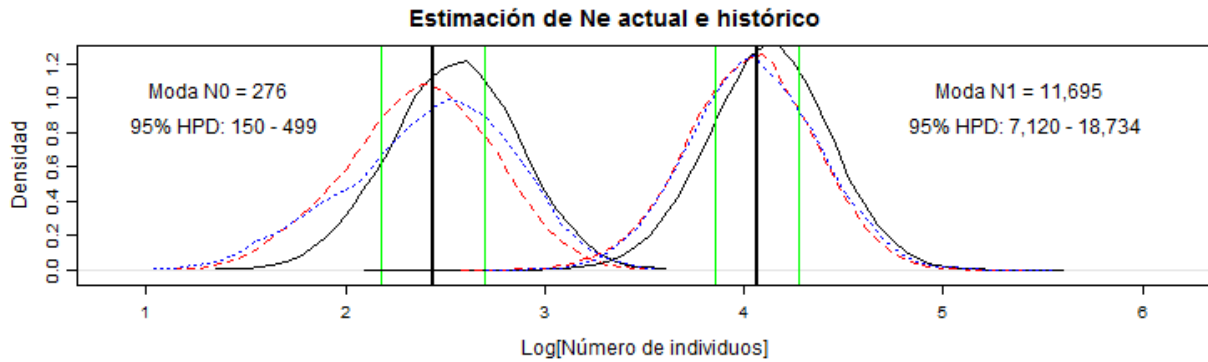


Figura 1. Gráfico de densidad para las estimaciones de N_0 (tamaño efectivo actual) y N_1 (tamaño efectivo histórico) para las tres cadenas. Las líneas verticales verdes representan los intervalos de máxima credibilidad (95% HPD) para cada uno de los parámetros. Las líneas negras representan el valor de la moda.

Esta reducción está soportada no solo por las distribuciones no traslapadas de las estimaciones, sino también por un factor de Bayes > 10 , que soporta fuertemente un escenario de reducción. Aun considerando que el tiempo desde que se produjo esta reducción en el tamaño de la población exhibió una pobre convergencia, se estimó en 6,566 (95% HPD: 2,893 – 14,211) años (Fig. 2).

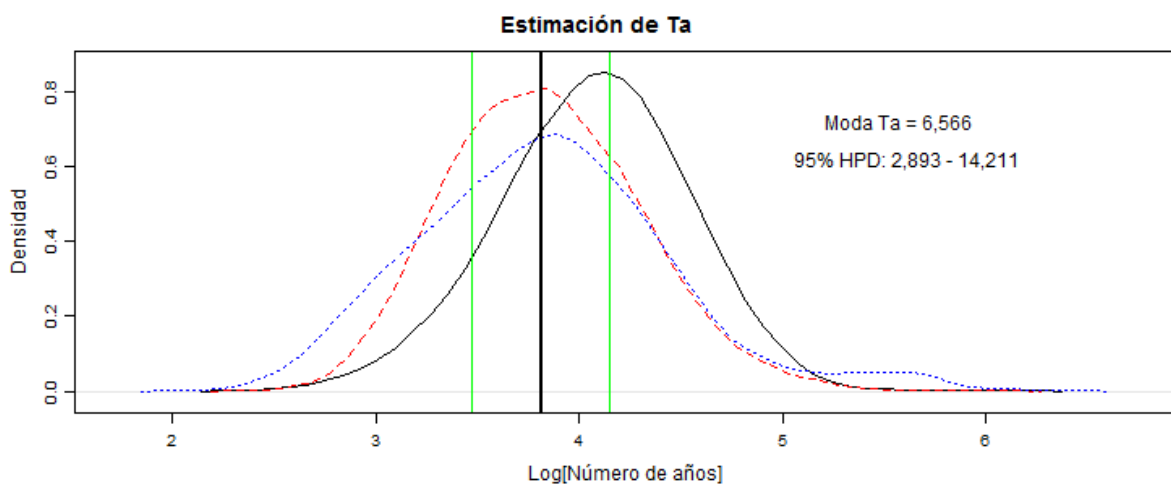


Figura 2. Gráfico de densidad de T_a (tiempo desde que la población empezó a cambiar, en años) para las tres cadenas. Las líneas verticales verdes representan los intervalos de máxima credibilidad (95% HPD). La línea negra representa el valor de la moda.

Para la extrapolación al tamaño censal de la población (N_c) se empleó el valor de N_e obtenido por el método Bayesiano ya que esta aproximación permite explorar la manera en que la historia genealógica ejerce una influencia en la distribución de las frecuencias genéticas, y por ello, tiene un mejor desempeño que los métodos de estadística de resumen en detectar cambios en el tamaño efectivo de las poblaciones (Beaumont 1999; Girod et al 2011). La extrapolación resultó en una estimación de 968 individuos (C.I: 673 – 1,401) para el tamaño censal actual, y de 41,322 individuos (C.I: 29,399 – 57,524) para el tamaño censal histórico (Fig. 3)

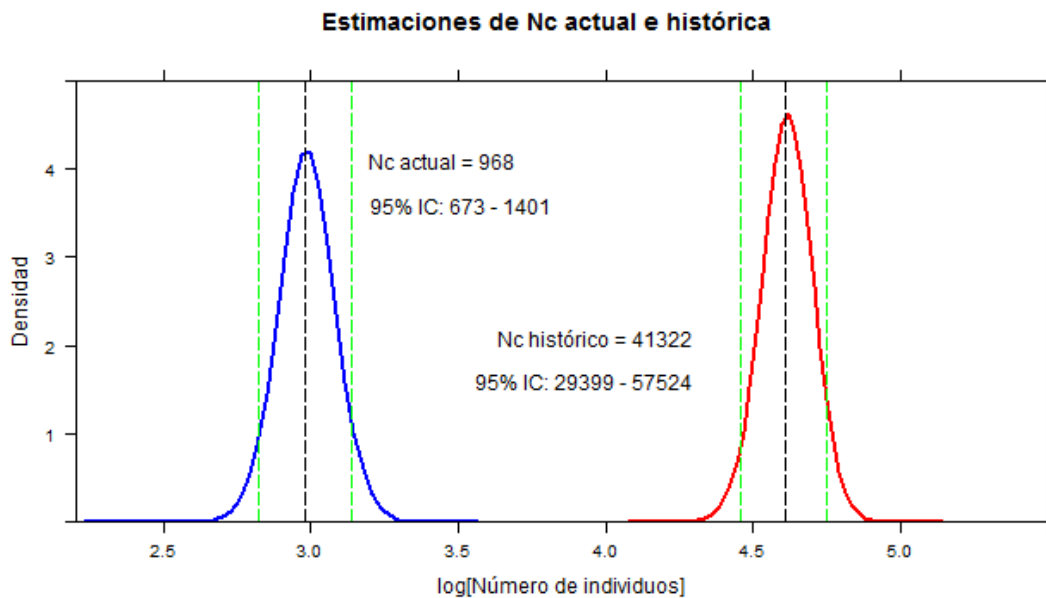


Figura 3. Tendencia demográfica de la población de ballena azul del Pacífico Nororiental. Se indican en el tamaño censal (N_c) actual (azul) e histórico (rojo), extrapolado mediante parámetros demográficos y simulaciones MCMC a partir de las estimaciones de N_e (tamaño efectivo actual) obtenidas por medio de inferencia bayesiana. Las líneas verticales representan el valor de la mediana (negro) y los intervalos de confianza (verde).

4. DISCUSIÓN

Durante un largo período, numerosas especies de mamíferos marinos sufrieron una fuerte explotación comercial, con numerosas bajas en sus poblaciones. En el caso de la población de ballena azul del Pacífico Nororiental, sin embargo, se desconoce la magnitud del efecto de este periodo sobre su estado actual. ¿Realmente se vio tan afectada en números?, ¿se ha recuperado desde entonces o el aparente incremento en la abundancia se debe en realidad a cambios en su distribución? Estas y otras preguntas han llevado a numerosos investigadores (Wade y Gerrodette 1993; Barlow 1995; Calambokidis y Barlow 2004; Forney 2007; Barlow 2009; Calambokidis et al 2009; Monnahan et al 2014; Monnahan et al 2015) a emplear diferentes metodologías en un intento por determinar con certeza la tendencia demográfica de la población, así como para conocer con exactitud el estado actual de conservación y el nivel de recuperación de la población, lo que permitirá establecer estrategias adecuadas para su conservación a largo plazo.

El tamaño efectivo de población (N_e) es una herramienta de gran utilidad en la biología de la conservación. Es un parámetro clave para evaluar el riesgo de extinción al representar el número de individuos necesarios para mantener los niveles de diversidad genética en la población, los cuales son más difíciles de mantener en poblaciones de pequeño tamaño debido a una mayor estocasticidad demográfica y genética (Lynch y Gabriel 1990); cuando $N_e \ll$, el número de genotipos nuevos que ingresan en la población, no es suficiente para contrarrestar la pérdida por deriva génica al azar. Las estimaciones de N_e obtenidas variaron entre 192 y 559 individuos, dependiendo del método empleado. Aunque estos valores quedan ligeramente por debajo del tamaño

efectivo considerado como “crítico” en conservación (Franklin y Frankham 1998; Lynch y Lande 1998), se debe tomar en cuenta que representa solo a la zona de agregación invernal del Golfo de California (GC), y no necesariamente a toda la población del PNO.

4.1. *Consideraciones metodológicas*

Las diferencias observadas entre los estimadores basados en el método de desequilibrio de ligamiento (LD) probablemente estén asociadas a la heterogeneidad en el número de microsatélites que componen el genotipo multilocus del conjunto de datos empleados (Anexo 1). De ahí que el valor obtenido por el programa LDNe, que utiliza el método de Waples y Do (2008), sea relativamente más alto que el producido por el programa NeEstimator, el cual hace uso del método corregido para minimizar el efecto de datos faltantes (Do et al 2014).

Por otra parte, el método LD resulta poco práctico cuando se trabaja con poblaciones grandes ($N_e > 500$), ya que la señal genética que detecta (LD) es mucho más fuerte cuando las poblaciones son pequeñas ($N_e \leq 500$). Robinson y Moyer (2013) observaron los mejores resultados cuando se muestrea al azar únicamente la porción adulta de la población. Cuando esto no es posible, como es nuestro caso, y se muestrea la población al azar, N_e se ve subestimado debido a la presencia de recién nacidos en la muestra que no forman parte de la porción de la población que se reproduce. Sin embargo, el tener representados un gran número de clases de edad en nuestra base de datos creemos puede reducir este sesgo (Robinson y Moyer 2013). Según England y colaboradores (2005), el método de LD proporciona estimaciones razonables de N_e siempre y cuando el tamaño de muestra sea igual o superior al N_e real de

la población, esto debido a que con tamaños pequeños de muestra ($S < 100$), el propio proceso de muestreo genera un desequilibrio de ligamiento que se confunde con la señal de desequilibrio de ligamiento de la población evaluada y, consecuentemente, resulta en estimaciones altamente sesgadas (subestimadas). Si consideramos que la razón N_e / N es un valor entre 0.1 y 0.5, según lo reportado por Nunney y Elam (1994) y Nunney (1995), y que el tamaño censal de la población es de 2,500 ballenas azules, según lo reportado por Calambokidis (2009), entonces nuestro tamaño de muestra no está lejos del N_e esperado para esta población, y nuestra estimación será un valor cercano al N_e real, entre el tamaño de muestra y este N_e real. (Waples y Do 2010). En el caso del método de SA, nuestra estimación no se ve afectada de manera importante por el tamaño de muestra ya que para que esto ocurra el tamaño de muestra tiene que ser mucho más pequeño que el N_e real; sin embargo, al asumir generaciones discretas, cuando se evalúan poblaciones con traslape de generaciones, el valor estimado hace referencia a N_b (número de reproductores por ciclo reproductivo) y por tanto, no puede predecir N_e al no considerar la correlación entre cohortes dentro de una generación (Wang 2009).

Otro problema que enfrenta tanto el método LD como el método SA es el tipo de muestreo. Nuestro muestreo es al azar, pero dentro de una región específica del Golfo de California; además, tal y como ya señaló Gendron (2002), existe una segregación espacial por sexos en esta zona. Debido a que las hembras lactantes prefieren regiones más cercanas a la costa y exhiben mayor fidelidad a ciertas áreas (Gendron 2002), esto podría estar afectando la probabilidad de que todos los individuos sean muestreados por igual, y

consecuentemente, la muestra no será totalmente aleatoria. Para el método LD, el que la muestra no sea aleatoria y se muestreen individuos reproductivamente maduros permite obtener una estimación menos sesgada de N_e (Robinson y Moyer 2013). Para el caso particular del método SA, el no muestrear al azar toda la población pudiera estar subestimando la estimación; la frecuencia de díadas de hermanos en la muestra puede ser mayor en la zona muestreada que en la población total (Wang 2009). No obstante, a pesar de que la naturaleza de la muestra no afecta por igual a todos los métodos empleados, las estimaciones obtenidas (Tabla 1) son congruentes con el orden de magnitud que se presume para la población con base en aproximaciones no moleculares (p.e. transectos lineales y fotomarcaje-recaptura).

4.2. Aspectos demográficos de la población del ballena azul del PNO

Junto con N_e , el tamaño censal de población (N_c) es el otro parámetro clave en conservación. Conocer la magnitud relativa de cada uno de estos parámetros, lo que se conoce como proporción N_e / N_c , es de especial importancia al ayudar a conocer el papel que los factores demográficos, ambientales y genéticos tienen en la persistencia de poblaciones naturales, donde N_e siempre es menor que N_c debido a las diferencias en la contribución génica de los individuos a la siguiente generación (en poblaciones “ideales” $N_e = N_c$) (Palstra y Fraser 2012; Luikart et al 2010; Waples et al 2014). Nuestra estimación de N_c podría verse afectada por los factores de conversión empleados, sin embargo, al tratarse de parámetros generalmente usados para grandes cetáceos (Roman y Palumbi 2003), esto no parece probable. Nuestra estimación de N_c sugiere que tan solo menos de la mitad de la población está haciendo uso del GC. Lo anterior resulta congruente con el hecho de que, de

acuerdo con algunos investigadores (Gendron 2002; Ugalde de la Cruz 2008; Ugalde de la Cruz 2015), existe alguna otra zona de crianza en el PNO, además del Golfo de California. Una región de interés podría ser el Domo de Costa Rica (DCR); tal y como ha sido reportado anteriormente por diferentes investigadores (Wade y Friedrichsen 1979; Reilly y Thayer 1990; Mate et al 1999; Chandler et al 1999; Bailey et al 2009), hay suficiente evidencia para considerar esta región como otra zona de agregación invernal para la ballena azul del PNO. Sin embargo, también podría tratarse de una región más oceánica y por tanto aun no estudiada; la falta de muestras de esta(s) potencial(es) zona(s) de agregación podría estar influyendo en la estimación de N_e y, por tanto, en la extrapolación a N_c .

Respecto al Domo de Costa Rica, estudios con marcas satelitales (Mate et al 1999; Bailey et al 2009), foto-recapturas de individuos entre California y el DCR, entre California y el GC, y entre el GC y el DCR (Calambokidis et al 1990; Chandler et al 1999; Bailey et al 2009; Ugalde de la Cruz 2015), así como similitudes en las vocalizaciones de las ballenas del PNO (Stafford et al 2001, Stafford 2016) parecen apoyar la idea del DCR como otra zona de agregación invernal. Sin embargo, las pocas recapturas encontradas en el DCR respecto a aquellas de la costa de California, sumado a los análisis de las vocalizaciones de las ballenas azules del DCR (Stafford et al 2016), sugieren que en el DCR confluyen varias poblaciones de ballena azul, y que no es una zona de agregación invernal exclusiva para la población del PNO.

Aun cuando la presencia de individuos, ajenos a la población en cuestión, podría estar introduciendo un sesgo en las estimaciones de abundancia en el PNO, los resultados del presente estudio son congruentes con las

observaciones de estudios previos, que sugieren que solo una porción de la población ocupa el Golfo de California (Gendron 2002; Ugalde de la Cruz, 2008). De acuerdo con dichos estudios, entre 300 y 1,000 individuos hacen uso del Golfo de California, lo que representaría entre el 12 y el 40% del stock del PNO, cantidad similar a la proporción de recapturas reportada por Ugalde de la Cruz (2015) para la costa de California y el Golfo de California.

Ahora bien, pese a que el número de ballenas azules parece haber aumentado de 1,400 ballenas en 1990 (Wade y Gerrodette 1993) a 2,500 ballenas en 2008 (Calambokidis 2009), este aparente incremento en la abundancia de la población podría ser en realidad una redistribución de los organismos respondiendo a procesos oceanográficos a mayor escala, que afectan a la abundancia (Benson y Trites 2002; Calambokidis et al 2009) y composición de las especies de eufásidos de las cuales se alimentan (Brinton y Townsend 2003; Hyrenbach y Veit 2003). Según Gendron (2002), la migración de la ballena azul está estrechamente ligada a la productividad marina a lo largo de la costa de Baja California, y la parte central y norte del Sistema de la Corriente de California, la cual se relaciona con el desplazamiento de surgencias locales a lo largo de la costa.

El tiempo de ocurrencia de la Oscilación Decadal del Pacífico (PDO) parece coincidir con cambios observados en la distribución de los individuos durante la explotación comercial (Mantua y Hare 2002; Nichol et al 2002). Datos extraídos del programa Platforms of Opportunity de la NOAA de 1956 a 2006 sugieren que las ballenas azules se agregan principalmente frente a las costas de Washington, Columbia Británica y el Golfo de Alaska durante fases “frías” de la PDO, en Oregon, California y México, dichas agregaciones ocurren durante la

fase “caliente” de la PDO (Calambokidis et al 2009). Este patrón explicaría los últimos avistamientos de individuos en el Golfo de Alaska, mismos que ya habían sido identificados en la costa de California en años “calientes”, ahora se desplazarían a zonas más altas debido al cambio a condiciones “frías”(Calambokidis et al 2009). Al igual que la PDO, El Niño Oscilación del Sur también ocasiona cambios en las temperaturas superficiales y las profundidades de la capa de mezcla que afectan a la composición de la comunidad de eufásidos (Brinton y Townsend 2003). La ballena azul es más sensible a este tipo de alteraciones oceanográficas ya que, en contraste a lo que ocurre con otros grandes mamíferos marinos que se alimentan de “krill”, ésta se alimenta únicamente de ciertas especies: *Thysanoessa spinifera* y *Eufasia pacífica* en la costa oeste de EU (Fieldler et al 1998), y *Nyctiphanes simplex* en México (Gendron 1990), aunque se ha descubierto, por medio de métodos de escatología molecular, que la ballena azul en el GC también se alimenta de mictófidios (Jimenez-Pinedo 2010).

La baja abundancia reportada por Calambokidis (2009), mediante estimaciones de captura-recaptura inter-anales, para la costa oeste de EU, así como lo reportado por Ugalde de la Cruz para el GC, ambos referente a 1997, podría explicarse por efecto del evento ENSO ocurrido ese mismo año y que ocasionó importantes cambios en la composición de las especies arriba mencionadas, con una disminución casi completa de *T. spinifera* y *E. pacífica*, recuperadas más tarde a expensas de la desaparición de *N. simplex* en costa de EU (Marinovic et al 2002). Recientemente, Di Lorenzo y colaboradores (2013), sugirieron una fuerte conexión entre los procesos de circulación de mesoescala y la distribución del zooplancton y de niveles tróficos más altos,

tanto en el Pacífico Nororiental (PNO) como en el Sistema de la Corriente Perú-Chile (PCCS). Para apoyar esto, un estudio de modelación biofísico (Vásquez et al 2013) resaltó el impacto de los remolinos mesoescala en el reclutamiento de jurel en el PCCS, ocurriendo a unos 3,500 km de distancia de su zona de crianza y regiones oceánicas de desove históricamente conocidas. Resultados similares en el Pacífico Nororiental (PNO) podrían explicar también los aparentes cambios en la abundancia de la población, más bien como resultado de un esfuerzo de muestreo casi exclusivamente costero, que subestimaría las estimaciones cuando esta circulación de mesoescala transportara lejos de la costa a estas comunidades del zooplancton, e indirectamente, a los individuos de ballena azul alimentándose de estas. Si sumamos este factor a la segregación espacial por sexos arriba mencionada, es probable que un número importante de individuos tengan menos probabilidades de ser muestreados, por lo que una buena forma de mejorar la estimación y, así mismo, el conocimiento que se tiene de la especie, sería ampliar el esfuerzo de muestreo a regiones más oceánicas que pudieran estar siendo ocupadas por estos individuos.

Por otro lado, además de contar con una estimación precisa de los niveles de abundancia actuales, para poder evaluar la recuperación de la población es indispensable conocer los niveles de abundancia históricos. Por desgracia, la estimación de estos niveles históricos es, en la actualidad, algo incierto y complejo debido a las diferentes metodologías empleadas (Baker y Clapham 2004). La estimación reconocida por la Comisión Ballenera Internacional para la población del Pacífico Norte sugiere un valor entre 4,900 y 5,500 individuos, mediante un retro-cálculo demográfico haciendo uso de los reportes de captura (IWC 2007), sin embargo, debido a la falta de evidencia genética de estructura

en la población (por falta de muestras de ballenas de la costa occidental del Pacífico), se desconoce si en la actualidad el grupo del PNO es el único stock presente en el Pacífico Norte. Debido a la falta de confiabilidad por la falsificación de estos reportes de capturas (Tomilin 1967; Brinkmann 1948), diferentes investigadores se han dado a la tarea de estimar esta abundancia histórica por medio de diferentes metodologías (Enríquez 2005; Monnahan et al 2015), pero el amplio intervalo de valores para estas estimaciones (de 4,500 a 63,000 ballenas) hace realmente complicado evaluar la dinámica de la población, sus tendencias demográficas y, por ende, el nivel de recuperación.

Nuestra estimación del tamaño histórico por medio de inferencia Bayesiana sigue siendo muy alta respecto a lo reconocido por la IWC; sin embargo, el marco temporal bajo el que trabajan cada uno de los métodos es diferente y, mientras el retro-cálculo demográfico hace referencia a la abundancia de la población justo anterior al inicio del período de explotación comercial, el método bayesiano aquí utilizado sugiere un cambio en la abundancia de la población mucho anterior no solo a la explotación comercial sino también al establecimiento de poblaciones humanas. Un cambio de magnitud tal que puede ser detectado por el modelo, ya que, tal y como reportaron Girod y colaboradores en 2011, si el cambio es muy reciente o las diferencias en la abundancia son muy débiles, la genealogía de genes apenas es distinguible de la esperada para una población estable y el modelo no es capaz de detectar cambios. Esto significaría que a pesar de que el período de capturas pudiera haber afectado de manera importante la demografía de la población, aparentemente no afectó en tal grado a su variabilidad genética y, por tanto, a su viabilidad como stock más importante de la especie. Además, la falta de

individuos muestreados, al centrarse el estudio en la región del Golfo de California, podría estar subestimando el valor al dejar fuera posibles alelos no muestreados en la población; de igual manera, este hecho podría estar sesgando positiva o negativamente el tiempo desde que ocurrió el cambio, sin embargo, nunca tanto como para coincidir con el periodo de capturas.

En resumen, las estimaciones de N_e actual e histórico aquí reportadas son similares a otras anteriormente reportadas y más congruentes con la IWC. Además, nuestra estimación de N_c apoya la existencia de otra posible zona de agregación invernal para la ballena azul del PNO, como el Domo de Costa Rica o alguna zona oceánica aún no descubierta debido a esfuerzos de muestreo prácticamente costeros. Así mismo, el tamaño histórico reportado no coincide con el marco temporal del período de captura comercial, sugiriendo que este período no fue tan sustancial o no duró lo suficiente como para apreciarse en los niveles de diversidad genéticos, y por tanto el nivel de recuperación es mayor. En 2015, Monnahan y colaboradores sugirieron que la población se encuentra al 100% de su nivel de recuperación, con una abundancia pre-capturas similar a la abundancia actual (2,500 ballenas azules). De ser así, solo un cambio en las condiciones del ambiente a gran escala podría explicar un cambio tan grande en la capacidad de carga de la población. La falta de consenso en las estimaciones de tamaño histórico dificulta de manera importante el modelaje de la dinámica de la población, y por tanto, el conocer con precisión su nivel de recuperación. Futuros estudios en otras regiones del Pacífico Nororiental pueden ayudar a mejorar el entendimiento que se tiene de esta especie; todo esto tendría implicaciones de gran relevancia en la conservación y el manejo de estas poblaciones de mamíferos marinos que se

vieron fuertemente afectadas por la explotación comercial de principios del siglo XX.

5. REFERENCIAS

- Bailey H, Mate BR, Palacios DM et al (2009) Behavioural estimation of blue whale movements in the Northeast Pacific from state-space model analysis of satellite tracks. *Endangered Species Research***10**: 93–106.
- Baker CS, Clapham PJ (2004) Modelling the past and future of whales and whaling. *Trends in Ecology and Evolution***19**(7): 365–371.
- Barlow J (1995) The abundance of cetaceans in California coastal waters. Ship surveys in summer/fall 1991. *Fisheries Bulletin***93**: 1–14.
- Barlow J (2009) Cetacean abundance in the California Current estimated from 2008 ship-based line-transect survey. *Report to Pacific Scientific Review Group PSRG 2009-08*.
- Beaumont MA (1999) Detecting population expansion and decline using microsatellites. *Genetics***153**: 2013–2029.
- Benson AJ, Trites AW (2002) Ecological effects of regime shifts in the Bering Sea and eastern North Pacific Ocean. *Fish and Fisheries***3**: 95–113.
- Berubé M, Aguilar A, Dendant D et al (1998) Population genetic structure of North Atlantic, Mediterranean Sea and Sea of Cortez fin whales, *Balaenoptera physalus* (Linnaeus 1758): analysis of mitochondrial and nuclear loci. *Molecular Ecology***7**: 585–599.
- Berubé M, Orgensen HJ, McEwing R, Palsbøll PJ (2000) Polymorphic dinucleotide microsatellite loci isolated from the humpback whale, *Megaptera novaeangliae*. *Molecular Ecology* **9**(12): 2181-2183.

- Berubé M, Rew MB, Skaug H et al (2005) Polymorphic microsatellite loci isolated from humpback whale, *Megaptera novaeangliae* and fin whale, *Balaenoptera physalus*. *Conservation Genetics***6**: 631–636.
- Brinkmann A (1948) Studies on females fin and blue whales: Report on investigations carried out in the Antarctic during the season 1939-1940. *Hvalrådets Skrifter* **31**.
- Brinton E, Townsend A (2003) Decadal variability in abundances of the dominant euphasiid species in southern sectors of the California Current. *Deep-Sea Research II: Tropical Studies in Oceanography***50**: 2449–2472.
- Buchanan FC, Friesen MK, Littlejohn RP, Clayton JW (1996) Microsatellites from the beluga whale (*Delphinapterus leucas*). *Molecular Ecology***5**: 571–575.
- Calambokidis J, Steiger GH, Cabbage JC et al (1990) Sightings and movements of blue whale off central California 1986-88 from photo-identification of individual. Report of the International Whaling Commission, Special Issue 12: 343-348.
- Calambokidis J, Barlow J (2004) Abundance of Blue and Humpback whales in the eastern North Pacific estimated by capture-recapture and line-transect methods. *Marine Mammal Science***20**(1): 63–85.
- Calambokidis J (2009) Abundance estimates of humpback and blue whales off the EU West Coast based on mark-recapture of photo-identified individuals through 2008. *Report to Pacific Scientific Review Group PSRG 2009-07*.

- Calambokidis J, Barlow J, Ford JKB et al (2009) Insights into the population structure of blue whales in the Eastern North Pacific from recent sightings and photographic identification. *Marine Mammal Science***25**(4): 816-832.
- Carreta JV, Forney KA, Lowry MS et al (2010) U.S Pacific Marine Mammal stock assessments: 2009. U.S Department of Commerce. NOAA Technical Memorandum NMFS-SWFSC-453.
- Carreta JV, Forney KA, Oleson E et al (2011) U.S Pacific Marine Mammal stock assessments: 2010. U.S Department of Commerce. NOAA Technical Memorandum NMFS-SWFSC-476.
- Chandler TE, Calambokidis J, Rasmussen K (1999) Population identity of blue whales on the Costa Rica Dome. *in: Abstracts 13th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals*. Maui, Hawaii. *Society of Marine Mammalogy*.
- Charlesworth B (2009) Effective population size and patterns of molecular evolution and variation. *Nature Reviews Genetics***10**: 195–205.
- Costa-Urrutia P, Sanvito S, Victoria-Cota NL et al (2013) Fine-scale population structure of blue whale wintering aggregations in the Gulf of California. *PLoS ONE* 8:e58315.
- Di Lorenzo E, Mountain D, Batchelder H et al (2013) Advances in marine ecosystem dynamics from EU GLOBEC: The horizontal-advection bottom-up forcing paradigm. *Oceanography***26**(4): 22–33.

- Do C, Waples RS, Peel D et al (2014) NeEstimator V2: re-implementation of software for the estimation of contemporary effective population size (N_e) from genetic data. *Molecular Ecology Resources* **14**: 209–214.
- Donovan GP (1991) A review of IWC stock boundaries. Report of the International Whaling Commission, Special Issue 13: 39-68.
- England PR, Cornuet JM, Berthier P et al (2005) Estimating effective population size from linkage disequilibrium: severe bias in small samples. *Conservation Genetics* **7**(2): 303-308.
- Enríquez LM (2005) Identidad genética de la población de ballena azul (*Balaenoptera musculus*) en el Pacífico Nororiental: Agregaciones mexicanas (Doctoral thesis) Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Universidad Autónoma de Baja California (IIO-UABC).
- Fiedler PC, Reilly SB, Hewitt RP et al (1998) Blue whale habitat and prey in the California Channel Islands. *Deep-Sea Research II* **45**: 1781–1801.
- Fisher R (1930) Thegenetical theory of Natural Selection. *Oxford University Press, Oxford*.
- Forney KA, Brownell Jr. RL, Fiedler PC (1995) The distribution of marine mammals along the Aleutian Islands in 1994: Where have all the blue whales gone? *in*: Abstracts 11th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals. Orlando, Florida. *Society of Marine Mammalogy*.
- Forney KA (2007) Preliminary estimates of cetacean abundance along the U.S west coast and within four National Marine Sanctuaries during 2005. U.S.

Department of Commerce, *NOAA Technical Memorandum, NMFS-SWFSC-406*, 16pp.

Frankham R (2005) Genetics and extinction. *Biological Conservation***126**: 131–140.

Franklin IR, Frankham R (1998) How large must populations be to retain evolutionary potential? *Animal Conservation* **1**(1): 69-70.

Gendron D (1990) Relación entre la abundancia de eufásidos y de ballenas azules (*Balaenoptera musculus*) en el Golfo de California (Master thesis) *Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-Instituto Politécnico Nacional, CICIMAR-IPN*.

Gendron D (2002). Ecología poblacional de la ballena azul, *Balaenoptera musculus*, de la Península de Baja California (Doctoral thesis) *Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, CICESE*.

Girod C, Vitalis R, Leblois R, Fréville H (2011) Inferring population decline and expansion from microsatellite data: a simulation-based evaluation of the MsVar method. *Genetics***188**: 165–179.

Hilderbrandt WR, Jones PM (1992) Evolution of marine mammal hunting: a view from the California and Oregon coasts. *Journal of Anthropological Archaeology***11**: 360–401.

Hill G (1981) Estimation of effective population size from data on linkage disequilibrium. *Genetical Research***38**: 209–216.

- Hyrenbach KD, Veit RR (2003) Ocean warming and seabird communities of the southern California Current System (1987-98): Response at multiple temporal scales. *Deep-Sea Research II: Tropical Studies in Oceanography***50**: 2537–2565.
- Jiménez-Pinedo NC (2010) Hábitos alimentarios y relación interespecífica entre la Ballena Azul (*Balaenoptera musculus*) y la Ballena de aleta (*B. physalus*) en el Suroeste del Golfo de California (Master thesis) Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN) La Paz, Baja California Sur, 78 p.
- Jones OR, Wang J (2010) COLONY: a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Molecular Ecology Resources***10**: 551–555.
- Kalinowski ST, Waples RS (2002) Relationship of effective to census size in fluctuating populations *Conservation Biology* 16(1): 129-136.
- Luikart G, Cornuet JM (1999) Estimating the effective number of breeders from heterozygote excess in progeny. *Genetics* 151: 1211-1216.
- Luikart G, Ryman N, Tallmon DA et al (2010) Estimation of census and effective population sizes: the increasing usefulness of DNA-based approaches. *Conservation Genetics*. Doi: 10.1007/s10592-010-0050-7.
- Lynch M, Gabriel W (1990) Mutation load and the survival of small populations. *Evolution***44**: 1725–1737.

- Lynch M, Lande R (1998) The critical effective size for a genetically secure population. *Animal Conservation* **1**(1): 70-72.
- Mantua NJ, Hare SR (2002) The Pacific Decadal Oscillation. *Journal of Oceanography* **58**: 35–44.
- Marinovic BB, Croll DA, Gong N et al (2002) Effects of the 1997-1999 El Niño and La Niña events on zooplankton abundance and euphausiid community composition within the Monterey Bay coastal upwelling system. *Progress in Oceanography* **54**: 265–277.
- Mate BR, Lagerquist BA, Calambokidis J (1999) Movements of North Pacific blue whales during the feeding season off southern California and their southern fall migration. *Marine Mammal Science* **15**: 1246–1257.
- Monnahan CC, Branch TA, Stafford KM et al (2014) Estimating historical Eastern North Pacific Blue whale catches using spatial calling patterns. *PLOS One* **9**(6).
- Monnahan CC, Branch TA, Punt AE (2015) Do ship strikes threaten the recovery of endangered eastern North Pacific blue whales? *Marine Mammal Science* **31**(1): 279–297.
- Morin PA, Martien KK, Archer FI et al (2010) Applied conservation genetics and the need for quality control and reporting of genetic data used in fisheries and wildlife management. *Journal of Heredity* **101**(1): 1-10.
- Nichol LM, Gregr EJ, Flinn R et al (2002) British Columbia commercial whaling catch data 1908 to 1967: A detailed description of the B.C. historical whaling

database. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences* **2396**, 76pp.

Nomura T (2008) Estimation of effective number of breeders from molecular coancestry of single cohort sample. *Evolutionary Applications* 1: 462-474.

Nunney L, Elam DR (1994) Estimation the effective population size of conserved population. *Conservation Biology* **8**(1): 175-184.

Nunney L (1995) Measuring the ratio of effective population size to adult members using genetic and ecological data. *Evolution* **49**(2): 389-392.

Palsbøll PJ, Peery MZ, Olsen MT et al (2013) Inferring recent historic abundance from current genetic diversity. *Molecular Ecology* 22: 22-40.

Palstra FP, Fraser DJ (2012) Effective/census population size ratio estimation: a compendium and appraisal. *Ecology and Evolution* 2(9): 2357-2365.

Paz-Vinas I, Quéméré E, Chikhi L et al (2013) The demographic history of populations experiencing asymmetric gene flow: combining simulated and empirical data. *Molecular Ecology* **22**(12): 3279–3291.

Pudovkin AI, Zaykin DV, Hedgecock D (1996) On the potential for estimating the effective number of breeders from heterozygote-excess in progeny. *Genetics* 144: 383-387.

Reilly SB, Thayer VG (1990) Blue whale (*Balaenoptera musculus*) distribution in the Eastern Tropical Pacific. *Marine Mammal Science* **6**: 265–277.

Reilly SB et al (2008) *Balaenoptera musculus*. The IUCN Red List of Threatened Species

2008.<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T2477A9447146.en>.

Accessed 15 May 2016.

Rice DW (1974) Whales and whale research in the Eastern North Pacific. in: Shevil IWF (ed.)The whale problem: A status report. *Harvard University Press*, pp 170–195.

Robinson JD, Moyer GR (2013) Linkage disequilibrium and effective population size when generations overlap. *Evolutionary Applications***6**(2): 290-302.

Roman J, Palumbi SR (2003) Whales before whaling in the North Atlantic. *Science Reports* **301**: 508-510.

Schwartz MK, Tallmon DA, Luikart G (1998) Review of DNA-based census and effective population size estimators. *Animal Conservation* 1: 293-299.

Sears R, Ramp C, Douglas A, Calambokidis J (2013) Reproductive parameters of eastern North Pacific blue whales *Balaenoptera musculus*. *Endangered Species Research***22**: 23–31.

Stafford KM, Nieukirk SL, Fox CG (2001) Geographic and seasonal variation of blue whale calls in the North Pacific. *Journal of Cetacean Research and Management***3**: 65–76.

Stafford KM, Moore SE, Fox CG (2005) Diel variation in blue whale calls recorded in the eastern tropical Pacific. *Animal Behaviour* 69: 951-958.

- Stafford, KM (2016) A review of blue whale studies from HARUphones in the Pacific. In: Au WWL, Lammers MO (Eds.) *Listening in the ocean*, 7th edn. Springer, pp 21-33.
- Tiedemann R, Cipriano F, Morin PA et al (2012) Updated guidelines for DNA data quality control and error rate estimation, for genetic studies relevant to IWC management advice. *Paper of the International Whaling Commission, Scientific Committee (SC/64/SD2), Panamá City, Panamá*, 12 pp.
- Tomilin AG (1967) Mammals of the U.S.S.R. and Adjacent Countries Volume IX: Cetacea. *Smithsonian Institution and the National Science Foundation, U.S.A.*
- Ugalde-de-la-Cruz A (2008) Abundancia y tasa de supervivencia de las ballenas azules del Golfo de California (Master thesis) *Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-Instituto Politécnico Nacional, CICIMAR-IPN.*
- Ugalde-de-la-Cruz A (2015) Movimientos migratorios, estructura poblacional y tasa de supervivencia de las ballenas azules del Pacífico Noreste con base en datos de foto-identificación (Doctoral thesis) *Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-Instituto Politécnico Nacional, CICIMAR-IPN.*
- Valsecchi E, Amos W (1996) Microsatellite markers for the study of cetacean populations. *Molecular Ecology* 5(1): 151–156.
- Vásquez S, Correa-Ramírez M, Parada C, Sepúlveda A (2013) The influence of oceanographic processes on jack mackerel (*Trachurus murphyi*) larval

distribution and population structure in the southeastern Pacific Ocean. *ICES Journal of Marine Science***70**(6): 1097–1107.

Victoria-Cota NL (2010) Parentesco entre ballenas azules (*Balaenoptera musculus*) con distintos patrones de asociación en el Golfo de California, México (Master thesis) Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Universidad Autónoma de Baja California (IIO-UABC).

Wade LS, Friedrichsen GL (1979) Recent sighting of the Blue whale (*Balaenoptera musculus*) in the Northeastern Tropical Pacific. *Fishery Bulletin***76**(4): 915–919.

Wade PR, Gerrodette T (1993) Estimates of cetacean abundance and distribution in the Eastern Tropical Pacific. *Report of the International Whaling Commission***43**: 477–494.

Wang J (2009) A new method for estimating effective population sizes from a single sample of multilocus genotypes. *Molecular Ecology***18**: 2148–2164.

Waples RS, Do C (2008) LDNe: a program for estimating effective population size from data on linkage disequilibrium. *Molecular Ecology Resources***8**(4): 753–756.

Waples RS, Do C (2010) Linkage disequilibrium estimates of contemporary N_e using highly variable genetic markers: a largely untapped resource for applied conservation and evolution. *Evolutionary Applications***3**(3): 244–262.

Waples RS, Antao T, Luikart G (2014) Effects of overlapping generations on linkage disequilibrium estimates of effective population size. *Genetics***197**: 769–780.

Wright S (1931) Evolution in Mendelian populations. *Genetics***16**: 97–159.

Anexo 1

Microsatélites utilizados para el genotipado de las ballenas azules del Golfo de California. Se muestra el total de individuos genotipados, número de alelos y el poder de identidad de los loci microsatélites empleados en el análisis. Se indica la probabilidad acumulativa para individuos no emparentados (PI_{UNR}) y para hermanos completos (PI_{SIB}).

Locus	Individuos	Alelos	PI_{UNR}	PI_{SIB}
GATA417 ^e	176	13	2.471×10^{-2}	3.168×10^{-1}
ACCC392 ^e	138	10	1.096×10^{-3}	1.086×10^{-1}
CA234 ^f	177	13	4.945×10^{-5}	3.745×10^{-2}
AC087 ^e	178	12	2.291×10^{-6}	1.300×10^{-2}
GATA028 ^e	178	8	1.144×10^{-7}	4.554×10^{-3}
CA232 ^f	174	7	9.616×10^{-9}	1.787×10^{-3}
Ev037 ^b	178	8	9.196×10^{-10}	7.118×10^{-4}
GATA098 ^e	178	9	1.013×10^{-10}	2.951×10^{-4}
GT211 ^c	126	6	1.444×10^{-11}	1.299×10^{-4}
GT541 ^f	178	9	2.065×10^{-12}	5.962×10^{-5}
GT023 ^d	177	6	3.331×10^{-13}	2.811×10^{-5}
AC082 ^f	92	4	7.294×10^{-14}	1.429×10^{-5}
AC137 ^f	178	9	1.747×10^{-14}	7.458×10^{-6}
GT122 ^f	92	3	5.730×10^{-15}	4.425×10^{-6}
GT129 ^f	92	4	2.521×10^{-15}	2.956×10^{-6}
AC045 ^f	92	2	1.131×10^{-15}	1.981×10^{-6}
D1rFCB017 ^a	92	3	5.180×10^{-16}	1.374×10^{-6}
CAAA074 ^f	92	2	2.956×10^{-16}	1.046×10^{-6}
CA141 ^f	92	4	1.803×10^{-16}	8.270×10^{-7}
GT227 ^f	92	2	1.550×10^{-16}	7.681×10^{-7}
GATA053 ^e	92	2	1.517×10^{-16}	7.598×10^{-7}
Promedio	136	6		
PI acumulativa			1.517×10^{-16}	7.598×10^{-7}

^aBuchanan et al. 1996; ^bValsecchi y Amos 1996; ^cBerubé et al. 1998; ^dBerubé et al. 2000; ^ePalsboll et al. 2005; ^fBérubé 2005.

Anexo 2

Frecuencias alélicas de cada locus microsatélite empleado en el análisis.

Locus	Alelos	Frecuencia alélica
<i>D1rFCB017</i>	140	0,152
	144	0,793
	148	0,054
<i>GT023</i>	114	0,551
	116	0,107
	118	0,037
	120	0,04
	122	0,192
	124	0,073
<i>GATA028</i>	144	0,087
	148	0,107
	168	0,118
	172	0,267
	176	0,222
	180	0,138
	184	0,025
	188	0,037
<i>Ev037</i>	173	0,084
	175	0,037
	177	0,132
	179	0,008
	188	0,008
	190	0,337
	192	0,32
	194	0,073
<i>AC045</i>	175	0,261
	177	0,739
<i>GATA053</i>	244	0,005
	248	0,995
<i>CAAA074</i>	140	0,158
	144	0,842
<i>AC082</i>	124	0,212
	128	0,565
	130	0,201
	136	0,022

Locus	Alelos	Frecuencia alélica
<i>AC087</i>	165	0,025
	166	0,014
	167	0,028
	168	0,11
	169	0,284
	171	0,163
	172	0,194
	173	0,008
	174	0,084
	177	0,062
	179	0,025
180	0,003	
<i>GATA098</i>	74	0,022
	78	0,006
	94	0,003
	100	0,121
	104	0,272
	108	0,413
	112	0,073
	116	0,084
120	0,006	
<i>GT122</i>	128	0,245
	130	0,674
	132	0,082
<i>GT129</i>	80	0,005
	86	0,745
	88	0,245
	90	0,005
<i>AC137</i>	91	0,008
	97	0,02
	107	0,003
	109	0,037
	111	0,312
	113	0,567
	115	0,022
	117	0,022
119	0,008	
<i>CA141</i>	175	0,875
	177	0,092
	185	0,011
	189	0,022

Locus	Alelos	Frecuencia alélica
<i>GT211</i>	197	0,345
	199	0,413
	201	0,044
	203	0,04
	205	0,111
	207	0,048
	<i>GT227</i>	107
115		0,962
<i>CA232</i>	142	0,195
	144	0,009
	158	0,112
	160	0,083
	164	0,098
	166	0,405
	168	0,098
<i>CA234</i>	191	0,054
	193	0,105
	195	0,037
	197	0,02
	199	0,017
	201	0,011
	203	0,006
	205	0,195
	207	0,243
	209	0,22
	211	0,003
	213	0,057
	215	0,034
	<i>ACCC392</i>	211
215		0,134
219		0,221
227		0,207
235		0,188
353		0,072
357		0,004
365		0,022
373		0,025
381		0,025

Locus	Alelos	Frecuencia alélica
<i>GATA417</i>	174	0,009
	182	0,128
	186	0,17
	190	0,114
	194	0,017
	198	0,048
	202	0,148
	206	0,111
	210	0,105
	214	0,116
	218	0,017
	222	0,006
	226	0,011
	<i>GT541</i>	79
81		0,008
83		0,067
87		0,545
89		0,143
91		0,042
93		0,028
95		0,011
99		0,017

Anexo 3

Valores *a priori* (\log_{10}) para la media y la varianza del tamaño efectivo actual (N_0) e histórico (N_1) para los tres escenarios demográficos evaluados.

	N_0		N_1	
	α	σ	α	σ
<i>Escenario 1</i> (<i>Reducción</i>)	3	1	4	2
<i>Escenario 2</i> (<i>Estabilidad</i>)	3	1	3	1
<i>Escenario 3</i> (<i>Expansión</i>)	4	2	3	1

Anexo 4

Parámetros iniciales predeterminados en el programa MsVar.

0	Número de vueltas del generador de número aleatorio
2	Número de ploidía
5.0e2	Valores iniciales para el tamaño actual de todos los loci
1.0e4	Valores iniciales para el tamaño ancestral de todos los loci
1.0e-5 - 1.0e-3	Valores iniciales para la tasa de mutación de todos los loci
1.0e5 - 4.0e5	Valores iniciales para el tiempo desde la reducción/expansión de todos los loci
0	Indicadores de no actualización de los valores de los parámetros
-3.5, 1	Valor previo para la media y la varianza de la tasa de mutación
4, 2, 0, 0.5	Media y varianza hiper-previo de las medias y varianzas para el tamaño ancestral
2, 2, 0, 0.5	Media y varianza hiper-previo de las medias y varianzas para el tamaño actual
-3.5, 0.25, 0, 0.5	Media y varianza hiper-previo de las medias y varianzas para la tasa de mutación
5, 2, 0, 0.5	Media y varianza hiper-previo de las medias y varianzas para el tiempo desde la reducción/expansión
1	Crecimiento lineal (0) o exponencial (1)

Anexo 5

Parámetros demográficos empleados para el cálculo del tamaño censal (N_C) a partir del tamaño efectivo (N_e) estimado.

El tamaño censal (N_C) fue calculado a partir de la siguiente fórmula matemática:

$$N_C = N_e * A * J$$

dónde, N_e representa las estimaciones de tamaño efectivo (contemporáneo e histórico) obtenidas por medio del MsVar.

Tipo de distribución: Logarítmica normal

A representa la razón adultos inactivos:adultos activos

Valor medio = 2.00

Desviación estándar = 0.30

Tipo de distribución: Normal

Referencias:

Brinkmann 1948; Tomilin 1962; Roman y Palumbi 2003; Sears et al 2013

J representa la razón población total (adultos+juveniles):adultos

Valor medio = 1.80

Desviación estándar = 0.08

Tipo de distribución: Normal

Referencias:

Brinkmann 1948; Roman y Palumbi 2003

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVA A FUTURO

Los resultados de esta investigación sugieren, tal y como ya se había planteado previamente, que solo una parte de la población de ballena azul del PNO está migrando al Golfo de California durante el invierno. Aparentemente, al menos la mitad de la población que se alimenta en aguas de California, pasa el invierno en el Golfo de California.

Por otra parte, tomando en cuenta la complejidad inherente a la estimación del tamaño histórico de una población a partir de los niveles de diversidad genética actuales, debe resaltarse que aunque el número de ballenas azules que se calculó existían antes del periodo de explotación comercial, sigue siendo alto con respecto a las estimaciones basadas en los modelos demográficos con datos de capturas comerciales. Sin embargo, la presente figura de abundancia histórica corresponde aproximadamente al 50% de la que se obtiene usando la aproximación de Roman y Palumbi (2003). Asimismo, es sumamente importante señalar que el marco temporal en el que se calculó que ocurrió la reducción de esta población, queda completamente fuera de aquel en el que ocurrió la explotación comercial.

Ya que el método aquí empleado, es particularmente sensible a cambios demográficos recientes en las poblaciones, las frecuencias alélicas observadas sugieren que el periodo de explotación comercial no redujo de manera crítica el tamaño efectivo de la población de ballena azul del PNO. Puede considerarse entonces que la viabilidad de la especie, al menos a nivel genético, nunca se redujo drásticamente, lo que concuerda con lo que plantean Monnahan y

colaboradores (2015) con respecto a que la población ha recuperado sus niveles de abundancia pre-explotación comercial.

Aunque estos resultados son alentadores para la conservación de la especie, es necesario ampliar o intensificar el muestreo a regiones más oceánicas donde, aparentemente, parte de la población de ballena azul del PNO pasa el verano y que hasta el momento no han sido estudiadas. Es particularmente importante esclarecer la identidad de los individuos que ocurren en el Domo de Costa Rica. Al ser esta una región donde al parecer confluyen varias poblaciones de ballena azul, es probable que las estimaciones de abundancia puedan estar sesgadas, lo que consecuentemente proporcionaría un escenario equivocado del nivel de recuperación y llevaría a la aplicación de estrategias de manejo y conservación inadecuadas.