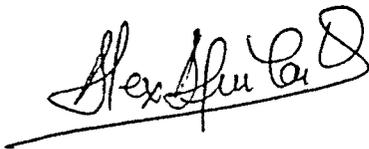


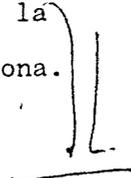
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA
CATEDRA DE VERTEBRADOS
FACULTAD DE BIOLOGIA
UNIVERSIDAD DE BARCELONA

BIOLOGIA Y DINAMICA POBLACIONAL
DEL RORCUAL COMUN (Balaenoptera physalus)
EN LAS AGUAS ATLANTICAS IBERICAS

Memoria redactada para
optar al grado de Doctor
en Ciencias Biológicas
presentada por el Licen-
ciado Alejandro Aguilar
Vila.



Conforme, el Director
Prf. Dr. D. Jacinto
Nadal Puigdefábregas,
Catedrático de Zoología
(Vertebrados) de la Fa-
cultad de Biología de la
Universidad de Barcelona.



Barcelona, a 21 de mayo de 1985

5.1.3.4.5. Proporcionalidad en el crecimiento

En general existe una proporcionalidad entre la talla máxima o de madurez física de los cetáceos y las tallas a las que se producen los distintos hechos fisiológicos. Por ejemplo, Harrison (1969, p. 265) estima que la madurez sexual en las hembras de los cetáceos se alcanza al 85% de su talla máxima, con unos márgenes de variación muy estrechos. Laws (1956) y Ohsumi (1966) han estudiado también el tema con cierto detalle.

En la tabla 5.6. se han calculado los valores proporcionales de los principales parámetros de la población estudiada y se comparan con los del stock antártico de la misma especie, que es probablemente el más distinto al nuestro en lo que se refiere a pautas y tasas de crecimiento absolutas.

Como puede observarse, la proporcionalidad en el crecimiento se mantiene de un modo notable, pudiéndose atribuir las ligeras divergencias existentes más a la variabilidad inherente al proceso de muestreo que a una diferencia real entre las poblaciones.

Comparativamente, los machos alcanzan la madurez sexual a un tamaño algo más cercano al definitivo que las hembras, que aún crecen casi dos metros más después de su primera ovulación.

5.1.3.4.6. Crecimiento en peso

Las evidentes dificultades de medir el peso total de una ballena han impedido realizar un estudio consistente sobre el crecimiento en peso de B.physalus en nuestras aguas.

POBLACION	PRIMER AÑO		MADUREZ SEXUAL		MADUREZ FISICA	
	MACHOS	HEMBRAS	MACHOS	HEMBRAS	MACHOS	HEMBRAS
Península Ibérica						
Valor absoluto	13.40	14.50	17.65	18.50	18.95	20.40
Valor relativo	0.71	0.71	0.93	0.91	1	1
Antártida						
Valor absoluto	15.0	15.40	19.40	20.0	21.10	22.30
Valor relativo	0.71	0.69	0.92	0.90	1	1

Tabla 5.6.: Comparación de las tallas relativas entre la población de B. physalus estudiada y la de la misma edad de la Antártida. Datos de la Antártida de Lockyer (1977b).

No obstante, y aprovechando unos controles de la eficiencia de extracción de productos y rendimiento, se obtuvo información detallada sobre los pesos totales y de los principales órganos y tejidos de tres ejemplares de ballena de aleta. Dado que este tipo de datos son raros en la bibliografía se ha creído conveniente comparar los resultados obtenidos en nuestras aguas con los modelos de crecimiento en peso corrientemente aceptados para la especie en cuestión (Aguilar, 1983b).

En la figura 5.16. se representa el peso total de estos tres ejemplares así como el incremento en peso de la ballena de aleta con respecto a la talla, según las fórmulas de Lockyer (1976):

$$\text{Peso} = 0.0015 L^{3.46}$$

y de Ash (1953), corregida esta última para la pérdida de fluidos corporales:

$$\text{Peso} = 0.007996 L^{2.9}$$

siendo en ambas L = longitud total.

Los dos ejemplares machos (81075 y 83169) se ajustan bien a los modelos. La hembra (82056), por el contrario, pesó mucho menos de lo que podría esperarse por su talla, aunque es posible que ello se debiese al hecho de que se trataba de una hembra lactante, probablemente con unas reservas energéticas disminuidas después de haber superado una gestación y varios meses de lactancia.

5.1.3.5. Mortalidad

=====

Lógicamente, en una población en equilibrio, el número de ejemplares supervivientes de una generación disminuye a medida que pasa

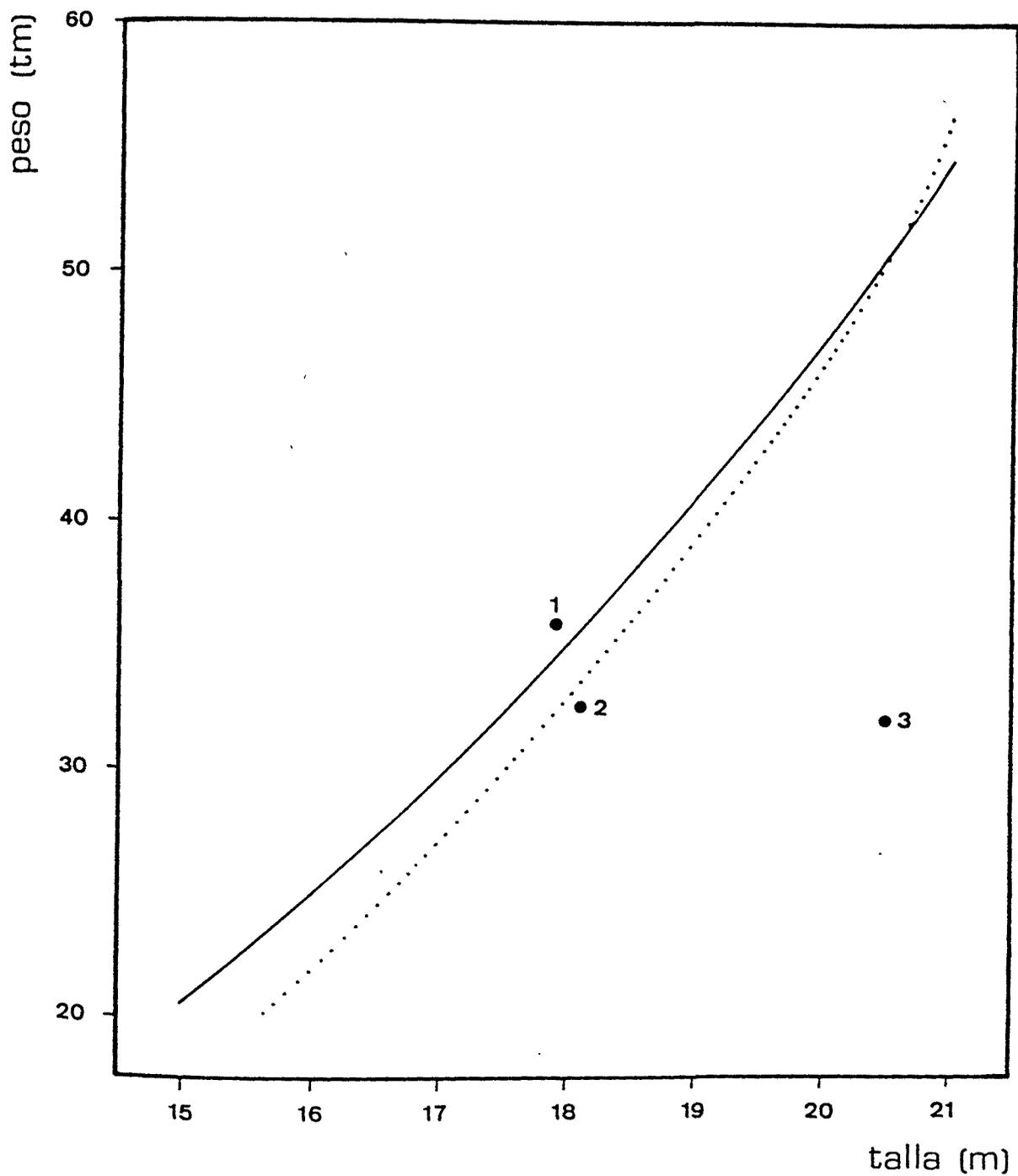


Figura 5.16.- Relación entre el peso y latalla de *B. physalus*. Curva de Ash (1953):—; Curva de Lockyer (1976):.....; 1:macho; 2: macho ; 3 : hembra lactante.

el tiempo. En general, la curva de supervivencia de un animal de gran tamaño como es la ballena de aleta no cae tan rápidamente como la de uno pequeño y acostumbra a existir una clara relación entre el tamaño corporal y la duración de la vida (Calder, 1983).

Cuando una población salvaje que está sujeta a una mortalidad por causas naturales M comienza a ser objeto de explotación, a esta última se le añade una mortalidad por pesca F . La tasa de mortalidad total Z vendrá, pues, definida por:

$$Z = F + M$$

En principio se asume que M es constante, aunque no necesariamente idéntica para ambos sexos o para distintos componentes poblacionales, mientras que F dependerá esencialmente de la relación entre la presión de captura y el tamaño de la población.

Las frecuencias de cada clase de edad en los resultados de capturas darán una imagen de Z , aunque varios factores pueden contribuir a distorsionar la distribución observada.

La mortalidad puede estudiarse de dos maneras. O bien comparando el número de animales que sobreviven en edades sucesivas, con lo que tendremos una visión particularizada de cada clase de edad, o bien estimando de un modo directo la tasa de mortalidad que afecta al total de la población. La primera aproximación, aparte de permitir también una estima global media, facilita la identificación de tendencias ligadas a la edad de Z .

Lógicamente, si la tasa de mortalidad varía mucho a lo largo de la serie de edades la estima global pierde sentido.

5.1.3.5.1. Selección de la edad de reclutamiento, t_r

La distribución de frecuencias de edad tan sólo será representativa en aquellos segmentos poblacionales que son totalmente vulnerables a la pesquería. Sucede, por ejemplo, que los animales muy jóvenes no son nunca capturados y los jóvenes lo son tan sólo de modo oportunístico, por lo que no son cogidos en número proporcional a su abundancia en la población.

Por ello es necesario definir una edad a partir de la cual una especie determinada es totalmente reclutada por la pesquería. Esta edad de reclutamiento acostumbra a estimarse de modo subjetivo a partir de la distribución de las edades, identificándola con aquella que muestra una mayor frecuencia de representación. Sin embargo, el método no es muy correcto, ya que la abundancia de una clase de edad determinada en la captura depende no sólo de su grado de vulnerabilidad sino también de su abundancia absoluta en las áreas de captura y ambos factores se sumarían para producir una determinada frecuencia. Hay que recordar además que la variabilidad en el crecimiento de los ejemplares jóvenes es grande y, como el reclutamiento depende de que éstos hayan alcanzado o no una talla mínima, la t_r no es en realidad un valor único sino que se extiende a lo largo de varias clases de edad (Ricker, 1969).

La identificación de la t_r es especialmente trascendente si se utilizan técnicas de regresión para estimar Z , pero lo es menos si se aplican otros estimadores.

En las figuras 5.17. y 5.18. se ha representado la distribución de frecuencias de captura por clase de edad para cada sexo. En los machos la mayor representación ocurre a los 6 años (24), aunque se diferencia tan sólo ligeramente de la de los 5 (23), por lo que hay que suponer que el reclutamiento se reparte entre

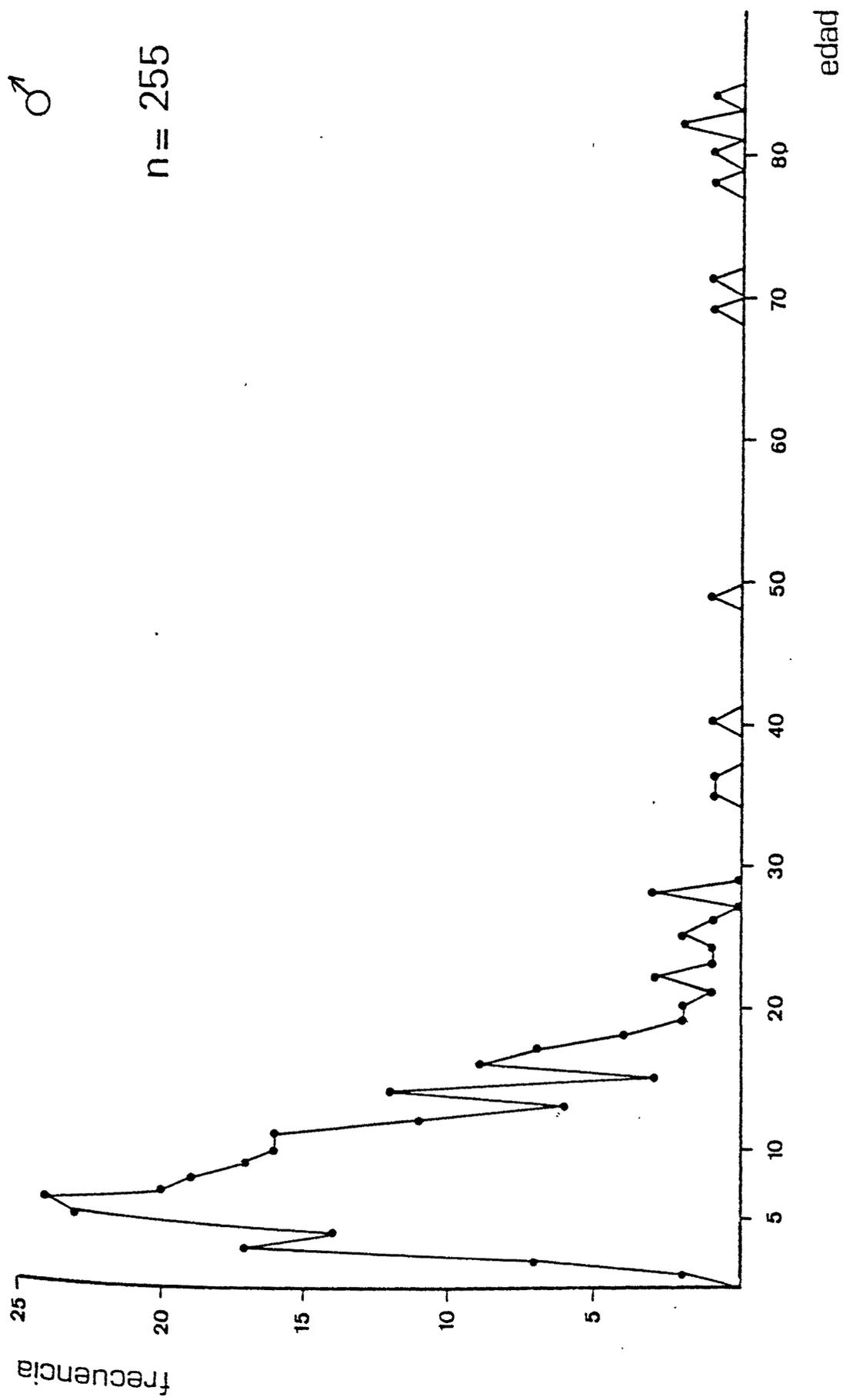


Figura 5.17.- Distribución de frecuencias de captura por clase de edad. Machos.

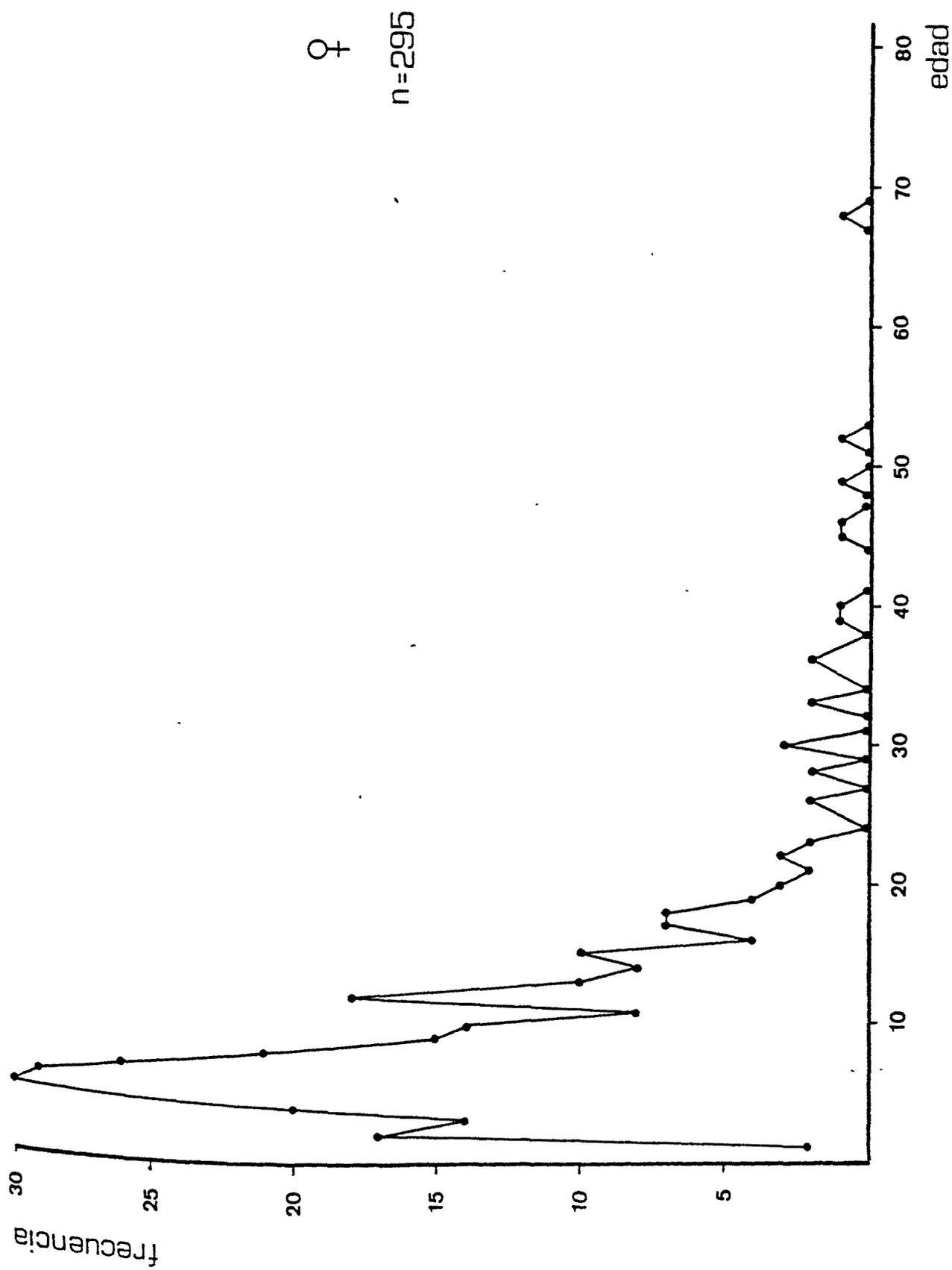


Figura 5.18.- Distribución de frecuencias de captura por clase de edad. Hembras.

estas dos edades. En las hembras la situación es parecida, aunque debido a su mayor tamaño corporal, el reclutamiento se inicia a edades algo más tempranas, desplazando la frecuencia máxima a los 5 años.

A efectos de cálculo consideraremos a partir de ahora que la tr en los machos es 6 y en las hembras 5.

5.1.3.5.2. Variaciones de Z con la edad

Como decíamos con anterioridad, la Z aparente no debe variar mucho entre distintos segmentos de la serie de edades, a fin de que la estima global sea realmente representativa.

Para comprobarlo calculamos la tasa de supervivencia de Heincke (1913):

$$S_H = \frac{\sum_{n+1}^t N}{\sum_n^t N}$$

y obtenemos la tasa de mortalidad Z_H a partir de la relación:

$$Z_H = -\ln S_H$$

donde N es la frecuencia de captura de cada edad comprendida en una serie de n.....t años. A efectos de comparación de distintos segmentos, los índices se combinan en grupos de cinco edades sucesivas otorgándoles a todos el mismo peso por medio de una media aritmética (Ricker, 1977). Este método no es muy usual en el estudio de poblaciones de cetáceos, aunque ha sido utilizado ocasionalmente cuando se sospechaba la existencia de variaciones de Z ligadas a la edad (Chapman, 1980; Holt, 1980).

La Z de Heincke (Zh) se ha calculado en los cuatro períodos comprendidos entre los 5 y los 25 años de edad en las hembras y entre los 6 y los 26 en los machos. La estima no se ha llevado más allá de estas edades ya que este índice pierde fiabilidad cuando se alcanzan las edades extremas, caracterizadas en nuestro caso por tamaños muestrales muy reducidos.

El resultado de este ejercicio se detalla en la tabla 5.7., donde puede verse que ambos sexos siguen una pauta muy semejante: durante los primeros quince años siguientes al reclutamiento las tasas de mortalidad son muy constantes y no muestran tendencia alguna. En el período siguiente, no obstante, se aprecia una caída brusca tanto en machos como en hembras. La razón de este descenso no está clara, aunque puede asociarse a dos causas.

La primera posibilidad es que las ballenas tiendan a ser menos accesibles a las pesquerías costeras a partir de una determinada edad, ya sea por su comportamiento más esquivo o bien por unos hábitos más pelágicos. Hay que recordar que existe una clara segregación por tamaño en las migraciones de los balenoptéridos (Lockyer y Brown, 1981).

La otra es que la población no esté en equilibrio y se vaya reduciendo poco a poco. En esta situación y en un régimen constante de capturas el cociente entre las extracciones y el tamaño poblacional irá aumentando y con él la mortalidad por pesca F. Los animales de más edad habrán experimentado unas tasas de mortalidad por pesca menores en sus primeros años de vida que lo que es usual en los ahora jóvenes y ello puede conducir a unos niveles aparentes de Z menores en estas generaciones.

Lógicamente, si los niveles de captura aumentan en vez de ser constantes como suponíamos antes, el efecto descrito puede verse acentuado. Como se verá más adelante, no es probable que el tamaño de la población estudiada estuviese en proceso de reducción antes de finales de la década de los setenta. A partir de entonces, no obstante, las capturas se incrementaron bruscamente y el tamaño de stock debió disminuir en pocos años produciendo muy posiblemente

MACHOS		HEMBRAS	
Período	Z_h	Período	Z_h
7+/6+ a 11+/10+	0.140	6+/5+ a 10+/9+	0.139
12+/11+ a 16+/15+	0.141	11+/10+ a 15+/14+	0.130
17+/16+ a 21+/20+	0.143	16+/15+ a 20+/19+	0.142
22+/21+ a 26+/25+	0.085	21+/20+ a 25+/24+	0.088

Tabla 5.7.: Tasas de mortalidad de Heincke (Z_h) en períodos de cinco años a partir del reclutamiento.

el efecto indicado en Z.

De hecho, el comportamiento de las curvas de pesca (figuras 5.17. y 5.18.) ya coincidía con el típico que se da cuando la mortalidad por pesca es mayor en los últimos años que en los precedentes (Gómez Larrañeta, 1972; Ricker, 1975), aunque también podría producirse por un cambio de accesibilidad de las ballenas ligado a la edad.

Hay que señalar que Holt (1980) encontró una evolución semejante de la Z aparente en la población de ballena de aleta islandesa, pero ello no contribuye a aclarar cuál de las dos - o las dos - posibilidades produce la anomalía, pues ambas pueden también darse en este último stock.

5.1.3.5.3. Estima combinada de Z

Una estima de Z que combine las frecuencias aparentes de todas las clases de edad posteriores al reclutamiento tiene la ventaja de que da una imagen global de la mortalidad en la población.

Sin embargo, para que esta estima sea válida deben tenerse presentes tres presupuestos:

- a) La población debe estar en equilibrio o en un punto no lejano de éste.
- b) No existen variaciones a lo largo de la serie de edades.
- c) La probabilidad de selección en el momento de captura es idéntica para todas las edades.

En la población objeto de estudio a y b parecen poco probables, siendo además una consecuencia de la otra y no disponemos de información pertinente para estar seguros de que c se cumple, por lo que la estima combinada debe mirarse con reservas.

5.1.3.5.3.1. METODOLOGIA

El método comúnmente utilizado para estimar la Z combinada en los estudios de grandes cetáceos ha sido el calcular la pendiente de la regresión del logaritmo de las frecuencias sobre las edades (Gambell, 1972; Lockyer, 1977c, 1978; Lockyer y Brown, 1979; Ohsumi y Masaki, 1975b; Kato, 1982 entre otros).

No obstante, este sistema tiene muchos problemas. En primer lugar, los valores de edades extremas tienen un peso excesivo en el cálculo de la regresión; Chapman y Robson (1960) sugirieron eliminar los valores extremos de la serie atenuando así el desvío, pero la estima depende entonces de unos límites impuestos a los datos de un modo bastante subjetivo.

Otro problema (Cooke y Beddington, 1981a) es que en la estima de la pendiente se excluyen las edades en las que no se captura ningún ejemplar y el peso uniformemente repartido entre todos los puntos conduce a infraestimar seriamente Z , incluso si el tamaño muestral es grande. Holt (1980) sugirió ponderar los valores con la raíz cuadrada del número de animales en la muestra de cada edad, pero los resultados no parecen ser totalmente satisfactorios.

Kato (1982) ajustó una función exponencial a la curva de pesca del rorcual aliblanco antártico, con lo que conseguía una mejor aproximación a la evolución de Z , pero ello no solucionaba los problemas inherentes al sistema de la regresión.

A fin de evitar estos inconvenientes lo mejor es utilizar un estimador combinado que no se fundamente en técnicas de regresión y que permita incorporar a los cálculos todos los grupos de edad a partir del reclutamiento, sin que sea necesario eliminar los

valores extremos. De la Mare (1984b) facilita una revisión crítica de los distintos métodos disponibles.

Chapman y Robson (1960), asumiendo una distribución geométrica de las edades, derivaron un estimador de Z sujeto según ellos a un mínimo desvío. Definiendo:

\bar{A} = edad media de los ejemplares de edad mayor a tr.

tr = edad de reclutamiento

n = tamaño muestral a partir del reclutamiento.

y además que:

$$\bar{x} = \bar{A} - tr$$

y que

$$T = n \bar{x}$$

entonces:

$$Z_{CR} = \ln \left[1 + \bar{x} - (1/n) \right] - \ln \bar{x} - \left[\frac{(n-1)(n-2)}{n(T+1)(n+T-1)} \right]$$

Por su parte, Cooke y Beddington (1981a) propusieron otro estimador basado en los mismos principios que vendría definido por:

$$Z_{CB} = \ln \left[1 + (1/\bar{x}) \right]$$

con unos límites de confianza al 95% de:

$$Z_{CB} \cdot \left[1 \pm \frac{2}{\sqrt{n}} \right]$$

El primero ha sido aplicado por Lockyer y Martin (1983) y Kato (1984b) y el segundo por Cooke y Beddington (1981a, 1981b) en las estimas de las tasas de mortalidad aparente de varias poblaciones de rorcuales. Ambos parten de la asunción de que la distribución de las frecuencias entre las clases de edad forma una serie geométrica (De la Mare, 1984b).

Finalmente, otra posibilidad es la de obtener la media de todas las estimas anuales de la Z de Heincke, obteniendo un valor único definitorio de la población.

5.1.3.5.3.2. RESULTADOS

Los estimadores descritos se han aplicado a los datos obtenidos de la población estudiada y detallados en la tabla 5.8. resultando en los valores de la tabla 5.9.

Como puede verse, Z_{CR} y Z_{CB} dan resultados casi iguales, aunque por el segundo procedimiento se obtuvieron valores siempre algo menores. Ello era de esperar, ya que ambos estimadores parten de supuestos teóricos idénticos y operan sobre una muestra también idéntica.

Por otra parte, los resultados globales de la Z_H son difíciles de evaluar. Dado que a partir de los 25-26 años se producen frecuentes discontinuidades en la curva de pesca, los índices no pueden calcularse de un modo fiable después de estas edades. Sin embargo, resulta claro en las figuras 5.17. y 5.18. que la caída en las frecuencias a partir de estas edades no es tan brusca como en el segmento correspondiente a los ejemplares más jóvenes.

EDAD	MACHOS	HEMBRAS
0.5	1	-
1	2	2
2	7	17
3	17	14
4	14	20
5	23	30*
6	24*	29
7	20	26
8	19	21
9	17	15
10	16	14
11	16	8
12	11	18
13	6	10
14	12	8
15	3	10
16	9	4
17	7	7
18	4	7
19	2	4
20	2	3
21	1	2
22	3	3
23	1	2
24	1	-
25	2	1
26	1	2
28	3	2
30	-	3
33	-	2
35	1	1
36	1	2
37	-	1
39	-	1
40	1	1
45	-	1
46	-	1
49	1	1
52	-	1
68	-	1
69	1	-
71	1	-
78	1	-
80	1	-
82	2	-
84	1	-
Total	255	295

Tabla 5.8: Frecuencias de edad para el cálculo de las tasas de mortalidad. El asterisco indica las t_r consideradas para cada sexo para las estimas.

	Z_H	Z_{CR}	Z_{CB}
<u>Machos</u>			
n	176	191	191
\bar{x}	-	8.46	8.46
tasa	0.127	0.111	0.112
<u>Hembras</u>			
n	222	242	242
\bar{x}	-	7.46	7.46
tasa	0.125	0.125	0.126

Tabla 5.9: Tasas de mortalidad globales de la población a partir de distintos métodos de estima. En la Z_H intervienen tan solo las clases de edad desde el reclutamiento hasta los 26 años en los machos y hasta los 25 en las hembras. En todos los casos, t_r (machos) = 6 y t_r (hembras) = 5.

Especialmente en el caso de los machos en que la "cola" es relativamente larga con edades máximas muy extremas, las tasas de Z_H que podrían calcularse serían considerablemente inferiores a las del tramo computado en la media de la tabla 5.9., por lo que el valor global que se estimaría sería mucho menor.

Las estimas de Z_H de ambos sexos están con seguridad desviadas positivamente, aunque la magnitud de este desvío es distinto. Los machos, en principio más desviados, presentan un valor muy superior a las estimas de Z_{CB} y Z_{CR} , mientras que las hembras parecen ajustarse mejor a aquéllas. No hay que pensar por ello que sean más correctas sino, al contrario, evidencian el hecho de que los estimadores basados en una supuesta distribución geométrica (Z_{CB} y Z_{CR}) tienen un consistente desvío positivo cuando se aplican al modelo general de supervivencia de los mamíferos, como demostró De la Mare (1984). Este desvío se debe al fuerte incremento en la mortalidad natural que experimentan los mamíferos al aproximarse a la senescencia.

De cualquier modo, las estimas geométricas son en el presente caso las más fiables, aunque debe recordarse que se hallan desviadas positivamente en un grado desconocido. Si además tenemos presente que los presupuestos de partida en la estima global, especialmente el de que la población estaba en equilibrio, difícilmente se cumplían, las estimas de Z deben considerarse tan sólo de un modo indicativo.

5.1.3.5.3.3. DIFERENCIAS ENTRE SEXOS

En general existe una tendencia entre los balenoptéridos a que la tasa de mortalidad aparente sea mayor en las hembras que en los machos (Ohsumi, 1977; Lockyer, 1978a; Lockyer y Brown, 1979,

entre otros) y esto sucede también en la población ibérica de ballena de aleta cuando se consideran las estimas geométricas.

Como en general la representación de los machos en la captura es mayor en contra de lo que podría esperarse por la mayor preferencia de los arponeros por las hembras, de mayor tamaño, la mortalidad por pesca no debe ser la responsable de esta diferencia (Aguilar y Sanpera, 1982). Por eliminación, hay que concluir que la tasa de mortalidad natural debe ser más alta en las hembras que en los machos y ello concuerda además con las escasas estimas directas de M de que se dispone (Doi et al., 1970; Ohsumi, 1977; Ohsumi y Masaki, 1975b, entre otros).

Sin embargo, puede verse que las estimas de Z_H durante el período comprendido entre el reclutamiento y los 25-26 años de edad no difieren significativamente, aunque sí lo hacen a partir de entonces. Los machos alcanzan además una edad máxima netamente superior a la de las hembras. Es decir, la mortalidad natural probablemente es semejante en ambos sexos durante los primeros 25 años de vida aproximadamente, pero aumenta en una mayor proporción en las hembras a partir de esta edad. De ser así, los balenoptéridos seguirían una tendencia distinta a la norma general en los mamíferos, que es la de que la tasa de mortalidad natural sea mayor en los machos que en las hembras (Ralls et al., 1980).

5.1.3.5.4. La mortalidad natural (M)

La tasa de mortalidad natural es uno de los parámetros más difíciles de estimar en las poblaciones de ballenas, ya que la única posibilidad de obtenerla de un modo directo es a partir de la curva de pesca de una población en equilibrio y es muy raro que esta situación se dé en las poblaciones actuales. Muchas de ellas llevan sufriendo una explotación intensiva desde antes de que se dispusiera de sistemas fiables de determinación de la edad y el resto muy dudosamente ha permanecido estacionario en un

ecosistema profundamente alterado por la reducción de poblaciones simpátricas.

Recientemente se han hecho esfuerzos por estimar M a través de otros parámetros propios de cada especie y más fáciles de medir, como la talla máxima o la expectativa máxima de vida, pero los resultados son aún objeto de controversia (Ohsumi, 1979; Mizroch, 1984; Kato, 1984b).

En el caso concreto de Balaenoptera physalus se dispone de varias estimas, todas ellas bastante mal fundamentadas. La primera proviene de unos cálculos realizado a partir de la curva de pesca de ejemplares viejos de la Antártida, que arrojaron estimas comprendidas entre 0.035 y 0.060. Sin que parezcan estar muy claros los motivos, a partir de estas cifras se aceptó un valor de 0.04 como el típico de la ballena de aleta en el hemisferio sur, aunque estudios posteriores sugieren una M mayor, entre 0.04 y 0.06 (Clark, 1982; De la Mare, 1984b).

En un principio, en el Atlántico norte se extrapoló directamente el valor de 0.04 de la Antártida a los modelos de población de B.physalus, pero luego se consideró más apropiado el valor de 0.06, en especial al analizar los datos de la población de la ballena de aleta islandesa (IWC, 1982a, p. 92).

En las estimas de población y en el estudio de la dinámica poblacional se va a aplicar, pues, un valor de $M = 0.06$ en todos los casos, aunque debe tenerse en cuenta que este parámetro no ha sido obtenido directamente de la población ibérica sino que ha sido extrapolado de otras poblaciones de la misma especie, con el posible riesgo de error que ello entraña.

6. REPRODUCCION

=====

6.1. REPRODUCCION EN LA HEMBRA

=====

En una especie caracterizada por un lento desarrollo de los procesos reproductivos (menos de un descendiente por cada dos años de vida de la madre) y por la ausencia de pautas de comportamiento en la reproducción que potencien la importancia del macho, las hembras son el segmento poblacional que condiciona y asegura el aporte de nuevos contingentes a la población explotada. Por otra parte, es en las hembras donde la aparición de respuestas a variaciones en la densidad tendrá una mayor repercusión, influyendo en el equilibrio dinámico de la población.

En el presente estudio, la reproducción de las hembras de B. physalus ha sido examinada con cierto detalle, a fin de establecer la estructuración reproductiva de la población y la capacidad de recuperación de ésta frente a la presión de la explotación humana. Para ello se han estudiado las pautas de desarrollo de varios órganos reproductores, principalmente los ovarios, el útero y las glándulas mamarias.

6.1.1: PROBLEMAS ASOCIADOS A LA DETERMINACION DEL ESTADO SEXUAL

=====

Con anterioridad se ha comentado que existía un porcentaje de pérdidas de parte o de la totalidad del aparato reproductor femenino como consecuencia del corte ventral de refrigeración que se practicaba a la ballena poco después de su muerte.

En las ocasiones en que los ovarios fueron arrastrados por el mar durante el transporte del ejemplar, la hembra tuvo que catalogarse como de estado sexual desconocido, a excepción del caso particular de las lactantes, en las que se pudo determinar su estado a partir del examen de las glándulas mamarias.

Cuando ambos ovarios pudieron examinarse satisfactoriamente, el estado sexual no presentó problemas excepto en aquellas ocasiones en que apareció un cuerpo lúteo en uno de los ovarios y no pudo constatarse la presencia de embrión. En estos casos fue necesario recurrir a las medidas de los cuerpos uterinos y de las glándulas mamarias para poder decidir si se trataba de una hembra gestante o una ovulante. En algunas situaciones en que no se disponía de esta información, especialmente la de los cuernos uterinos, el ejemplar tuvo que ser catalogado como de estado sexual desconocido.

Para el estudio de los procesos de reproducción las hembras se han distribuido en las siguientes categorías:

Inmaduras: ejemplares en los que los ovarios no presentan evidencias de haber producido ovulación alguna.

Ovulantes: hembras con un cuerpo lúteo en un ovario pero que, o bien por el tamaño del primero o bien por las dimensiones de los cuernos uterinos, se asume la inexistencia de una gestación. Esta categoría puede incluir un cierto número de hembras gestantes en sus primeros estadios de preñez.

Gestantes: hembras con un embrión en el útero o bien con un cuerpo lúteo bien desarrollado y con dimensiones de los cuernos uterinos propias de una gestación.

Lactantes: hembras con glándulas mamarias funcionales y presencia de leche en éstas.

Maduras en reposo: hembras que se hallan entre dos ciclos éstricos, es decir, en el anestro.

En algunas ocasiones pueden encontrarse, con carácter casi excepcional, ejemplares que pertenezcan a la vez a dos categorías (por ejemplo, gestantes y lactantes de modo simultáneo). Estos casos particulares se discutirán más adelante, pero, debido al carácter esporádico de estas situaciones, no tienen una trascendencia real en la dinámica de la población estudiada.

6.1.2. CRECIMIENTO Y DESARROLLO DEL OVARIO

=====

6.1.2.1. Metodología

=====

Siempre que fue posible se recolectaron los dos ovarios de cada hembra examinada, se pesaron y etiquetaron y se conservaron en una solución de formaldehído al 4% hasta su examen en el laboratorio. Desgraciadamente, desde que en 1980 se comenzó a practicar una abertura ventral justo después de la muerte de la ballena a fin de mejorar su refrigeración durante el período comprendido entre la caza y el despiece, un cierto número de ejemplares pierden parte o la totalidad del aparato reproductor durante el remolque en alta mar. Como veremos más adelante, este problema puede resolverse en algunos casos, pero en otros imposibilita totalmente cualquier evaluación del status reproductivo del animal. En total, se recolectaron y estudiaron satisfactoriamente 525 ovarios, lo que representa el 77% de los ovarios de las hembras examinadas en el período 1979-1984.

Para su estudio macroscópico, los ovarios fueron cortados longitudinalmente en secciones de unos 5 a 10 mm de espesor, a fin de permitir el recuento y clasificación de los cuerpos de ovulación y la determinación de los parámetros cualitativos y cuantitativos que aportan información relevante sobre el estado fisiológico del ejemplar.

Los parámetros determinados son los siguientes:

- Peso del ovario: antes y después de su permanencia en solución conservadora. Por efecto de la deshidratación producida por el formaldehído, el peso del ovario conservado es aproximadamente un 75% de su peso fresco. A efectos de estudio del crecimiento, el peso del ovario se obtuvo después de haber extirpado el cuerpo lúteo, siempre que éste estuviese presente.

- Presencia de cuerpo lúteo (C.L.), anotando también su peso y diámetro medio a fin de distinguir los C.L. de ovulación de los de preñez.
- Presencia y número de cuerpos albicantes (CA), anotando también dos diámetros en cruz de cada uno de ellos para dar idea de su tamaño y consignando el grado de regresión de éstos.
- Presencia y número de cuerpos atrésicos (CAT), recogiendo información similar a la de los cuerpos albicantes.
- Abundancia folicular, catalogando los ovarios en tres categorías de abundancia: alta, media o baja.
- Area media folicular, computando los diámetros en cruz de los siete folículos mayores de cada ovario. Sin embargo, no se incluyeron en la media aquellos folículos que, debido a una marcada diferencia con el resto, se supuso que estaban en vías de producir un óvulo. Para el estudio de esta variable se han considerado tres índices: el diámetro medio de los folículos mayores exceptuando el que esté en desarrollo (DFMM), el diámetro medio del folículo en desarrollo (DFD) y el área folicular media de los 7 folículos mayores (AFMM).

6.1.2.2. Morfología del ovario de Balaenoptera physalus

=====

En comparación con otros cetáceos, la anatomía y el desarrollo del ovario de los balenoptéridos están bien estudiados. En los trabajos de Mackintosh y Wheeler (1929), Mackintosh (1942), Laws (1961) y Harrison (1969) puede encontrarse abundante información sobre la estructura macroscópica y microscópica de estos órganos en B. physalus, por lo que aquí nos referiremos tan sólo a los aspectos de mayor relevancia para la diferenciación de los estados reproductores.

El ovario está básicamente compuesto por la médula, el córtex y una cubierta de tejido epitelial. La médula es compacta y está constituida por tejido conjuntivo y vascular, variando poco a lo largo del desarrollo ovárico. El córtex, por el contrario, es donde se hallan situados, inmersos en un estroma cortical, los folículos y los cuerpos de ovulación y es donde se desarrolla esencialmente el ciclo estral, por lo que será la porción más interesante para nuestro estudio.

Externamente, los ovarios de Balaenoptera physalus tienen forma alargada y plana, alcanzando un peso de algo más de un Kg. en los ejemplares viejos. La superficie es arrugada, presentando en los animales maduros unas protuberancias esféricas que corresponden a cuerpos de ovulación en diferentes estados de desarrollo.

6.1.2.3. Desarrollo ovárico: pauta general

=====

El ciclo reproductor de la hembra de la ballena de aleta sigue el típico ciclo estral de los mamíferos, sin que al parecer se produzca una implantación retardada del blastocisto en la pared uterina como sucede en otros mamíferos marinos (King, 1964), y con ovulación espontánea, independiente del apareamiento (Slijper, 1966; Tormosov, 1976).

El desarrollo folicular ha sido objeto de varios estudios en detalle (Mackintosh y Wheeler, 1929; Laws, 1958; 1961; Perrin y Donovan, 1984 por lo que en la presente memoria lo resumiremos en sus principales hechos, con la finalidad primordial de evitar confusiones en la terminología utilizada.

En el feto de Balaenoptera physalus los folículos primarios comienzan a aparecer en los últimos dos o tres meses de gestación y se hacen muy numerosos durante el período de inmadurez del animal, aunque no parecen variar en su estructura esencial (Slijper, 1966).

Al llegar la ballena a la madurez sexual e iniciarse el proestro, un cierto número de folículos inicia su crecimiento, engrosando sus paredes y acumulando una mayor cantidad de fluido en su interior. En general, tan sólo uno de estos folículos progresará hasta el estro.

Según Laws (1961), en el rorcual común el folículo se abre al alcanzar un tamaño de unos 7 cm y rápidamente reduce su tamaño a unos 4 cm como consecuencia de la pérdida de fluido. A partir de este momento, las paredes del folículo comienzan a engrosarse formando el cuerpo lúteo.

Como norma general, la cavidad central del folículo se rellena de tejido luteal, aunque en algunos casos queda un resto de vesícula, lo que origina que puedan distinguirse distintos tipos morfológicos de cuerpos lúteos, aunque no está claro si existen diferencias funcionales entre ellos o no (Laws, 1961).

Si el óvulo es fecundado, el cuerpo lúteo continúa creciendo durante uno o dos meses hasta que el feto alcanza una talla de 10-20 cm, a partir de cuyo momento se estabiliza permaneciendo constante hasta el final de la gestación, a diferencia de otros mamíferos en que el cuerpo lúteo comienza a degenerar antes del parto (Laws, 1958).

Por el contrario, si el óvulo no es fecundado, el cuerpo lúteo comienza a reabsorberse una vez finalizado el metestro, lo que acostumbra a suceder a las dos o tres semanas de la ovulación. A pesar de que la mayoría de cuerpos lúteos de ovulación son de tamaño menor que los de gestación, no es posible distinguir entre ambos tipos meramente por esta característica, aunque algunos investigadores han defendido esta idea (ver Perrin y Donovan, 1984). Tampoco parece fácil distinguirlos por medio de técnicas más sofisticadas, por lo que, en la ausencia del feto, es necesario recurrir a la información proveniente de otras porciones del aparato reproductor, como el útero o las glándulas mamarias, para decidir si un cuerpo lúteo es de ovulación o de preñez.

En algunos casos se han descrito ovarios de cetáceos con más de un cuerpo lúteo, pero tan sólo un feto (Laws, 1961; Ohsumi, 1965; Best, 1967; Gambell, 1968). En general se considera que el mayor de ellos es el funcional y el resto son accesorios aunque su funcionalidad no parece estar clara.

Una vez el metestro finaliza o se produce el parto, la ballena entra en un período de anestro que dura en general hasta el siguiente invierno, en que se producirá una nueva ovulación. La cuestión de si una hembra que no resulte fecundada puede volver a ovular o no en una misma temporada no está clara (Slijper, 1966) y se tratará con más detalle al examinar las tasas anuales de ovulación.

Una vez se inicia el proceso de degeneración del cuerpo lúteo, éste va reduciéndose de tamaño gradualmente hasta convertirse en un cuerpo albicante. Según Slijper (1966) el cuerpo lúteo de preñez se ha transformado totalmente en un albicante al alcanzar la mitad del período de lactancia, que en B. physalus sería de unos tres meses. Posteriormente y con el paso de los años el cuerpo albicante continúa reabsorbiéndose, con lo cual su tamaño se reduce paulatinamente, aumentando progresivamente la proporción de tejido fibroso en su interior. A pesar de que la degeneración es progresiva a efectos de estudio los cuerpos albicantes examinados han sido clasificados en tres categorías: jóvenes, medios y viejos, atendiendo fundamentalmente a su grado de reabsorción.

A partir de Peters (1939) varios investigadores han intentado diferenciar entre los cuerpos albicantes originados a partir de un cuerpo lúteo de ovulación de los provenientes de uno de preñez, pero la situación es todavía confusa y no parece haber criterios claros para su distinción (ver Perrin y Donovan, 1984, para una revisión del tema).

Sin embargo, lo que sí parece claro es que cada cuerpo albicante proviene de una ovulación, ya resulte posteriormente en una gesta-

ción o no, y que los cuerpos albicantes permanecen detectables a lo largo de toda la vida de la ballena, aun a pesar de su progresiva degeneración. Es decir, que la suma de cuerpos albicantes más lúteos (descontando los C.L. accesorios) será un indicador fiable del número de ovulaciones que han tenido lugar en un ejemplar dado hasta el momento de su muerte.

Para obtener esta cantidad, sin embargo, es necesario disponer de ambos ovarios, pues las ovulaciones no se reparten de modo equitativo entre ellos, sino que pueden existir diferencias sustanciales entre un ovario y otro. No obstante, parece que las divergencias en la tasa de acumulación de cuerpos albicantes en los ovarios de B. physalus no son consistentes, a diferencia de lo que sucede en la mayoría de delfínidos, en los que la pauta de acumulación difiere claramente entre el ovario derecho y el izquierdo (Ohsumi, 1964).

Por otra parte, los ovarios incompletos o parcialmente dañados por el corte de refrigeración ventral tampoco son útiles, pues los resultados obtenidos en una parte del ovario no son extrapolables al resto, al existir una fuerte polaridad en la localización de los cuerpos albicantes que se concentran preferentemente en la zona caudal del ovario (Laws, 1957; Slijper, 1966).

Durante el desarrollo folicular normal puede ocurrir que algún folículo se atrofie, dando lugar a un cuerpo atrésico. Dado que este fenómeno puede ocurrir en cualquier estado de desarrollo, los cuerpos atrésicos presentan morfologías muy distintas, en general siendo más aparentes aquellos en los que la atrofia se ha producido en las etapas más avanzadas.

En general pueden distinguirse dos grupos: los cuerpos atrésicos b, que proceden de etapas iniciales en el desarrollo folicular, y los cuerpos atrésicos a, que ya corresponden a fases más avanzadas y se derivan de folículos en los que ya se ha producido la ruptura pero que no originan un cuerpo lúteo normal (Best, 1967; Perrin y Donovan, 1984).

Si bien los cuerpos atrésicos b no son generalmente considerados en el cómputo de las ovulaciones, no existe un consenso sobre lo que debe hacerse con los del tipo a. Así Laws (1961) y Gambell (1968; 1972) incluyeron a los cuerpos atrésicos a en el cálculo de las tasas de acumulación de cuerpos albicantes, mientras que Best (1967; 1977) y Marsh y Kasuya (1984) los omitieron. En nuestro caso, y excepto en situaciones particulares, no se va a considerar ningún tipo de cuerpo atrésico en el cómputo de las ovulaciones, ya que éstas importan desde una perspectiva poblacional y una ovulación que no produzca un cuerpo lúteo normal no podrá, probablemente, asegurar una gestación y por ello no tendrá funcionalidad reproductora.

En las figuras 6.1., 6.2. y 6.3. pueden verse cortes longitudinales de ovarios de Balaenoptera physalus en distintos estadios de desarrollo, mostrando la estructura macroscópica de los ovarios y algunos cuerpos de ovulación.

6.1.2.4. Crecimiento del ovario

=====

Cuando en un principio no se disponía de sistemas válidos para la determinación de la edad, se creyó que el ovario aumentaba bruscamente de tamaño (lógicamente dejando aparte la posible presencia de un cuerpo lúteo) al alcanzar la ballena la madurez sexual o inmediatamente antes de ésta (Mackintosh y Wheeler, 1929; Omura, 1950) y consideraciones de este tipo son frecuentes aún hoy en día (Blokhin, 1984).

Sin embargo, si se representa la relación entre la edad y el peso del ovario, excluido el cuerpo lúteo siempre que éste esté presente (ver figura 6.4.), observamos que ambas variables mantienen una relación prácticamente lineal especialmente desde los primeros años de vida hasta los veinte años (correlación muy alta, con una $p < 0.001$).

El hecho de que exista esta linealidad, junto al de que la reducción de la tasa de crecimiento coincida con el momento en el que se produce la maduración sexual de la ballena, hace que al representar la relación entre el peso del ovario y la talla (ver figura 6.5.) se observe una primera etapa (de 13 a 16.5 m de longitud) en la que el ovario casi no aumenta de peso en comparación con el tamaño corporal. Cuando, a partir del momento de maduración sexual, la tasa de crecimiento corporal se reduce, entonces el ovario parece desarrollarse más rápidamente, aunque de hecho lo que hace es mantener una tasa de crecimiento constante y estrechamente ligada a la edad del animal.

Durante las primeras fases del crecimiento y hasta los 20 años de edad aproximadamente (quizás hasta alcanzar la madurez física), el aumento en el peso del ovario parece deberse tanto a un incremento del estroma cortical como al desarrollo folicular. A partir de la madurez, la acumulación paulatina de cuerpos albicantes mantiene el incremento de peso durante algunos años. Como puede verse en la figura 6.6., la relación entre el número de cuerpos albicantes y el peso del ovario es clara, existiendo un elevado índice de correlación entre ambas variables ($p < 0.001$).

Sin embargo, a medida que el animal envejece la relación entre el peso del ovario y la edad se va haciendo menos estrecha. Dos factores contribuyen a ello: por un lado, la vascularización del córtex y el estroma cortical alcanzan su desarrollo máximo poco después de la madurez, posiblemente al cabo de unas pocas gestaciones; por otro, el aumento de peso debido a la formación de cuerpos albicantes jóvenes debe compensarse con la progresiva regresión de los cuerpos ováricos más viejos, que van reduciendo su tamaño paulatinamente.

Un hecho interesante, ya observado por Laws (1961), que se desprende de la figura 6.4. es el mayor peso de los ovarios de las hembras gestantes en relación a las hembras maduras en reposo de su misma edad. Esta diferencia, de unos 300-500 g, se debe esencialmente al mayor grado de vascularización y de desarrollo folicular de las hembras gestantes.

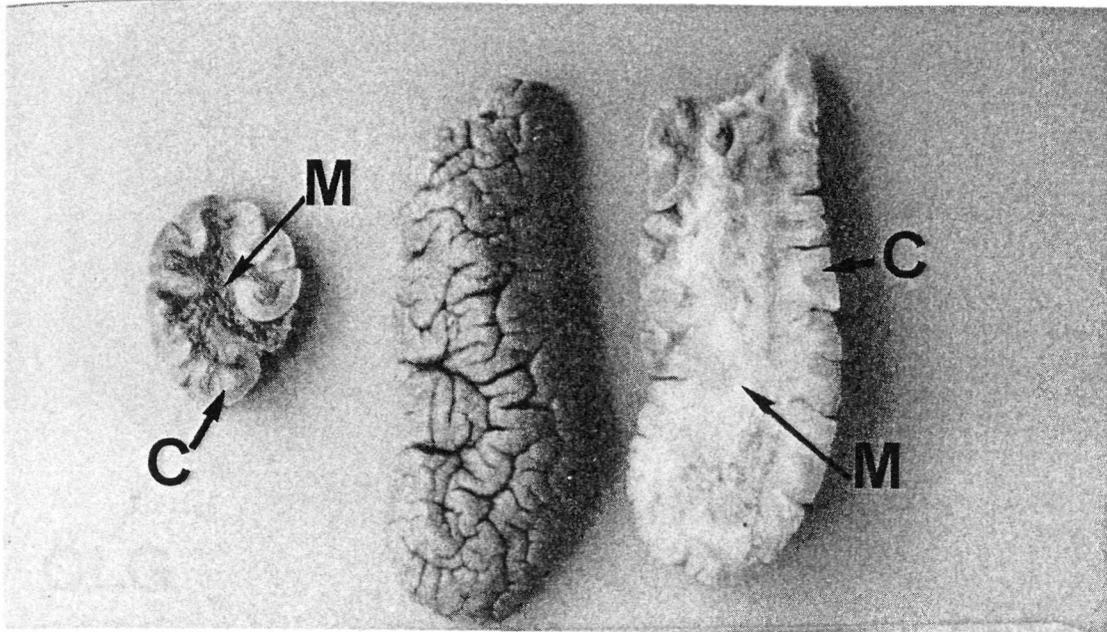


Figura 6.1.- Ovario de un feto donde puede observarse bien la ausencia de folículos. C :Córtex. M :Médula.

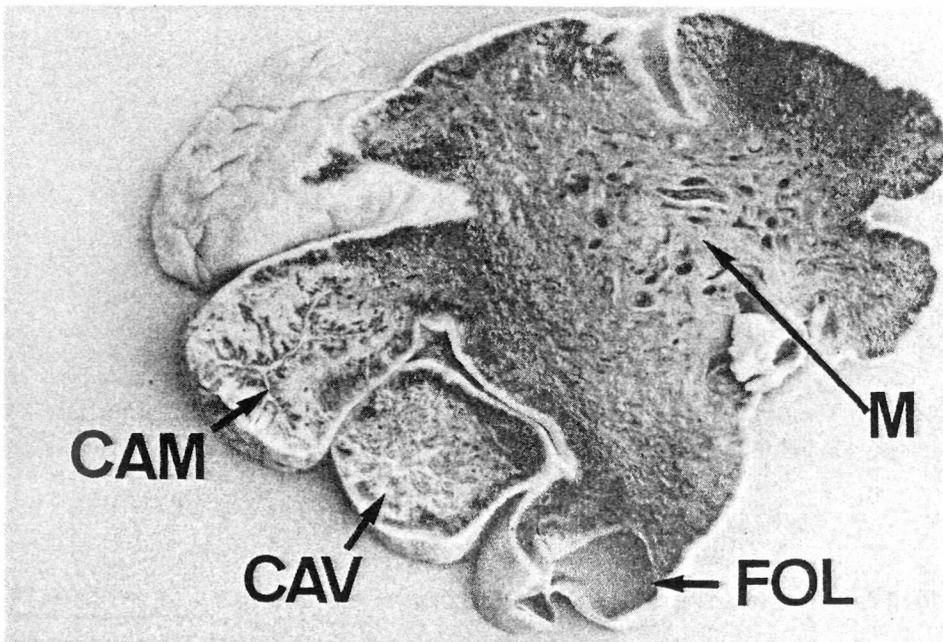


Figura 6.2.- Corte de un ovario maduro mostrando dos cuerpos albicantes de distinta edad. CAM : cuerpo albicante madio. CAV : cuerpo albicante viejo. M : médula. FOL : folículos.

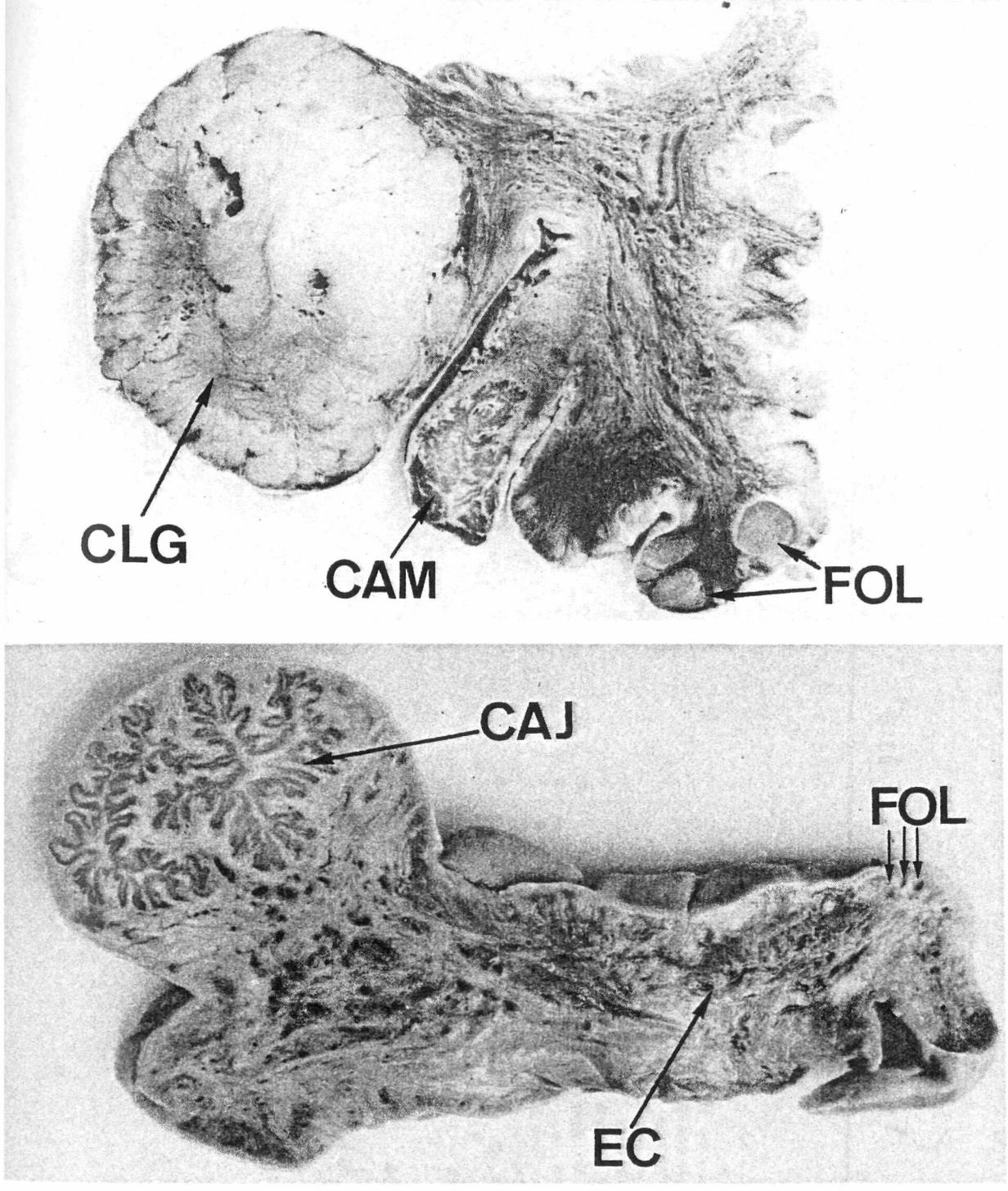


Figura 6.3.- Cortes de ovarios de ballenas maduras mostrando cuerpos de ovulación en distintos grados de regresión.

- CL : Cuerpo lúteo de gestación.
- CAJ: Cuerpo albicante joven (reciente).
- CAM: Cuerpo albicante medio.
- FOL: Folículos.
- EC : Estroma cortical.

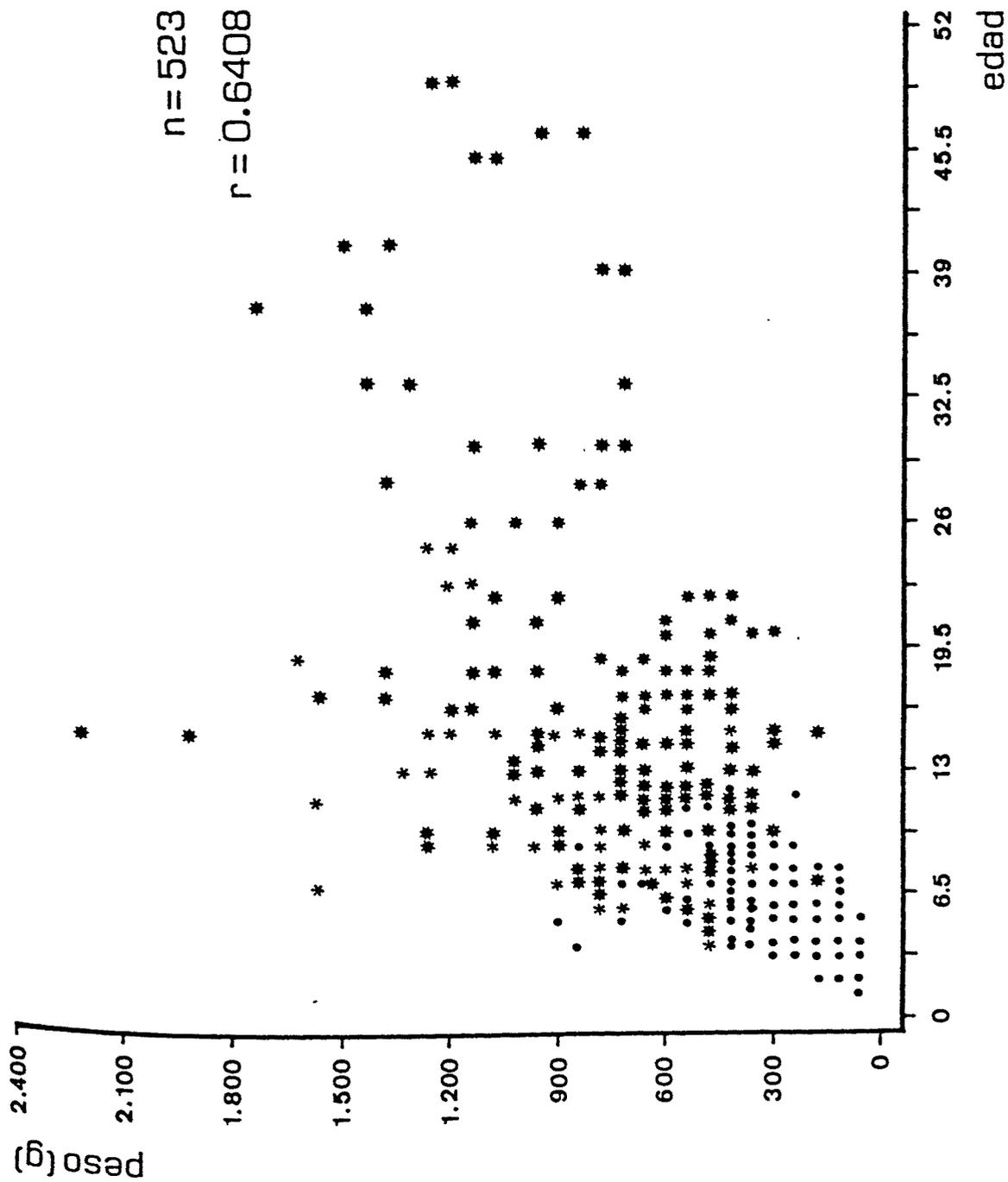


Figura 6.4.- Relación entre el peso del ovario conservado y la edad de la ballena.

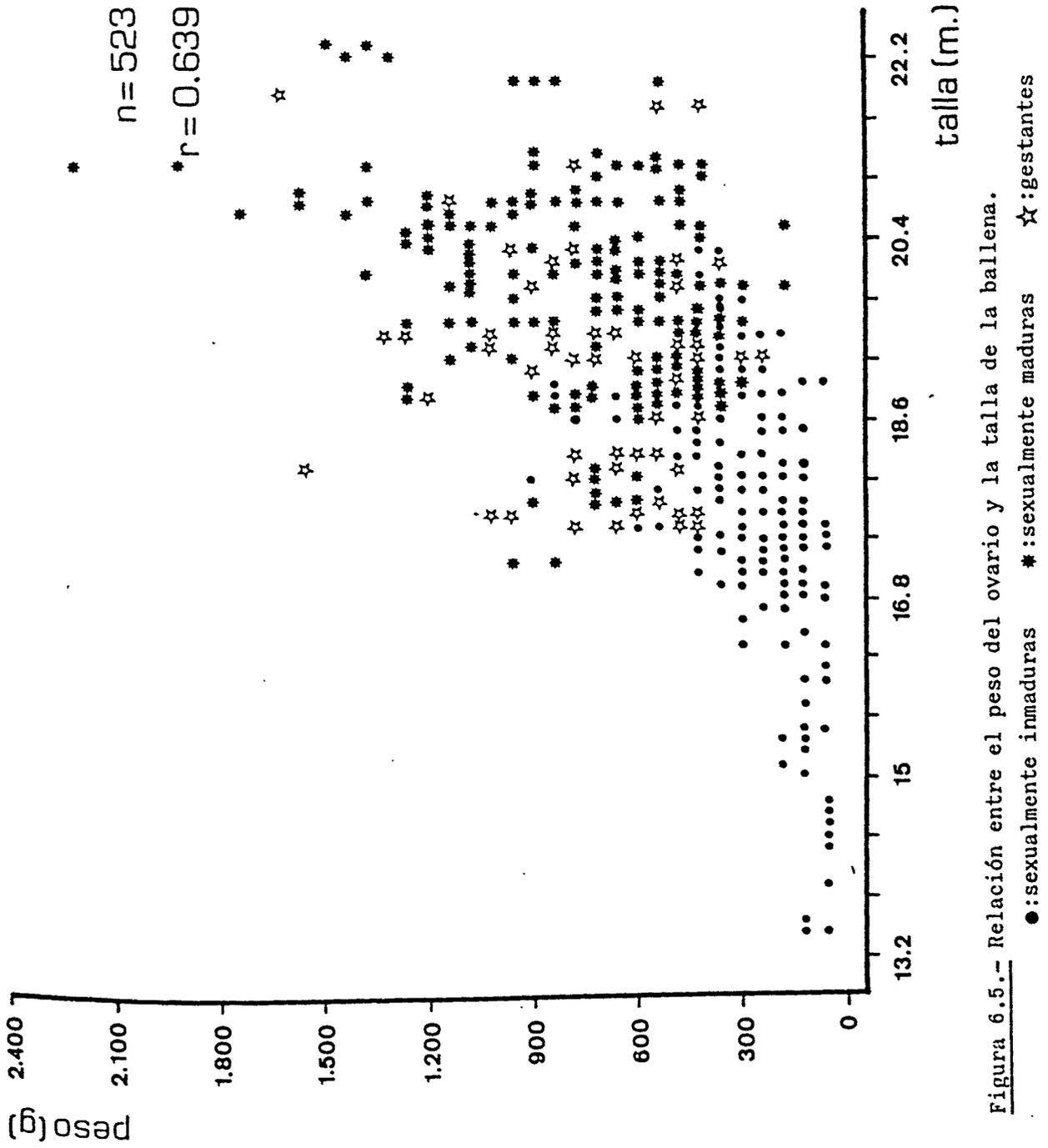


Figura 6.5.- Relación entre el peso del ovario y la talla de la ballena.

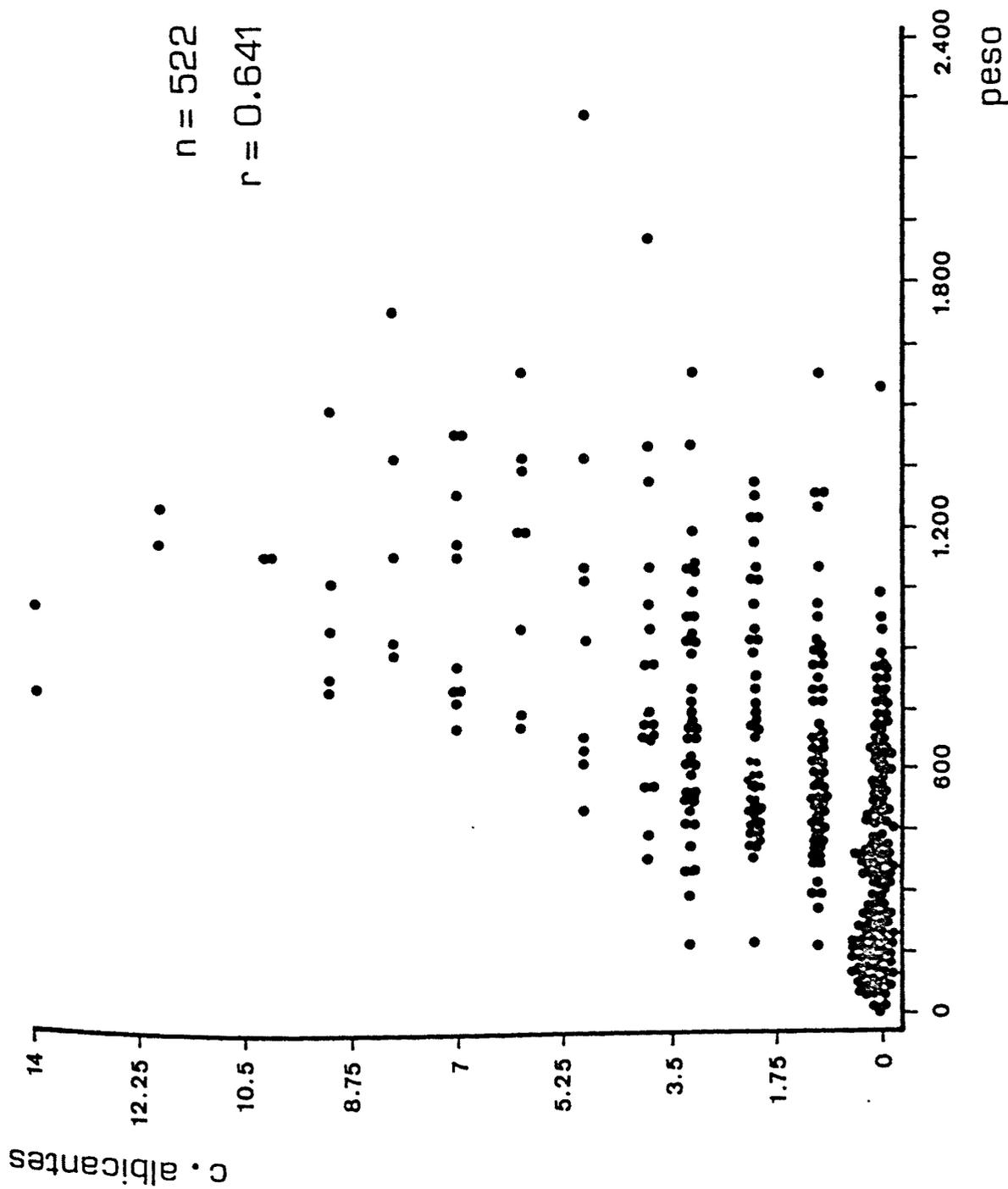


Figura 6.6.- Relación entre el peso del ovario y el número de cuerpos albicantes.

6.1.3. DESARROLLO FOLICULAR

6.1.3.1. Desarrollo folicular y estado sexual

6.1.3.1.1. Inmadurez

Según Laws (1961) la génesis de los folículos debe empezar en el feto de Balaenoptera physalus durante los últimos dos o tres meses de gestación, cuando éste ya ha alcanzado una talla superior a los 4 metros.

A partir del nacimiento, el tamaño de los folículos va aumentando poco a poco hasta justo antes de la maduración, en cuyo momento se produce un incremento brusco que conducirá finalmente a la ovulación. En la ballena gris (Eschrichtius robustus) estos folículos próximos a la pubertad son de gran tamaño, superiores a los propios de otros estados reproductivos, pero no parece suceder lo mismo en otras especies de balenoptéridos (Rice y Wolman, 1971).

En la población estudiada se ha visto una estrecha relación entre el diámetro de los folículos y la edad durante todo el período de inmadurez y la correlación entre ambas variables es altamente significativa (ver tabla 6.1.). Estos resultados son coincidentes con estudios semejantes en otras especies o áreas (Nishiwaki y Hayashi, 1950; Nishiwaki y Oye, 1951; Laws, 1961; Gambell, 1968).

Sin embargo, estos dos parámetros dejan de mantener una clara relación en las otras categorías reproductivas, posiblemente debido al entremezclamiento en la muestra de ejemplares que se hallan en distintas fases de un mismo estado reproductivo. Por ello será necesario examinar cada categoría de modo independiente.

	<u>Inmaduras</u>	<u>Maduras en reposo</u>	<u>Gestantes</u>	<u>Lactantes</u>
Area folicular /	Correlación	0.386	0.273	0.168
peso ovárico	n	76	84	86
	Significación	0.001	0.02	N.S.
Area folicular /	Correlación	-0.046	-0.042	0.318
edad	n	70	79	76
	Significación	0.001	N.S.	0.005
Area folicular /	Correlación	0.100	- 0.260	0.009
día captura	n	76	84	86
	Significación	0.001	N.S.	N.S.

Tabla 6.1.: Estadísticos de correlación relativos al desarrollo de los folículos.

N.S. : correlación no significativa.

6.1.3.1.2. Gestación

Como se decía antes, el tamaño folicular aumenta al producirse la ovulación. Si la hembra no es fecundada, los folículos se reducen de tamaño y la ballena queda en reposo hasta el siguiente estro. Si, por el contrario, queda gestante no se produce una absorción tan clara de los folículos.

De hecho, el desarrollo folicular durante el embarazo no está claro y, o varía de especie a especie o incluso de población a población, o la variabilidad es tan grande que impide el establecimiento de un modelo claro de desarrollo para todos los balenoptéridos. Laws (1961) estableció la hipótesis de que los folículos de la ballena de aleta disminuían de tamaño poco después de la concepción, aumentaban hacia la mitad de la gestación para caer de nuevo aproximadamente un mes antes del parto.

Rice y Wolman (1971), por su parte, observaron que el diámetro folicular en la ballena gris era menor en las hembras gestantes que en las que estaban en reposo y sugirieron que la progesterona secretada por el cuerpo lúteo inhibía la maduración folicular. Los resultados del estudio de la yubarta en aguas australianas de Chittleborough (1954) sugerían una conclusión similar.

En cambio Gambell (1968) vio que los folículos del ovario del rorcual norteño se iban reduciendo progresivamente hasta alcanzar, justo antes del parto, un tamaño incluso menor que el típico de las otras clases reproductivas.

En el presente estudio (ver figura 6.7.) no se ha podido observar tendencia alguna en las dimensiones de los folículos ováricos. La variabilidad en este último parámetro es grande y posiblemente el tamaño muestral no sea suficiente para evidenciar un ciclo del tipo sugerido por Laws (1961). Esto es especialmente cierto en las últimas fases del embarazo, en las que el número de ejemplares estudiado ha sido muy reducido.

Sin embargo, los tres fetos de talla superior a 320 cm correspondían a hembras con folículos de reducidas dimensiones, en especial el de mayor tamaño, ya cercano al parto, que correspondía a unos ovarios con folículos de tan sólo 0.55 cm de diámetro (la media de las hembras gestantes fue de 1.28 cm de diámetro). Si bien no puede afirmarse ninguna hipótesis con un número tan reducido de ejemplares, hay que hacer notar que estos resultados coinciden con la hipótesis de la reducción pre-parto sugerida por Laws (1961) y Gambell (1968).

Desde luego, en nuestro caso el tamaño muestral es un problema en las etapas extremas del desarrollo, pues se dispone de pocos embriones que estén en las fases iniciales o finales del desarrollo, por lo que nuestra situación es semejante a la de Laws (1961). Debemos tener en cuenta, no obstante, que si la población se estudia primordialmente en una fase más avanzada o más atrasada de la gestación los resultados pueden oscurecer las etapas menos representadas del ciclo. Ello podría explicar parte de las diferencias existentes entre los resultados de distintos investigadores y, en especial, las de Rice y Wolman (1971), que estudiaron la población tan sólo en las fases más avanzadas de la gestación.

6.1.3.1.3. Lactancia

En las hembras lactantes, el tamaño folicular presenta una gran variabilidad, yendo desde tamaños mínimos propios de las hembras inmaduras (2 mm de DFMM) hasta diámetros muy grandes, indicativos de una ovulación cercana (15 mm de DFMM). Aunque con unos niveles de significación relativamente bajos, en las hembras lactantes es en el único grupo reproductor entre las hembras maduras donde se observa una correlación significativa entre el área folicular y la edad de la ballena (ver tabla 6.1.).

La existencia de ovulaciones durante la lactancia o al final de ésta y su trascendencia real en la eficacia reproductiva de la población se discutirá más adelante, pero hay que señalar aquí que la probable existencia de períodos de actividad folicular entre el parto y el destete contribuye a aumentar la variabilidad observada entre los ejemplares muestreados.

Aparte de la relación antes mencionada entre el DFMM y la edad, no se ha podido establecer ninguna otra relación entre el desarrollo folicular y otras variables en las hembras lactantes. Gambell (1968) sugiere que en Balaenoptera borealis hay una reducción del tamaño folicular conforme progresa la lactancia, pero un proceso de este tipo no ha podido ser observado en nuestro caso; de hecho, el coeficiente de correlación entre el área folicular y el día de captura en la población estudiada por nosotros es muy bajo (ver tabla 6.1.).

6.1.3.1.4. Reposo

En el hipotético modelo de ciclo reproductor estacional de los balenoptéridos (Mackintosh, 1965) existe un período de reposo sexual a partir del destete, en el cual la hembra se recupera de las exigencias energéticas que le ha representado el embarazo y la posterior lactancia. Este período dura, en Balaenoptera physalus, entre cinco y seis meses, al término de los cuales se produce espontáneamente una nueva ovulación que generará o no una gestación.

Por definición a esta categoría pertenecen todas las hembras maduras que no presentan evidencias de hallarse en ninguno de los otros estados (ovulantes, gestantes o lactantes). Sin embargo, la composición de este grupo es heterogénea, pues incluye a las hembras que recién han finalizado un período de lactancia, a las que han ovulado pero no han sido fecundadas aquel año, y a las que ovularon el año anterior y tampoco resultaron fecundadas.

Además, la etapa de reposo finaliza con una ovulación, por lo que todas estas hembras se hallarán en una fase más o menos cercana del proestro. Lógicamente, todo ello contribuye a que el tamaño folicular sea extremadamente variable y resulte imposible establecer correlación alguna con la edad de la ballena o el momento de captura (tabla 6.1.).

6.1.3.2. Relación entre abundancia y tamaño folicular

=====

Como se explica en el apartado 6.1.2.1., además de tomar las dimensiones de los folículos, al realizar el examen de los ovarios se estimó - evidentemente de un modo aproximado - la cantidad de folículos visibles, catalogando el ovario en tres categorías de abundancia:

alta, media y baja.

Gambell (1968) vio que existían diferencias en el número de folículos visibles en los rorcuales nortefños capturados en verano e invierno y asoció esta variación a cambios en el estado sexual.

Nuestro muestreo incluye tan sólo ejemplares capturados en verano, por lo que no es posible realizar una comparación de este tipo. Sin embargo, hemos examinado la posible relación entre la abundancia folicular aparente y otros parámetros reproductivos.

En general, no parece haber una relación clara entre abundancia y tamaño folicular. Tan sólo los ejemplares inmaduros se caracterizan por poseer, a la vez, un número de folículos bajo y unos folículos de tamaño reducido (ver figura 6.8.). Así, el AFMM media de los ovarios con un número bajo de folículos es menor (40.7) que la de los que muestran una abundancia media (83.9) o alta (79.5); sin embargo, como puede observarse, estos dos últimos grupos no muestran una diferencia significativa entre sus AFMM medias.

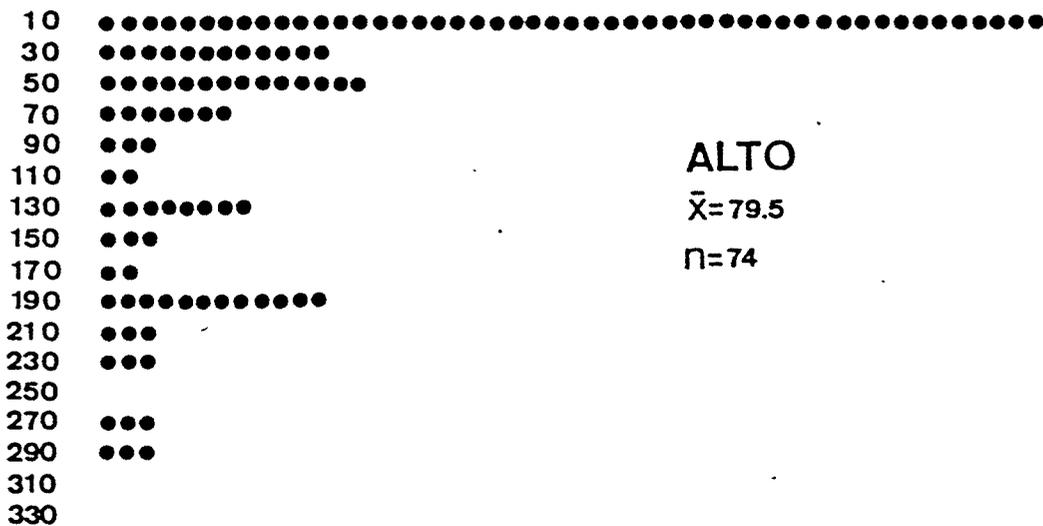
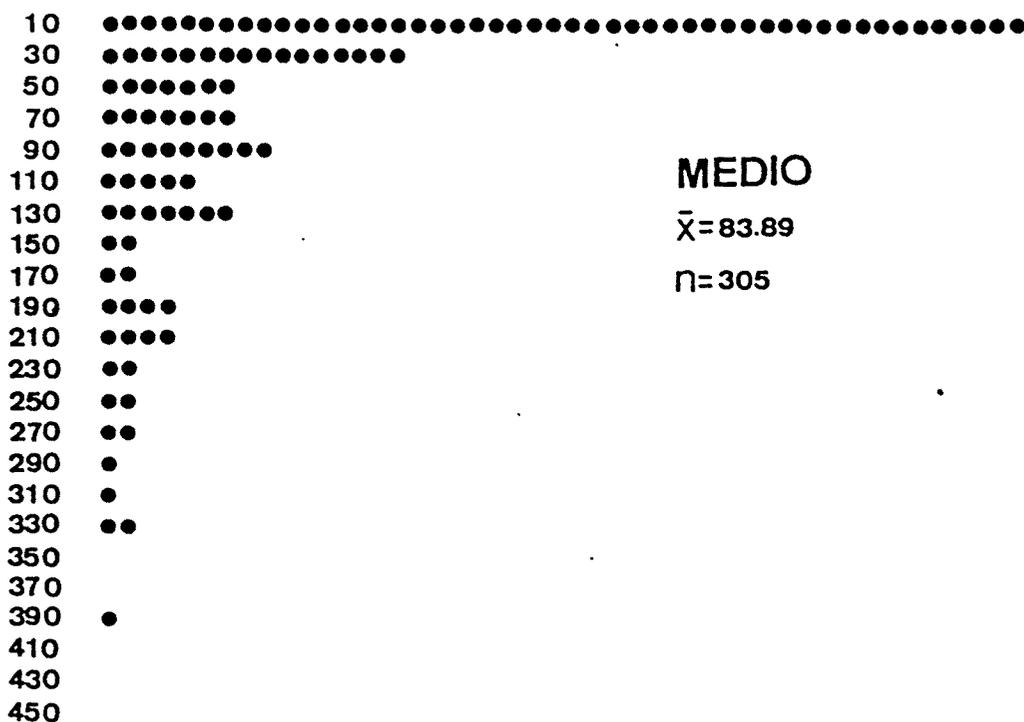
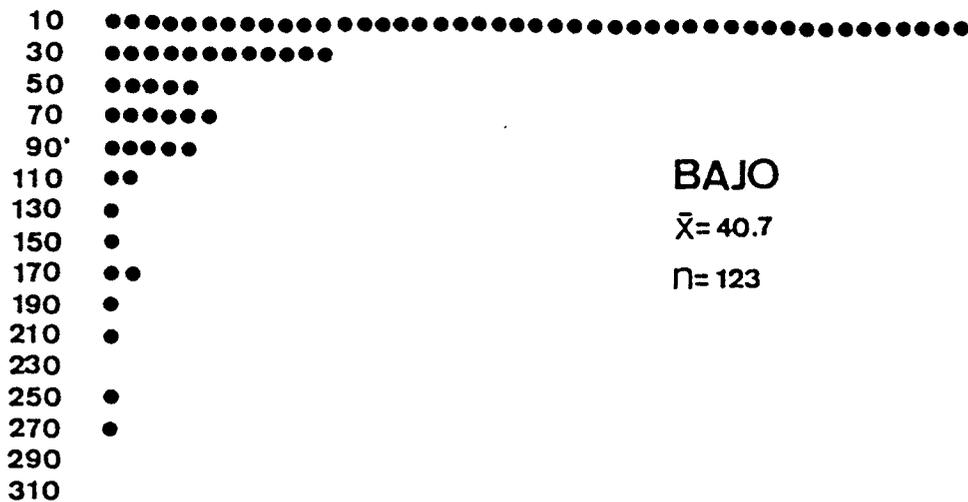


Figura 6.8.- Distribución de frecuencias de tamaño folicular en cada clase de abundancia folicular.

En la tabla 6.2. se expresan los porcentajes para las distintas categorías reproductivas en que una determinada categoría de abundancia fue hallada entre los ovarios recolectados cada mes; las hembras gestantes no se incluyeron por no disponer de un tamaño muestral por mes suficiente.

Respecto al mes de captura no se observan tendencias claras, excepto en el caso de las hembras inmaduras, en las que se insinúa un incremento en la abundancia folicular a medida que la campaña progresa, lo cual puede muy bien indicar que algunos de estos ejemplares se aproximan al estro. Desgraciadamente, la temporada de caza en las costas ibéricas es reducida e impide hacer extensivo el estudio a la época invernal, cuando se produce teóricamente la gran mayoría de ovulaciones.

Por otra parte, las inmaduras se caracterizan por presentar generalmente un índice medio de abundancia, aunque una gran parte de ellas (30%) lo presenta alto. Nuevamente ello es indicador de que un buen número de ballenas de esta categoría se acerca a su primera ovulación.

Entre las hembras lactantes, en cambio, la mayoría de ovarios muestran un número bajo de folículos, lo que sugiere una cierta inhibición de la actividad folicular durante la lactancia.

Finalmente, entre las ballenas maduras en reposo sexual se observa una situación intermedia, posiblemente debido a la composición heterogénea de este grupo que se discutía con anterioridad.

6.1.3.3. Ciclo de actividad folicular

En general, y como Gambell (1968) observó en Balaenoptera borealis, la abundancia y el tamaño folicular en los ovarios de Balaenoptera

HEMBRAS INMADURAS

	<u>Junio</u>	<u>Julio</u>	<u>Agosto</u>	<u>Septiembre</u>	<u>Octubre</u>	<u>\bar{x}</u>
Alto	12	29	16	33	62	30
Medio	82	64	65	49	38	57
Bajo	6	7	19	19	0	10
N	17	58	113	43	8	

HEMBRAS LACTANTES

Alto	0	8	10	0	0	4
Medio	25	39	55	18	0	34
Bajo	75	54	35	82	0	61
N	8	26	31	17	0	

HEMBRAS MADURAS EN REPOSO

Alto	25	5	8	0	0	8
Medio	75	68	52	67	40	60
Bajo	0	27	40	33	60	32
N	4	22	25	12	10	

la 6.2.: Relación entre la abundancia folicular y el mes de captura. Las cifras indican el porcentaje de frecuencia de una categoría de abundancia determinada en un mes dado.

physalus muestran un cierto paralelismo: cuando se acerca al estro, los dos parámetros aumentan proporcionalmente y cuando, por el contrario, la actividad folicular se inhibe, ambos disminuyen.

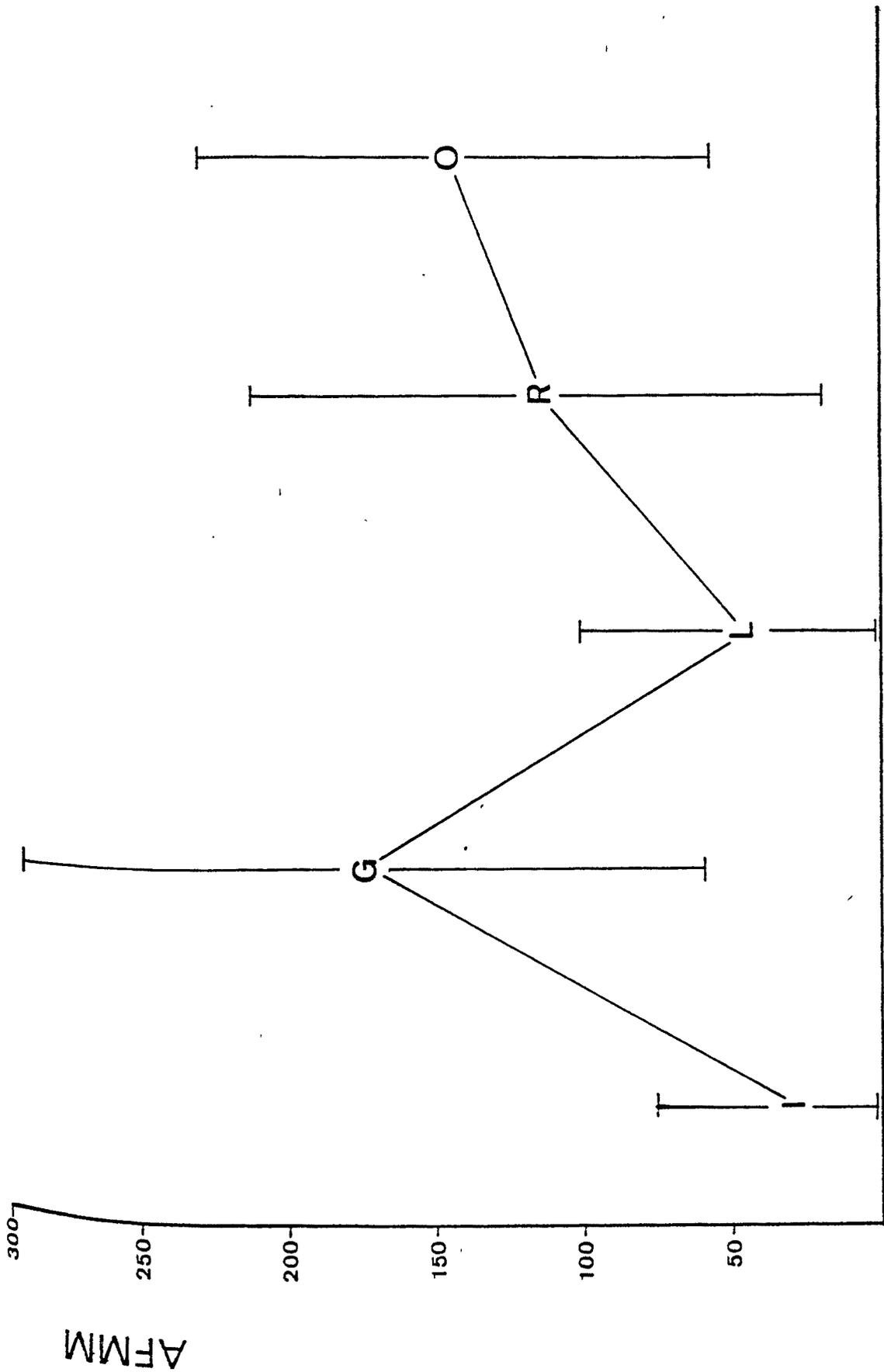
Sin embargo, la abundancia folicular es una medida mucho más subjetiva y sometida a error que el tamaño y, ya sea por la imprecisión de estima o por su propia naturaleza, es un indicador menos claro del estado sexual de la hembra muestreada.

En la figura 6.9. se ha representado la evolución de la actividad folicular utilizando como índice el área folicular media mayor (AFMM).

En los ejemplares inmaduros, el tamaño y el número de los folículos aumenta paulatinamente con la edad, pero manteniéndose siempre a unos niveles bajos. El diámetro de los folículos más desarrollados no suele sobrepasar los cinco milímetros, alcanzando en ocasiones los ocho o nueve milímetros, en especial cuando la ballena se acerca a su primera ovulación, lo cual tiende a suceder hacia el otoño o principios del invierno.

En el proestro, los folículos aumentan considerablemente de tamaño. Según Laws (1961) la ruptura y liberación del óvulo se produce al alcanzar un diámetro folicular de 70 mm. En nuestra población el folículo de mayor tamaño observado fue uno de la ballena 82030 que midió 56 mm, aunque hay que pensar que el número de ejemplares en situación de proestro fue muy reducido (ver apartado 6.1.9.).

Si la ovulación resulta en una gestación, aumenta la vascularización del ovario y los folículos se desarrollan alcanzando un gran tamaño especialmente hacia la mitad del embarazo. El promedio de los diámetros de los folículos más desarrollados es cercano a los 13 mm, aunque existe una gran variabilidad. Hacia el final del embarazo y poco antes del parto es probable, aunque no demostrado, que se produzca una reducción del tamaño folicular.



estado sexual

Figura 6.9.- Ciclo de actividad folicular y su relación con el estado sexual de la ballena. AFMM = área folicular media mayor; I = inmaduras ; G = gestantes ; L = lactantes; R = maduras en reposo; O = ovulantes. Las iniciales indican los valores medios y las barras la desviación standard de cada media.

El período de lactancia se caracteriza por una actividad folicular muy reducida y los folículos se asemejan, tanto en tamaño como en número, a los típicos del ovario de una inmadura. Ello contribuye a sustentar la opinión de que, si bien pueden producirse ovulaciones ocasionales durante la lactancia, la norma es que exista una gran inhibición de los procesos de desarrollo folicular.

Durante la época de reposo la actividad folicular se recupera y el ovario se prepara para un nuevo ciclo estral. La variabilidad es muy grande debido a la heterogeneidad de los componentes de esta categoría sexual, pero el tamaño folicular es ya muy superior al de las lactantes, en general alcanzando dimensiones mayores de 8-10 mm. La abundancia folicular también aumenta con respecto a las lactantes, alcanzando una cota intermedia.

Finalmente, si la ovulación no conduce a un embarazo, los folículos aparecen algo más desarrollados que en el caso de las hembras en reposo, pero sus dimensiones son muy inferiores a las típicas de una gestante.

Finalmente puede decirse que tanto el incremento en las dimensiones (tabla 6.1.) como en la abundancia folicular (tabla 6.2.) de las hembras inmaduras sugieren que, dejando aparte algunas excepciones, las ovulaciones comienzan a producirse en otoño y alcanzan su máxima frecuencia unos meses más tarde, probablemente en el centro del invierno.

6.1.3.4. Actividad folicular y peso ovárico

=====

En el apartado 6.1.2.4. se mencionaba el hecho de que el peso de los ovarios de las hembras gestantes era superior al de las hembras maduras en reposo de su misma edad. Parte de esta diferencia puede atribuirse a la mayor vascularización de los ovarios que sustentan

el embarazo, pero por otra parte debe achacarse al incremento en el tamaño y la abundancia folicular que caracteriza los ovarios de las hembras gestantes.

Esta relación entre actividad folicular y peso ovárico no ocurre tan sólo durante el embarazo sino que existe una correlación alta entre las dos variables en todas las categorías sexuales, a excepción de las hembras lactantes (ver tabla 6.1.). Ello explica la gran variabilidad observada entre los ovarios de ballenas de una misma clase de edad, aunque de situación reproductiva no necesariamente idéntica. Al estar el peso del ovario sujeto a la vez a dos variables fisiológicas no necesariamente concurrentes (edad y desarrollo folicular), su medida no facilita una información nítida ni sobre la edad ni sobre el estado sexual de la ballena muestreada y es un parámetro poco útil en el estudio de la biología de una población.

6.1.4. LA OVULACION

=====

6.1.4.1. Desarrollo del cuerpo lúteo de ovulación

=====

En general se supone que Balaenoptera physalus tiene una única ovulación por temporada, aunque, si no acaba en una gestación, puede experimentar un nuevo ciclo dentro del mismo año (Slijper, 1966).

Después de la ruptura del folículo y la liberación del óvulo, el epitelio del folículo comienza a hipertrofiarse y a producir tejido luteal, formando un cuerpo de forma esférica de gran tamaño. Generalmente el punto de ruptura del folículo se reconoce por una pequeña cicatriz de varios milímetros en forma de hoyo, fácilmente visible en la túnica del ovario (Mackintosh y Wheeler, 1929).

El engrosamiento del tejido luteal es progresivo y es posible encontrar cuerpos lúteos en los que persiste todavía una vesícula central de dimensiones variables. Si se produce la cópula y el óvulo resulta fecundado, el cuerpo lúteo alcanza un tamaño mayor y no comienza su regresión hasta el final del embarazo. En caso contrario persiste durante unas dos o tres semanas (Laws, 1961).

La presencia de un embrión o el grado de desarrollo de los cuernos uterinos pueden servir para confirmar que un cuerpo lúteo es de preñez. Por el contrario, resulta muy difícil saber si un cuerpo lúteo es de ovulación o corresponde en realidad a una fase inicial de la gestación.

La diferenciación entre los dos tipos de cuerpo lúteo es importante a fin de establecer la cronología de la ovulación. La persistencia de vesícula no es indicadora de que se trate de un cuerpo poco desarrollado, ya que en el presente estudio se han observado frecuentes casos de persistencia en hembras con fetos de tamaño considerable. Tampoco el tamaño o el peso del cuerpo lúteo es un buen indicador, pues la variabilidad es tan grande entre los dos tipos de cuerpos que hace insegura cualquier afirmación que tome como base estos parámetros. De hecho, tan sólo las dimensiones y el grado de desarrollo del útero permiten una catalogación bien fundada.

En la tabla 6.3. se detallan las principales características de las únicas dos ballenas que han podido ser consideradas como ovulantes con un razonable margen de seguridad. Como puede verse, las dimensiones del cuerpo lúteo no son significativamente menores a las de los cuerpos lúteos de preñez (ver apartado 6.1.5.1.), aunque en el ejemplar 82033 la anchura de los cuernos uterinos es de una magnitud semejante a la de las hembras en reposo y, por ello, considerablemente inferior a la típica de las gestantes. En la ballena 80136 no se tomó esta medida; sin embargo, cuando este ejemplar fue capturado, todavía no se practicaba el corte ventral de refrigeración, por lo que la probabilidad de que un feto pasase desapercibido es mínima.

<u>Nº</u>	<u>Talla</u>	<u>Fecha captura</u>	<u>AFMM</u>	<u>Ø C. lúteo</u>	<u>Peso C. lúteo</u>	<u>Anchura cernos uterinos</u>
80136	20.70	29 Agosto	64	85	340	?
82033	19.90	29 Junio	273	99	593	10-11

Tabla 6.3.: Características de las hembras consideradas como ovulantes.

No obstante, debemos repetir aquí que existe un cierto riesgo de que estos dos ejemplares fuesen en realidad hembras gestantes con un feto de tamaño tan reducido que hubiese pasado desapercibido a la inspección y que no hubiese producido todavía una dilatación uterina reconocible.

En los ovarios de los ejemplares examinados en el presente estudio no se ha podido observar en ningún caso la presencia de cuerpos lúteos accesorios del tipo descrito por Laws (1961) en el rorcual común de la Antártida.

Por otra parte, el tamaño de estos cuerpos lúteos de ovulación (85 y 99 cm de diámetro) es semejante a los encontrados por Laws (1961) y por Lockyer et al. (1977) en otras poblaciones de rorcual común.

6.1.4.2. Edad media de maduración sexual (tm)

=====

La filosofía de los actuales sistemas de gestión de los recursos balleneros se fundamenta en la supuesta existencia de reacciones denso-dependientes de la población explotada que aseguran un incremento en el rendimiento de ésta conforme el número de ejemplares se reduce por efecto de la caza.

La mayor parte de estas reacciones se atribuyen a cambios en los parámetros reproductivos de las hembras, aunque su existencia y alcance real ha sido y es objeto de controversia (Perrin y Donovan, 1984). En concreto, la edad a la que las hembras alcanzan la madurez sexual es de vital importancia y se le han atribuido cambios drásticos en las poblaciones que han sufrido procesos de explotación severos (Lockyer, 1972; Gambell, 1973; Masaki, 1978, entre otros). Por ello, la precisión en la estima de este parámetro tiene gran importancia y los resultados obtenidos por distintos métodos y a partir de distintas fuentes de información biológica deben examinarse con atención.

Las estimas de la edad de maduración pueden derivarse a partir de dos sistemas de análisis: el examen ovárico y la determinación de la fase de transición en el cono de cera y vamos a examinarlos aquí por separado.

6.1.4.2.1. Determinación de tm a partir del examen ovárico

6.1.4.2.1.1. METODOS

La edad media de maduración sexual (tm) puede estimarse a partir de la información proveniente de los exámenes ováricos según varios sistemas (De Master, 1984). La precisión en la estima derivada de cada uno de ellos depende de una serie de factores, como son el tamaño muestral, la tasa de mortalidad total de la población, la distribución de las tasas de maduración a lo largo de la serie de edades y la tasa global de ovulación. Cada uno de los sistemas se ve afectado y más o menos desviado por estos factores, por lo que vamos a examinarlos con cierto detenimiento.

a) Edad media de las primeras ovulantes

Para ello se calcula la edad media de aquellas hembras con un único cuerpo lúteo en los ovarios, es decir, las que se sabe con certeza que han ovulado en un período muy reciente, en general dentro de la temporada.

Este método, que en un principio parece el más inmediato y estaría, según De Master (1984), carente de desvíos, es en realidad el que puede conducir más fácilmente a error y el que conlleva un desvío más claro y consistente; sin embargo, este método ha sido utilizado frecuentemente (Mitchell, 1974; Mitchell y Kozicki, 1975; Bengston y Sniff, 1981, entre otros). Para el presente estudio hemos modificado el método de manera que las dos fuentes principales de desvío

quedan compensadas, por lo que el estimador resultante puede ser considerado como fidedigno.

El primer inconveniente con que nos encontramos al utilizar este método es el pequeño tamaño muestral. Aproximadamente tan sólo un 5% de las hembras examinadas se hallaban en su primera ovulación, lo cual significa que el número de ejemplares que intervendría en el cálculo es muy reducido y la estima podría verse influida por la gran variabilidad individual en la edad a la que se alcanza la madurez sexual.

Un sistema para aumentar el tamaño muestral es introducir en el cálculo las hembras con un único cuerpo albicante y ningún cuerpo lúteo en los ovarios, computándolas entonces como de edad $t-1$. En esta situación se está casi duplicando el número de ejemplares que intervienen en el cálculo con lo que el efecto de la variabilidad individual se atenúa, pero se está asumiendo que todas estas hembras de más ovularon por primera vez en la temporada anterior, lo que puede no ser exacto.

Sin embargo, el inconveniente principal de este método estriba en que la edad de maduración se extiende a lo largo de varios años (en nuestro caso desde los 4 a los 10), por lo que la mortalidad juega un fuerte efecto de desvío, no sobre el propio mecanismo de cálculo sino sobre los valores de muestreo observados. Cuanto mayor sea la tasa de mortalidad, más subrepresentados estarán los contingentes que alcanzan la maduración en edades avanzadas.

Por otra parte, y por un proceso en cierto modo semejante aunque introducido por una causa distinta, la distribución del reclutamiento y la selectividad contra las tallas - y edades - más jóvenes introducirá un desvío negativo en la representación de los contingentes con una t_m menor a la edad de reclutamiento.

Estas dos fuentes de desvío actúan, pues, de modo contrario: la mortalidad subrepresentando la presencia relativa de los ejemplares con t_m alta y la selectividad de captura sobrerrepresentándola.

En el caso de la mortalidad, el efecto puede corregirse suponiendo que la supervivencia (S) de un determinado contingente respecto al anterior sea:

$$S = e^{-z}$$

por lo que respecto al contingente más joven en el que se ha producido la maduración (tm_1), la tasa de supervivencia de un contingente i podrá calcularse como:

$$S_i = e^{-(tm_i - tm_1) z}$$

Por otra parte, si N_i es el número de ejemplares observados en el muestreo que ovulan a la edad i , el número hipotético N'_i que deberíamos encontrar si no actuase la mortalidad z sería

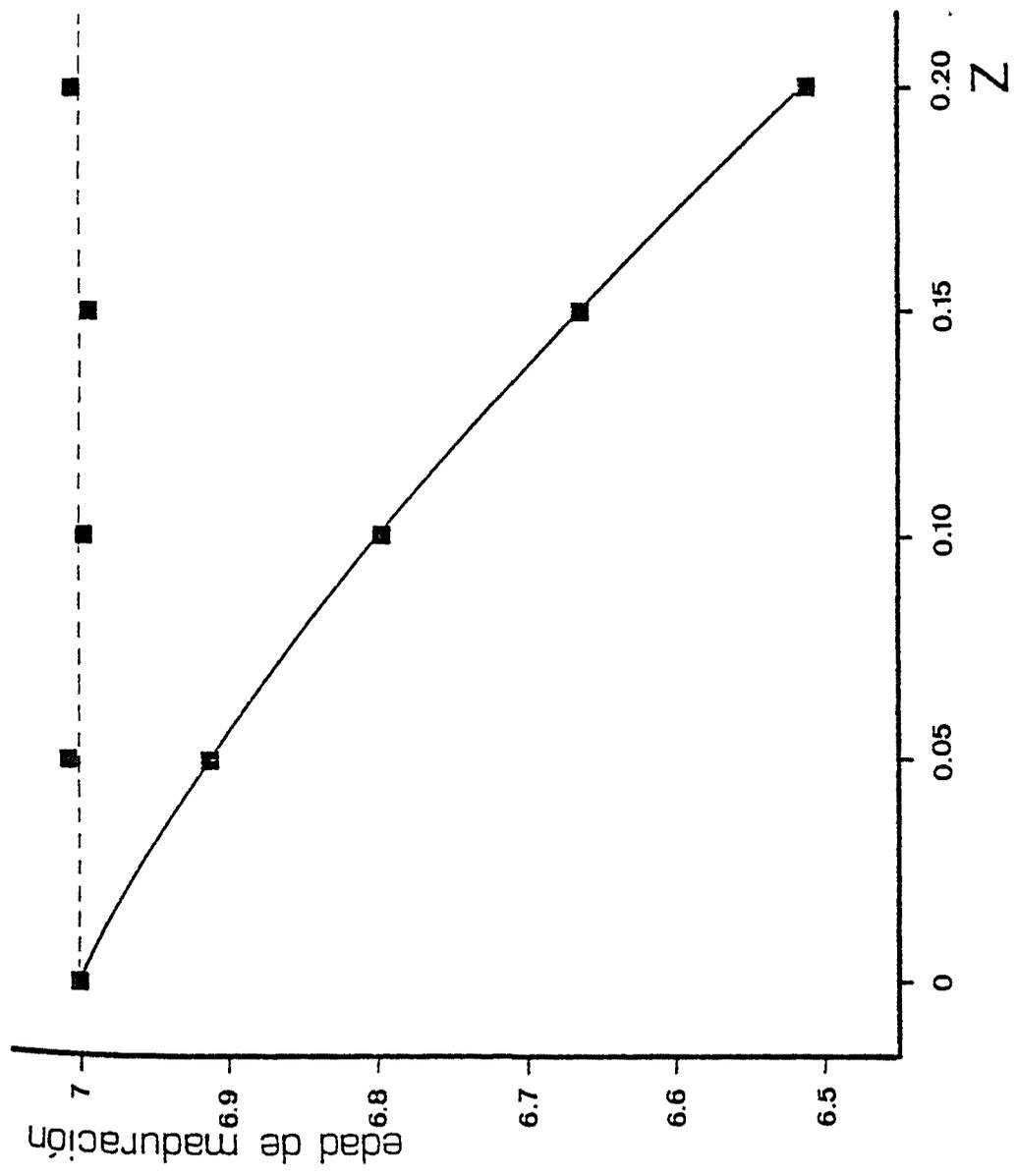
$$N'_i = N_i / S_i$$

Si se computan los N'_i en vez de los N_i observados la estima de tm carecerá de desvío por efecto de z .

En la figura 6.10. se ha hecho una simulación del desvío introducido por distintas mortalidades en una población con una distribución normal de las primeras ovulaciones repartidas a lo largo de siete contingentes semejantes a la población por nosotros estudiada (4-10 años).

En ella puede verse que la estima de tm se desvía prácticamente medio año al pasar de $z=0$ a $z=0.2$. Sin embargo, la corrección antes diseñada mantiene la estima a un valor prácticamente idéntico al hipotético, debiéndose las pequeñas diferencias al redondeo en los cálculos.

La magnitud del desvío introducido por z dependerá esencialmente del perfil de la distribución de frecuencias de ovulación. Cuanto más ancha y desplazada hacia valores altos sea la curva de distribución y, lógicamente, cuanto mayor sea Z , mayor será el desvío respecto a la tm real.



EDAD	FRECUENCIA
4	5
5	10
6	20
7	30
8	20
9	10
10	5

Figura 6.10.- Simulación del desvío introducido por la mortalidad total (Z) en una población con distribución normal de las ovulaciones repartida a lo largo de siete contingentes. En la tabla se dan las frecuencias reales de ovulación. La línea continúa indica las estimas derivadas directamente a partir de las frecuencias de ovulación aparentes y la punteada las de las corregidas por medio de S_i (ver texto).

La corrección de este desvío no es necesaria si se desea observar cambios relativos de la edad de maduración a lo largo del tiempo en una población que está en equilibrio. Sin embargo, si t_m es denso-dependiente, es lógico esperar que los cambios se den tan sólo en poblaciones no estables y, por ello, con una z variable de temporada en temporada. En esta situación y, sobre todo, cuando se desee comparar la t_m de dos poblaciones distintas, la corrección antes descrita es esencial.

El efecto de la selectividad por captura es mucho más difícil de corregir porque no disponemos de una función que nos describa correctamente éste. La selectividad afecta al muestreo truncando las clases de edad inferiores a la edad de reclutamiento de manera proporcional a su juventud (más jóvenes, menos representadas). Por ello, las estimas de t_m estarán desviadas negativamente a menos que la totalidad de hembras alcancen la madurez con posterioridad a su reclutamiento.

Si además la edad de reclutamiento varía a lo largo de los años como es nuestro caso el efecto de este truncamiento variará proporcionalmente.

El único modo de corregir este desvío es computar en el cálculo de las medias no las frecuencias absolutas sino el porcentaje de incidencia de primeras ovulaciones en cada clase de edad. No obstante ello significa que se le da el mismo peso a cada una de estas clases de edad, lo cual puede introducir sustanciales desvíos debido a la importancia que cobra la variabilidad individual en las clases de edad con tamaños muestrales muy reducidos.

b) Punto medio de la curva de maduración

Este es uno de los métodos más utilizados en el estudio de la t_m (Nasu y Masaki, 1970; Ohsumi, 1980c; Kato, 1982, entre otros). Consiste en representar los porcentajes de incidencia de hembras maduras en cada clase de edad, ajustar una curva a los datos en los que la incidencia es mayor que cero pero menor que cien y calcular la edad que corresponde al 50% de madurez según la curva ajustada.

Este sistema tiene varias ventajas: por un lado intervienen en el cálculo todos los ejemplares con edades comprendidas en la curva ajustada, lo que proporciona una estima derivada de un tamaño muestral muy superior al primer caso. Por otro, la mortalidad o la selectividad de captura no producen desvíos, pues estas variables afectan tanto a los animales maduros como a los inmaduros, por lo que los porcentajes de incidencia en cada clase de edad pueden suponerse representativos.

Sin embargo, tiene un inconveniente y es que asume que la distribución de frecuencias de ovulación sigue una distribución normal y simétrica a lo largo de la serie de edades y ello puede no ser cierto. Por ejemplo, puede suceder que aunque un pequeño número de ballenas maduren en edades muy tardías, la media de ellas lo haga a edades tempranas, por lo que el peso de la distribución no está igualmente repartido entre todas las clases de edad.

En este caso, cuanto más se aparten las frecuencias de una distribución normal, tanto más desviada estará la estima de t_m .

c) Método de las probabilidades acumuladas

Este método, descrito inicialmente por Kasuya (1972) y utilizado posteriormente en otros estudios (Kasuya et al., 1974) es consecuencia directa del anterior, pero soluciona el problema de la eventual existencia de asimetrías en la distribución de frecuencias de ovulación.

Consiste en calcular las probabilidades acumuladas de presencia de animales maduros e inmaduros en cada clase de edad, partiendo de las frecuencias observadas de incidencia de cada grupo. Al representar la evolución de estas dos relaciones, el punto de corte de ambas será la edad en la que los pesos de cada una de las categorías sexuales se iguala y, por ello, la estima de t_m .

En vez de utilizar la evolución cruda de las probabilidades acumuladas como hace Kasuya (1972), se ha creído conveniente ajustar rectas

de regresión a ambas series de datos, ya que, de no hacerlo así, la estima de t_m se ve directamente influida por las probabilidades acumuladas inmediatas al punto de corte.

d) Regresión del número de cuerpos albicantes más lúteos sobre la edad

Este método también ha sido utilizado por varios autores (Lockyer, 1972; Masaki, 1978; Christensen, 1981). En él se asume que la tasa de ovulación es constante a lo largo de toda la vida de la ballena y, ajustando una recta de regresión al incremento del número de cuerpos albicantes más lúteos sobre la edad, puede calcularse la edad a la cual la media de la población tiene un único cuerpo de ovulación.

La ventaja de este sistema es que el cómputo se realiza con la totalidad de hembras maduras de las que poseemos suficiente información sobre sus cuerpos ováricos y edad y por ello puede suponerse que la estima es más representativa de la población estudiada.

La t_m obtenida por este método puede verse, no obstante, desviada por el mismo motivo que las hace superior en calidad al resto. Al utilizar en el cálculo la totalidad de hembras maduras, asumimos implícitamente que la tasa de ovulación ha permanecido constante durante tantos años como tenga la ballena de edad más avanzada y es idéntica en todas las generaciones. A menos que la población permanezca en un equilibrio perfecto desde, al menos, el nacimiento de la ballena más vieja, esto es lo mismo que afirmar que la tasa de ovulación y la edad media de maduración no son denso-dependientes.

e) Otros métodos

Si bien existen otros métodos de estima de t_m (Lett y Benjaminsen, 1977; De Master, 1978, 1984; York, 1983), éstos no han sido utilizados, ya sea por poseer desvíos patentes o por no adecuarse al tipo de información biológica disponible.

6.1.4.2.1.2. Resultados

En la tabla 6.4. se detallan las frecuencias de ovulación observadas y corregidas para cada edad. Una estima directa de los valores observados considerando únicamente las hembras con un único cuerpo lúteo en los ovarios nos daría una cifra de 7 años. Si calculamos la media a partir de las frecuencias corregidas para una tasa de mortalidad de 0.12 (ver apartado 5) la edad media de maduración se nos eleva a 7.3 años, que es un valor probablemente más cercano a la realidad.

Si los ejemplares con un cuerpo albicante único se introducen en el cálculo considerando sus edades como $n-1$, la estima aumenta hasta los 7.9 años. De hecho, la mayor edad media de este último grupo sugiere que puede haber transcurrido más de un año desde su primera ovulación, aunque la diferencia de edad entre las primeras ovulante con cuerpo lúteo y las que tienen un cuerpo albicante no es significativamente distinta.

Con la información de que disponemos, no se puede decidir cuál de las dos estimas es la más cercana a la realidad, por lo que ambas serán consideradas como igualmente fiables. Hay que señalar, además, que no se ha introducido corrección alguna por la selectividad de captura, por lo que es probable que esta t_m esté algo sobreestimada.

Por otra parte, en la tabla 6.5. se detallan las frecuencias absolutas y relativas de madurez e inmadurez en cada clase de edad durante el período de pubertad. A partir de estos datos se ha construido la curva de maduración representada en la figura 6.11., donde la pendiente entre los 4 y los 12 años viene definida por la regresión:

$$y = -4453 + 11.9x$$

El punto de esta recta donde se da el 50% de ejemplares maduros corresponde a una edad de 7.75 años.



<u>Edad</u>	<u>1 cuerpo lúteo</u>		<u>1 cuerpo albicante</u>		<u>Total</u>	
	<u>N</u>	<u>N'</u>	<u>N</u>	<u>N'</u>	<u>N</u>	<u>N'</u>
4	1	1	0	0	1	1
5	2	2.25	0	0	2	2.25
6	4	5.08	0	0	5	6.36
7	3	4.30	1	1	4	5.73
8	4	6.46	1	1	6	9.70
9	2	3.64	2	2	6	10.93
10	1	2.05	4	4	3	6.16
11	0	0	2	2	0	0

Tabla 6.4.: Frecuencias de primera ovulación observadas (N) y corregidas para una tasa de mortalidad total de 0.12 (N'), considerando un cuerpo lúteo único o un cuerpo albicante único en los ovarios. El total se ha obtenido computando las frecuencias aparentes de un único cuerpo albicante como: edad de ovulación = edad - 1 (ver texto).

<u>Edad</u>	<u>Nº</u> <u>Inmaduras</u>	<u>%</u> <u>Inmaduras</u>	<u>Nº</u> <u>Maduras</u>	<u>%</u> <u>Maduras</u>	<u>Total</u>
3	14	100	0	0	14
4	19	95	1	5	20
5	24	89	3	10	27
6	20	74	7	26	27
7	17	74	6	26	26
8	5	29	12	71	17
9	7	47	8	53	15
10	0	0	11	100	11
11	2	29	5	71	7
12	1	6	15	94	16
13	0	0	8	100	8

Tabla 6.5. : Frecuencias absolutas y relativas de madurez e inmadurez sexual durante el período de pubertad.

Si observamos la tabla 6.5. veremos que las frecuencias de madurez se distribuyen de un modo bastante simétrico y dentro de la normalidad. Por esta razón al calcular la t_m por la modificación del método de las probabilidades acumuladas de Kasuya (1972) el resultado son dos coeficientes de signo opuesto pero de valor muy parecido, y el punto de corte de las dos líneas de regresión arroja una edad media de maduración de 7.75 años, idéntica a la obtenida por el método de la curva de maduración (figura 6.12.).

Finalmente, si calculamos la t_m por medio de una regresión del número de cuerpos ováricos sobre la edad, el punto de corte cuando hay un solo cuerpo de ovulación corresponde a la edad de 6.85 años.

Sin embargo, este último método debe considerarse como el menos preciso, tanto por las asunciones no verificadas que lleva implícitas como por la falta de linealidad de la tasa de ovulación respecto a la edad que se discutirá más adelante (apartado 6.1.4.2.).

Hay que pensar que, si como es lógico suponer, el tamaño de stock del rorcual común de las aguas ibéricas se ha reducido en los últimos decenios por efecto de la explotación, es probable que las hembras más viejas (por ejemplo, de más de 25 años de edad) presenten o hayan presentado en algún estadio de su vida tasas de ovulación inferiores y t_m superiores a las que son habituales hoy en día en los ejemplares jóvenes. Por ello es razonable suponer que la pendiente de recta está algo caída y que el punto de corte en $y=1$ tenderá a infraestimarse. En general esta última estima no va a ser considerada en las discusiones.

6.1.4.2.2. Estima por la fase de transición

6.1.4.2.2.1. METODOS

La fase de transición fue descubierta por Lockyer (1972) en los conos de cera del rorcual común de la Antártida y su aplicación

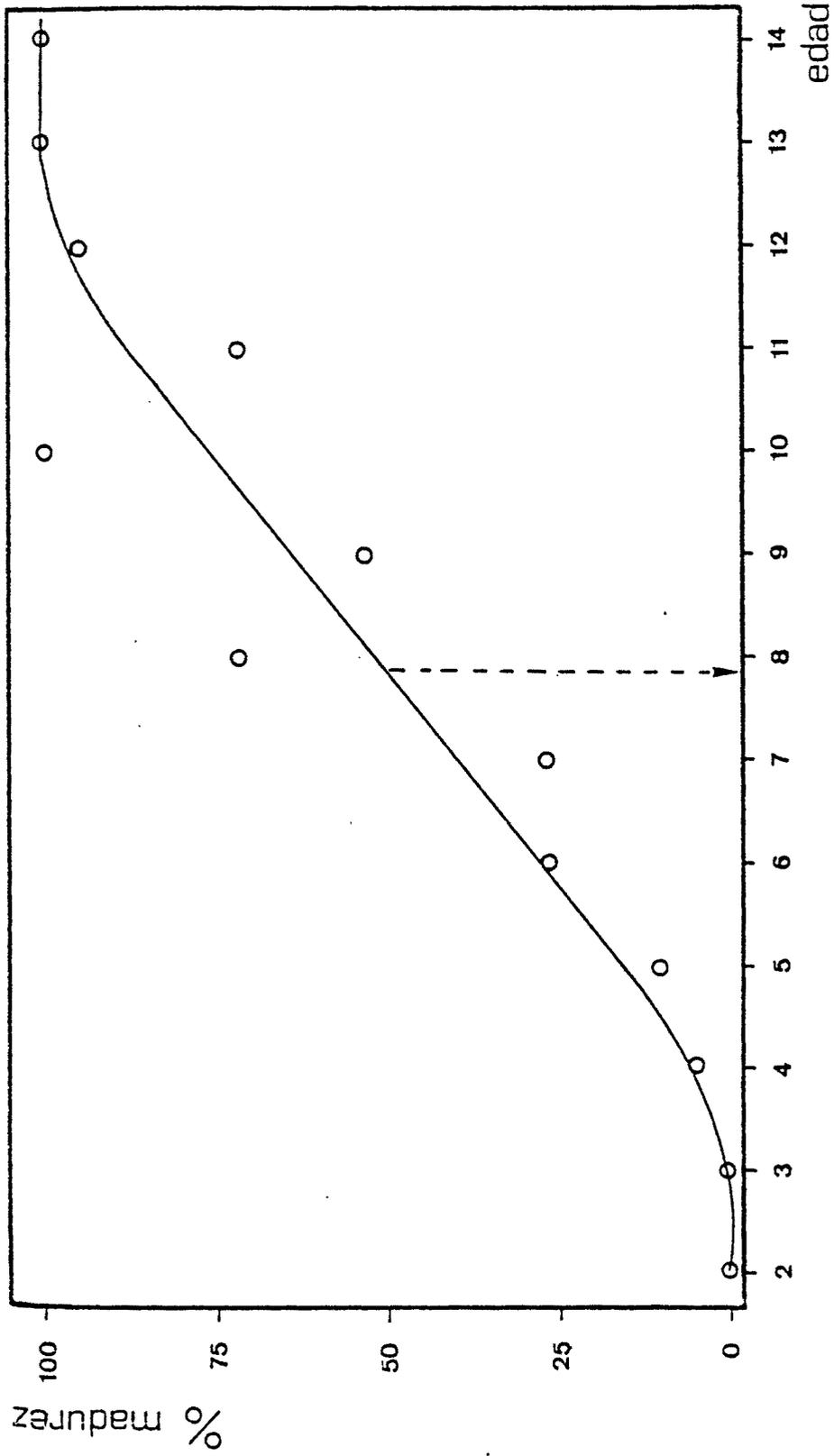


Figura 6.11.- Curva de maduración sexual de las hembras. En el período lineal, la relación es $y = -4453 + 11,9x$.

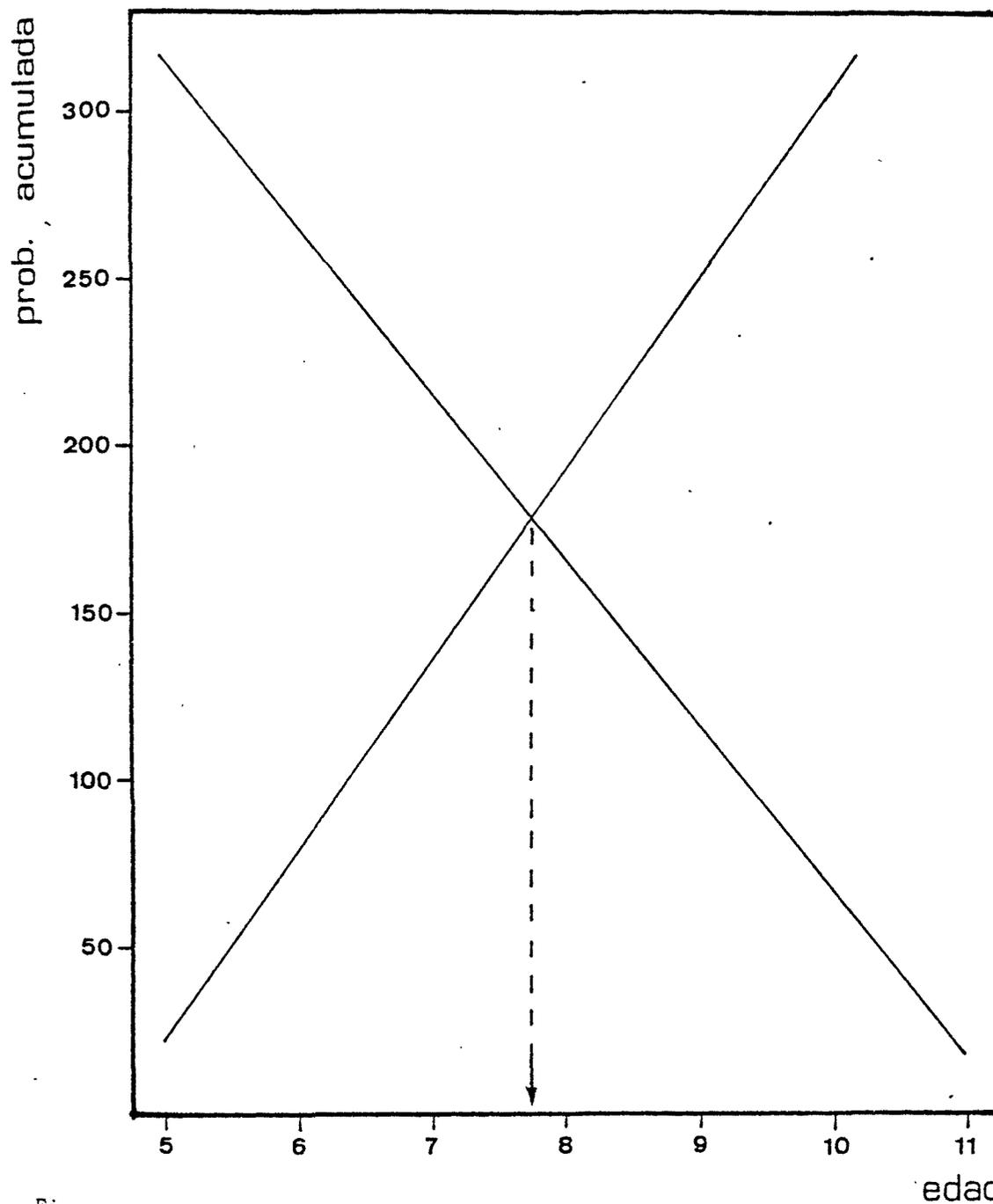


Figura 6.12.- Edad de maduración sexual en las hembras obtenida por una modificación del método de las probabilidades acumuladas de Kasuya (1972).

ha sido luego extendida a la mayor parte de balenoptéridos (Lockyer, 1974, 1977, 1984; Masaki, 1976, 1979; Best, 1982).

Dado que la fase de transición se asocia al momento en que la ballena alcanza la madurez sexual, su estudio ha permitido una reconstrucción histórica de la evolución de este parámetro en varias poblaciones y ha servido para demostrar la denso-dependencia de t_m (Lockyer, 1972, 1979; Masaki, 1979, entre otros).

De hecho, la existencia de este cambio brusco en el ritmo de deposición de los estratos del cono de cera se explica no por el hecho mismo de producirse la madurez sexual sino como consecuencia de la caída brusca en la tasa de crecimiento al alcanzar la ballena un tamaño próximo al máximo, que es precisamente cuando también se produce la maduración sexual. Al estar el cono de cera situado en un conducto cerrado, su aumento progresivo de tamaño (y con ello el espaciamiento relativo entre sus estratos) vendrá estrechamente condicionado por el desarrollo del cráneo y en el momento en que éste aminore su crecimiento lo mismo sucederá con el cono de cera (Lockyer, 1972, 1984).

Sin embargo, la utilización de la fase de transición tiene algunas limitaciones. Para que pueda visualizarse un cambio en el ritmo de deposición es necesario que se formen algunas capas con posterioridad a la fase de transición. Por este motivo la fase de transición puede pasar desapercibida si la muerte del animal se produce poco después de que ésta se haya formado. En la práctica esto significa que, para ejemplares de una misma generación pero edades de maduración diferentes, si el muestreo se efectúa poco después de t_m la probabilidad de detectar la fase de transición será mayor cuanto más joven haya madurado la ballena.

Lógicamente, esto produce un efecto de truncamiento entre los datos de años recientes que significa una subrepresentación de las ballenas que maduran tardíamente. La consecuencia es que la t_m de los años recientes tenderá a infraestimarse.

Free y Beddington (1980) diseñaron un método que corregía parcialmente el desvío. Sin embargo, el problema, aun corrigiéndolo, no puede solucionarse totalmente, por lo que en nuestro caso se ha creído conveniente no considerar en el análisis la información relativa a los ejemplares nacidos 15 años antes del muestreo. Este margen de seguridad se ha establecido asumiendo que la más tardía de las ballenas maduraría a los 11 años de edad y que, a partir de los cuatro años siguientes a la pubertad, la fase de transición ya es perfectamente identificable ($11 + 4 = 15$).

Respecto al tratamiento de los datos, Cooke y de la Mare (1984) consideraron que la mejor manera de estimar las tendencias de t_m a lo largo del tiempo era computar las edades de madurez en el año en que ésta se producía, del modo en que lo hicieron Best (1982) y Kato (1983) y éste es el sistema utilizado en la presente memoria. El otro método - computar las t_m por generación - ha sido utilizado por otros investigadores (Lockyer, 1972, 1977; Masaki, 1976, 1979) y produce generalmente tendencias más acentuadas que en el caso anterior, aunque no está demostrado que sean menos correctas.

6.1.4.2.2.2. RESULTADOS

La correlación entre el período de eficacia reproductiva (definido como: edad total - edad de maduración) y el número de cuerpos de ovulación presentes en los ovarios es altamente significativa ($p < 0.001$), lo que nos indica que la fase de transición es un indicador fiable de la edad de maduración, al menos en las hembras (figura 6.13.).

En los machos no disponemos de ningún sistema para verificar la exactitud de este método de determinación de t_m , pero asumimos que, por analogía con las hembras, es fiable.

Como se comentaba al describir la estructura del corazón del cono de cera, la identificación de la fase de transición no siempre

es fácil, por lo que el porcentaje de conos útiles para este tipo de estudio es muy reducido. Si además tenemos en cuenta que tan sólo se incorporan al cálculo los ejemplares que cuentan como mínimo quince años de edad en la temporada en que se ha realizado el muestreo comprenderemos que el tamaño muestral debe ser limitado. En la tabla 6.6 se detallan las t_m estimadas de los ejemplares que intervienen finalmente en el cálculo.

A excepción del período 1909-1925 en que todos los conos de cera provienen únicamente de machos, en los otros períodos hay una proporción semejante de cada sexo, por lo que los valores medios se han obtenido computando indistintamente las t_m de machos y de hembras. Ello evita el tener que reducir aún más el tamaño muestral y, como las edades de maduración son muy similares en los dos sexos, el valor medio resultante puede considerarse representativo de ambos.

En la figura 6.14 se ha representado la evolución de las medias así obtenidas. Hay que señalar que el período que representa cada punto no es idéntico en cada caso, a fin de mantener un tamaño muestral adecuado. Además, en el período 1979-1984 se han representado también las estimas de t_m obtenidas a partir del análisis del examen ovárico (apartado 6.1.4.2.1.).

Como puede verse, en la década de los veinte la edad media de maduración era de 9 años. En 1925 tan sólo se dispone de información sobre un ejemplar que, aparentemente, maduró a los 12 años, sin que de ello puedan extrapolarse consecuencias sobre la cinética de la población. A partir de los años cincuenta y sesenta, cuando el tamaño de muestra se vuelve ya más amplio, puede observarse un progresivo descenso de la t_m .

Vale la pena señalar, finalmente, que los valores medios de los años setenta son perfectamente comparables a las estimas realizadas a partir del examen ovárico durante los años 1979-84, lo que contribuye a dar seguridad a las estimas de t_m obtenidas a partir de la fase de transición.

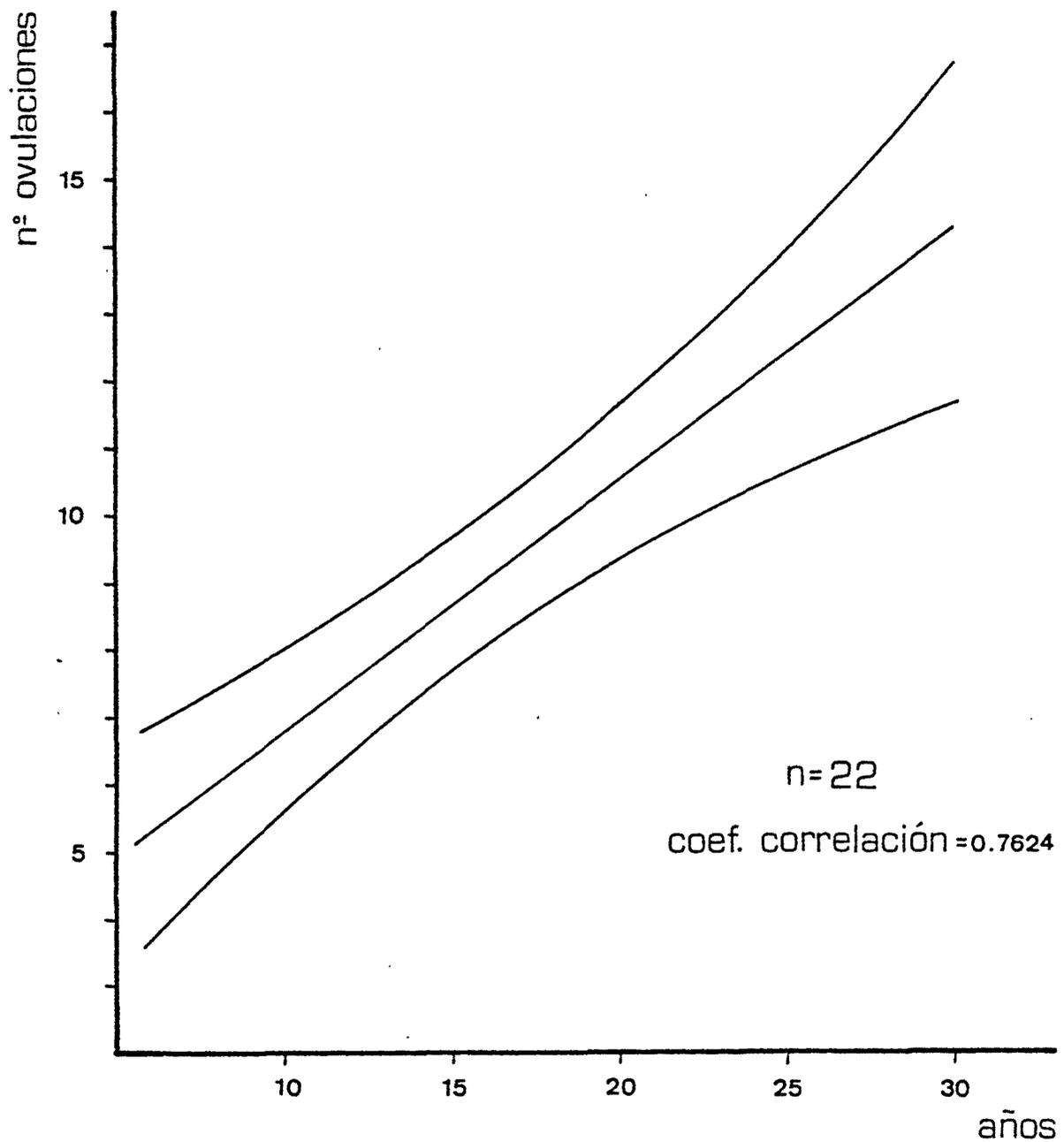


Figura 6.13.- Recta de regresión y límites de confianza entre el período de actividad reproductiva determinado a partir de la fase de transición del cono de cera y el número de cuerpos de ovulación presentes en los ovarios.

<u>AÑO DE</u> <u>MADURACION</u>	<u>EDAD</u> <u>DE F.T.</u>	<u>SEXO</u>
1909	9	M
1909	7	M
1911	10	M
1914	10	M
1925	12	M
1948	8.5	H
1952	11	H
1960	11	H
1963	12	H
1964	9	M
1964	7	M
1964	10	H
1965	11	M
1965	9	M
1965	8.5	H
1965	8	H
1966	9	M
1966	7	H
1967	7	M
1967	9	H
1967	7	H
1968	10	M
1968	8	H
1969	7	M
1969	6	H
1969	10	H
1970	9	M
1970	7	M
1970	6	H
1970	6	H
1970	10	H
1970	7	H
1971	7.5	M
1971	7	M
1972	7	M

(continuación)

<u>AÑO DE</u> <u>MADURACION</u>	<u>EDAD</u> <u>DE F.T.</u>	<u>SEXO</u>
1972	9	M
1972	7	M
1972	6	H
1972	6	H
1973	8	H
1973	8	H
1973	9	H
1974	7	M
1974	7	M
1974	7.5	M
1974	7	M
1974	7	M
1974	5	H
1974	8	H
1974	8.5	H
1975	7	M
1975	8	M
1975	7	H
1975	7	H
1975	9	H
1976	9	M
1976	7.5	M
1976	10	M

F.a 6.6. : Edad de maduración en el año en que ésta se produce, establecida a partir de la fase de transición (F.T.).

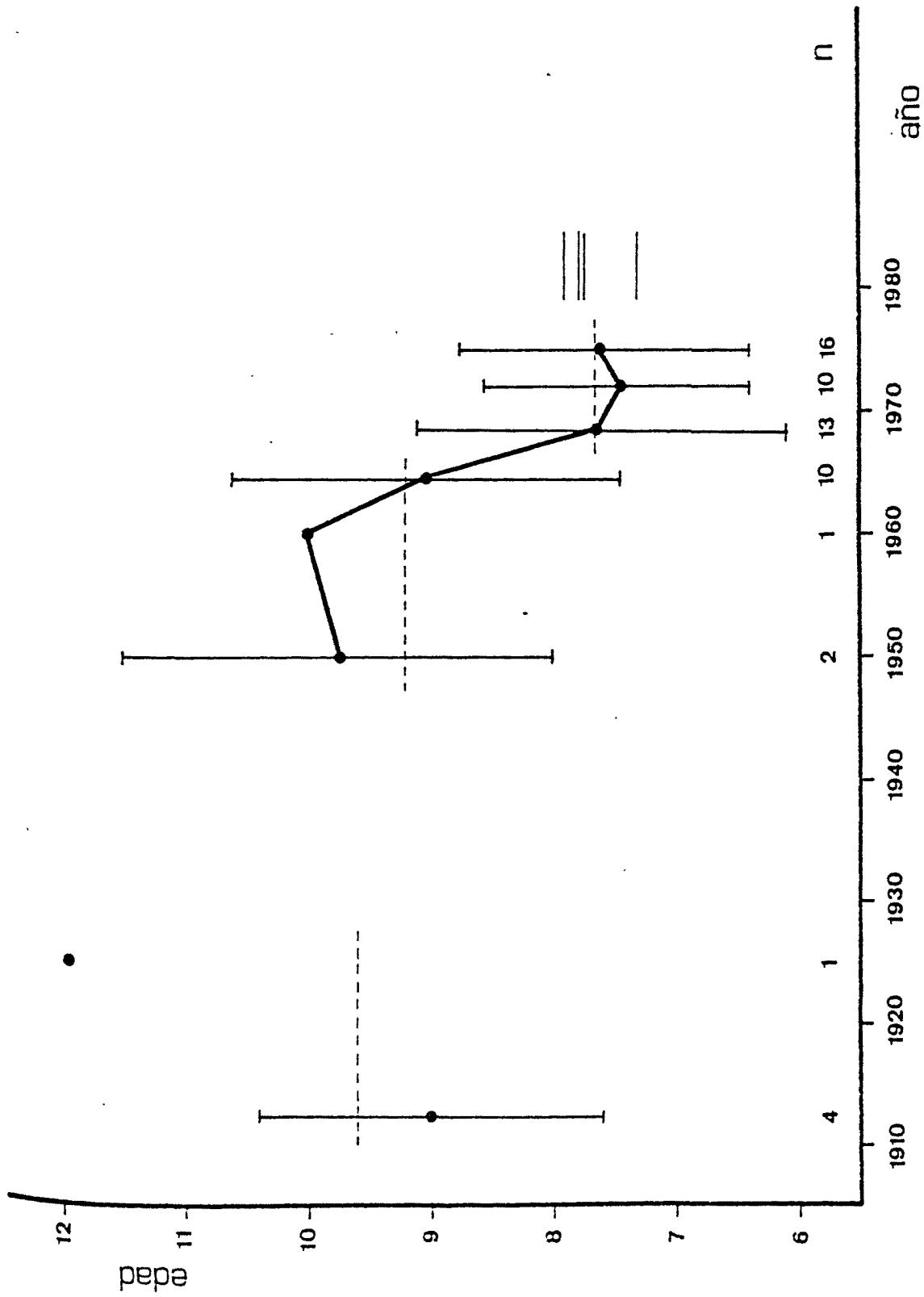


Figura 6.14.-- Evolución de la edad media de maduración sexual a lo largo de los años determinada a partir de la fase de transición (1909-1976), y del análisis ovárico (1979-1984). Los trazos punteados corresponden a las edades medias de cada período.

6.1.4.2.3. Consideraciones generales sobre la edad media y la talla media de maduración sexual.

Debido a su fuerte denso-dependencia la t_m es un parámetro característico no sólo de una población dada sino de un determinado estado de esta población. Los valores actuales (1979-84) son algo superiores a los que presenta generalmente Balaenoptera physalus en otras áreas, donde posiblemente la reducción de la abundancia de ballenas ha sido más drástica. Así, la t_m más reciente estimada en las distintas áreas de explotación del hemisferio sur oscila entre los 6 y los 7 años de edad (Lockyer 1972; Mizroch, 1981), en el Pacífico norte durante los años cincuenta se estableció en 7 años (Ohsumi et al, 1958), y en Islandia durante los setenta se estimó entre 5.9 y 7.3 años (Lockyer et al., 1977; Lockyer y Brown, 1979). Sin embargo, en aguas ibéricas las estimas de la edad media a la que las hembras maduran en la actualidad se sitúan entre los 7.3 y los 7.9 años.

No obstante, hay que señalar que Mitchell (1974) estimó la t_m en el rorcual común de Canadá en más de 11 años, aunque la metodología por él utilizada sugiere que sus estimas de edad pueden estar sustancialmente sobreestimadas y no deben tenerse en cuenta con fines comparativos.

Un aspecto importante que debe recordarse aquí es que la edad de maduración varía porque la tasa de crecimiento individual varía. La madurez sexual no es función directa de la edad sino del tamaño, por lo que, si las ballenas alcanzan la talla necesaria para que se produzca la maduración a una edad más temprana, la t_m media de la población se reducirá consecuentemente.

Así, puede verse que la talla media de maduración no varía mucho entre las distintas poblaciones. En las hembras examinadas en el presente estudio una t_m de 7.5 años corresponde aproximadamente a una talla de 18,5 m, lo que coincide bien con las tallas de maduración determinadas en otras zonas del hemisferio norte (ver tabla 6.7.).

Debido al mayor tamaño de la ballena de aleta del hemisferio sur (Pike, 1953) la talla media de maduración no es comparable entre poblaciones de distintos hemisferios. Sin embargo, las cifras antes mencionadas son valores medios de la población y la madurez sexual puede alcanzarse en tallas y a edades inferiores. Las hembras gestantes más pequeñas examinadas en el presente estudio fueron dos ballenas de 17.5 m de longitud, una de 4 años de edad (nº 82015) y la otra de 7 (nº 82002). No obstante, Tomilin (1967) recoge citas de hembras gestantes desde los 14.10 m, Risting (1928) señala entre las estadísticas antárticas una hembra gestante de 16.6 m de talla y Jonsgard (1952) establece la talla mínima de maduración en aguas noruegas en 16.5 m.



<u>Area</u>	<u>Talla</u>	<u>Referencia</u>
Mar de la China (Este)	18.0 m.	Ohsumi (1960)
Japón	18.3-18.6 m.	Omura (1950)
Japón	19.5 m.	Matsuura (1935)
Pacífico Norte	18.6 m.	Nishiwaki et al. (1958)
Pacífico Norte	18.6 m.	Omura (1955)
Canadá (O. Pacífico)	18.3 m.	Pike (1953)
Canadá (O. Atlántico)	18 m.	Mitchell (1974)
Terranova	18.3 m.	True (1904)
Islandia	18-18.3 m.	Lockyer et al. (1977); Lockyer y Brown (1979)
Pacífico Norte	18.6 m.	Ohsumi et al. (1958)
Noruega	18.6-18.9 m.	Jonsgard (1952)
Oeste Noruega	18.3 m.	Haug (1981)
Norte Noruega	18.8 m.	Haug (1981)
N.O. España	18.5 m.	Presente estudio

Tabla 6.7. : Talla media de maduración sexual de las hembras de Balaenoptera physalus en distintas zonas del hemisferio norte.

6.1.4.3. Tasa global de ovulación

=====

En un principio, cuando todavía no se disponía de métodos fidedignos para la determinación de la edad, se creyó que los rorcuales ovulaban varias veces por año. Pronto, sin embargo, la información procedente de la recaptura de animales marcados (Mackintosh, 1942) indicó que esto no era así y que, como mucho, estos animales tenían una ovulación por año.

Más tarde, cuando la edad pudo determinarse con precisión, se vio que en general los misticetos eran esencialmente monoéstricos, aunque en algunas especies se ha sugerido que puede producirse más de una ovulación dentro de una misma temporada reproductiva si la hembra no resulta fecundada en la primera de ellas (Lockyer, 1984b).

Cuando no tiene lugar una gestación entre medio, el intervalo entre dos ciclos estrales suele ser de un año, produciéndose siempre estos últimos en la temporada invernal. El embarazo y la lactancia inhiben la ovulación y, como la gestación dura unos doce meses y la lactancia subsiguiente otros seis, la hembra que quede grávida perderá un ciclo estral. Aunque haya finalizado la lactancia no ovulará hasta la siguiente temporada reproductiva en el siguiente invierno. Es decir, el intervalo entre dos ovulaciones será de un año si la hembra no resulta grávida y de dos años en caso contrario.

En algunas ocasiones, como veremos más adelante, pueden producirse con carácter casi excepcional ovulaciones fuera de temporada (apartado 6.1.4.4.).

El método más sencillo y preciso para estimar la tasa de ovulación, si se dispone del material necesario, es calcular la regresión del número de cuerpos de ovulación presentes en ambos ovarios sobre la edad de las ballenas. Lógicamente, en este cómputo tan sólo intervendrán los ejemplares maduros.

En la figura 6.15 se ha representado la relación entre el número de cuerpos ováricos y la edad, así como la recta de regresión calculada.

La relación obtenida es:

$$\text{n}^{\circ} \text{ de cuerpos ováricos} = (0.457 \times \text{edad}) - 2.132$$

con una correlación entre ambas variables altamente significativa ($p < 0.001$).

Según algunos investigadores (Masaki, 1979; Mizroch, 1981), la tasa de ovulación puede no permanecer constante a lo largo de toda la vida de los misticetos, sino que es posible que se reduzca algo a partir de edades relativamente avanzadas (20-40 años). Sin embargo, en las ballenas no se han encontrado nunca ovarios senescentes sin actividad folicular del tipo observado en algunos odontocetos (Perrin y Donovan, 1984). Ello sugiere que, si bien la tasa de ovulación puede deprimirse algo en los misticetos de mayor edad, el ciclo estral continúa produciéndose. En nuestro caso no hemos podido observar una tendencia clara en este sentido, aunque el tamaño muestral de ballenas mayores de treinta años disponibles para este análisis es muy reducido.

Por otra parte, hay que pensar también que la aparente disminución de la tasa de ovulación es una lógica consecuencia matemática de la introducción en el cálculo de animales nacidos en años recientes, con una edad de maduración sexual menor. El comportamiento de una gráfica que "cayese" hacia el final no indicaría que la tasa de ovulación en sí hubiese variado en los animales más viejos sino que en éstos el período total de fertilidad ha sido menor o, lo que es lo mismo, que el número absoluto de ovulaciones a lo largo de su vida ha sido inferior.

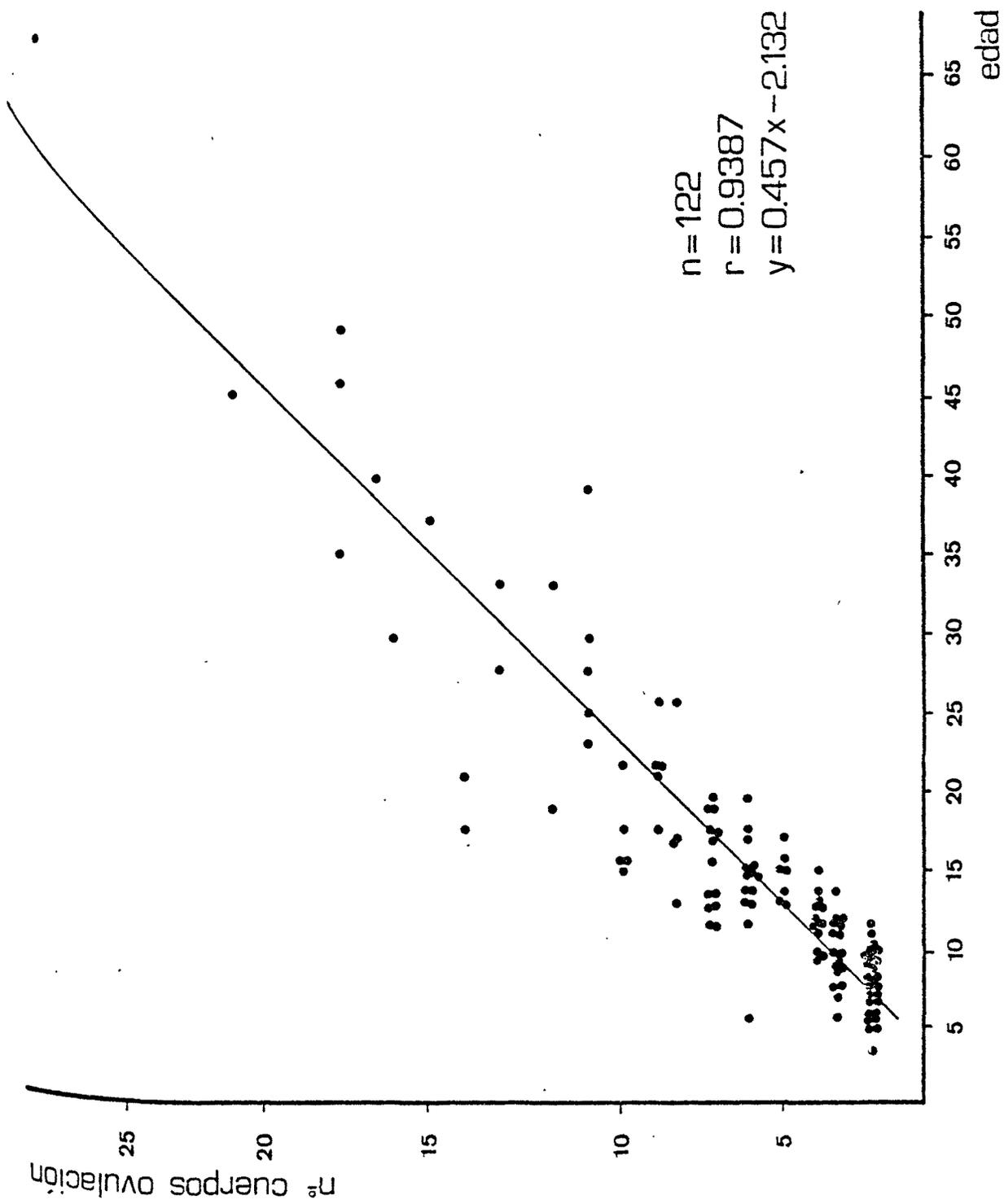


Figura 6.15.- Relación entre el número de ovulaciones y la edad.

Todos estos factores pueden desviar algo las tasas estimadas. No obstante, cuando comparamos el valor por nosotros obtenido en la población ibérica con otros semejantes de otras aguas vemos que no hay una gran variabilidad (ver tabla 6.8), aunque las tasas del hemisferio sur son en general algo superiores a las del hemisferio norte.

La tasa de ovulación del stock ibérico es de 0.457, lo que indica que las ballenas ovulan casi una vez cada dos años, sugiriendo que la práctica totalidad de ovulaciones resultan en gestaciones.

6.1.4.4.Ovulaciones durante la lactancia

=====

En el típico ciclo estacional de reproducción de los balenoptéridos (Mackintosh, 1965) la lactancia dura desde el parto hasta que la madre y la cría alcanzan las áreas de alimentación, en cuyo momento se produce el destete. A partir de este momento, todavía deberán transcurrir unos seis meses hasta que la hembra alcance las zonas de reproducción, ovule y, eventualmente, inicie una nueva gestación.

Sin embargo, es probable que la situación real no sea tan sencilla y exista una gran variabilidad en la sincronización o en la secuencialidad de los hechos reproductores. En concreto, en repetidas ocasiones se ha hecho notar en hembras lactantes la existencia de actividad folicular sugeridora de una ovulación o, incluso, de ovulaciones patentes (Laws, 1961; Gambell, 1968; Best, 1977; 1982).

Zona	Tasa de ovulación	Referencia
Antártida	0.67	Lockyer, 1972
Antártida	0.68	Gambell, 1973
Antártida	0.56	Mizroch, 1981
Antártida	0.45	Nishiwaki et al., 1958
Pacífico Norte	0.38	Nishiwaki et al., 1958
Pacífico Norte	0.42	Nishiwaki et al., 1958
Islandia	0.49	Martin, 1982
Canadá (costa atlántica)	0.36 - 0.42	Mitchell, 1974
Península Ibérica	0.457	Presente estudio

Tabla 6.8.: Tasas de ovulación estimadas en distintas poblaciones de B. physalus.

De las hembras lactantes examinadas en el presente estudio, tan sólo dos mostraron folículos en un estado de desarrollo avanzado: la 82030, con un diámetro del folículo mayor de 55.8mm y la 83033, con una dimensión de 21.7 mm. En especial la primera de estas dos ballenas parecía hallarse muy cerca del estro, aun a pesar de haber sido capturada muy temprano en la temporada y hallarse por ello lejos del pico reproductivo, hipotéticamente considerado en invierno (ver tabla 6.9).

Estos dos ejemplares representan un 5.3 por ciento de las hembras lactantes examinadas, lo cual significa una cifra algo inferior a la de incidencia de ovulaciones durante la lactancia estimada por otros autores en otras poblaciones o especies. Laws (1961) consideró como probable que la mayoría de hembras lactantes tuviesen una ovulación inmediata al parto, pero que, debido a las exigencias psicológicas del embarazo, la mayoría no resultaban fecundadas.

Si bien la suposición de Laws de que la incidencia de estas ovulaciones es alta no parece cierta, pues ello haría escaso el porcentaje de hembras en avanzado estado de lactancia con un único cuerpo albicante, sí parece serlo el hecho de que su existencia sea real.

Sin embargo, los porcentajes de incidencia de estas ovulaciones post-parto en el rorcual común y en el norteño de la Antártida y en la yubarta de las aguas australianas fueron estimados en 20, 11.8 y 18 por ciento de las hembras lactantes muestreadas, lo que representa unos valores muy superiores a los hallados en la población estudiada.

En el caso particular de la yubarta, sin embargo, el período de lactancia es considerablemente más largo (unos diez meses y medio) que en rorcual común (Chittleborough, 1958), por lo que el período de tiempo que separa el destete de la ovulación debe ser necesariamente menor a fin de que la concepción se produzca en la temporada adecuada.

Nº	Fecha captura	edad	Estado sexual	DFMM	DFD	DFD/DFMM
81057	18 junio	?	Maduro en reposo	3.5	15.4	4.4
82030	25 junio	16	Lactante	2.3	55.8	24.3
83033	31 julio	14	Lactante	3.5	21.7	6.2
83115	20 agosto	14	Lactante	5.4	18.2	3.4
84046	2 agosto	6	Inmadura	2.7	16.0	5.9
84049	3 agosto	6	Inmadura	2.9	10.8	3.7

Tabla 6.9.: Información sobre las hembras en situación de proestro o en fases cercanas a él. DFMM: Diámetro folicular medio mayor exceptuando el folículo en desarrollo. DFD: Diámetro del folículo en desarrollo.

llo.

En tan sólo una ocasión a lo largo de nuestro estudio se encontró una hembra gestante con leche en las mamas. No obstante, el escaso desarrollo de las glándulas mamarias (4.2 y 5 cm de espesor máximo) y la existencia de un único cuerpo albicante en sus ovarios demuestran que no se trata de una hembra inicialmente lactante de una anterior gestación que haya sido de nuevo fecundada, sino de una producción transitoria de leche inducida probablemente por la propia gestación. Este fenómeno se produce ocasionalmente en muchos mamíferos y tiene un interés desde un punto de vista fisiológico, pero no debe considerarse de modo significativo en la cinética del stock.

Por todo ello, en la población de rorcual común estudiada no se han observado en ninguna ocasión hembras simultáneamente lactantes y gestantes como resultado de una ovulación post-parto y su incidencia, en caso de existir, debe ser mínima. Este resultado contrasta con la figura del 18% establecida por Laws (1961) para la población de rorcual común antártico y con valores también elevados obtenidos en otras especies y áreas (Best, 1977; 1982).

Si bien la datación de las ovulaciones a través del examen ovárico es relativamente compleja y entraña un elevado riesgo de error, difícilmente una gestación o una lactancia pasará desapercibida, por lo que puede decirse que la existencia simultánea de estos dos hechos reproductivos es excepcional en la población ibérica de rorcual común.

Un aspecto interesante de estas ovulaciones y gestaciones simultáneas a la lactancia es que parecen ser denso-dependientes y aumentar como respuesta de la población a un desequilibrio entre la capacidad de sustentación del medio y el tamaño de stock, en general producido por un exceso de capturas.

El tema es actualmente objeto de controversia, pero parece claro que la incidencia de estas ovulaciones aumentó progresivamente en las sobreexplotadas poblaciones antárticas de rorcual común

y ballena azul (Gambell, 1968;1973). Por su parte, Mitchell (1974) comparó dos poblaciones de ballena de aleta, una intensivamente explotada y la otra tan sólo ligeramente, y observó que el porcentaje de hembras a la vez lactantes y gestantes pasaba del 6% en el primer caso al 0-2% en el segundo.

El hecho de que nuestros porcentajes, tanto de lactancias y ovulaciones como de lactancias y embarazos simultáneos, sean inferiores a los de otras poblaciones puede deberse a que el rorcual común ibérico está sometido a una presión de captura inferior, a que existan diferencias en la etapa de lactancia cubierta por el muestreo y que ésta vaya asociada a una diferente incidencia de ovulaciones o a una combinación de ambos motivos. Sin embargo, es razonable suponer que el primero de estos factores debe tener una importante responsabilidad en los resultados obtenidos.

6.1.4.5. Ovulaciones múltiples

=====

Los cetáceos producen típicamente un único óvulo en cada ciclo estral. Sin embargo, existen varias referencias bibliográficas describiendo la presencia de más de un feto en el útero de una ballena, tratándose en algunos casos de embriones monocigóticos y en otros de dicigóticos. La proporción de estas ovulaciones múltiples parece ser muy baja y Kimura (1957) ha indicado que podrían aumentar con la edad.

En B.physalus su frecuencia se ha estimado en un 1% de las gestaciones aunque se cree que deben probablemente finalizar en un aborto, por lo que no tienen una trascendencia real en la dinámica de la población (Perrin y Donovan, 1984).

En nuestro caso, de las 72 gestaciones de las que se dispone información precisa no se ha encontrado en ninguna ocasión más de un feto presente, como tampoco han podido observarse evidencias de más de una ovulación al mismo tiempo en el examen de los ovarios. Ello sugiere que la incidencia de ovulaciones múltiples en la población estudiada debe ser del orden de la cifra más arriba sugerida o, en todo caso, menor.

Por otro lado, dentro del área de distribución de la población estudiada, Cabrera (1925) y Paulsen (1939) describieron la aparición en la factoría de Getares de una hembra con 6 fetos en su interior y Besson et al., (1982) citan el caso de una ballena de aleta varada en la costa francesa del Mediterráneo con tres fetos, dos machos y una hembra.

6.1.5. LA GESTACION

=====

6.1.5.1. Desarrollo ovárico durante la gestación

=====

En el apartado 6.1.4.1. se comentaba el desarrollo del cuerpo lúteo al producirse la ovulación. Posteriormente, si la hembra queda grávida, el cuerpo lúteo crece aún algo más de tamaño, alcanzando dimensiones en general superiores a las de los típicos de ovulación. Sin embargo, cuando la gestación se halla en sus etapas iniciales la diferenciación de un cuerpo de ovulación de uno de preñez a través de su peso o su diámetro es poco segura. Si, por el contrario, la concepción no se produce, el cuerpo lúteo se reduce rápidamente.

Al examinar la relación entre la talla del feto y el peso del cuerpo lúteo que lo mantenía no se observa tendencia alguna, lo que indica que este último no varía de tamaño a medida que progresa la gestación (ver figura 6.16). Esta observación coincide con los resultados de Chittleborough (1954), Laws (1961) y con los de Gambell (1968), que sólo advirtieron un aumento de las dimensiones del cuerpo lúteo muy al principio del embarazo, en concreto hasta que el feto alcanzaba los 20 cm de talla; esta variación no puede ser detectada en nuestra muestra por carecer de embriones de dimensiones tan reducidas.

Tampoco se ha observado relación alguna entre las dimensiones del cuerpo lúteo y la fecha de captura, por lo que hay que concluir que este cuerpo no varía de un modo aparente desde los dos o tres primeros meses de gestación hasta el momento del parto.

Por otra parte, hay que recordar que la actividad folicular en los ovarios de las hembras gestantes es algo más elevada que en las que están en reposo sexual, lo cual, junto a una mayor vascularización, produce un ligero aumento de las dimensiones ováricas de las gestantes (ver apartados 6.1.3.3. y 6.1.3.4).

6.1.5.2.Desarrollo fetal

6.1.5.2.1. Crecimiento en talla

Desde los primeros trabajos de Guldberg (1886) en el Atlántico norte, el desarrollo embrionario de los grandes cetáceos fue objeto de estudio por varios investigadores. Sin embargo, hay que esperar a Risting (1928) y a Mackintosh y Wheeler (1929) para encontrar una aproximación estadística al problema.

En concreto, estos últimos fueron los primeros en ver que el crecimiento fetal de los mysticetos se caracterizaba por una

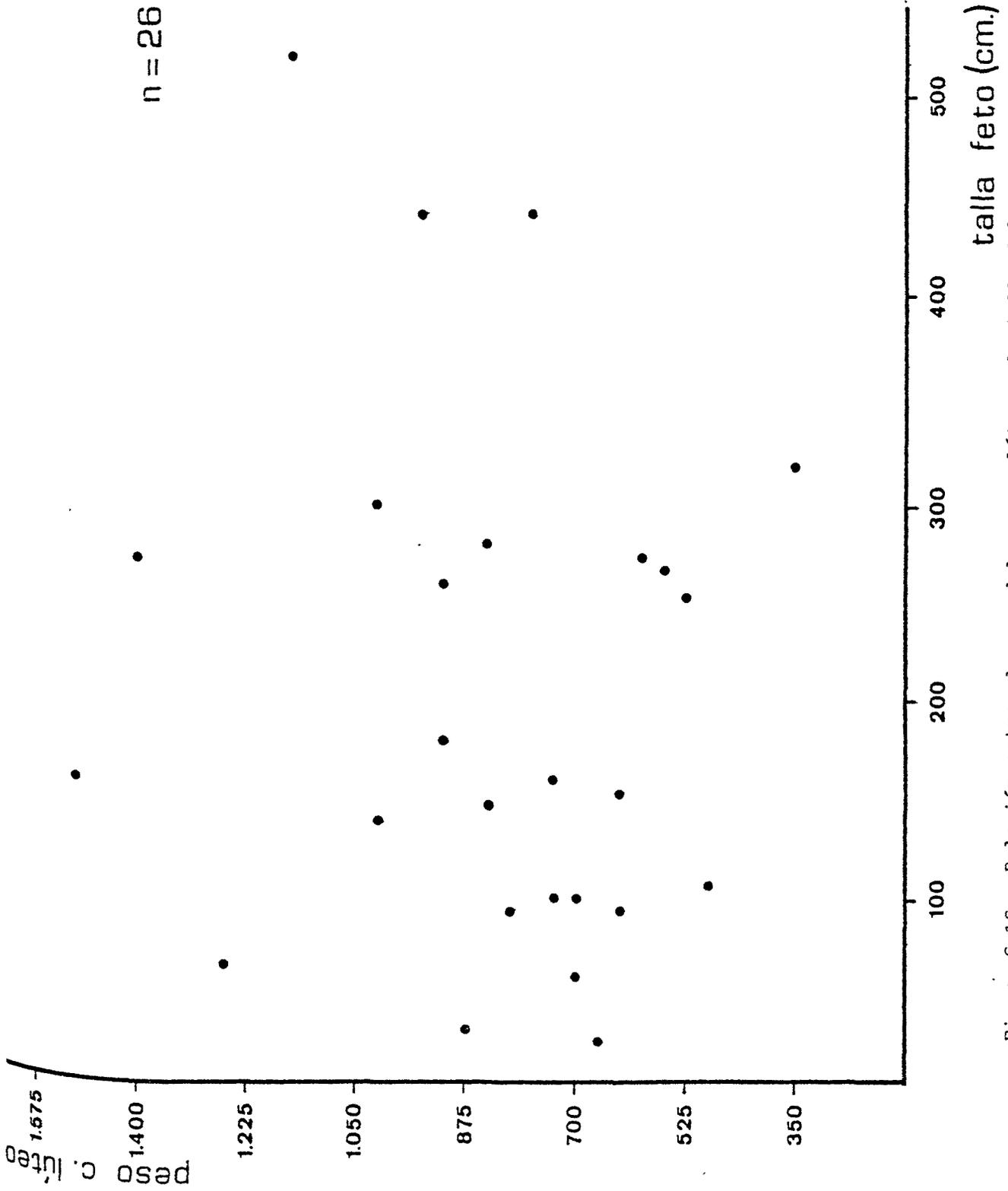


Figura 6.16.- Relación entre el peso del cuerpo lúteo y la talla del feto.

fase final de desarrollo acelerado. Posteriormente, Laws (1959) confirmó el modelo de crecimiento propuesto por Mackintosh y Wheeler para la ballena azul y la de aleta y lo diferenció del de los odontocetos, caracterizado por un crecimiento lineal durante la mayor parte de la vida intrauterina.

Laws (1959) propuso la existencia de tres fases en el desarrollo de los balenopteridos: una etapa inicial de crecimiento muy lento y que duraba unos dos meses, otra de crecimiento algo más rápido pero esencialmente lineal y que se extendía hasta los siete meses de gestación aproximadamente, y otra final en la que el crecimiento era mucho más rápido, en progresión geométrica, hasta el momento del parto. Este modelo fue inicialmente criticado por otros investigadores que creían ver en los mysticetos una tasa constante de crecimiento al igual que en los odontocetos (Naaktgeboren et al., 1960), pero pronto se hizo evidente que la asunción de Laws era correcta (Laws, 1960b). A partir de entonces esta pauta de desarrollo ha sido matizada o interpretada a través de análisis matemáticos distintos pero en esencia se mantiene aún vigente.

Mathews (1937), Gambell (1968) y otros investigadores posteriores han visto que la unión de dos etapas de crecimiento lineal, la segunda de mayor intensidad, definía bien el crecimiento de la yubarta y el rorcual norteño, pero para la ballena de aleta continúan considerándose más apropiados los modelos geométricos o parabólicos, como por ejemplo los propuestos por Mikhailiev (1980).

Recientemente, Rice (1983) ha propuesto la existencia de una diapausa prenatal en la que el crecimiento es nulo y que permitiría a la madre desplazarse a agua cálidas para dar a luz en zonas en las que las posibilidades de supervivencia del recién nacido són máximas. Ello sincronizaría la etapa de crecimiento acelerado del feto, de costo energético supuestamente elevado,

con la época de alimentación intensiva, mientras que la diapausia permitiría a la madre un ahorro energético durante la migración a la zona óptima para el parto. La curva de crecimiento fetal tomaría entonces la forma de una logística y la gestación se extendería unos meses más.

La teoría es interesante, aunque se han discutido sus fundamentos energéticos y las implicaciones que reportaría el hecho de alargar el desarrollo embrionario superando los 12 meses de duración (Lockyer, 1984b). Por otra parte, su aparente demostración en la ballena gris puede no ser más que un artefacto matemático debido a un desvío muestral, como veremos a continuación.

6.1.5.2.1.1. DESVIOS EN LA MUESTRA

Gran parte de los problemas para la correcta determinación de la pauta de crecimiento durante la vida intrauterina se debe a la aparente falta de normalidad en la distribución de frecuencias de tallas en cada período de desarrollo. Mikhaliev (1980) vio que existía en general un desvío positivo en los datos de los primeros meses de gestación y uno negativo en los últimos. Según Laws (1959) el primero es debido a una incompleta recolección de los fetos de menor tamaño, que fácilmente pueden pasar desapercibidos, y el segundo a la desaparición de las áreas de captura de las hembras gestantes próximas al alumbramiento que inician su migración hacia aguas cálidas antes que el resto, subrepresentando así los fetos de tallas mayores.

Mikhaliev (1980) propuso la utilización de otros estadísticos, como la media geométrica o la moda, para el cálculo de las curvas de crecimiento fetal y esta práctica puede mejorar la representatividad de las tallas con una muestra ligeramente desviada.

Sin embargo, las fuentes de desvío no pueden evitarse en los extremos de la curva. Si las ballenas gestantes inician su migración cuando el feto alcanza una talla determinada, a medida que pase el tiempo las que irán siendo capturadas serán las que se hallan aún en etapas de gestación más atrasadas y su feto no ha alcanzado aún este umbral; más tarde, al alcanzar éstas la talla fetal que condiciona su partida hacia aguas cálidas serán sustituidas a su vez por otras en estados de desarrollo más atrasados. En una situación de este tipo, lógicamente, cualquier estadístico nos dará siempre un valor inferior al que en realidad tiene la población. En el otro extremo de la curva la situación es idéntica, existiendo un umbral inferior en las tallas de localización de los fetos.

De hecho, el problema no tiene solución matemática más correcta que la exclusión de las submuestras que no son representativas y éste es el procedimiento que va a seguirse en el presente estudio.

6.1.5.2.1.2. METODOLOGIA DE AJUSTE DE LA CURVA

Como veíamos antes, el modelo logístico de Rice puede ser consecuencia de un artefacto muestral y de cualquier modo necesita comprobación previa en la ballena de aleta, imposible de realizar con el volumen y las características de la muestra disponible en el presente estudio. Los ajustes en base a dos etapas lineales de crecimiento utilizados en el rorcual norteño o en la yubarta parecen ofrecer una descripción pobre del desarrollo embrionario de la ballena de aleta y tampoco el modelo monoparabólico de Mikhailiev (1980) es aplicable de un modo directo a nuestro caso, por haberse generado a partir de la población antártica de B.physalus, aparentemente con una tasa de crecimiento distinta a la del Atlántico norte.

La metodología más útil en nuestro caso parece la adaptación de Laws (1959) del modelo de crecimiento de Huggett y Widdas (1951). Estudiando el incremento en peso del feto de los mamíferos estos investigadores vieron que el típico crecimiento lineal mamaliano iba precedido de una fase inicial de desarrollo mucho más lento, que atribuían a la deficiente circulación placentar durante las primeras etapas embrionarias. Si la línea que definía el crecimiento posterior a esta fase inicial se representaba gráficamente y se prolongaba hacia atrás hasta cortar el eje del tiempo se obtenía un punto de intersección t_0 , sin significado biológico alguno, pero que estaba estrechamente correlacionado con la duración de la gestación. Definiendo la pendiente de la línea como la velocidad de crecimiento fetal específica (a) llegaban a la fórmula general de crecimiento en peso, que Laws (1959) modificó como:

$$L_t = a (t - t_0)$$

siendo L_t la talla en el tiempo t . Por extrapolación, el mismo Laws estimó la t_0 específica de B.physalus en 33 días y al estudiar sus datos consideró que la etapa de crecimiento lineal se prolongaba en esta especie unos 4 meses aproximadamente.

A partir de este modelo hemos calculado en primer lugar la pendiente de crecimiento lineal y su intersección en el hipotético t_0 , al que le hemos sumado el valor determinado por Laws para conseguir la fecha media de concepción. A continuación se ha ajustado al extremo superior de la etapa lineal una curva geométrica limitada al alcanzar la talla de los 600 cm. Este valor se ha aceptado como el de la talla media de nacimiento de B.physalus en el Atlántico norte, de acuerdo con los estudios de Risting (1928).

Ohsumi (1966) propone una relación de proporcionalidad en los balenoptéridos según la cual la talla en el nacimiento (LN) podría obtenerse por la ecuación:

$$LN = 0.42 LM^{0.9}$$

siendo LM la talla media de madurez sexual en las hembras. Siendo LM = 18.5 m en nuestra población, el feto debería nacer a los 5.8 m. No obstante, ésta es una talla claramente inferior a la realidad, por lo que no ha sido aceptada en nuestro cálculo.

6.1.5.2.1.3. MATERIAL

De las operaciones balleneras del noroeste peninsular se dispone de las fechas de captura y las tallas de un total de 133 fetos. Algunos de estos datos provienen de los libros de las factorías de Caneliñas y Balea, mientras que otros fueron recogidos durante el muestreo para el presente estudio.

Cabrera (1925) facilita además la talla de un ejemplar encontrado en el Estrecho de Gibraltar y Risting (1928) lo hace de 22 en la costa de Irlanda. A pesar de que ambas localidades se hallan dentro de los límites geográficos de distribución de la población se ha creído más oportuno no considerarlos en el análisis ya que su aportación al ajuste de las curvas no era una importante mejora dado lo reducido de su tamaño muestral y, en cambio, podían introducir anomalías importantes en caso de tratarse de unidades poblacionales independientes. Hay que señalar, no obstante, que un examen superficial del material de estas otras localidades no indica disgresiones importantes de la curva de crecimiento definida a partir del material estadístico del noroeste de la Península.

En la tabla 6.10 se detallan las fechas de captura y las tallas de los fetos que han sido consideradas inicialmente en la estima de la función de crecimiento.

Sin embargo, ha sido necesaria una posterior selección de los datos a fin de evitar los problemas de desvíos presentes en la muestra y debidos, como se comentaba en el apartado anterior, a una subrepresentación de los fetos de pequeño tamaño al principio de la campaña o de los de mayor tamaño al final.

La selección se ha hecho en base a la evolución de los estadísticos muestrales calculados para cada quincena de la que se disponía información. Para ello es útil referirnos a la figura 6.17.

Las muestras de los primeros meses de campaña se han incluido en el análisis por considerar que el muestreo se realizaba en etapas del desarrollo suficientemente avanzadas como para que no hubiese una pérdida importante de los ejemplares en estadios más atrasados. Los rangos inferiores durante estos primeros meses son casi siempre más amplios que las desviaciones típicas, lo que indica que no hay una subrepresentación importante de los fetos de menor tamaño.

Por el contrario, en los últimos meses (octubre y noviembre) los valores medios tienden a ser semejantes o inferiores a los anteriores (septiembre), lo que indica que puede haber un desvío importante. Las desviaciones típicas son además mayores que los rangos superiores, sugiriendo también una subrepresentación de los fetos de mayor tamaño. Por este motivo, los datos de estos dos últimos meses no se han incluido en el cálculo y se han representado tan sólo a nivel indicativo.

6.1.5.2.1.4. RESULTADOS

Como puede verse en la figura 6.17 existe una importante variabilidad en las tallas fetales dentro de cada quincena. La razón principal de este fenómeno es sin duda que las concepciones no se producen durante un período corto de tiempo sino que deben extenderse a lo largo de varios meses. Por otra parte, las varia-

<u>MAYO</u>	Talla (cm)	...//...		
5.5.54	140		<u>JULIO</u>	Talla (cm)
8.5.74	140		11.7.76	150
10.5.75	60		12.7.74	170
19.5.74	190		14.7.80	88*
20.5.74	180		14.7.80	275
24.5.82	147*		15.7.80	220*
26.5.76	70		15.7.78	152
30.5.24	145°		16.7.77	100
			17.7.82	101
<u>JUNIO</u>	Talla (cm)		19.7.82	220
1.6.54	60		19.7.78	238
6.6.54	90		20.7.79	198*
6.6.82	147*		20.7.77	150
8.6.83	35.		21.7.79	212*
11.6.53	190		21.7.55	200
16.6.54	150		21.7.79	135
19.6.55	100		21.7.81	158
22.6.75	170		22.7.55	200
22.6.75	150		22.7.80	111*
23.6.76	75		23.7.84	165*
25.6.83	99*		24.7.79	237
29.6.84	300		26.7.79	179*
			27.7.79	202
<u>JULIO</u>	Talla (cm)		28.7.82	72
1.7.81	66*		29.7.84	161*
1.7.74	130		29.7.79	86
2.7.80	198			
4.7.84	280		<u>AGOSTO</u>	Talla (cm)
5.7.80	202		1.8.79	300
5.7.77	100		1.8.79	109
8.7.80	156		1.8.78	175
9.7.53	100		5.8.54	300
9.7.76	175*		5.8.74	200
10.7.77	150		6.8.78	200
11.7.76	160		7.8.53	170
...//...			...//...	



...//...

<u>AGOSTO</u>	Talla (cm)	<u>SEPTIEMBRE</u>	Talla (cm)
7.8.54	50	2.9.77	300
7.8.76	60	3.9.78	250*
8.8.78	200	5.9.78	100
8.8.53	255	6.9.78	130
8.8.53	220	7.9.83	270
8.8.81	145	8.9.82	275*
9.8.76	200	8.9.54	200
9.8.76	80	9.9.84	440
10.8.53	230	12.9.54	150
12.8.78	300	14.9.53	180
12.8.53	175*	17.9.84	107
13.8.80	99	17.9.75	500
14.8.54	250	18.9.75	158
14.8.78	250	18.9.80	254
17.8.55	300	19.9.75	510
18.8.78	220	23.9.83	263*
18.8.55	340	23.9.73	370
19.8.55	400*	24.9.82	320
20.8.53	110	26.9.76	380
20.8.78	170	27.9.84	184
21.8.53	320*	27.9.75	490
24.8.78	225	28.9.76	410
24.8.82	180*	28.9.78	300
25.8.78	300		
26.8.80	269*	<u>OCTUBRE</u>	Talla (cm)
27.8.78	380	1.10.75	160
27.8.53	220	2.10.76	300
27.8.83	440	3.10.77	300
27.8.55	200	3.10.78	420
28.8.78	280*	4.10.78	330
29.8.55	350	7.10.75	490
29.8.83	520	12.10.75	450
29.8.76	250	15.10.78	400

...//...

...//...

<u>OCTUBRE</u>	Talla (cm)
30.10.73	260

<u>NOVIEMBRE</u>	Talla (cm)
3.11.74	390
7.11.76	280
9.11.78	420
15.11.78	450
24.11.53	400

Tabla 6.10.: Tallas y fechas de captura de los fetos de B. physalus que intervienen en el cálculo de la curva de crecimiento. (*) primíparas .

(°): Estrecho de Gibraltar.

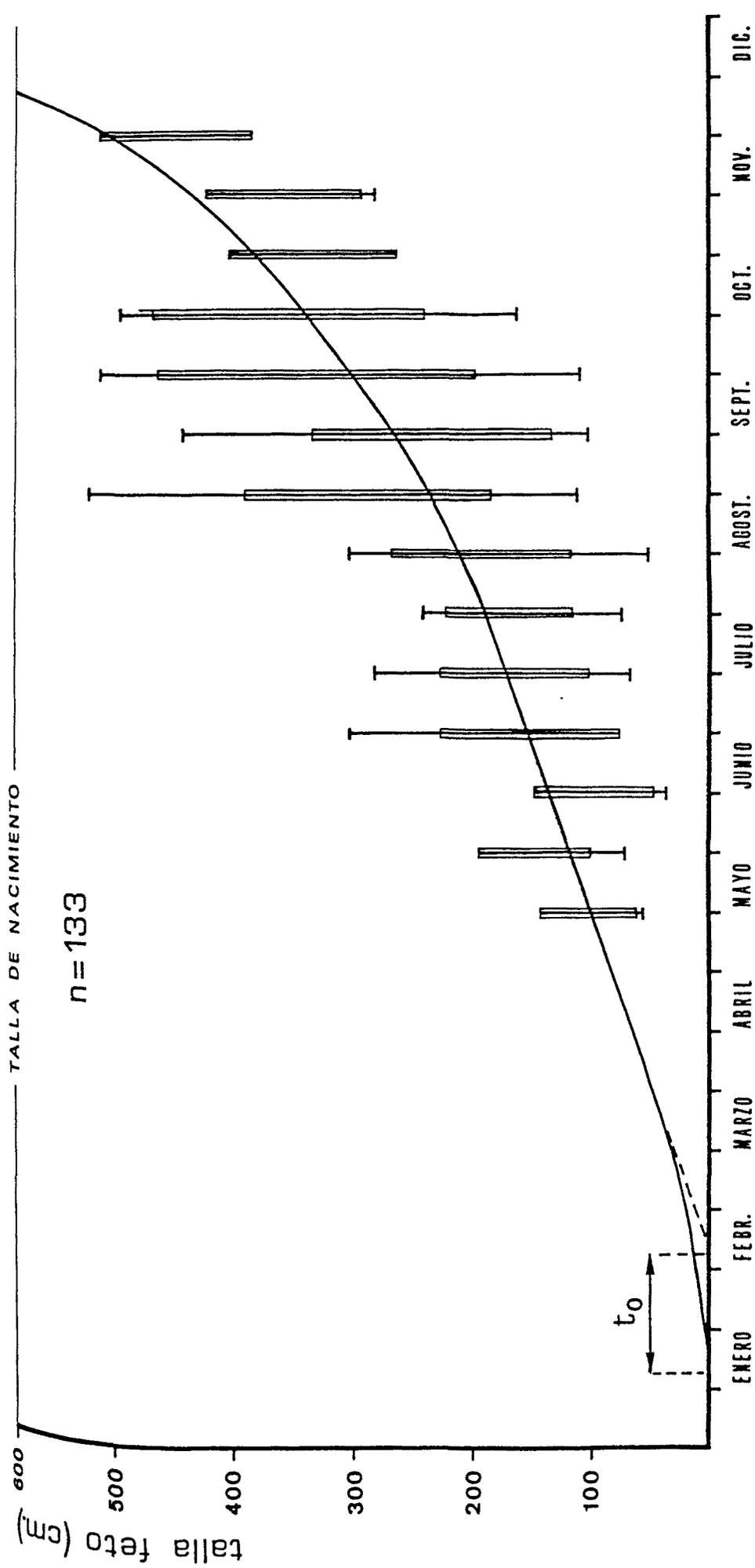


Figura 6.17.- Crecimiento fetal en talla de B. physalus y estima de la fecha media de concepción por el método de Huggett y Widdas (1.951).

ciones individuales en las tasas de crecimiento deben contribuir también a hacer aún mayor la dispersión de las tallas.

La prolongación de la recta de regresión de las tallas durante el período en que se ha considerado que el crecimiento era lineal corta el eje del tiempo en el 12 de febrero. Si adoptamos el valor de t_0 que Laws (1959) estima para B.physalus, obtenemos una fecha media de concepción del 10 de enero.

Por otra parte, al extrapolar la curva de crecimiento exponencial durante la segunda mitad de la gestación se alcanza la talla de nacimiento (600 cm) al final del mes de noviembre, resultando en una gestación de casi 11 meses de duración.

De un modo general, y como sucede con otras poblaciones boreales (Martin, 1982b), el ciclo está seis meses desfasado en relación al de las ballenas de aleta del hemisferio sur. Respecto a estudios similares realizados en otras poblaciones del Atlántico norte existe una razonable concordancia. Risting (1928) estimó la fecha de concepción entre diciembre y mayo, pero al calcular un período de gestación de un año retrasó la fecha media de nacimiento. Haug (1981), en Noruega, obtuvo una concepción algo más tardía, entre finales de enero y principios de febrero. La duración de la gestación, por otra parte, coincide con las estimas de otros autores en distintas áreas, tanto del hemisferio norte como del sur (Lockyer, 1984b).

En algunos casos (Gambell, 1966) se ha visto que las tasas de crecimiento fetal de los cetáceos podían variar de una población a otra, posiblemente debido a las condiciones ambientales propias de cada una. Sin embargo, en nuestro caso no ha sido posible una comparación dado la heterogeneidad de las metodologías de análisis utilizadas.

Por otra parte, Laws (1959) vio que en la Antártida la fecha de concepción de las primíparas era más tardía, desplazándose la curva de crecimiento embrionario unas semanas por este motivo. En la tabla 6.10 se ha señalado con un asterisco las tallas de los fetos de los que se sabe que provienen de una hembra en primera gestación y, al compararlos con la curva general, no se observa que ocupen los márgenes inferiores de ésta sino, al contrario, se reparten de un modo aleatorio dentro de los márgenes normales de variación.

6.1.5.2.2. Crecimiento en peso

El peso del feto es una medida que no suele registrarse en los libros de la factoría, por lo que no se dispone de mucho material al respecto. La información recogida durante el muestreo de las ballenas examinadas para el presente estudio se detalla en la tabla 6.11.

Como es usual en el desarrollo de los organismos, el crecimiento en peso es mucho más rápido que en talla, por lo que la curva más o menos parabólica descrita en el apartado anterior se ve aún más acentuada. En la figura 6.18 puede verse el aumento del peso con respecto a la talla en los ejemplares examinados.

Durante los primeros meses de gestación el crecimiento en talla es importante, pero el feto tiene un peso todavía moderado. Sin embargo, al superar aproximadamente los 250 cm de longitud, un pequeño aumento en la talla representa ya una ganancia importante en peso. Los datos disponibles de las etapas avanzadas del desarrollo son escasos y la curva puede no estar ajustada con precisión, pero indica que un neonato de 600 cm de talla debe pesar entre 1 y 1.5 toneladas.

Nº	Talla (cm)	Peso (Kg)	Sexo
82015	35	0.6	M
81024	82	7	M
83009	99	8.6	M
84078	107	10	H
79011	135	32.2	H
81064	145	31	M
84038	161	36.5	H
84033	165	42	H
79023	179	38.8	H
84088	180	51	H
79036	202	65.2	H
79010	212	83	H
79021	237	69.4	M
83158	263	137	H
83134	270	128	M
82076	275	119.5	M
84001	300	210	M
84068	440	475.4	H
83127	440	465	H
83128	520	759.5	M

Tabla 6.11.: Pesos y tallas de fetos de B. physalus.

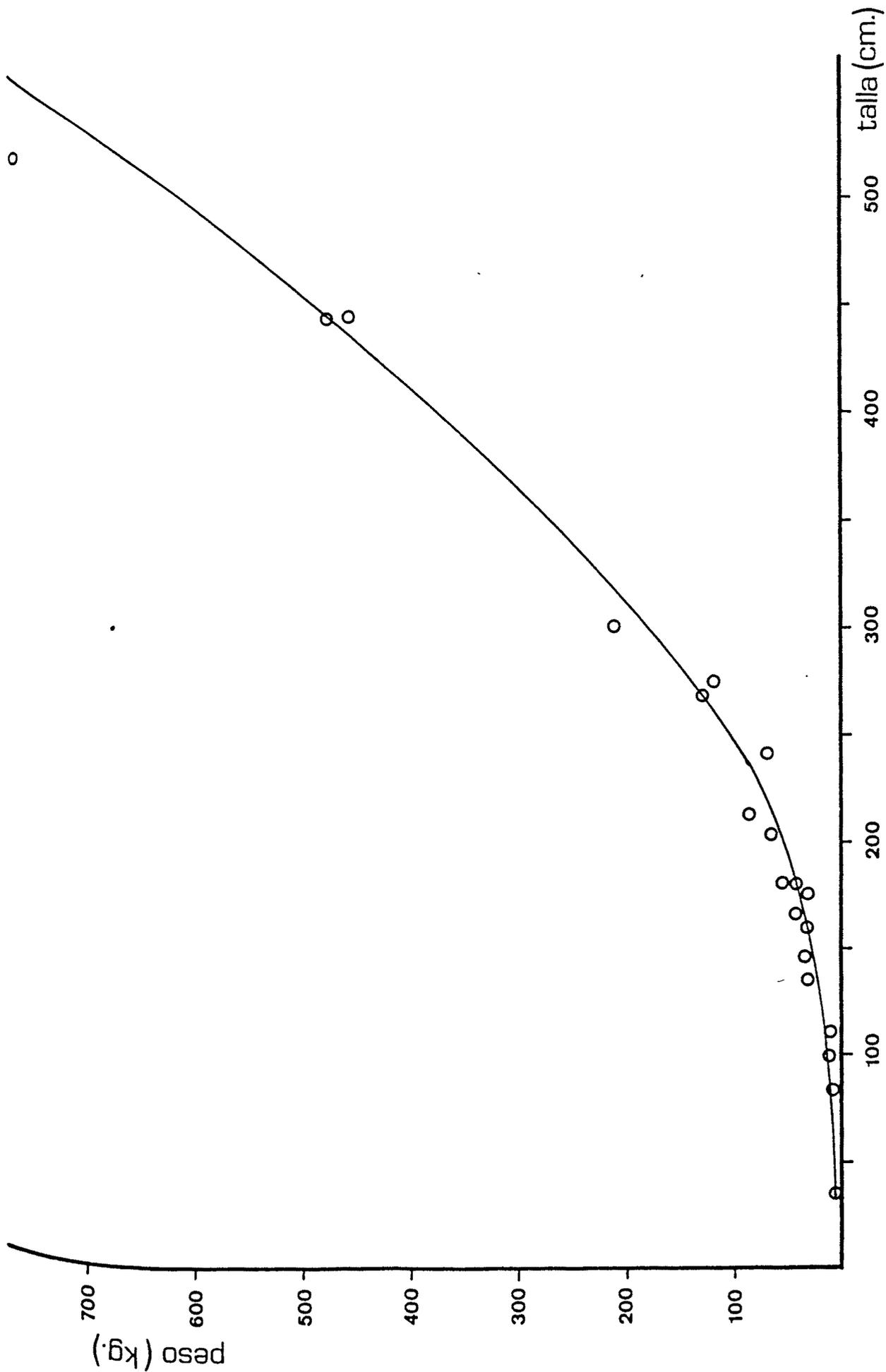


Figura 6.18.- Aumento del peso con la talla en el feto de *B. physalus*.

A pesar de que la relación entre el crecimiento en peso y en longitud parece variar a lo largo del desarrollo del feto, esto no es así. Si, de acuerdo con Laws (1959), adoptamos la escala logarítmica para la representación de los datos de la tabla 6.11. obtenemos una disposición de los puntos según se refleja en la figura 6.19. Como puede verse, la correlación en este caso es altísima ($p < 0.001$) y demuestra la constancia en la proporcionalidad entre ambas variables.

6.1.5.2.3. Proporción de sexos

De los 31 fetos de sexo conocido, 15 fueron machos y 16 hembras, por lo que, lógicamente, no puede hablarse de una desproporción en la relación de sexos.

No obstante, Kato y Shimadzu (1983) vieron, al recopilar la información existente sobre la proporción fetal de sexos en varias especies de balenopteridos, que los machos eran en general más abundantes que las hembras, aunque la diferencia era pequeña.

Nuestro muestreo en este sentido es, sin embargo, demasiado limitado como para poder llegar a ninguna conclusión que no sea que la proporción de sexos en la población estudiada es 1:1.

6.1.5.3. Tasa de fecundidad

=====

La tasa de preñez o de fecundidad es una variable de gran importancia para evaluar la eficiencia reproductiva de la población. Sin embargo,

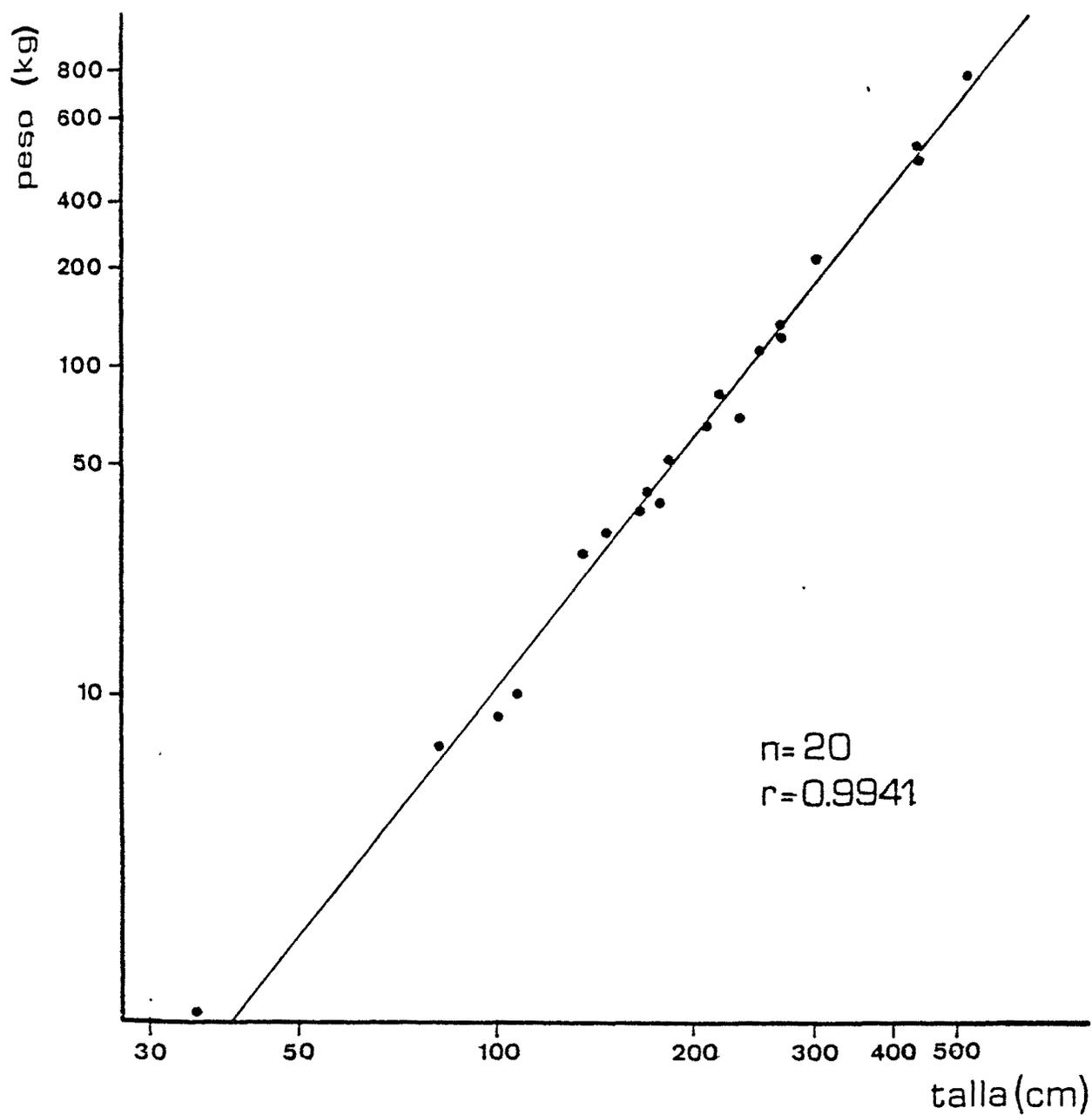


Figura 6.19.- Relación entre la talla y el peso del feto de B. physalus expresados en escala logarítmica.

los métodos que permiten su estima son quizás de los más imperfectos de cuantos se aplican al estudio poblacional de los grandes cetáceos y, consecuentemente, los valores determinados suelen guardar poca relación con la realidad.

Por definición la tasa de fecundidad es la proporción de hembras grávidas respecto al total de hembras maduras sexualmente en un año dado. El método más directo y comúnmente utilizado para estimar esta tasa consiste en asumir que la pesca es un muestreo aleatorio de la población explotada y que el cociente de hembras gestantes respecto a las maduras observado en la captura es representativo y extrapolable al resto del stock.

Para evitar confusiones, a este cociente se le suele llamar la "tasa de fecundidad observada" (TFO) y se supone que guarda una relación de proporcionalidad con la tasa de fecundidad real (TFR). Tres son las causas que desvían las tasas observadas de las reales:

a) Las pautas de segregación y migración de las ballenas a y desde las áreas de captura. Con anterioridad se ha visto que la ballena de aleta no se distribuía aleatoriamente ni en el espacio ni en el tiempo y determinados componentes poblacionales pueden ser más accesibles en una época del año o en una zona determinada que en otra. Por ejemplo, se ha visto que las hembras gestantes iniciaban su migración a aguas cálidas antes que el resto de la población, por lo que una campaña desplazada hacia el final de la temporada infraestimarán la proporción de hembras grávidas.

b) El término de "hembra gestante" es en sí una categoría pobremente definida. Especialmente desde que se realiza el corte ventral de refrigeración, la posibilidad de que un feto se pierda y la hembra sea erróneamente catalogada como ovulante es relativamente importante. Aun cuando no se realice el corte o éste no afecte al útero, la diferenciación entre ovulantes y gestantes en los primeros estadios de desarrollo es difícil. La situación en el

caso de las lactantes y ovulantes simultáneas es idéntica, con el agravante además de que los cuernos uterinos suelen hallarse dilatados haciendo aún más imprecisa la determinación.

c) Las hembras lactantes están protegidas, por lo que este componente poblacional tenderá a estar subrepresentado. Su incompleta contribución en el cómputo de las hembras maduras producirá un proporcional aumento de las hembras gestantes observadas en la captura.

La primera de estas causas de desvío (a) no puede evitarse con la información actualmente disponible sobre las pautas de distribución del stock, por lo que debemos limitarnos a considerar que puede ser una posible fuente de desvíos.

La causa b puede intentar corregirse aplicando sistemas como los desarrollados por Martin (1982b), aunque el efecto distorsionador de los errores de catalogación es reducido. En la población estudiada, por ejemplo, tan sólo se han encontrado dos hembras ovulantes que, en caso de haber sido incorrectamente catalogadas, no representarían una variación de importancia en los valores calculados (estas dos hembras son tan sólo un 1.25% del total de las sexualmente maduras). Hay que recordar que los ejemplares con problemas de catalogación no han sido considerados en el cálculo de los porcentajes.

La tercera causa es sin duda la fuente de desvío más importante. Si las hembras lactantes están subrepresentadas en la captura, automáticamente todos los otros componentes resultan sobreestimados. A menudo se ha supuesto que, si la captura se efectuaba en verano, la mayoría de lactantes ya había destetado, pasando a la categoría de hembras en reposo sexual. En consecuencia, el porcentaje de lactantes existentes en la población se consideraba insignificante, despreciándolo en el cómputo de la tasa de fecundidad. Esta aprecia-

ción es absolutamente incorrecta, ya que, aunque sea cierto que el destete se produce antes o durante la campaña, la catalogación se realiza en la factoría en base a las características del ejemplar y una ballena será considerada como lactante hasta, posiblemente, varios meses después del destete.

De hecho, es probable que, si la captura fuese realmente un proceso aleatorio, el número de lactantes sería semejante al de gestantes, o si se considera el efecto de una tasa de mortalidad que afecte a las gestantes, ligeramente inferior.

Martin (1982b) estimó, a partir de la curva de desarrollo fetal, que tan sólo un 30% de las hembras que durante la temporada han sido lactantes al llegar la campaña de caza son reconocidas como tales en aguas islandesas. Se considera que los partos en el Atlántico norte tienen lugar durante diciembre y enero, por lo que, asumiendo una lactancia de siete meses en B.physalus (Lockyer, 1984b), el destete debe producirse en julio y agosto. Como además la involución de la glándula mamaria es un proceso lento (Mackintosh y Wheeler, 1929), no es probable que una hembra que durante la primera mitad del año haya sido lactante sea catalogada como estando en reposo sexual hasta, como mínimo, septiembre u octubre. Con anterioridad a esta fecha la práctica totalidad de hembras que hayan sido lactantes presentarán todavía una glándula de aspecto funcional. Además, el hecho de que en Islandia no se capturen prácticamente hembras con la glándula mamaria desarrollada evidencia que los arponeros son capaces de seleccionar sus capturas o, lo que es lo mismo, que la lactancia se halla aún en su apogeo y la relación entre la madre y la cría es todavía suficientemente estrecha como para ser claramente advertida.

En el apartado 6.16. se trata con detalle este aspecto, por lo que aquí nos limitaremos a considerar que el número de hembras lactantes en la población (L) es igual al de gestantes (G) que han sobrevivido a una tasa de mortalidad Z.

$$L = G \cdot e^{-Z}$$

Lógicamente, el valor resultante será mucho mayor al que se obtendría aplicando la metodología de Martin (1982b), por lo que la tasa de fecundidad de la población será proporcionalmente menor.

Entonces, definiendo:

O: número de hembras ovulantes

R: número de hembras en reposo sexual

GL: número de hembras gestantes y lactantes a la vez

OL: número de hembras ovulantes y lactantes a la vez

M: número total de hembras maduras de todas las categorías

tendremos que:

$$M = O + R + GL + OL + G + L$$

En nuestra muestra $GL = OL = 0$, por lo que la ecuación resultantes es:

$$M = O + R + G + L$$

o lo que es lo mismo:

$$M = O + R + G + Ge^{-Z}$$

Dado que en las ballenas examinadas:

$$O = 2$$

$$G = 63$$

$$R = 44$$

Y considerando que Z es 0.10, la tasa de fecundidad de la población resultante será 0.380.

Si la estima se hubiese realizado de una manera cruda, es decir, a partir del cociente entre gestantes y el total de las maduras, la tasa de fecundidad observada sería de 0.399. En nuestro caso no hay una gran diferencia entre ambos cálculos ya que las lactantes no se protegieron adecuadamente. Sin embargo, en pesquerías como la islandesa, caracterizadas por un elevado nivel de selección en este sentido, la diferencia puede ser sustancial.

De hecho, los resultados de la TFR obtenidos por Martin (1982b) son casi del 50%, es decir, que la práctica totalidad de hembras maduras en una campaña dada eran gestantes o lactantes. De ser cierta esta situación y teniendo en cuenta la cronología de la captura y del ciclo reproductor, no podría existir, como en la práctica existe, un 40% de hembras maduras en estado de reposo sexual.

Otro método para evaluar la TFR es el desarrollado para las poblaciones de B.borealis del hemisferio sur (IWC, 1980, p. 494-495), que se resume en la ecuación:

$$TFR = \frac{1.05 \text{ TFO}}{1 + \text{TFO}}$$

Esta fórmula asume una protección total de las hembras lactantes por lo que, en caso de que alguna resulte capturada no debe computarse en la estima de la TFO. El método tiene el inconveniente de que asume unas tasas fijas de ovulación durante la lactancia, pero, en conjunto, da un resultado que puede considerarse bastante cercano al real.

Aplicándolo a nuestra población, en donde la TFO si no se considera la captura de lactantes sería:

$$TFO = \frac{P}{P + O + R} = \frac{63}{63 + 2 + 44} = 0.578$$

y

$$TFR = 0.384$$

que es un valor muy semejante al estimado por el primer método (0.380). La tasa real de fecundidad debe considerarse, pues, cercana a estos niveles. Ello significa que, en promedio, las hembras maduras tendrían unas dos gestaciones cada cinco años, aproximadamente.

Hay que decir, finalmente, que es posible que esta tasa esté ligeramente sobreestimada por otro motivo. Tomilin (1957) señaló que las hembras gestantes tienen los movimientos más torpes, por lo que el éxito de captura de las ballenas en ese estado acostumbra a ser superior al normal en el resto de la población. Este efecto no ha podido ser detectado en el presente estudio aunque se considera que, de existir, el desvío introducido es de reducida magnitud.

6.1.6. LACTANCIA

6.1.6.1. Criterios para la evaluación de la lactancia.

Mackintosh y Wheeler (1929) establecieron la duración de la lactancia en B. physalus en 6 o 7 meses a partir del parto y posteriores investigaciones han tendido a confirmar este plazo. Como veíamos en el apartado 6.1.5.2., el máximo de nacimientos en la población estudiada debe producirse durante el mes de diciembre, por lo que el destete tendrá lugar en junio o julio, justo durante la primera parte de la campaña ballenera.

El destete, tanto desde el punto de vista de la independencia de la cría como de la fisiología de la madre, no debe ser un cambio brusco de condición sino que debe tratarse de un proceso paulatino que puede prolongarse durante varias semanas o incluso meses. Muchas de las ballenas capturadas en verano se hallan, pues, en esta fase de transición de la lactancia al reposo sexual.

En estas condiciones es lógico que a menudo resulte difícil adscribir algunas de las hembras examinadas a una categoría concreta. La cantidad de leche presente en la glándula, por otra parte, es un mal indicador de la actividad lactante de la ballena ya que es frecuente que se produzcan pérdidas importantes durante la muerte y el remolque del ejemplar a la factoría. Especialmente si el estado del mar no es bueno, el cuerpo de la ballena abarloada suele golpear el costado del barco, presionando las glándulas mamarias y produciendo una pérdida de leche. Además, Chittleborough (1958) vio que, al menos en la yubarta, puede haber leche presente en la glándula aún después del destete.

Masaki (1976) examinó varios de los posibles criterios biológicos para evaluar la actividad lactante y concluyó que el espesor de la glándula mamaria en su punto medio era el indicador más fidedigno. Partiendo de este principio y considerando además la abundancia de leche en la glándula (aunque no su escasez), las ballenas fueron catalogadas

en las categorías de "lactantes" o "en reposo", aunque debe tenerse siempre presente que la segunda es consecuencia próxima de la primera.

6.1.6.2. Desarrollo de la glándula y categoría reproductiva.

Hasta la pubertad, la glándula mamaria va creciendo con el resto del cuerpo por lo que es posible detectar un débil pero significativo incremento de su espesor con la edad ($p < 0.002$).

Al alcanzar la madurez sexual la situación no varía mucho y la glándula permanece en estado de desarrollo semejante al de inmadurez. Los primeros estadios de la primera gestación tampoco parecen - afectar mucho a la glándula y no es hasta el momento en que el feto tiene un tamaño considerable y se aproxima el parto, cuando la mama comienza a desarrollarse de un modo apreciable. En las hembras multíparas la situación es idéntica, aunque es posible que la hipertrofia glandular se inicie en etapas más tempranas de la gestación. En la figura 6.20 puede observarse la relación entre el espesor de la mama y la talla del feto en este último grupo de gestantes. La correlación entre ambas variables es significativa ($p < 0.05$).

Lógicamente, es durante la lactancia cuando la glándula experimenta su máximo desarrollo, alcanzando espesores unas diez veces superiores a los de inmadurez o a los de las primeras etapas de la gestación. Hacia el final de la lactancia la glándula va reduciéndose poco a poco, aunque la variabilidad individual no deja ver muy clara esta relación. En la figura 6.21 se ha representado la relación entre el día de captura y el espesor de la glándula y, aunque la regresión tiene una pendiente negativa indicando que las ballenas se acercan al destete, la correlación tiene unos niveles de significación bajos ($p > 0.1$).

Mackintosh y Wheeler (1929) ya sugirieron que la involución de la glándula mamaria era un proceso lento. Rice y Wolman (1971) vieron, no obstante, que al cabo de unos seis meses del destete, la mama de la ballena gris ya tenía el aspecto típico de las hembras en reposo reproductivo.

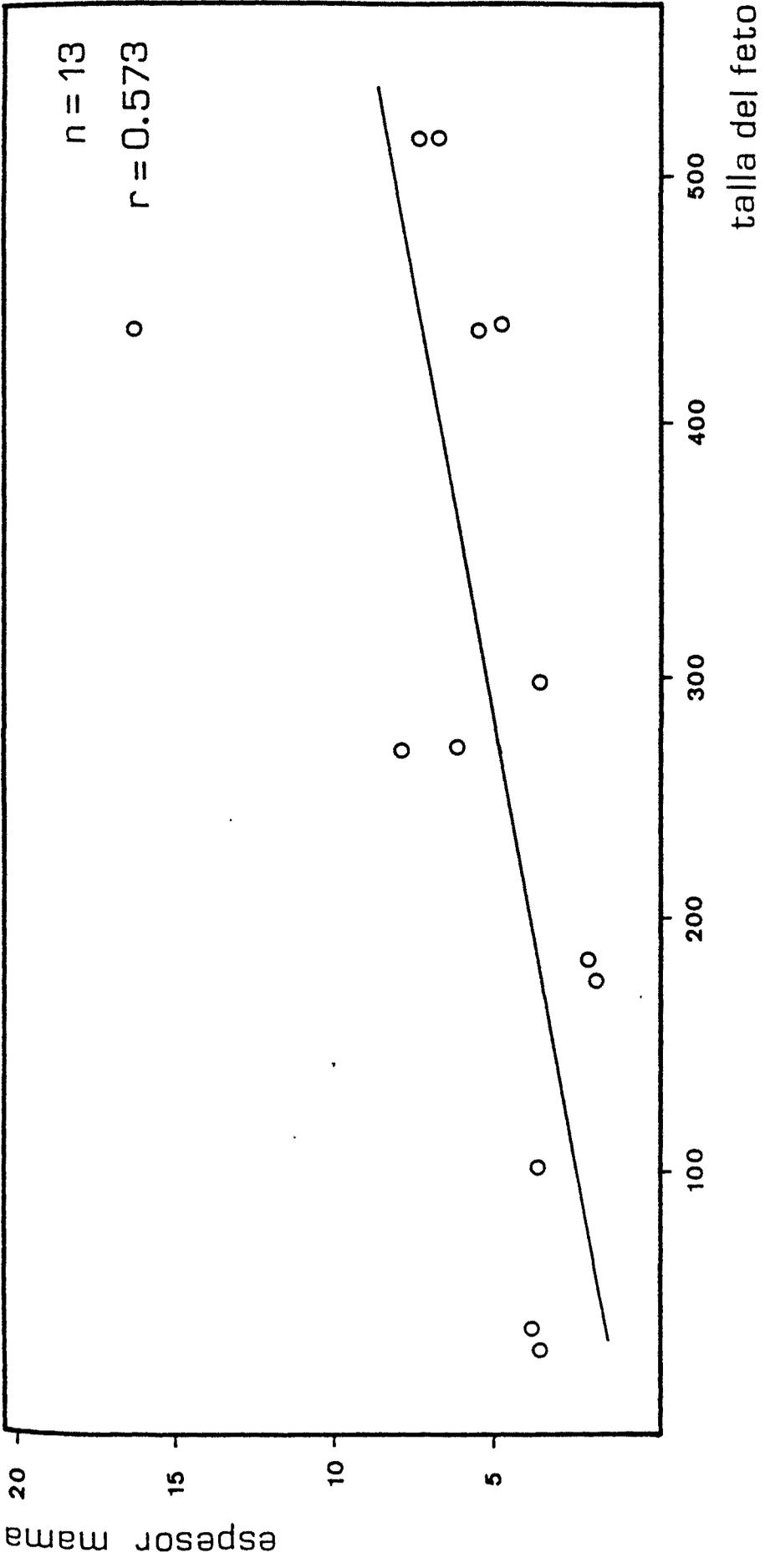


Figura 6.20.- Relación entre el desarrollo de la glándula mamaria y el crecimiento del feto en las hembras multi-paras.

Sin embargo, al ser el paso de una categoría a otra paulatino, la diferenciación es difícil. En este punto de la discusión puede ser útil estudiar la relación entre la involución de la glándula mamaria y la del cuerpo de ovulación. Como veremos en el apartado 6.1.7, la reducción del cuerpo lúteo es rápida inmediatamente después del parto, pero se enlentece después. Durante la lactancia el cuerpo de ovulación, ya transformado en albicante, prosigue su regresión paulatinamente. Primero Best (1968) en el cachalote y después él mismo u otros investigadores en otras especies de cetáceos han visto que el proceso de involución de la mama y del mayor de los cuerpos albicantes presente en los ovarios seguían un ritmo paralelo (Masaki, 1976; Best, 1977; 1982).

Como consecuencia, el tamaño del mayor de los cuerpos albicantes al final de la lactancia debería ser similar al de las hembras en reposo sexual. En la figura 6.22 se ha representado la relación entre el diámetro medio del mayor de los cuerpos de ovulación y el espesor de la glándula mamaria, tanto en hembras lactantes como las que están en reposo. Como puede verse, la tasa de involución no varía al pasar de una categoría a otra y existe una buena continuidad entre ellas en ambas variables, siendo la correlación significativa ($p < 0.05$).

Hay que señalar que algunos puntos que se separan claramente del resto de la gráfica, mostrando un diámetro del cuerpo albicante mucho mayor de lo usual para el espesor de la mama de que se trate, pueden deberse a ovulaciones producidas durante la lactancia, es decir, más recientes y en un grado de involución menor que la del parto generador de la lactancia. Como se ha visto con anterioridad, sin embargo, la incidencia de estas ovulaciones durante la lactancia es relativamente reducida (apartado 6.1.4.4).

Masaki (1976), que estudió el tema en B.borealis, vió que el espesor del panículo adiposo también se reducía de modo paralelo a la glándula mamaria, aunque la variabilidad individual era importante y el grado de correlación relativamente bajo. La contracción del útero, por otra parte, es relativamente rápida después del parto y, si bien es cierto que las lactantes muestran todavía unos cuernos uterinos algo más distendidos que las post-lactantes, la variación es mínima. Al pare-

cer, el análisis histológico tampoco permite distinguir con claridad el estado de lactancia (Lennep y Utrecht, 1953).

La adscripción de las hembras que se hallan en situación intermedia es difícil y, lo que es peor, subjetiva. Hay que recordar que, como se vio en el apartado 6.1.5.3., la discriminación entre una categoría reproductiva u otra es importante cuando se desee establecer la tasa de fecundidad de la población y un error en la adscripción producirá desvíos importantes en esta tasa.

A un nivel general, sin embargo, el espesor de la glándula mamaria es un buen indicador del estado del ciclo en el que se halla la hembra. En la figura 6.23 puede verse la distribución de frecuencias de esta medida en cada categoría.

En las inmaduras, todas las mamas muestran un espesor inferior a los 5 cm, con una media de 2.3 cm. En las gestantes el valor medio ya es más elevado (5.4 cm) aunque la mayoría presentan espesores entre los 2 y 5 cm, a excepción de unas pocas con un grado de desarrollo similar al de las lactantes, posiblemente por hallarse en las últimas etapas de la gestación. En las lactantes es donde la glándula alcanza lógicamente su mayor espesor (media = 21.1 cm), aunque la variabilidad es muy grande al tratarse de hembras en puntos distintos de la lactancia. Entre las que se hallan en reposo reproductivo la variabilidad también es relativamente grande por hallarse algunas de ellas muy cercanas a la post-lactancia; el valor medio de los espesores de glándula de esta categoría es, no obstante, claramente inferior al de las lactantes (8.3 cm) aunque superior a las gestantes.

Estas variaciones concuerdan bien con la pauta observada en otras especies de grandes cetáceos (Laws, 1961; Rice y Wolman, 1971 ; Masaki, 1976).

Es interesante hacer notar, además, que las sucesivas repeticiones del ciclo van produciendo un aumento progresivo de la glándula por lo que, después de cada lactancia, ésta no involuciona hasta el nivel inicial sino que permanece con unas dimensiones ligeramente mayo-

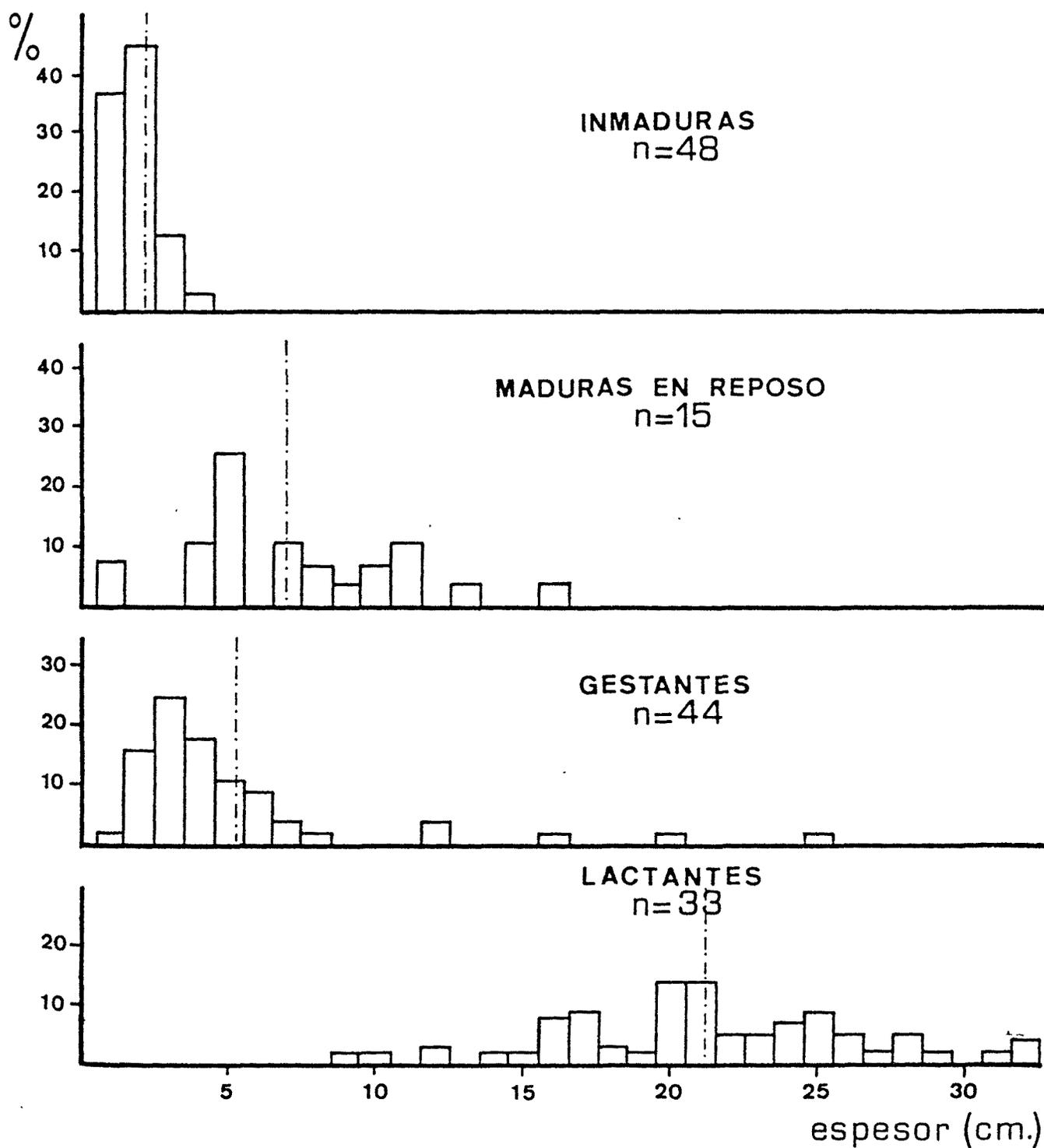


Figura 6.23. - Distribución de frecuencias de espesor de la glándula mamaria en las distintas categorías reproductivas.

res. En las ballenas examinadas se observa, por ejemplo, una correlación altamente significativa ($p < 0.001$) entre el espesor de la mama y la edad de las multíparas. En las otras categorías reproductivas de la madurez (lactantes y en reposo) esta relación no es tan clara, sin duda debido a la gran variabilidad individual en el grado de desarrollo de la glándula. Nishiwaki y Hayashi (1950) y Nishiwaki y Oye (1951) observaron una relación similar en varias especies de ballenas antárticas.

6.1.6.3. El destete.

Como se ha comentado en el apartado anterior, no existe un método fiable para discriminar entre las hembras lactantes y las post-lactantes. Por este motivo, resulta también difícil establecer la época en que se produce éste o , lo que es lo mismo, la duración de la lactancia.

Mackintosh y Wheeler (1929) establecieron primero la talla en la cual la cría comenzaba a ser capaz de comer krill y, a partir de la curva de crecimiento de ésta, estimaron la duración de la lactancia de B. physalus en 6-7 meses.

Dejando a parte el hecho de que la curva se realizó en base a un número elegido de ejemplares y que la natural selección de los arponeros por los animales de mayor talla - especialmente importante cuando se trata de ballenas de reducido tamaño - tendió probablemente a sobreestimar la curva, el punto crítico en la estima de Mackintosh y Wheeler (1929) es la talla de destete establecida.

Estos investigadores dedujeron la talla de 12 m después de estudiar cuatro ejemplares de tamaños entre 12.3 y 13.55 m, de los cuales dos tenían krill en sus estómagos, uno lo tenía vacío y el otro tenía leche. También observaron un aumento brusco en la tasa relativa de crecimiento de las barbas en los ejemplares entre 12 y 13 m. Sin embargo, ellos mismos refieren haber encontrado al menos un ejemplar de más de 13 m con leche en su estómago y citan dos ballenas de aleta del Atlántico Norte, uno a de 12.2 y otra de 13.7 m de longitud, que al

parecer todavía eran lactantes. No se sabe con certeza si las primeras etapas de crecimiento son semejantes en el hemisferio Sur y el Norte o, por el contrario, la diferencia de tamaño observada en los animales adultos ya es tangible en las crías, por lo que es algo inseguro extrapolar los parámetros de un área a otra.

Laws (1961) confirmó los resultados de Mackintosh y Wheeler, pero Best (1966) describió al menos dos casos de crías de ballenas de aleta, claramente lactantes, de más de 15 m de talla y que, al parecer, habían sido amamantadas durante al menos un año.

Entre las ballenas examinadas para el presente estudio, tan solo se observaron ejemplares de tamaño tan reducidos durante la campaña de 1980, caracterizada por un nivel de selección de las capturas casi nulo.

En la tabla 6.12 se detalla la información sobre las seis ballenas que pueden considerarse como crías. Todas ellas tenían ya formada una banda de crecimiento en el cono de cera, a excepción de una que se hallaba a medio formar. En tres de los casos no se observó contenido alguno en el preestómago, aunque la presencia de leche tampoco habría sido posiblemente notificada en caso de haber existido. En un ejemplar este dato no fue tomado y, en los dos restantes, se encontraron cantidades apreciables de krill. Hay que hacer notar que en 1980, año en que fueron capturados estos ejemplares, todavía no se le practicaba el corte ventral a la ballena y que todos ellos fueron capturados entre julio y agosto que son los meses de mayor abundancia de eufausiáceos, por lo que la no presencia de krill es probable que sea indicadora de que se trataba de crías lactantes.

En el apartado 2.2.2.2. veíamos que las barbas tenían un crecimiento isométrico con la talla a lo largo de toda la vida de la ballena a partir del destete. En general, el índice se mantenía bastante constante entre 3.3 y 3.5. En las supuestas crías de la tabla 6.12 al menos dos presentaban valores claramente inferiores a los márgenes normales de variación de los adultos, y dos más se hallan en el umbral inferior aunque ya dentro de estos márgenes.

Talla	Sexo	Fecha de captura	Edad estimada	Longitud barba	Indice barba	Contenido estomacal	Número
12.1 m	Macho	12.7.80	1	31 cm	2.6	Vacío	80037
12.7 m	Macho	22.8.80	0.5	32 cm	2.5	Vacío	80116
14.0 m	Macho	12.8.80	1	42 cm	3.0	?	80097
13.4 m	Hembra	12.7.80	1	47 cm	3.5	Vacío	80035
13.9 m	Hembra	2.8.80	1	46 cm	3.3	Lleno	80078
14.8 m	Hembra	21.7.80	1	46 cm	3.1	Lleno	80064

Tabla 6.12.- Información sobre los ejemplares capturados en su primer año de vida. Índice de barba: longitud barba x 100 / talla ballena.

Al no haber encontrado leche en sus estómagos no puede asegurarse que algunos de estos animales fuesen crías, pero es probable, que al menos los dos machos de menor tamaño sí lo fuesen. Ello indicaría una talla de destete cercana a los 13 m y coincidiría con los datos referidos por Mackintosh y Wheeler (1929) del Atlántico Norte.

Esta talla relativamente elevada, junto a la presencia de crías de estas dimensiones en la captura de los meses de julio y agosto, la frecuente captura de hembras con glándulas en perfecto estado de desarrollo hasta como mínimo el mes de septiembre y el escaso grado de involución de las mamas de las hembras lactantes examinadas a lo largo de la campaña, sugieren, considerando el máximo de concepciones en diciembre, que la lactancia se prolonga durante un período más largo de tiempo del comunmente admitido para B. physalus. Es posible que algunas hembras desteten a sus crías en julio y agosto (séptimo y octavo mes), pero es probable que un elevado porcentaje de ellas no lo haga hasta septiembre u octubre (noveno y décimo mes).

Una conclusión de este tipo, en caso de ser comprobada, modificaría sustancialmente las estimas de las tasas de fecundidad establecidas en la mayoría de poblaciones del Atlántico Norte.

6.1.7. EL ANESTRO

Muchos de los aspectos del anestro han sido estudiados en el apartado anterior, cuando se comentaba el paso de la hembra de la lactancia al reposo sexual. De hecho, el anestro es la peor conocida de las fases del ciclo reproductivo de los balaneoptéridos, ya que son raras las pesquerías que se desarrollan durante este período.

Su duración depende, lógicamente, de la lactancia. Si admitimos la hipótesis de Mackintosh y Wheeler de que el destete se produce a los seis o siete meses después del nacimiento, el anestro se extenderá desde junio o julio hasta diciembre. Si, por el contrario, consideramos que la lactancia se prolonga hasta octubre o, incluso, noviembre, el anestro se verá reducido a un período de tan solo dos o tres meses.

Durante el anestro los cuerpos ováricos involucionan progresivamente, siguiendo la pauta de reducción que se observaba en las hembras lactantes. En la figura 6.24 se ha representado la regresión progresiva de los cuerpos albicantes en los ovarios de cuatro ballenas de edades representativas. En los animales de edad más avanzada, donde la involución de los cuerpos más antiguos es máxima, el tamaño de éstos oscila entre los 10 y los 20 mm de diámetro. Dado que el promedio de los diámetros de los cuerpos lúteos examinados es de 112 mm (n=47), la regresión representa una reducción de los cuerpos de ovulación hasta el 9-18 % como mínimo de su tamaño original. Estos porcentajes son similares a los que se han observado en otras especies de grandes cetáceos (Laws, 1961; Best, 1967; 1982; Gambell, 1968).

Por otra parte, durante el anestro el cuerpo de la ballena se recupera de la gestación y la lactancia sufridas. La glándula mamaria se reduce hasta alcanzar los niveles típicos del reposo sexual y el útero completa su reducción también a las dimensiones originales.

AL final de esta etapa, la hembra se hallará de nuevo lista para iniciar un nuevo ciclo estral, probablemente en los meses de diciembre o enero.

6.1.8. CRECIMIENTO Y DESARROLLO DEL ÚTERO

Al igual que el ovario, el útero es un órgano profundamente afectado por los procesos reproductivos y puede servir de indicador del estado fisiológico en el que se encuentra la hembra.

El ciclo estral va acompañado de importantes cambios histológicos en la mucosa uterina, por lo que un examen microscópico de ésta permite en general apreciar la etapa reproductiva en que se halla la ballena (Matthews, 1948; Lockyer y Smellie, 1984). Las dimensiones del útero, por otra parte, son también un fiel reflejo del ciclo estral y son de gran utilidad para la catalogación sexual de la hembra.

Cuando un mamífero pasa del anestro al proestro y de modo paralelo al crecimiento folicular la pared uterina, en especial el endometrio, comienza a engrosarse hasta alcanzar un máximo en el estro.

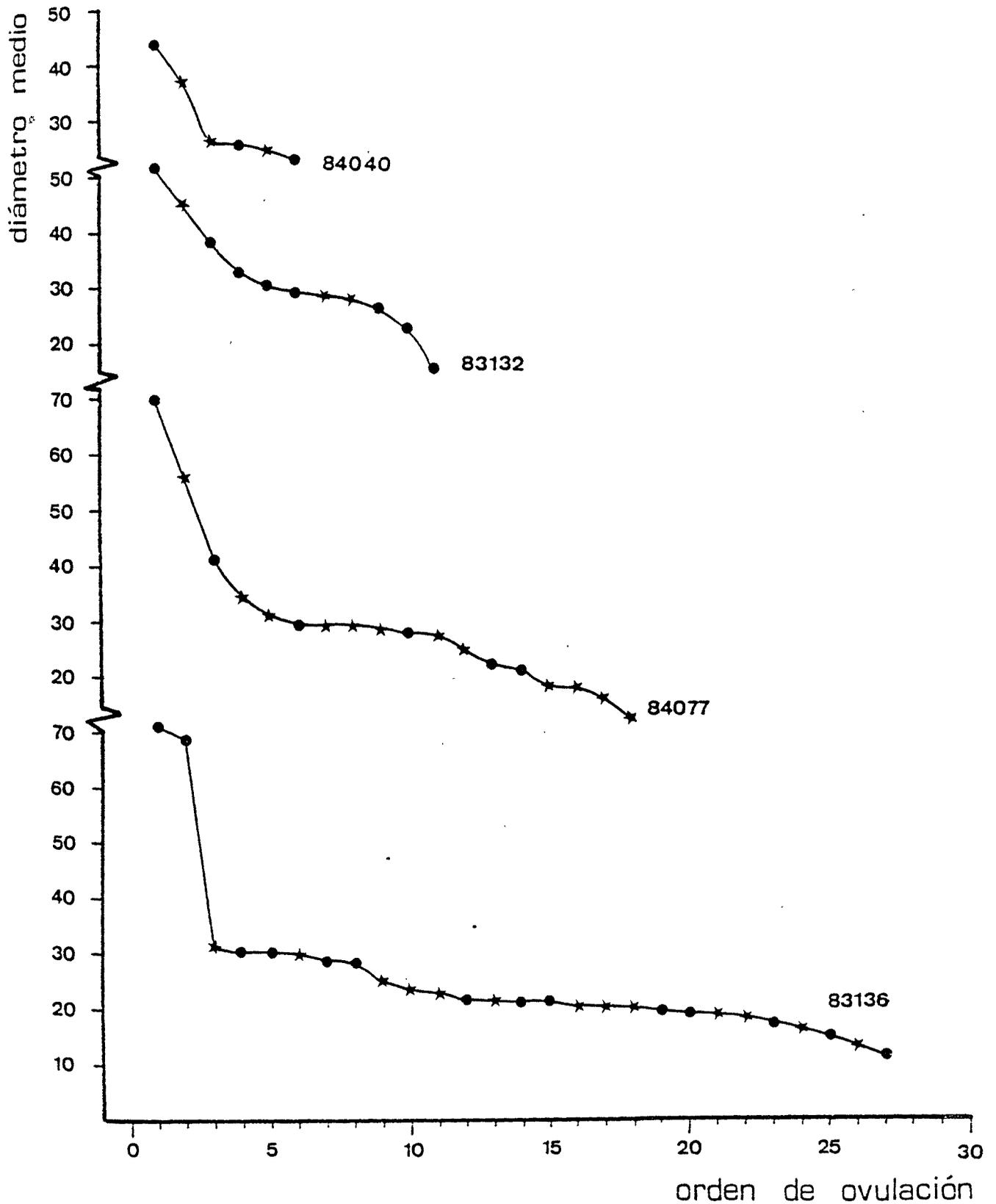


Figura 6.24.- Regresión de los cuerpos albicantes : relación entre su diámetro medio y su orden estimado de ovulación en cuatro pares de ovarios de edades seleccionadas.

Si la hembra no queda grávida en esta ovulación se inicia el metestro, durante el cual el útero disminuye de tamaño al haber una pérdida de líquido por parte de los tejidos del endometrio, volviendo poco a poco a la situación anterior al proestro (Frazer, 1969).

Si por el contrario tiene lugar una gestación, los cambios histológicos son aún más aparentes y el útero deberá dilatarse a fin de permitir el crecimiento del feto. El útero de los cetáceos es bicorne y el embrión se sitúa en uno de los cuernos, generalmente orientado de forma que la porción caudal del feto es la más próxima a la cérvix. Por este motivo, cuando el embrión comienza a crecer, la parte más ancha de su cuerpo (i.e. a la altura de los cóndilos occipitales) se halla situada en el interior de los cuernos uterinos. Dado que esta región del útero es muy estrecha (entre 5 y 10 cm en las hembras inmaduras de B. physalus) la dilatación necesaria para dar cabida al feto es importante y puede utilizarse como indicadora de preñez en los casos dudosos.

El cuerno uterino libre suele estar ocupado por el alantoides (Slijper, 1956) por lo que, aunque no alcanza las dimensiones del ocupado por el feto, también sufre una dilatación importante.

En la figura 6.25 se ha representado la relación entre la edad de la ballena y el diámetro de sus cuernos uterinos en cada etapa del ciclo reproductivo.

Durante la inmadurez, las dimensiones del útero aumentan de manera paralela al resto del cuerpo. Es posible que las primeras ovulaciones produzcan un ligero incremento de su desarrollo, pero la limitada información que disponemos de hembras ovulantes no permite aventurar hipótesis en este sentido.

La primera gestación, sin embargo, produce en seguida una dramática dilatación uterina, proporcional al desarrollo del embrión. Como puede verse en la fig. 6.26, la relación entre el diámetro de los cuernos uterinos y la talla del feto es muy clara, con una correlación altamente significativa ($p < 0.001$). Ello permite pues, excepto en los estadios muy iniciales de la gestación, el poder detectar la

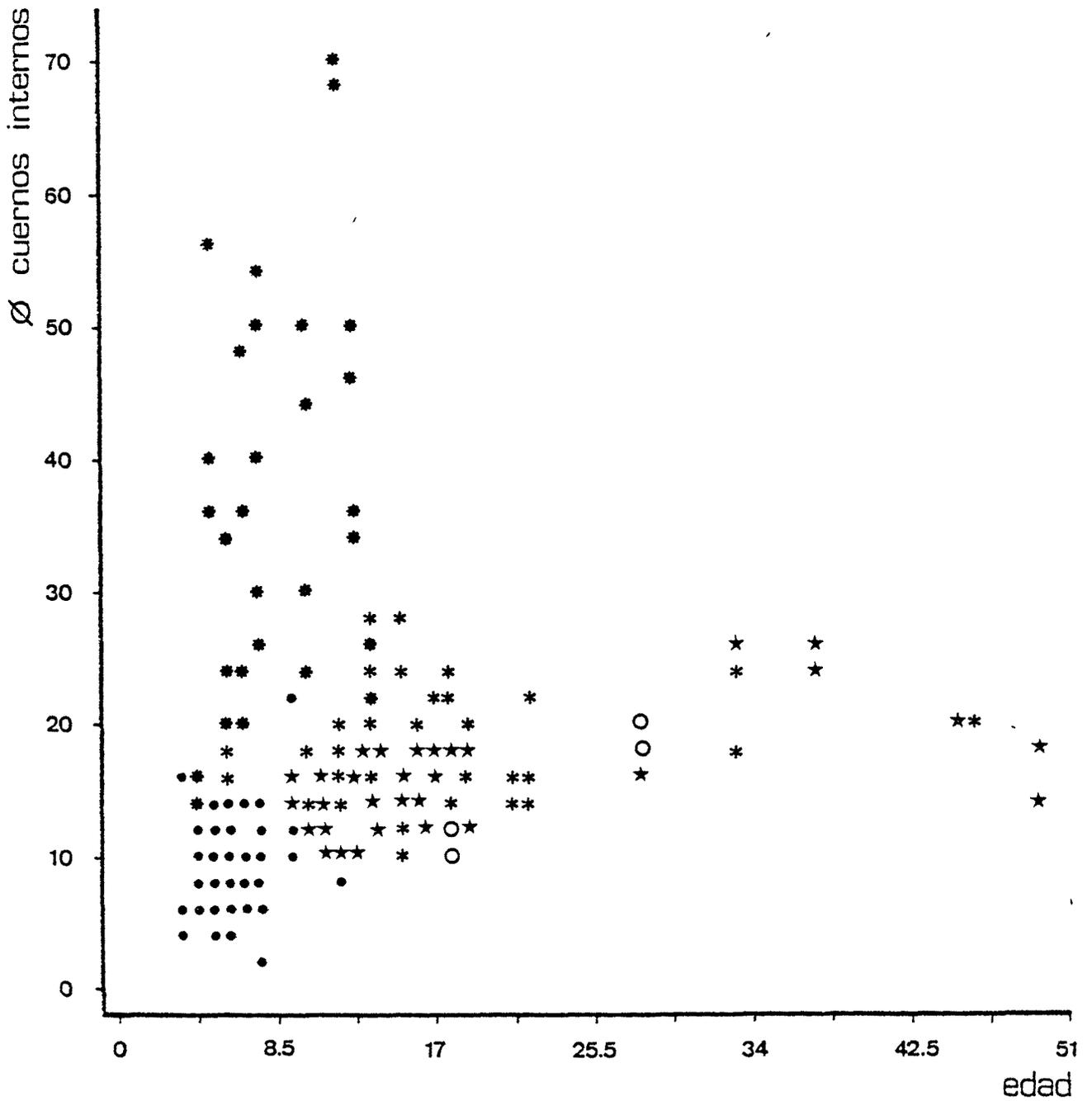


Figura 6.25.- Relación entre el diámetro de los cuernos uterinos y la edad en los distintos estados reproductivos de la hembra de B.physalus.

● Inmaduras * Gestantes * Lactantes * Maduras
○ Ovulantes

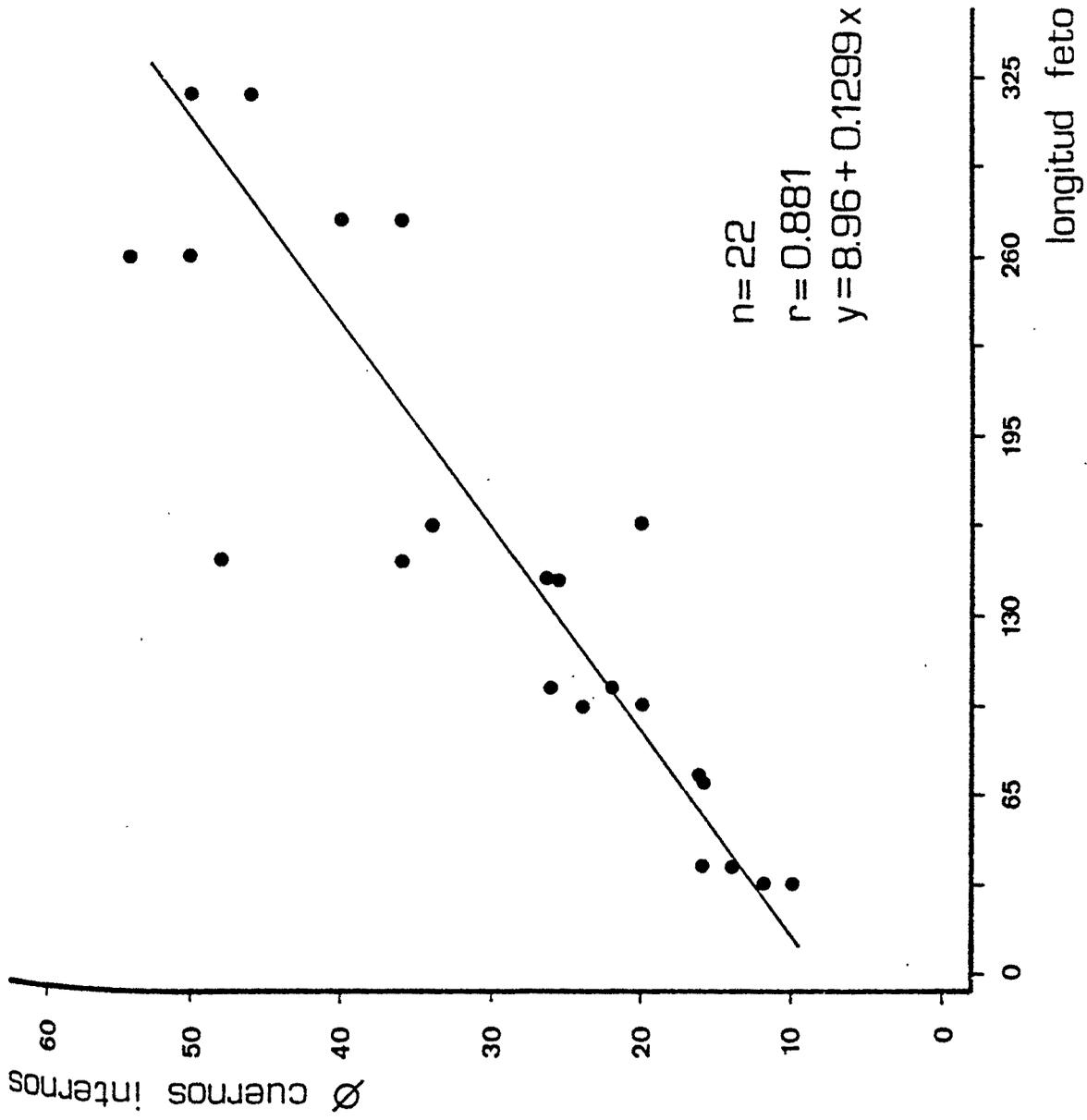


Figura 6.26.- Dilatación de los cuernos uterinos para permitir el crecimiento fetal.

gravidez aunque el feto se haya perdido por causa del corte de refrigeración ventral.

Después del parto el útero se reduce aunque nunca llega a alcanzar de nuevo las dimensiones propias de la inmadurez, sino que se queda en un tamaño algo mayor. La reducción es lenta y las hembras lactantes muestran todavía una anchura de los cuernos mayor a la normal en las hembras que se hallan en reposo sexual (ver figura 6.25).

Las sucesivas gestaciones van, sin embargo, dilatando poco a poco el útero y las ballenas de edad avanzada presentan diámetros de los cuernos superiores a las jóvenes de su misma categoría reproductiva. En la tabla 6.13 se detallan los estadísticos de correlación entre las medidas de útero y el número de ovulaciones anteriores y la edad. En las hembras lactantes la correlación no es significativa, probablente debido a que la muestra está constituida por ballenas en distinto estado de regresión uterínica; en las maduras en reposo sexual, por el contrario, existe una correlación positiva altamente significativa, tanto con la edad como con el número de ovulaciones.

6.1.9 CONSIDERACIONES GENERALES SOBRE LA DINÁMICA REPRODUCTIVA DE LA POBLACIÓN.

La fecha de captura de las hembras que se hallan, o bien en situación de proestro o metaestro, o bien en clara ovulación (apartado 6.1.3. y figuras 6.3 y 6.9) no permite observar ninguna tendencia en el tiempo ni sugiere que haya una época en que se produzca una mayor incidencia de ovulaciones. El número de ejemplares que se halla en esta situación es muy reducido, por lo que es razonable suponer que el estro suele producirse fuera de la temporada de captura y, probablemente, en fechas alejadas de ésta.

Sin embargo, un cierto porcentaje de hembras puede experimentar un estro en verano. Una de las ballenas lactantes presentaba un cuerpo albicante demasiado grande como para provenir del cuerpo lúteo responsable de la gestación (figura 6.22), por lo que debía provenir de una ovulación post-parto en primavera o verano. Dos hembras más, ni gestantes ni lactantes, se hallaban en aparente ovulación en el

	Inmaduras	Maduras en reposo	Lactantes
D.C. / Edad	Correlación 0.306	0.663	0.138
	n 144	32	48
	Significación 0.005	0.001	N.S.
D.C. / N° C.A.	Correlación -	0.640	0.175
	n -	34	55
	Significación -	0.001	N.S.

Tabla 6.13.- Estadísticos de entre el diámetro de los cuernos uterinos (D.C.) y la edad, y entre este mismo parámetro y el número de cuerpos albicantes (N°C.A.)
N.S.= Correlación no significativa.

momento de su captura y es posible que un reducido número de ballenas se hallasen también próximas a una ovulación, aunque resulta difícil concretar su número exacto. Ello significaría que, como mínimo, un 2% de las lactantes y un 5% de las hembras en reposo experimentan ovulaciones en verano.

Ninguna de estas ovulaciones parece haber resultado en una gestación, aunque parece que la tasa de fecundidad de estos estros fuera de temporada puede depender de la densidad poblacional, pudiéndose incrementar cuando ésta se reduce (Laws, 1961). En Islandia, Lockyer y Brown (1977) estimaron que un 33% de las ovulaciones de B. physalus en verano resultaban en un embarazo, aunque esta cifra parece muy alta y puede deberse al reducido tamaño muestral de que se deriva.

Por otra parte, tanto el incremento en la abundancia como en el área folicular (tablas 6.1 y 6.2) de las hembras inmaduras sustentan la evidencia de que las ovulaciones de estas ballenas van a producirse en otoño y alcanzarán su máxima frecuencia probablemente unos meses más tarde.

El análisis de la curva de crecimiento del feto (apartado 6.1.5.2.1.4) es concluyente en este caso. El máximo de las concepciones se produce en enero, por lo que las ovulaciones deben darse en fechas anteriores pero muy cercanas. La dispersión relativamente importante del grado de desarrollo de los fetos indica, no obstante, que las ovulaciones y las concepciones, aunque siendo más frecuentes hacia el centro del invierno, se extienden a lo largo de varios meses, desde el otoño hasta la primavera. A grandes rasgos, este ciclo se corresponde bien con el observado en la misma especie en aguas antárticas (Laws, 1959b), aunque con un lógico desfase de seis meses en su cronología.

La gestación dura 11 meses, al cabo de la cual nace una cría de unos seis metros de talla, que será amamantada hasta que alcance un tamaño de 12-13 m. No está claro, sin embargo, cual es la duración exacta del período de lactancia, aunque existen indicaciones de que es considerablemente más largo de lo que se ha estimado en estudios de esta especie en otras aguas (Mackintosh y Wheeler, 1929; Laws, 1961), posiblemente prolongándose hasta los 9 o 10 meses posteriores al parto.

Después del destete la hembra puede experimentar alguna ovulación, aunque la mayoría no lo hace, permaneciendo sexualmente inactivas hasta el estro invernal, unos 2 o 3 meses más tarde.

La estructuración reproductiva de la población dependerá lógicamente, del momento en que se realice el estudio. La selectividad de captura afectará, además, de modo diferente a los distintos componentes reproductivos, tendiendo a subrepresentar a las hembras inmaduras y a las lactantes y, quizás, sobrerrepresentando ligeramente a las gestantes.

En la figura 6.27 se ha representado la composición de la población de hembras maduras en clases reproductivas durante la temporada de verano. Los porcentajes expresados se derivan directamente de los resultados de la captura y hay que recordar que el porcentaje de hembras lactantes está posiblemente infraestimado por efecto de la selectividad de los arponeros.

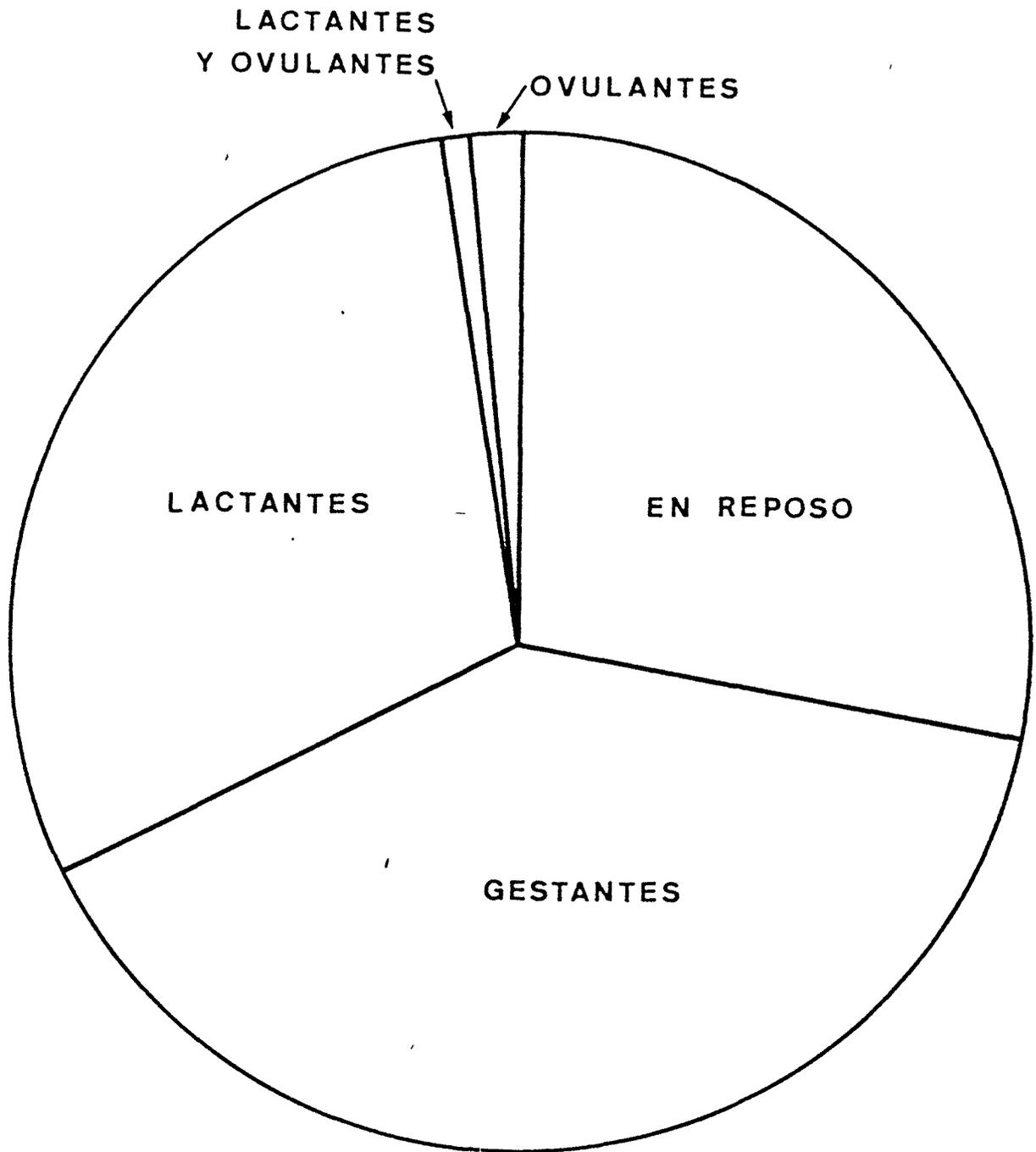


Figura 6.27. - Composición de la población adulta de hembras en clases reproductivas a partir de las capturas en verano.

6.2. REPRODUCCION EN EL MACHO

=====

Desde un punto de vista poblacional, el estudio de la reproducción en el macho de los balenoptéridos tiene una importancia muy inferior al de la hembra. El factor limitante en la eficacia procreativa del stock es el componente femenino y las posibles reacciones denso-dependientes que afecten a la capacidad reproductiva del macho no tendrán trascendencia poblacional a menos quizás que el stock se hallase a unos niveles límite de disminución.

Por otra parte, los procesos reproductivos en los machos son menos complejos que en las hembras. Para su estudio la principal fuente de información ha sido el desarrollo testicular, aunque se han recogido datos de un modo accesorio sobre el crecimiento de otros órganos ligados a la reproducción. De las ballenas examinadas se obtuvieron muestras tisulares y datos pertinentes de un total de 302 machos.

Tradicionalmente, y antes de que el análisis microscópico del proceso de maduración del testículo de B.physalus estuviese totalmente esclarecido, las medidas que se utilizaban para evaluar el grado de desarrollo reproductivo eran el peso testicular y la longitud del órgano copulador. A pesar de que esta última medida fue considerada desde el principio como mucho menos ligada a la capacidad reproductiva que el peso testicular, se ha utilizado en múltiples ocasiones a fin de dilucidar situaciones de madurez confusas, como por ejemplo cuando el peso de un testículo y otro es muy distinto, o cuando ambos testículos se pierden por alguna razón.

Al estar los testículos situados en posición dorsal en el interior del abdomen, muy raramente resultan afectados por el corte de

refrigeración que se le practica a la ballena en el vientre. Sin embargo, se ha creído conveniente estudiar estos parámetros, a fin de disponer de patrones de comparación en la eventualidad de que éstos fuesen necesarios.

6.2.1. EXAMEN HISTOLOGICO DEL TESTICULO

=====

6.2.1.1. Procedimiento de muestreo

=====

En general los testículos son relativamente fáciles de encontrar por diferenciarse bien su túnica albugínea, lisa y brillante, del mesenterio o del resto de tejidos y membranas abdominales.

Después de separarle el epidídimo y pesarlo, cada testículo fue seccionado en sentido transversal en su zona media y se obtuvo de su interior una muestra de pequeño tamaño para el examen microscópico.

Best (1969) demostró que, en el cachalote, el estado de maduración sexual no era uniforme en todo el testículo, sino que variaba según la parte del órgano de que se trataba. Al parecer, en esta especie la maduración se inicia en la parte central del testículo alrededor del eje fibroso, expandiéndose poco a poco radialmente hacia la periferia. En otro estudio similar, esta vez en Balaenoptera acutorostrata, Best (1982) no detectó este tipo de variaciones, observando un proceso de maduración semejante en la zona central y la periférica. Sin embargo, examinando los testículos de Balaenoptera borealis, Masaki (1976) vio que en este rorcual la maduración se iniciaba también en la zona central, pero se extendía primero hacia la parte posterior del testículo, siendo la ventral anterior la última en desarrollarse.

Dada la proximidad taxonómica de esta especie con B.physalus se ha creído conveniente seguir la propuesta de Masaki y recolectar siempre las muestras en la zona media entre la túnica albugínea y el eje fibroso, en la sección transversal media del testículo. De este modo, la probabilidad de detectar un ejemplar ya maduro o en proceso de maduración es máxima.

6.2.1.2. Fijación, conservación y tinción

=====

Las muestras, de un volumen entre 0.5 y 1 cm cúbico, fueron fijadas en una solución alcohólica de Bouin y posteriormente lavadas y transferidas a alcohol isopropílico al 70%, en el que fueron conservadas hasta iniciar el proceso de deshidratación.

Cuando fue posible, la permanencia del tejido en Bouin no se prolongó más de 3 o 4 días. No obstante, si las condiciones logísticas no permitieron el trasvase, las muestras se conservaron en el fijador hasta que aquél fue factible.

Posteriormente a su traspaso a alcohol de 70º, las piezas de tejido fueron deshidratadas, incluidas en parafina y cortadas por medio de un microtomo tipo Minot, ajustándolo a fin de conseguir un espesor de corte de 5 micras. Las muestras se tiñeron con hematoxilina-eosina y se montaron con DPX.

6.2.1.3. Examen microscópico

=====

Mackintosh y Wheeler (1929) y Laws (1961) han producido excelentes y detalladas descripciones de la estructura microscópica del testículo de la ballena de aleta, por lo que en la presente memoria nos vamos a referir tan sólo a aquellos aspectos de relevancia para la determinación de la madurez sexual.



Como señaló Laws (1961), el tejido testicular es extremadamente sensible a los cambios post-mortem y este investigador encontró problemas al estudiar sus muestras, en general recolectadas entre 5 y 10 horas después de la captura. En nuestro caso, el plazo que media entre la muerte y el despiece de la ballenas es al menos de 12 horas, pudiendo alcanzar las 24, por lo que ha habido cambios degenerativos que hacen que el análisis microscópico sea necesariamente grosero.

Posiblemente debido a la descomposición post-mortem del tejido, es raro poder observar espermatozoos, aunque también puede influir el hecho de que el muestreo se realiza supuestamente en la época de descanso reproductivo. Las espermatogonias, los espermatocitos y, generalmente, las espermátidas son relativamente fáciles de identificar en una muestra correctamente preparada.

Los testículos de los fetos y de los animales inmaduros se caracterizan por las reducidas dimensiones de los túbulos, la mayor importancia del tejido intersticial entre túbulo y túbulo y la ausencia de luz en ellos, hallándose totalmente rellenos por un número reducido de células de gran tamaño. En los ejemplares maduros, por el contrario, los túbulos son de mayor tamaño, el tejido intersticial se reduce comparativamente y es frecuente encontrar una luz alrededor de la cual se disponen varias capas celulares en distintos grados de espermatogénesis.

Según estos criterios, los testículos fueron clasificados como maduros, en transición o inmaduros y las ballenas lo fueron de acuerdo con el más maduro de sus testículos; es decir, si un ejemplar presentaba un testículo catalogado como maduro y el otro como inmaduro, el veredicto final para este animal fue de madurez.

Hay que señalar, sin embargo, que el hecho de que el testículo de un ejemplar pueda producir espermatozoos no significa necesariamente que éste sea capaz de dejar embarazada a una hembra, ya que es posible que sea necesario que la cantidad total de espermato-

zoos producidos alcance un determinado nivel para permitir el éxito reproductivo y que esta cantidad tan sólo se consiga cuando todo el testículo o una buena parte de él ha madurado totalmente, como parece suceder en el cachalote (Blokhin, 1981). Con la información disponible resulta imposible profundizar en este sentido, por lo que en el presente estudio consideraremos como maduro a todo animal con capacidad de espermatogénesis.

Paralelamente al examen del estado de maduración se midieron los diámetros en cruz de un cierto número de túbulos, seleccionando tan sólo aquellos de sección aproximadamente circular, evidencia de que el corte se había realizado en sentido transversal. En una fase preliminar del estudio se midió un número relativamente elevado de túbulos de cada testículo, pero luego se comprobó estadísticamente que a partir de las quince primeras mediciones el resto ya no representaba una mejora significativa de la media calculada, limitando a partir de entonces la toma de medidas a esta cantidad.

6.2.2. EDAD DE MADURACION SEXUAL (tm)

=====

Como se decía al principio, la edad a la que el macho alcanza la madurez sexual y la supuesta capacidad de intervenir eficientemente en las tareas reproductivas no tiene una trascendencia relevante en la dinámica del stock. Sin embargo, la t_m en el macho está -al igual que en la hembra- fundamentalmente ligada al crecimiento y desarrollo corporal y es, por ello, una variable denso-dependiente permitiendo su estudio evaluar cambios en la cinética poblacional.

Los distintos métodos para estimar la edad media de maduración se han revisado al estudiar la reproducción en las hembras (6.1.4.2) ya que en este sexo la metodología que debe aplicarse es más compleja. En el caso de los machos nos referiremos siempre a los procedimientos allí descritos excepto cuando se indique expresamente lo contrario.

En la tabla 6.14. se detallan las frecuencias de ejemplares capturados en la pubertad, es decir, con testículos en fase de transición. En principio la edad media de estos ejemplares tendría que representar el umbral inmediatamente inferior a la de los que comienzan a ser potencialmente reproductores, pero hay que recordar que un promedio directo de esta serie podría introducir un desvío importante debido a la tasa de mortalidad que opera durante el período de maduración o pubertad observado (3-8 años de edad). Por ello es necesario utilizar para este cálculo el estimador corregido para una Z aparente de 0.12, con lo que se consigue un valor medio de 6.1 años de edad.

Otro método que puede aplicarse con los datos disponibles es el de la curva de maduración. En la tabla 6.15 se detallan las frecuencias absolutas y relativas de ejemplares catalogados como maduros e inmaduros para cada una de las clases de edad, durante el período de pubertad. Es de esperar que las estimas de t_m que se deriven de esta serie de datos serán más fiables que en el cálculo crudo de la media antes efectuado, ya que el tamaño muestral se ha incrementado considerablemente (de tan sólo 7 animales en el primer caso a 139 en el segundo).

En la figura 6.28 se ha representado la curva de maduración ajustada a todas aquellas clases de edad en los que los porcentajes de incidencia de machos maduros es mayor que cero pero menor que cien. El punto de la curva en que se alcanza el 50% de madurez corresponde a la edad de 6.7 años, algo superior a la estima anterior

Finalmente puede realizarse otra estima por el método de las probabilidades acumuladas descrito por Kasuya (1972), partiendo también de las series de frecuencias de madurez e inmadurez en cada clase de edad y calculando las probabilidades acumuladas en cada paso de las series de edades en sentido contrario una de otra. La aplicación de este método (ver figura 6.29) ofrece un resultado de 6.51 años de edad.

<u>Edad</u>	<u>N</u>	<u>N'</u>
3	1	1
4	0	0
5	1	1.27
6	3	4.30
7	1	1.62
8	1	1.82
\bar{x}	5.86	6.10

Tabla 6.14: Cálculo de la edad media de maduración sexual a partir de los ejemplares con los testículos en estado de transición (N) y corregido para una tasa de mortalidad de 0.12 (N').

<u>Nº</u> <u>Inmaduros</u>	<u>%</u> <u>Inmaduros</u>	<u>Nº</u> <u>Maduros</u>	<u>%</u> <u>Maduros</u>	<u>Nº</u> <u>Total</u>
6	100.0	0	0	6
6	75.0	1	12.5	8
10	83.3	2	16.7	12
15	75.0	4	20.0	20
9	52.9	5	29.4	17
3	20.0	11	73.3	15
4	26.7	10	66.7	15
2	16.7	10	83.3	12
1	7.7	12	92.3	13
2	18.2	9	81.8	11
0	0	10	100.0	10

Fig. 6.15: Frecuencias absolutas y relativas de madurez e inmadurez sexual en el macho E. physalus durante la pubertad. En el cálculo de los porcentajes interviene también el número de ejemplares considerados en fase de transición.

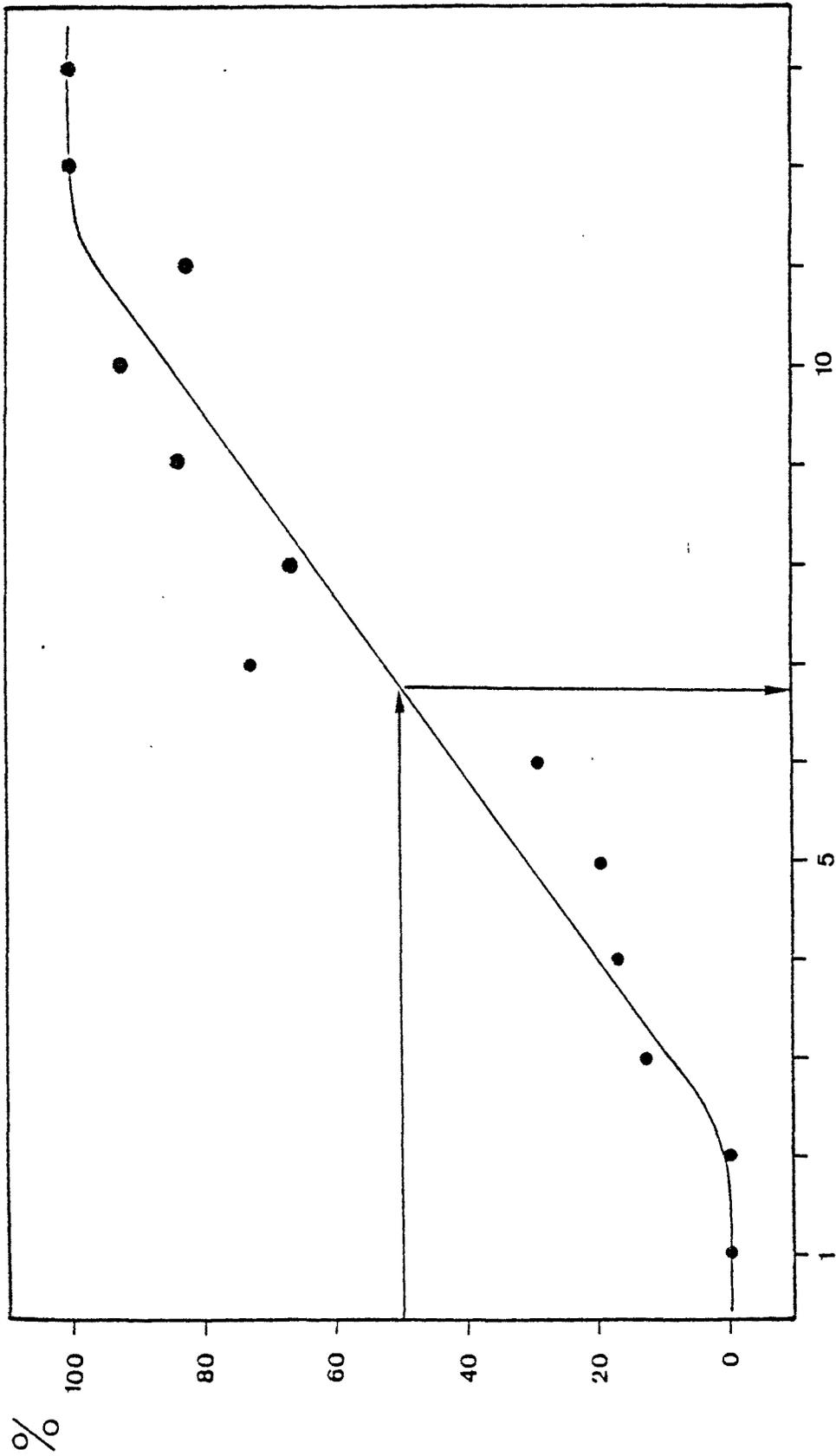


Figura 6 .28.- Curva de maduración de los machos de B. physalus. El punto de corte en el 50% de la pendiente corresponde a los 6.7 años de edad.

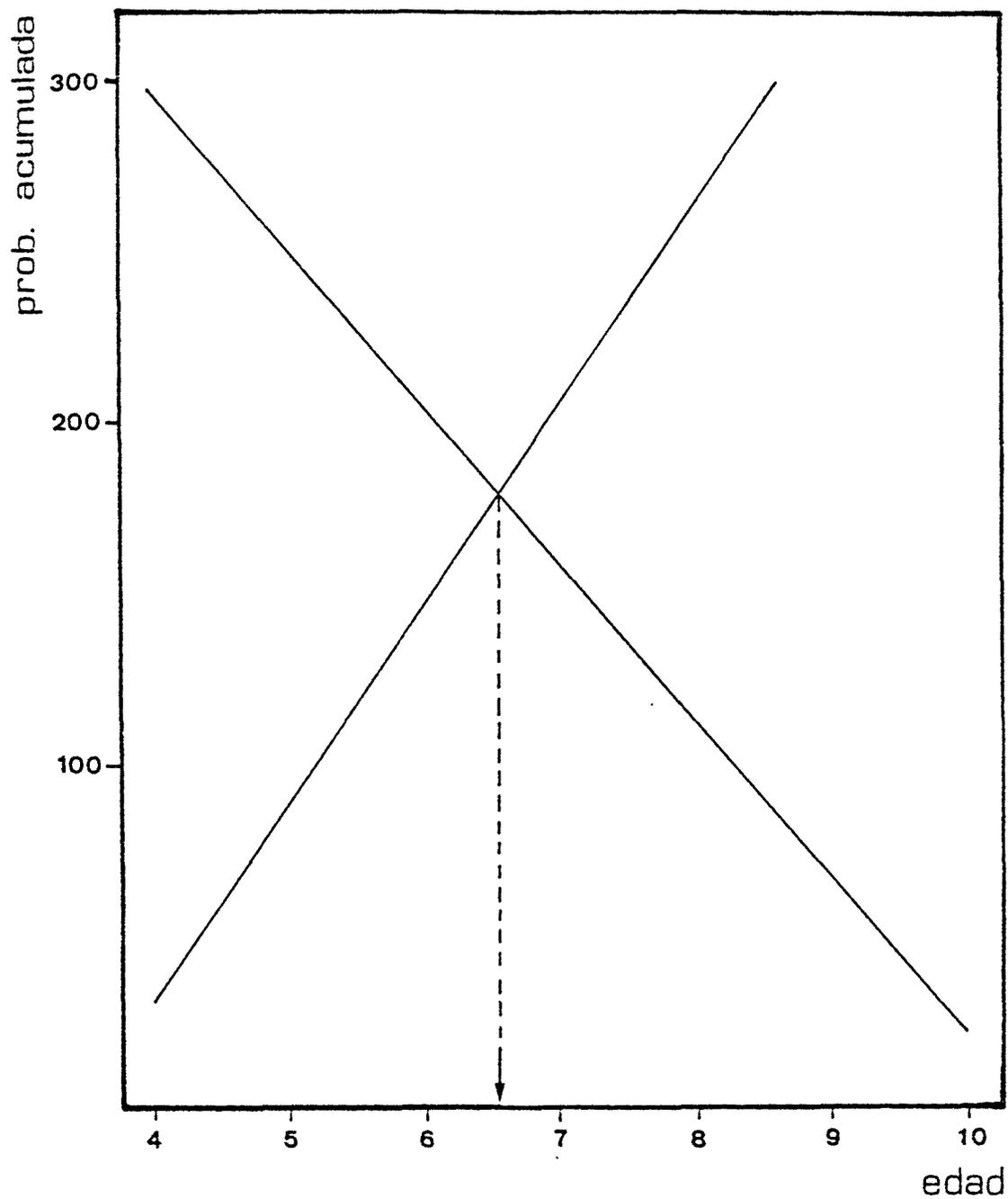


Figura 6 .29.- Determinación de la edad media de maduración en los machos de B. physalus por una modificación del método de Kasuya (1972). La T_m estimada corresponde a 6.51 años de edad.

De las tres estimas obtenidas, la primera debe ser considerada como la menos fiable debido a su reducido tamaño muestral. Además hay que recordar que se trata de la media de las edades de los machos que están madurando pero que todavía no son maduros, por lo que la t_m estará infraestimada. Por estos dos motivos lo más correcto es promediar las dos estimas derivadas de los porcentajes de madurez por clase de edad, con lo que se obtiene un valor de t_m de 6.6 años.

A partir de la curva de crecimiento calculada anteriormente (figura 5.10) puede comprobarse que la talla media a la maduración es de 17.65 m. Este valor es muy semejante al que se ha determinado en otras poblaciones de ballena de aleta del hemisferio norte. Al igual que en las hembras, la t_m es lábil y depende de las particularidades propias de cada stock, mientras que la talla a la que se alcanza la madurez parece mantenerse constante (tabla 6.16).

6.2.3. DESARROLLO TESTICULAR

=====

6.2.3.1. Desarrollo tubular

=====

Como se comentaba anteriormente, la diferencia más patente entre la estructura microscópica del testículo de un animal maduro y la de uno inmaduro es la dimensión de los túbulos seminíferos.

En la figura 6.30 puede verse la relación existente entre el diámetro medio de los túbulos y la edad de la ballena. En los machos todavía sexualmente inmaduros el diámetro aumenta progresivamente con la edad hasta alcanzar un tamaño de unas 60 o 70 μ a los 6 o 7 años de edad. A partir de entonces el animal comienza a madurar, alcanzando poco después un diámetro tubular de unas 80-90 μ y, con ello, la madurez.

El promedio de las dimensiones de los once ejemplares que estaban en la pubertad es de 84 micras, aunque es posible encontrar todavía algún testículo inmaduro con túbulos de este calibre. No obstante, a partir de las 100 micras de diámetro todos los ejemplares examinados fueron ya maduros.

Estos valores coinciden bastante bien con los observados en la población antártica de ballena de aleta en la que, por ejemplo, se estimó que el diámetro tubular mínimo de los ejemplares maduros era de 115 micras (Lockyer, 1984b). A pesar de ello hay que señalar que el uso de técnicas de fijación e inclusión distintas puede producir un distinto encogimiento relativo de los túbulos, por lo que los resultados no son perfectamente comparables (Laws, 1961).

A un nivel general, el crecimiento en diámetro de los túbulos muestra una tasa más o menos constante desde las 45 micras en los animales más jóvenes hasta las 220 micras en los más desarrollados, sin que pueda observarse ningún punto de inflexión o discontinuidad en el momento en el que se alcanza la madurez sexual.

A partir de los 20 años de edad aproximadamente el crecimiento tubular se interrumpe e incluso se insinúa una ligera caída al alcanzar las edades más extremas. De hecho, los machos que parecen desarrollar una actividad sexual más intensa son los de edades relativamente jóvenes, entre los 8 y los 30 años.

Vale la pena señalar, sin embargo, que las dimensiones de los túbulos en los adultos parecen estar más ligadas a la talla de la ballena que a su edad y la aparente disimilitud entre los machos maduros más jóvenes y los más viejos desaparece cuando se relaciona el diámetro tubular con la longitud total de la ballena. Así puede verse en la figura 6.31 que la relación entre estas dos últimas variables es bastante constante durante todo el período de madurez.

<u>ZONA</u>	<u>Talla</u>	<u>Referencia</u>
Pacífico norte	17.7	Ohsumi et al.(1958)
Mar de China (E)	17.1	Ohsumi (1960)
Japón	18.0	Omura (1950)
Canadá (O. Pacífico)	17.7	Pike (1953)
Canadá (O. Atlántico)	16.9-17.5	Mitchell (1974a)
Noruega	17.7	Jonsgard (1952)
W. Noruega	17.4-17.7	Haug (1981)
Islandia	16.8	Lockyer y Brown (1979)
Península Ibérica	17.65	Presente estudio

Tabla 6.16: Tallas medias de madurez sexual del macho de B.physalus en distintas áreas geográficas.

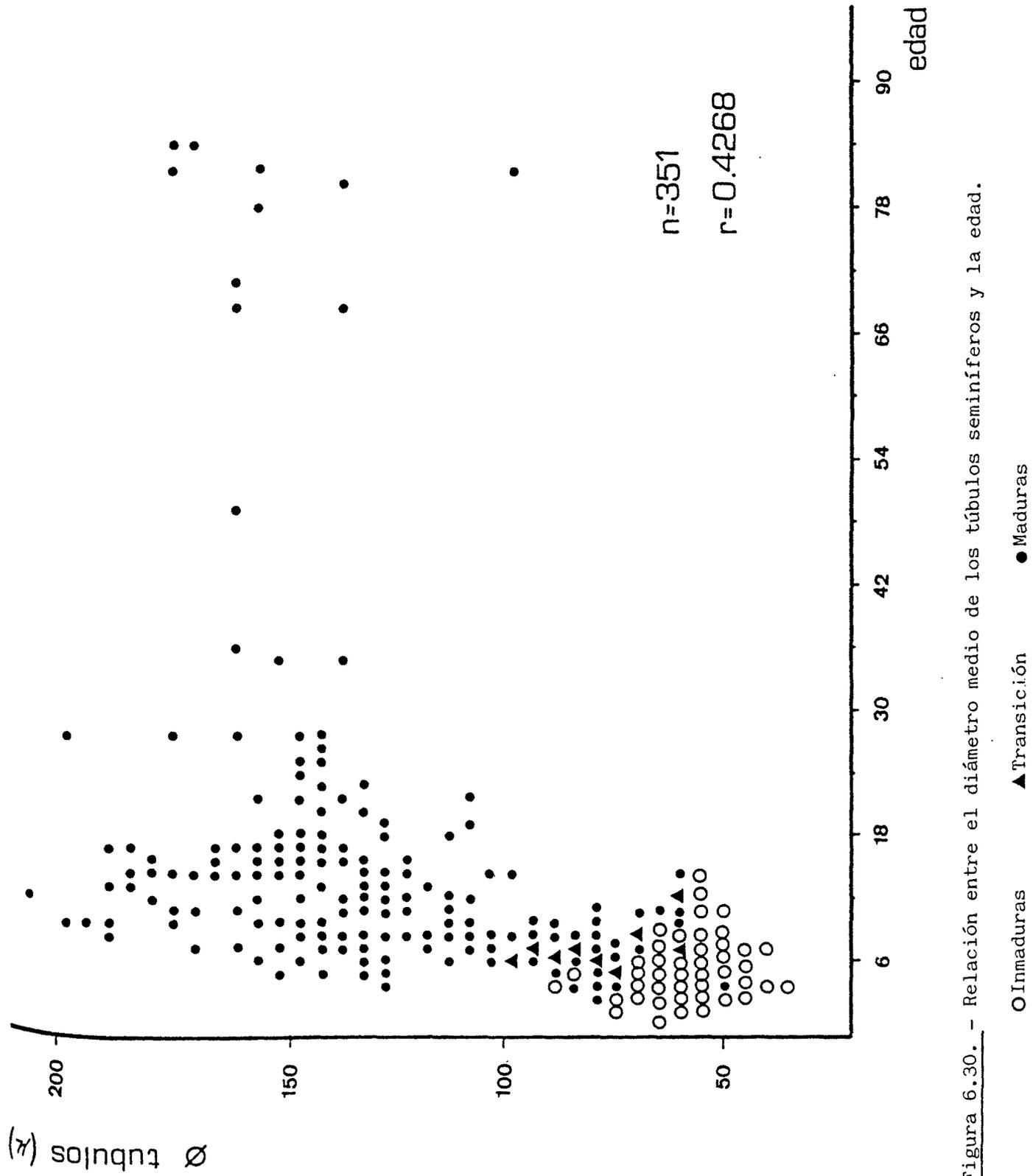


Figura 6.30. - Relación entre el diámetro medio de los túbulos seminíferos y la edad.

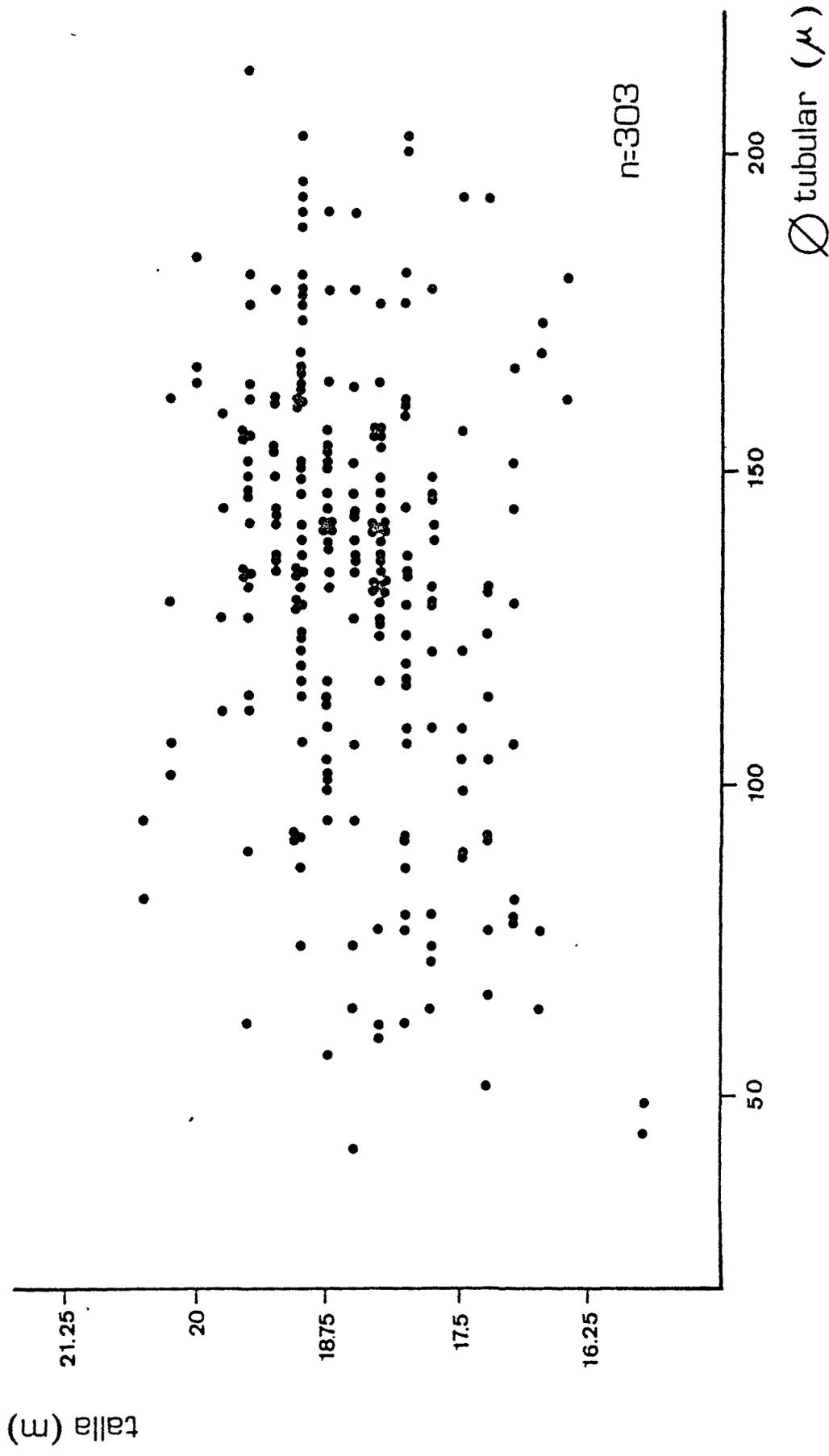


Figura 6.31. - Estabilización del diámetro tubular en relación a la talla durante la madurez.

6.2.3.2. Crecimiento en peso

=====

En un principio, Mackintosh y Wheeler (1929) tomaron una serie de medidas de los testículos para tener una idea aproximada del volumen de estos órganos y algunos investigadores posteriores continuaron utilizando esta metodología. Sin embargo, Mizue y Murata (1951) ya abandonaron las estimas de volumen en beneficio de las de peso, que consideraron de mayor precisión, y poco a poco se impuso este sistema para medir globalmente el desarrollo del testículo de los cetáceos.

Con el peso testicular sucede aproximadamente lo mismo que con el diámetro tubular, estando mucho más ligado a la edad de la ballena que a su talla durante la inmadurez y viceversa durante la madurez. Esto se puede ver claramente en las figuras 6.32 y 6.33, donde se ha representado la relación entre el peso testicular y estas dos variables. Los animales inmaduros muestran una gran variabilidad de tallas, pero se mantienen todos entre límites de edades relativamente reducidos. Los adultos, en cambio, no muestran una relación clara entre el peso de sus testículos y la edad, pero sí existe una buena correlación con la talla.

Tampoco aparece en ninguna de estas dos gráficas una clara discontinuidad en la tasa de crecimiento testicular que permita asociarla con la pubertad, por lo que difícilmente podrá determinarse la edad de maduración sin un análisis histológico de las muestras tisulares.

Por ello, el estudio de la curva de crecimiento testicular en peso es un procedimiento ineficaz para evaluar el grado de maduración sexual en el macho, a pesar de ser un método frecuentemente utilizado por muchos investigadores (Haug, 1981; Lockyer, 1984b).

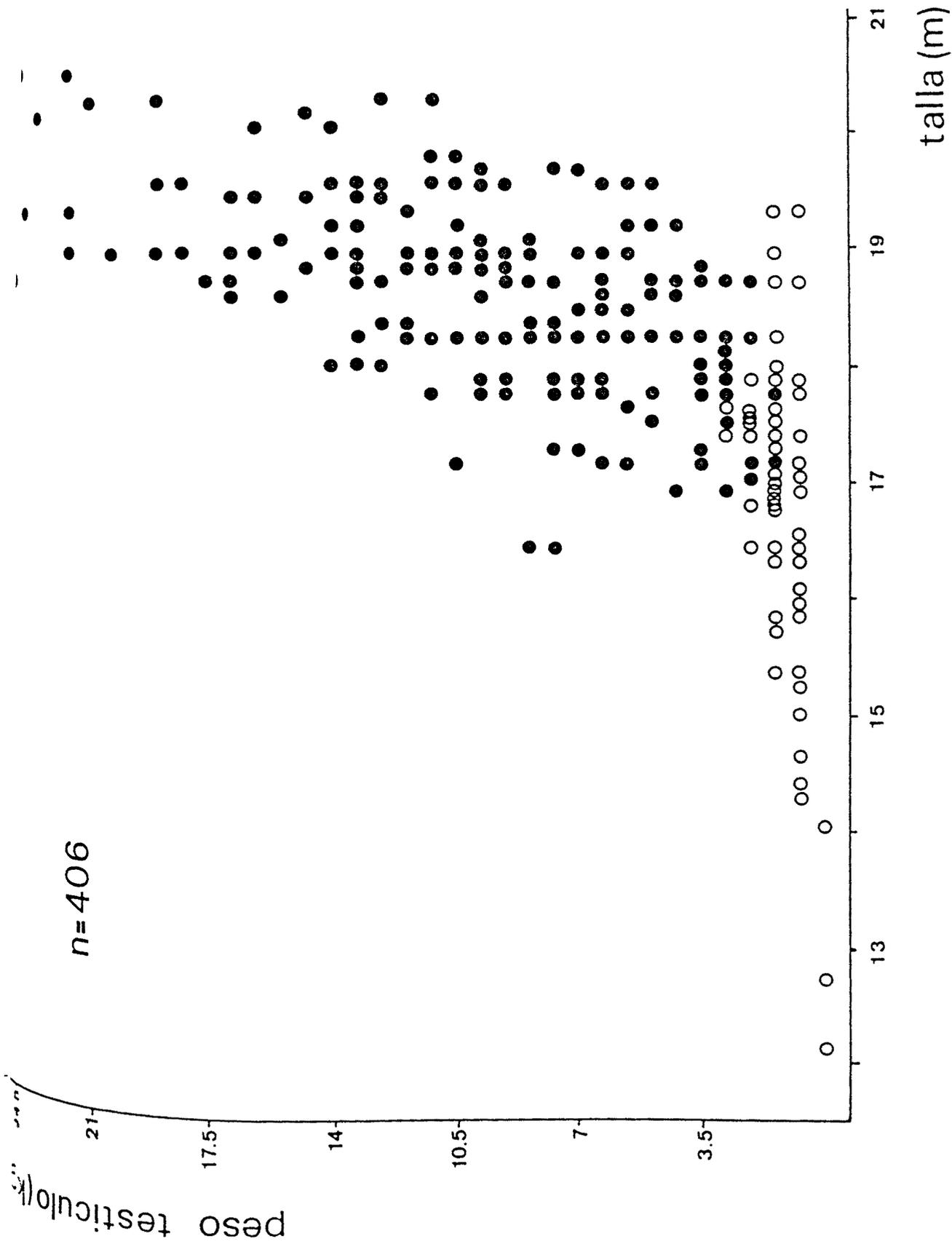


Figura 6.32.-Relación entre peso testicular y talla.

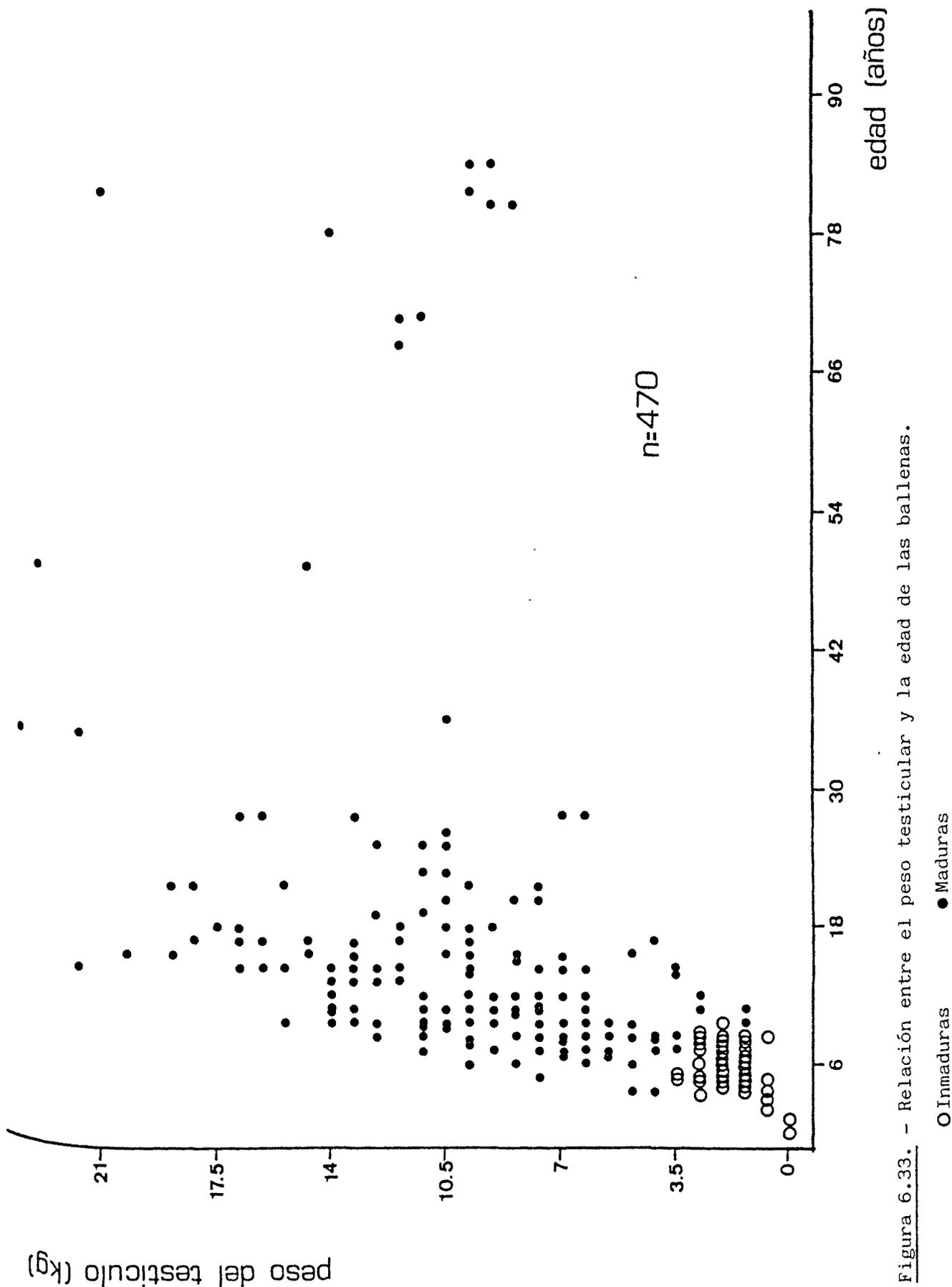


Figura 6.33. - Relación entre el peso testicular y la edad de las ballenas.

De cualquier modo, los testículos con un peso superior a los 3 kg fueron siempre maduros, por lo que este valor puede ser considerado como el umbral de madurez de la población estudiada.

6.2.3.3. Relación entre peso y desarrollo tubular.

=====

En apartados anteriores se ha visto que las dimensiones del testículo y de los túbulos seminíferos seguían unas pautas semejantes de crecimiento. No obstante, ello no significa necesariamente que ambas variables tengan que comportarse de modo idéntico ni que el aumento en peso del órgano sea consecuencia directa del incremento en las dimensiones del túbulo.

En la figura 6.34 se ha representado la relación entre estas dos variables. Durante la inmadurez el diámetro medio de los túbulos puede variar mucho sin que ello represente una variación apreciable en el peso del testículo. Al llegar la madurez, no obstante, la situación parece cambiar y, especialmente cuando el desarrollo testicular es importante, el aumento en peso no significa un aumento en las dimensiones de los túbulos seminíferos sino que es probable que otros componentes testiculares, como el tejido intersticial o las células de Leydig, tengan una buena parte de la responsabilidad del crecimiento del órgano.

Es decir, que el crecimiento del testículo se produce al principio como consecuencia del desarrollo de los túbulos y luego por expansión de otros componentes testiculares distintos a éstos.

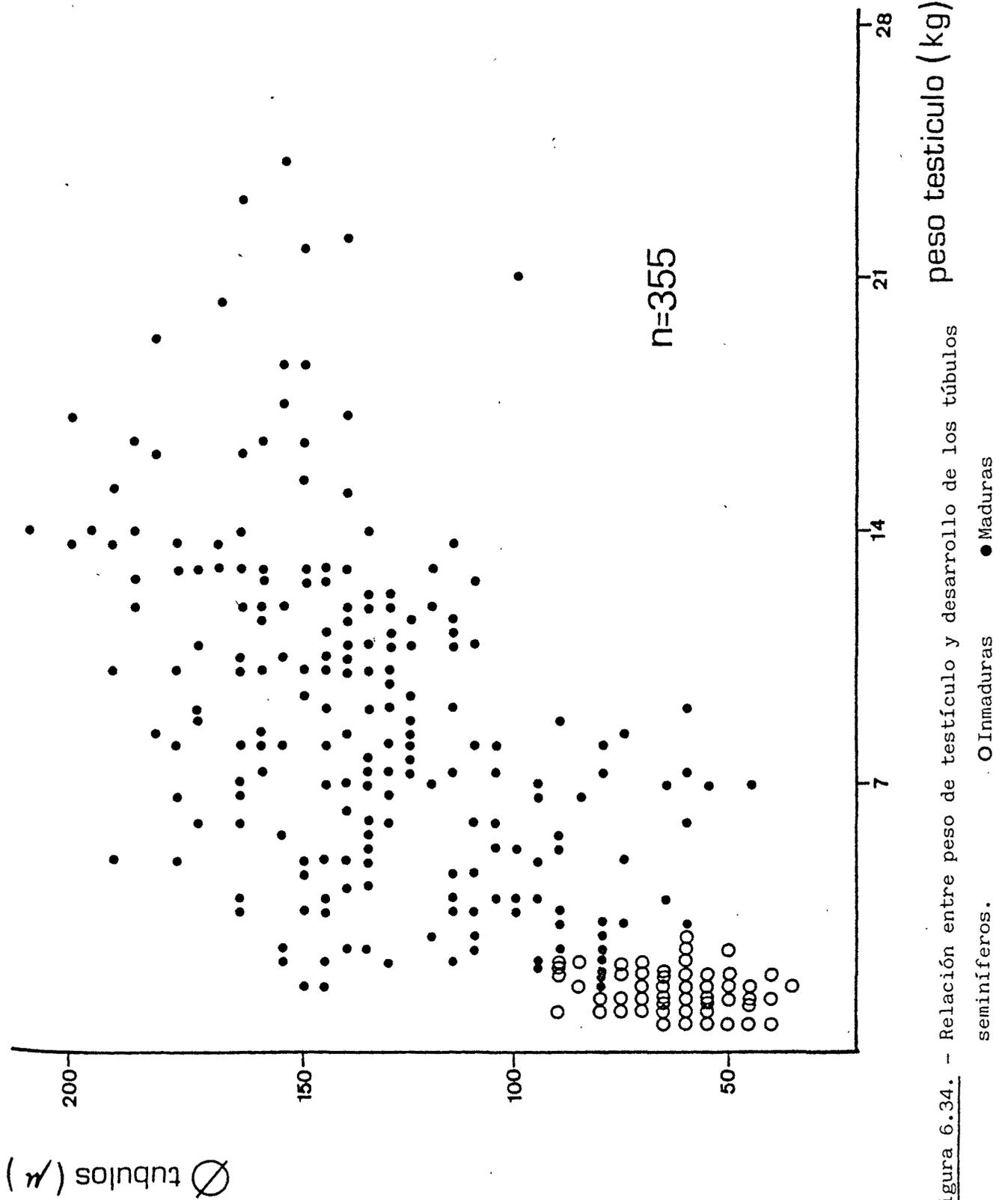


Figura 6.34. - Relación entre peso de testículo y desarrollo de los túbulos seminíferos.